

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ЯЧМЕНЯ ПРИ ВЫСОКОЙ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ЭЛЕМЕНТАМИ ПИТАНИЯ

М. Н. КОНДРАТЬЕВ, М. Ф. КОСТЮКОВИЧ, Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ
(Кафедра физиологии растений)

Возросший уровень применения минеральных и органических удобрений в земледелии создает условия, когда растения получают или по крайней мере могут получать практически неограниченный запас элементов питания. Это заставило исследователей обратить внимание на ряд важных для практики вопросов: какова в таких условиях степень использования внесенных в почву элементов питания, какова эффективность ассимиляции в органические соединения нитратной формы азота и, наконец, каков вклад в формирование продуктивной части растения отдельных его органов (листьев разного яруса, стебля, колосковых и цветочных чешуй и т. д.).

Известно, что хлебные злаки к периоду налива зерна накапливают в вегетативных органах максимальное количество ассимилятов, прежде всего азота [6, 12]. По мере налива зерновок в силу их аттрагирующей способности происходит постепенный отток ассимилятов, интенсивность которого определяется рядом факторов: сортовыми особенностями и физиологическим состоянием растений, обеспеченностью элементами питания, влажностью почвы и воздуха, температурой. Перераспределение ассимилятов в растении сказывается на содержании сухого вещества в его органах [6].

В зависимости от физиологического состояния того или иного органа растения его участие в наливе зерновки может изменяться. Так, в процессе старения листьев соотношение оттекающих из них в зерновку азотистых веществ и углеводов смещается в сторону первых [3, 11]. При средних уровнях обеспеченности элементами питания и внешних условиях, благоприятствующих ходу оттока, от 50 до 70 % общего азота, содержащегося в зерновках, поступает в них в результате оттока [1, 6, 13].

Однако листья разных ярусов различаются по количеству оттекающих из них азотистых веществ и углеводов. Из верхних, более молодых листьев в зерновку поступа-

ет относительно меньше, чем из нижних, азотистых веществ, но больше углеводов [6, 7], поскольку в период налива зерновок только верхние листья в силу их более длительного периода жизни способны эффективно осуществлять фотосинтез. Если же учитывать абсолютное количество поступивших в зерновки азотистых соединений и углеводов, то больше всего тех и других поступает из верхних листьев [4].

Рассмотренные выше взаимосвязи между вегетативными и репродуктивными органами изучались, как правило, при невысокой и средней обеспеченности растения элементами питания. Есть все основания предполагать, что в условиях, когда растения на любом этапе развития получают неограниченное количество элементов питания, изменяется сам процесс налива зерновок. Причем эти изменения могут, очевидно, коснуться соотношения поступления ассимилятов из вегетативных органов и корневой системы. Так как оба процесса в значительной степени зависят от факторов внешней среды, важно изучить, возможно ли «переключение» процесса налива зерновок с преимущественного потребления ассимилятов из вегетативных органов на их потребление из субстрата и наоборот. Другими словами, способны ли зерновки в полном объеме аттрагировать из вегетативных органов азотистые соединения, которые накапливаются там в больших количествах при высокой обеспеченности растений элементами питания. Изучению данного вопроса и посвящена наша работа.

В своем исследовании мы использовали метод отделения листьев от растения в различные этапы онтогенеза с целью выяснения двух основных вопросов: во-первых, каков вклад каждого листа в процесс налива зерновок ячменя, во-вторых, возможна ли передача ассимиляционных функций отделенного листа другим листьям или стеблю, если растения получают достаточное количество питательных веществ.

Методика

Исследования проводились в 1979 г. на опытном участке в совхозе «Вороново» Мос-

ковской области в длительном полевом опыте, основной целью которого являлось полу-

чение запрограммированного урожая ряда сельскохозяйственных растений. В нашем эксперименте опытной культурой был ячмень сорта Надя, который выращивали в варианте без удобрений и при внесении минеральных или органических удобрений в дозах, рассчитанных на получение 50 ц зерна с 1 га (140N65P40K или 60 т жидкого навоза). Почва дерново-подзолистая среднесуглинистая. Влажность надпочвенного воздуха в посеве в период начало налива — полная спелость составляла 80 %.

На делянках каждого варианта выбирали площадки по 3 м² каждая, на которых намечались рядки с опытными растениями. С 20 шт. наиболее типичных растений в определенные фазы развития отделяли листья и определяли их сырую, а затем сухую массу. Растения с отделенными листьями метили и оставляли до полного созревания зерновок. Контрольными в каждом варианте служили растения с неотделенными листьями.

Результаты и обсуждение

При равной густоте посева (5 млн. шт/га) наибольшая продуктивная кустистость (3,8) отмечалась в вариантах с минеральными удобрениями, а наименьшая — без удобрения (табл. 1). Растения, получавшие элементы питания в легкодоступной форме, росли значительно быстрее и были выше, чем в других вариантах.

Как известно, уровень обеспеченности элементами питания в значительной степени определяет размеры ассимилирующей поверхности листьев. Подсчет площадей листьев контрольных растений показал, что в варианте с НРК каждый лист по площади ассимилирующей поверхности на 10—15 % превосходил соответствующий лист у растений, выросших в варианте с органическими

удобрениями, и на 20—50 % — в контроле. В большей степени разница проявлялась на физиологически молодых, особенно флаговых листьях.

Хотя варианты с удобрениями были выравнены по количеству вносимого азота, растения в варианте с навозом развивались несколько хуже, чем в варианте с НРК, что, видимо, объясняется растянутостью во времени поступления элементов питания в растение из органического вещества.

Уже с момента начала формирования зерна у злаковых растений начинается отток ассимилятов из вегетативных органов к месту образования зерновки [4]. Особенно хорошо этот процесс изучен у пшеницы [2, 3, 7, 10], в несколько меньшей степени — у кукурузы [7] и совсем слабо — у ячменя [1, 9].

Наряду с общими закономерностями, характерными для процесса оттока ассимилятов из вегетативных органов в зерновку для всех злаковых культур, очевидно, существуют и чисто индивидуальные особенности, связанные с биологией вида, например, с тем, что представители хлебных злаков по-разному могут реагировать на обеспеченность элементами питания в те или иные этапы онтогенеза.

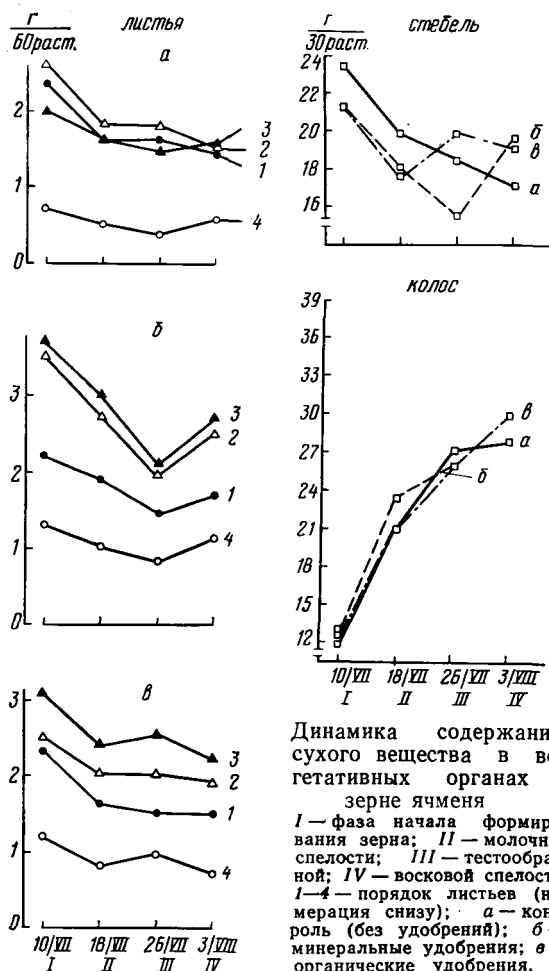


Таблица 1

Развитие ячменя в фазу восковой спелости

Показатель	Контроль	НРК	Навоз
Площадь листьев*, см ² :			
1-го	9,7	10,1	8,7
2-го	5,7	10,9	7,9
3-го	8,7	11,6	10,5
4-го (флаг)	2,0	4,9	3,5
Высота растений, см	65,0	73,0	70,0
Продуктивная кустистость	2,4	3,8	3,2

* Нумерация листьев снизу.

Динамика содержания сухого вещества в вегетативных органах и зерне ячменя

I — фаза начала формирования зерна; II — молочной спелости; III — тестообразной; IV — восковой спелости; 1—4 — порядок листьев (нумерация снизу); а — контроль (без удобрений); б — минеральные удобрения; в — органические удобрения.

Влияние удаления листьев на структуру урожая зерна ячменя при различной обеспеченности элементами питания

Фаза	Контроль (без удобрений)			Органические удобрения			Минеральные удобрения		
	количество зерен в колосе	масса зерен, г		количество зерен в колосе	масса зерен, г		количество зерен в колосе	масса зерен, г	
		в колосе	1000 шт.		в колосе	1000 шт.		в колосе	1000 шт.
Без удаления листьев									
	22	0,96	46,5	22	0,99	49,3	22	0,96	48,1
Удален 3-й лист									
I	18	0,73	49,4	18	0,65	42,6	20	0,65	42,6
II	20	0,84	44,5	20	0,64	44,8	21	0,82	44,2
III	19	0,81	44,3	21	1,0	51,2	20	0,80	43,0
IV	20	0,90	45,5	22	0,87	46,2	20	0,95	43,0
Удален 4-й лист									
I	21	0,72	42,7	20	0,77	40,3	20	0,71	41,7
II	21	0,74	45,2	19	0,76	41,5	20	0,76	43,4
III	21	0,88	44,9	20	0,94	45,4	20	0,84	43,6
IV	20	0,83	43,6	23	0,96	46,9	22	0,94	46,6
Удалены 1—3-й листья									
I	20	0,80	41,2	22	0,79	41,6	20	0,74	42,6
II	21	0,86	42,8	21	0,78	42,2	22	0,96	47,4
III	20	0,75	40,5	22	1,08	50,0	22	0,96	47,8
IV	21	0,87	42,8	23	1,04	49,3	22	0,93	45,9
Удалены все листья									
I	21	0,90	40,8	22	0,99	42,8	21	0,99	45,4
II	21	0,79	41,4	20	0,84	45,7	23	0,97	46,1
III	19	0,78	45,0	21	0,95	46,7	23	0,98	46,2
IV	22	0,72	41,5	22	0,94	46,7	24	1,03	47,9

Примечание. Фазы удаления листьев: I — колошения, II — начала налива зерна, III — тестообразного состояния зерна, IV — восковой спелости зерна.

Об интенсивности оттока ассимилятов из вегетативных органов можно судить по темпам уменьшения содержания в них сухого вещества (суммарный отток минеральных и азотистых соединений, углеводов).

Уменьшение содержания сухого вещества в листьях и стебле ячменя отмечается при любой обеспеченности растений элементами питания (рисунок), однако он проходит во времени с неодинаковой интенсивностью.

В контрольном варианте (без удобрений) содержание сухого вещества снижается наиболее интенсивно в двух нижних листьях, особенно в период между началом формирования зерна и фазой молочной спелости, затем оно ослабевает и прекращается к фазе восковой спелости. К этому времени нижние листья в данном варианте почти не содержат сухого вещества. Третий снизу лист, очевидно, вследствие недостатка элементов питания накапливает сухого вещества меньше, чем два предыдущих, и отток из него ассимилятов продолжается только до фазы тестообразной спелости, после чего в нем несколько увеличивается содержание сухого вещества. Аналогичная тенденция отмечается для флагового листа, причем из своих запасов он отдает зерновке ассимилятов зна-

чительно меньше, чем другие листья. Видимо, продукты фотосинтеза, образующиеся в нем, не откладываясь в запас, транспортируются сразу непосредственно в зерновку и к другим органам растения.

Вследствие того, что налив зерновки практически прекращается к фазе восковой спелости [7], а в двух верхних листьях продолжается процесс фотосинтеза, в них происходит некоторое увеличение содержания сухого вещества (рисунок).

При высоком уровне обеспеченности элементами питания в легкодоступной форме общая картина оттока ассимилятов из листьев в созревающее зерно существенно изменялась. Наибольшее количество сухого вещества накапливали 2-й и 3-й листья, наименьшее — лист-флаг, нижний лист занимал промежуточное положение. К фазе тестообразной спелости в результате оттока 2-й и 3-й листья теряли около 50 % сухого вещества, а нижний лист и лист-флаг — около 35 %. Если в контроле к фазе восковой спелости содержание сухого вещества возрастало лишь в двух верхних листьях, то при внесении минеральных удобрений рост содержания сухого вещества к моменту окончания притока в зерновку ассимилятов от-

мечался во всех четырех листьях. Это обстоятельство, по-видимому, объясняется тем, что при высокой обеспеченности растений элементами питания в легкодоступной форме большинство листьев сохраняет жизнеспособность до момента полного созревания зерновки. В случае внесения высокой дозы органического удобрения элементы питания поступают в ячмень по мере минерализации органического вещества, и поэтому характер оттока ассимилятов, по-видимому, в основном определяется факторами внешней среды, воздействующими на процессы превращения органического вещества в почве. К началу формирования зерна листья в этом варианте накапливали сухого вещества больше, чем в контроле, но меньше, чем в варианте NPK (рисунок). При внесении навоза отток ассимилятов из двух нижних листьев происходил практически так же, как и в контроле. Однако в двух верхних листьях в период между молочной и тестообразной спелостью зерна содержание сухого вещества несколько возрастало (по-видимому, создались благоприятные условия как для минерализации органического вещества почвы, так и процесса фотосинтеза), а в последующий период, между фазами тестообразной и восковой спелости, вновь снижалось.

По интенсивности оттока ассимилятов листья растений, выросших на фоне минеральных удобрений, составили следующий ряд: 4-й > 1-й > 3-й > 2-й. У пшеницы к моменту полного созревания зерновки из стебля оттекает около 30 % пластических веществ [2].

Динамика накопления и последующего оттока ассимилятов из стебля в зерновку также в значительной мере зависит от обеспеченности растений элементами питания. Динамика и характер накопления сухого вещества в стеблях и листьях были сходными в соответствующих вариантах.

В контроле потеря сухого вещества из стеблей происходит до фазы восковой спелости. В варианте с минеральными удобрениями отток сухого вещества шел с фазы начала формирования зерна до фазы тестообразной спелости, а затем к фазе восковой спелости содержание его несколько возрастало. В варианте с органическими удобрениями повышение содержания сухого вещества в стебле приходилось на фазу тестообразной спелости, а к фазе восковой спелости оно вновь несколько снижалось.

Во всех изучаемых вариантах убыль сухого вещества в листьях и стебле сопровождалась увеличением его содержания в колосе. Однако это связано не только с оттоком ассимилятов из листьев и стебля, но и с ассимилирующей способностью самого колоса [8], которая также зависит от обеспеченности растений элементами питания. Особенно ярко эта зависимость проявилась в период между тестообразной и восковой спелостью. В контроле накопление сухого вещества в колосе практически прекращалось к фазе тестообразной спелости, в вариантах с удобрениями этот процесс продолжался и в период между тестообразной и восковой спелостью, особенно интенсив-

но — при внесении минеральных удобрений (рисунок).

Таким образом, уровень питания растений в значительной степени определяет интенсивность первоначального накопления в вегетативных органах растений сухого вещества, а также интенсивность и характер оттока ассимилятов в зерновку ячменя во времени. При удалении одного листа любого яруса, пары листьев или всех листьев начиная с фазы колошения число зерен в колосе в вариантах, где вносились удобрения, не снижалось, но в контроле этот показатель был несколько меньше (табл. 2). Наши данные находятся в соответствии с положением о том, что число зерен в колосе определяется на более ранних этапах органогенеза [5] и в значительной степени является сортовым признаком.

Масса зерен в колосе уменьшалась в большей степени при удалении листьев в контрольном варианте. Это говорит о том, что поступление в зерновку в процессе ее формирования значительной части ассимилятов зависит от функционирования каждого листа, т. е. каждый лист ассимилирует органические вещества с полным напряжением. При высокой обеспеченности элементами питания удаление одного, двух или трех листьев noticeably заметнее сказывалось на массе зерен в колосе в том случае, когда листья удалялись в фазе колошения или начала формирования зерна (табл. 2). Отсюда следует, что большая часть ассимилятов из листьев поступает в колос в период прохождения растениями именно этих фаз. Так как удельный вес массы зерновки в фазу начала ее формирования невелик, то, очевидно, промежуточными, запасующими органами поступающих из листьев ассимилятов являются составные части колоса (цветочные и колосковые чешуи, стержень, ости).

Весьма интересен тот факт, что при высокой обеспеченности растений элементами питания удаление всех листьев в любой период начиная с фазы колошения не приводит к снижению массы зерен в колосе (по сравнению с контрольными растениями, с которых листья не удалялись). Мы обратили внимание на то, что у растений с удаленными листьями значительно утолщается стебель, он приобретает темно-зеленую окраску, сохраняющуюся длительное время. Вполне очевидно, что удаление листьев приводит к активизации фотосинтетической деятельности стебля, или, иными словами, функции, выполняемые листьями, передаются стеблю. То, что утрата одних органов растения приводит к стимуляции деятельности других, отмечают также и другие авторы [2].

Масса 1000 зерен, как и следовало ожидать, в вариантах с высокой обеспеченностью элементами питания была больше на 3—6 %, чем в контроле. При удалении листьев в контрольном варианте этот показатель существенно снижался, причем тем больше, чем выше на стебле находился отделяемый лист (табл. 2). Некоторое уменьшение массы 1000 зерен при удалении одного, двух, трех или всех листьев происходило и при высокой обеспеченности растений элементами питания. Отделение листа-флага снижало массу зерен сильнее, чем отделение 2-го (свер-

ху) листа или трех нижних листьев, и было особенно большим, если он удалялся в фазу колошения. В целом чем раньше проводилось удаление листьев, тем сильнее снижалась масса 1000 зерен. Таким образом, независимо от уровня обеспеченности элементами питания все листья ячменя принимают участие в наливе зерновки.

Выводы

1. Обеспеченность ячменя элементами питания в большей степени сказывается на развитии листьев верхних ярусов, особенно листа-флага, чем на развитии листьев нижних ярусов.

2. Убыль сухой массы листьев всех ярусов в процессе формирования и налива зерновки отмечена при выращивании растений на всех уровнях питания. Наиболее заметен этот процесс при слабой обеспеченности растений элементами питания и тогда, когда

растения получают их в легкодоступной форме.

3. При внесении навоза большой отток сухого вещества отмечается в двух нижних листьях, а при внесении минеральных удобрений — во втором и третьем листьях снизу, при этом у растений последнего варианта к фазе восковой спелости вновь происходит некоторое увеличение содержания сухого вещества в листьях всех ярусов.

4. В варианте без внесения удобрений практически только лист-флаг снабжает зерновки фотоассимилятами, а при высокой обеспеченности элементами питания зерновки формируются за счет их притока из двух верхних листьев.

5. Удаление листьев у ячменя в значительной степени сказывается на массе зерен в колосе и массе 1000 зерен и практически не влияет на количество зерен в колосе. При высоких уровнях питания после удаления всех листьев функции фотоассимилирующего органа могут выполнять стебель и влагалища листьев.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беленкевич О. А. Азотный обмен растений и накопление белка в зерне яровой пшеницы и ячменя в зависимости от условий питания и сорта. — Автореф. канд. дис. Минск, 1978. — 2. Горшков П. А., Макаренко В. Н. О роли отдельных органов озимой пшеницы в наливе зерна и изменении его качества. — Науч. тр. УСХА, 1976, вып. 180, с. 77—85. — 3. Коновалов Ю. Б. Накопление азота в зерне и надземной вегетативной массе у яровой пшеницы в период цветения и полной спелости. — Докл. ТСХА, 1966, вып. 126, с. 43—48. — 4. Кравцова Б. Е. Исследование роли листьев отдельных ярусов в формировании органов плодоносия яровой пшеницы. — Докл. АН СССР, 1967, т. 15, № 4, с. 822—825. — 5. Куперман Ф. М. Морфология растений. Морфологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений. М.: Высшая школа, 1973. — 6. Павлов А. Н. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы. М.: Наука, 1967. — 7. Павлов А. Н. Об

оттоке азота в зерно пшеницы и кукурузы из вегетативных органов. — С.-х. биология, 1969, № 2, с. 230—235. — 8. Павлов А. Н., Колесник Т. И. Атригирующая способность зерновок как один из факторов, определяющих уровень накопления белка в зерне пшеницы. — Сб. науч. тр. ВАСХНИЛ. М.: Колос, 1977, с. 93—97. — 9. Павлов А. Н., Лобанова Н. В., Колесник Т. И. Поступление N^{15} в различные органы ячменя в зависимости от интенсивности транспирации. — Физиология растений, 1971, т. 18, № 4, с. 835—837. — 10. Петин Н. С., Павлов А. Н. О роли отдельных органов в наливе зерна пшеницы. — Докл. АН СССР, 1957, т. 117, № 1, с. 146—149. — 11. Цуркен П. А. Сравнительное биохимическое изучение азотистых веществ семян сорго. — Автореф. канд. дис. Иркутск, 1966. — 12. Anselm A. Romachandran. — J. Plant Physiol., 1963, vol. 6, N 2. — 13. Rudolf Franz. — Tagungsbericht, Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, 1977, N 158, S.

Статья поступила 2 апреля 1981 г.

SUMMARY

In the field experiment, peculiarities of functioning of vegetative organs and of caryopsis formation in Nadya variety of barley at different nutrition levels have been studied. It is found that by means of different levels of nutrition one can change redistribution of dry matter from the leaves and regulate the coming of photoassimilates into caryopses. It is found that under high level of nutrition there exists interchangeability of barley above-ground organs in the process of photoassimilation.