

УДК 633.11«324»:581.48

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ЗЕРНОВОК КОЛОСЬЕВ У ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

М.Н. КОНДРАТЬЕВ, А.Ф. СЛИПЧИК, Ю.С. ЛАРИКОВА

(Кафедра физиологии растений, кафедра агрохимии)

В серии лабораторных экспериментов, в условиях вегетационного опыта и производственных посевах исследовалась физиологическая разнокачественность зерновок сортов озимой пшеницы по фракционному составу, объему, массе 1000 зерновок, соотношению эндосперма : зародыша, удельной массе и другим показателям в зависимости от сорта, порядка бокового побега, обеспеченности NPK.

Приведена подробная характеристика щуплых и мелких, средних и выполненных фракций зерновок, произведена морфофизиологическая оценка проростков, выросших из зерновок этих фракций, оценен вклад побегов различного порядка в общий урожай зерна с растения, выявлена возможность частичной ликвидации морфофизиологической разнокачественности за счет улучшения обеспеченности растений NPK.

Изучение причин, а также поиск путей ликвидации физиологической разнокачественности семян зерновых культур продолжает интересовать физиологов, селекционеров, растениеводов [1, 2, 4, 6, 7]. Выделяют следующие основные причины физиологической неоднородности зерновок колосьев озимой пшеницы: 1) разное местоположение зерновок в колосе; 2) разное происхождение зерновок в связи с возрастом продук-

тивного побега; 3) сортовые особенности, отражающиеся на преобладании той или иной фракции зерновок; 4) условия перезимовки (осеннее, весеннее кущение) и сочетание климатических факторов в критические периоды (трубкование — цветение, формирование и налив зерновок). Изучение каждой из названных причин представляет большой научный интерес и практическое значение.

Проблематичным, на наш взгляд, является то, что нет единого мнения о возможности хотя бы частичного устранения последствий физиологической неоднородности зерновок озимой пшеницы, если посев по каким-либо причинам осуществляется некондиционными семенами, содержащими щуплые и мелкие зерновки.

Цель настоящего исследования — изучение морфофизиологических особенностей зерновок различных фракций зерна сортов озимой пшеницы, а также выявление некоторых причин, обуславливающих их физиологическую неоднородность.

Методика

Лабораторные эксперименты и химический анализ почвы вегетационного опыта проведены в 1995—1996 гг. на кафедрах физиологии растений и агрохимии. Вегетационный опыт заложен в Обсерватории им. В.А. Михельсона МСХА. Изучение урожайности растений озимой пшеницы с различным количеством продуктивных побегов на разных сортах проводилось в производственных посевах на поле лаборатории растениеводства".

Объектами исследования были семена сортов озимой пшеницы: Мироновская 808 (стандарт),

Авторы выражают глубокую признательность доценту кафедры растениеводства А.А. Кондратьеву и ведущему сотруднику лаборатории растениеводства Н.Н. Кондратьевой за предоставленную возможность привести эксперименты и консультации.

Звезда, Нана, Ранняя 805 и Ивана. Партни семян каждого сорта, полученных с комбайна, на щелевых ситах делили на фракции (ход с решет, мм): 3,1; 2,9; 2,7; 2,5; 2,2; 2,0; 1,8. Для более углубленных лабораторных исследований брали фракции: 2,9 (крупную), 2,5 (среднюю), 1,8 (щуплые и мелкие зерновки).

В лабораторных опытах определяли (в 10-кратной повторности) следующие параметры зерновок отобранных фракций: длину, ширину, толщину, объем, массу 1000 зерновок, отношение эндосперм:зародыш. Кроме этого, проводили (в 3-кратной повторности) морфофизиологическую оценку проростков, полученных из зерновок различных фракций [5].

Зависимость урожайности и фракционного состава зерна от числа продуктивных побегов в кусте изучали в производственных посевах. Площадь делянок — 0,3 га. Отбирали растения с 1, 2, 3 и 4 побегами (соответственно I, II, III и IV модели). Повторность отбора — 4-кратная, реномизированная. В одну пробу включалось не менее 50 растений.

Определение возможности ликвидации физиологической неоднородности зерна сортов озимой пшеницы Мироновская 808, Звезда, Нана проводили в вегетационном опыте в 1995/96 г. Использовали деревянные ящики (30 x 30 x 30 см), которые наполняли дерново-подзолистой среднесуглинистой почвой: pH — 6,2, H_r — 1,96, содержание P₂O₅ — 10 мг, K₂O — 2 мг на 100 г. Высевали семена (60 шт/ящик) фракций 1,8; 2,5; 2,9 на 2 фо-

нах: без удобрений и с внесением азота, фосфора и калия из расчета 90N90P90K. Фосфорные и калийные удобрения вносили осенью, азотные — весной в 2 подкормки (1-я — сразу после таяния снега; 2-я — в начале трубкования). После появления всходов производили выравнивание числа растений из расчета 40 шт. на ящик. Повторность — 5-кратная.

Урожай зерна и его структуру определяли в фазу уборочной спелости.

Все полученные данные статистически обработаны [3].

Результаты

Среди изучаемых параметров зерновок различных фракций в

наибольшей степени изменялась длина. Причем отмечены существенные различия по этому показателю как между зерновками различных фракций внутри сорта, так и между зерновками одной фракции у разных сортов. Как правило, у всех исследованных сортов с увеличением толщины зерновки в пределах фракции увеличивались и 2 других параметра — длина и ширина. Максимальные различия последних были во фракции 1,8.

У всех сортов озимой пшеницы объем зерновок возрастал адекватно увеличению размера фракции (табл. 1). Наиболее большим объемом зерновок характеризовались сорта Нана и Ивона. Зерновки остальных трех сортов мало различались по этому показателю.

Таблица 1

Объемы зерновок (мм^3) сортов озимой пшеницы

Сорт	Фракции зерновок, мм		
	1,8	2,5	2,9
Мироновская 808	15,5±0,2	33,0±0,3	47,6±0,4
Звезда	14,7±0,2	33,9±0,3	48,6±0,2
Нана	22,6±0,3	39,0±0,4	55,1±0,3
Ранняя 805	15,9±0,2	35,8±0,3	46,7±0,4
Ивона	17,0±0,2	34,9±0,3	53,1±0,3

Объем зерновок фракции 1,8 слабо коррелировал с массой 1000 зерен (табл. 2). Так, если наибольший объем зерновок был у сорта Нана, то максимальная масса 1000 зерен — у сорта Ивона. Во фракциях зерновок 2,5 и 2,9 наблюдалось хорошее соответствие между названными параметрами практически у всех исследованных сортов (табл. 1 и 2).

Удельная масса ($\text{мг}/\text{мм}^3$) зерновок увеличивалась по мере укрупнения фракций только у сортов Мироновская 808, Звезда и Нана, у двух других сортов четких закономерностей изменения данного показателя не выявлено. Наибольшей удельной массой во фракции 1,8 обладали зерновки сорта Ивона, во фракции 2,9 — сорта Мироновская 808.

Таблица 2

Масса 1000 зерен (г) сортов озимой пшеницы

Сорт	Фракции зерновок, мм		
	1,8	2,5	2,9
Мироновская 808	9,4±0,2	24,0±0,4	38,9±0,6
Звезда	9,4±0,2	23,5±0,5	38,3±0,5
Нана	9,8±0,2	28,6±0,5	42,9±0,5
Ранняя 805	10,2±0,3	27,3±0,4	34,9±0,8
Ивона	13,4±0,3	23,0±0,6	37,3±0,9

Таким образом, на основании полученных значений параметров зерновок различных фракций (щуплых, средних, крупных семян) практически невозможно ответить на вопрос о преимуществах и недостатках каждой из них в отношении потенциальной жизнеспособности будущих проростков. В связи с этим представлялось целесообразным рассмотреть соотношение эндосперм:зародыш для зерновок каждой фракции.

Массы зародыша и эндосперма варьировали в зависимости от

фракции зерна (т.е. объема зерновки) и от сорта в пределах одной фракции (табл. 3). Так, если во фракциях зерновок 2,5 и 2,9 масса эндосперма в среднем была соответственно в 2,4 и 3,8 раза выше, чем во фракции 1,8, то масса зародыша оказалась всего в 1,9 и 2,5 раза выше. Щуплые зерновки сорта Нана имели самое узкое соотношение эндосперм:зародыш, фракции 2,5 и 2,9 — самое широкое.

Таким образом, можно заключить, что у выполненных зерно-

Таблица 3

Масса эндосперма (числитель) и зародыша (знаменатель)
и их соотношение у сортов озимой пшеницы

Сорт	Фракции зерновок, мм					
	1,8		2,5		2,9	
	масса, $\text{мг} \cdot 10^{-3}$	отноше- ние	масса, $\text{мг} \cdot 10^{-3}$	отноше- ние	масса, $\text{мг} \cdot 10^{-3}$	отноше- ние
Мироновская 808	<u>234±3</u> 9±2	25,5	<u>540±32</u> 22±1	24,9	<u>939±32</u> 30±3	30,8
Звезда	<u>218±15</u> 9±0	24,2	<u>536±19</u> 18±5	29,5	<u>798±16</u> 22±4	35,5
Нана	<u>252±11</u> 13±2	20,0	<u>650±16</u> 16±1	39,4	<u>953±17</u> 23±2	41,8

вок озимой пшеницы по сравнению с щуплыми больше масса и

зародыша, особенно эндосперма, о чем свидетельствует расширение

соотношения между названными структурными элементами зерновки при увеличении объема последней.

Есть все основания полагать, что в период прорастания зерновок различных фракций (гетеротрофный этап питания проростков) обеспеченность метаболитами проростка, выросшего из выполненной зерновки в период формирования вегетативных органов, должна быть выше.

Морфофизиологическая оценка проростков показала (табл. 4), что у всех исследованных сортов сильных проростков (сумма баллов от 5 до 3) было больше во фракциях зерновок 2,5 и 2,9. Наибольшей силой роста отличались проростки сорта Нана во

всех трех фракциях. Сила роста проростков во фракции 1,8 не превышала 70%.

Отношение масс надземных частей и корней проростков не зависело от размера фракций семян. Однако сырая масса проростков (без зерновок) существенно зависела как от фракции семян, так и от сорта пшеницы. По сырой массе вегетативных органов проростков исследованные сорта составили ряд: Нана > Мироновская 808 > Звезда. Это говорит о том, что в процессе формирования вегетативных органов проростков мобилизация запасных веществ эндосперма зерновки у сортов Мироновская 808, особенно Нана, идет более высокими темпами.

Таблица 4

Морфофизиологическая оценка проростков из семян различных фракций зерновок озимой пшеницы (урожай 1995 г.)

Показатель	Мироновская 808			Звезда			Нана		
	фракции зерновок, мм								
	1,8	2,5	2,9	1,8	2,5	2,9	1,8	2,5	2,9
Количество проростков, шт., с оценкой, балл:									
5	5	8	11	8	15	15	11	15	17
4	9	5	19	8	18	15	12	16	17
3	7	8	14	12	12	12	12	13	14
Сила роста, %	42	80	86	57	90	82	70	87	95
Сырая масса, г:									
надземной части	0,9	4,1	4,1	2,2	3,2	3,0	2,4	7,1	6,8
корней	1,1	3,2	4,1	2,0	3,6	3,6	2,5	7,8	4,7
Отношение массы надземной части и корней	0,81	1,28	1,00	1,10	0,89	0,83	0,96	0,91	1,45

Как мы отмечали выше, причинами морфофизиологической разнокачественности семян озимой пшеницы являются разное место-

положение зерновок в колосе и их разное происхождение в связи с возрастом продуктивных побегов. Поэтому актуальным пред-

ставляется поиск оптимальной структуры стеблестоя (соотношение главный побег : боковые побеги) целостного растения пшеницы для конкретных условий почвенно-климатической зоны, водного и питательного режимов и сорта.

В производственных посевах лаборатории растениеводства на 3 сортах озимой пшеницы производились учет и анализ структуры урожая зерна растений 4 моделей (см. раздел «Методика»).

Однопобеговые растения (I модель) по числу зерен в колоссе пре-восходили главные побеги растений других моделей только у сорта Мироновская 808 (табл. 5). У сорта Звезда главные побеги в моделях II, III и IV (соответственно двух, трех и четырехпобеговые растения) превосходили по числу

зерен I модель. Это позволяет предположить существование конкуренции между главным и боковыми побегами у сорта Мироновская 808 и ее отсутствие при наличии 2—4 стеблей у сорта Звезда. У последнего в III и IV моделях отмечается даже некоторое усиление аттрактирующего эффекта у главного побега за счет боковых, так как число зерен в колосе на главном побеге этих моделей было на 8—10% больше (табл. 5). У сорта Нана сильная конкуренция между главным и боковыми побегами проявлялась у растений во II и III моделях, и лишь в IV модели обозначился эффект усиления аттракции, в результате чего число зерен в колосе однопобегового растения и главного побега растений IV модели сравнялось.

Таблица 5

Число зерен (шт.) в колосьях побегов различного порядка
у сортов озимой пшеницы (урожай 1996 г.)

Модель и вид побега	Мироновская 808	Звезда	Нана
I, главный	38,3±0,3	35,3±0,1	39,3±0,3
II:			
главный	30,6±0,2	35,6±0,1	29,3±0,3
боковой	25,0±0,3	22,6±0,1	17,3±0,2
III:			
главный	36,6±0,4	38,0±0,2	38,0±0,4
боковой 1-го порядка	32,0±0,2	25,0±0,2	31,6±0,4
» 2-го »	25,0±0,2	17,6±0,3	21,6±0,2
IV:			
главный	36,6±0,4	38,3±0,4	39,6±0,1
боковой 1-го порядка	24,6±0,3	32,0±0,1	25,0±0,1
» 2-го »	17,0±0,3	19,6±0,3	17,3±0,1
» 3-го »	15,6±0,3	10,3±0,4	17,3±0,2

Эффект кооперативного взаимодействия между главным и боковыми побегами особенно хорошо проявился у сорта Звезда в III

и IV моделях: с увеличением численности боковых побегов возрастало число зерен в колосе главного побега.

Наличие боковых побегов у исследованных сортов пшеницы лишь иногда отрицательно отражалось на массе зерна с главного побега (табл. 6). Так, у сорта Звезда это отмечалось в III модели, у сорта Нана — во II и IV моделях.

Во всех остальных случаях наличие боковых побегов практически не отражалось на массе зерна с главного побега.

Эффект дополнительного кооперативного взаимодействия между боковыми побегами у рас-

Таблица 6
Урожай зерна (г/растение) сортов озимой пшеницы
в зависимости от куститости (1996 г.)

Модель и вид побега	Мирновская 808	Звезда	Нана
I, главный побег	0,92±0,11	1,00±0,20	1,10±0,14
II:			
главный	0,92±0,15	1,10±0,18	0,80±0,12
боковой	0,60±0,14	0,80±0,14	0,70±0,11
всего	1,52	1,90	1,50
III:			
главный	0,80±0,06	0,70±0,12	1,20±0,15
боковой 1-го порядка	0,70±0,09	0,60±0,13	0,70±0,16
» 2-го »	0,66±0,11	0,60±0,14	0,60±0,05
всего	2,16	1,90	2,50
IV:			
главный	0,90±0,09	1,00±0,16	0,90±0,10
боковой 1-го порядка	0,85±0,11	0,90±0,08	0,90±0,12
» 2-го »	0,72±0,13	0,90±0,06	0,80±0,06
» 3-го »	0,70±0,11	0,80±0,10	0,60±0,09
всего	3,17	3,60	3,20

тений хорошо проявляется при сравнении массы зерна побегов 1-го и 2-го порядков в III и IV моделях.

Следует отметить, что при высеве семян озимой пшеницы из расчета 550 шт./м² (Мирновская 808, Нана) и 400 шт./м² (Звезда) наличие четырех продуктивных побегов (IV модель) не является пределом зерновой продуктивности в расчете на 1 растение (табл. 6). Особенно это характерно для сорта Звезда.

Оценивая соотношение фрак-

ций зерновок с побегов различного порядка, следует отметить (табл. 7), что положительный кооперативный эффект между главным и боковыми продуктивными побегами проявляется у всех исследованных сортов пшеницы. Данное положение особенно характерно для фракций зерновок 2,5 и 2,9. Доля этих фракций в урожае зерна с колоса практически не изменялась у колосьев боковых побегов всех порядков в III и IV моделях, а в некоторых случаях (например, у сорта Мирновская

808) доля этих фракций при увеличении числа боковых побегов даже возрастила (табл. 7).

Таким образом, морфофизиологическая характеристика зерновок различных фракций озимой

Содержание фракций зерна (%) в колосьях побегов различного порядка у озимой пшеницы (урожай 1996 г.)

Модель и вид побега	Мироновская 808				Звезда				Нана		
	фракции зерновок, мм										
	1,8	2,5	2,9	1,8	2,5	2,9	1,8	2,5	2,9		
I, главный побег	—	2,4	45,0	1,5	17,8	22,6	0,1	5,8	42,8		
II:											
главный	—	4,4	46,8	1,3	14,8	14,5	—	5,3	37,6		
боковой	—	6,1	40,5	0,6	19,1	16,0	—	2,7	18,3		
III:											
главный	—	2,1	43,0	1,4	19,2	28,2	—	5,3	48,5		
боковой 1-го порядка	—	0,9	28,7	0,6	15,8	21,5	—	7,1	41,3		
» 2-го »	—	—	16,9	—	6,7	7,5	—	4,3	20,2		
IV:											
главный	0,1	2,4	48,9	1,5	14,5	22,0	0,2	6,3	56,2		
боковой 1-го порядка	—	2,4	41,1	0,6	15,3	18,9	—	5,8	43,2		
» 2-го »	—	2,8	41,6	0,6	15,2	15,6	—	4,07	44,2		
» 3-го »	—	—	21,3	—	—	2,7	—	1,65	33,0		

пшеницы показала безусловное преимущество проростков из зерен фракций 2,9 и 2,5 (табл. 4). Между тем не было выявлено сильных различий в соотношении эндосперма : зародыш между фракциями крупных, средних и мелких зерновок. В этой связи есть основание предполагать, если зародыши щуплых и мелких зерновок являются физиологически полноценными (что требует специального экспериментального уточнения), то преимущество выполненных семян обусловлено большим объемом эндосперма. Представлялось также целесообразным изучить возможность ликвидации дефицита запасных питательных веществ у проростков, полученных из щуплых семян, путем обес-

печения элементами минерального питания в постгетеротрофный период их развития.

Улучшение обеспеченности проростков озимой пшеницы усвояемыми формами азота, фосфора и калия привело к увеличению урожая семян всех фракций (табл. 8). Тем не менее имеются сортовые различия в реакции растений на уровень обеспеченности элементами минерального питания. Наибольшей отзывчивостью в заданных условиях (см. раздел «Методика») отличался сорт Мироновская 808, у которого масса зерна всех фракций в варианте с удобрениями увеличилась в среднем в 19 раз, причем наиболее отзывчивыми оказались растения, выросшие из фракции зерновок

2,5. У сорта Нана отзывчивость на уровень минерального питания мало зависела от фракции зерновок.

Следует отметить, что улучшение условий питания существенно сократило «разрыв» в урожайности зерновок.

Таблица 8

Масса зерна пшеницы в зависимости от фракции семян при посеве по фонам без удобрений (числитель) и 90N90P90K (знаменатель)

Сорт	Масса зерна, г/сосуд			Щуплое и мелкое зерно, % к общей массе
	1,8 мм	2,5 мм	2,9 мм	
Мироновская 808	<u>2,4±0,1</u> 24,4±0,9	<u>2,4±0,1</u> 18,2±0,8	<u>1,8±0,2</u> 54,4±0,6	<u>36,3</u> 25,3
Звезда	<u>6,0±0,2</u> 18,3±0,4	<u>4,2±0,4</u> 30,0±0,6	<u>5,4±0,3</u> 24,1±0,7	<u>38,5</u> 25,3
Нана	<u>6,0±0,5</u> 24,0±1,1	<u>6,0±0,6</u> 30,2±0,4	<u>6,0±0,3</u> 30,4±0,6	<u>33,3</u> 28,4

ности растений, выращенных из семян крупной и средней фракций, с одной стороны, и из щуплых семян, с другой (табл. 8).

Так, если в варианте без удобрений урожай зерна у сорта Мироновская 808 в варианте с семенами щуплой и мелкой фракции составил 36% общего урожая, то при внесении удобрений он снизился до 25%. Аналогичная тенденция отмечалась и у других двух сортов пшеницы.

Таким образом, внесение минеральных удобрений положительно отражается на урожае зерна растений, выращиваемых из щуплых семян. Однако отрицательные последствия высеяния мелких и щуплых семян полностью не ликвидируются за счет улучшения обеспеченности растений элементами минерального питания. По всей видимости, причины неадекватной реакции проростков из щуплых и мелких семян с меньшей массой эндосперма, чем у хорошо выполненных зерновок, на обес-

печенность элементами питания могут быть установлены при изучении гормонального баланса зерновок разных фракций.

Заключение

Следует считать твердо установленным наличие физиологической разнокачественности зерновок целостного растения озимой пшеницы, что оказывается на качестве посевного материала. Традиционно используемое в производственных условиях фракционирование семян по линейным параметрам не исключает возможности определенного «смещивания» фракций. Сила же роста проростков в большей степени зависит от объема зерновок, соотношения эндосперм : зародыш, объема эндосперма, а также, возможно, от гормонального статуса зародышей различных фракций зерновок.

Данное положение подтверждается результатами морфофизиологической оценки проростков из

зерновок, откалиброванных на круглых ситах. Установлено, что она зависит не только от фракции семян, из которых получены проростки, но также от сорта озимой пшеницы.

Увеличение числа продуктивных побегов у любого сорта приводило к некоторому росту доли щуплых и мелких семян в их урожае. Однако наличие 4 продуктивных побегов у озимой пшеницы при высеве 400—550 семян на 1 м² не является пределом зерновой продуктивности в расчете на 1 растение.

Вследствие биологических особенностей изучаемых сортов озимой пшеницы последние по-разному отзывались на улучшение обеспеченности растений азотом, фосфором и калием, о чем можно судить по изменению соотношения между реакциями зерновок. Кроме этого улучшение обеспеченности NPK в постгетеротрофный период проростков, полученных из мелких семян, неполностью ликвидировало отрицательный эффект их морфофицио-

логических характеристик, влияющих на урожай зерна. Выяснение причин неадекватной реакции проростков из мелких и щуплых семян на уровень минерального питания должно быть связано, по нашему мнению, с изучением гормонального баланса семян различной степени выполненностии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. — 2. Гриценко В.В., Калошина З.М. Семеноведение полевых культур. М.: Колос, 1984. — 3. Доспехов Б.А. Методика опыта (с основами статистической обработки результатов исследования). М.: Агропромиздат, 1985. — 4. Макрушин Н.М. Основы гетеросперматологии. М.: Агропромиздат, 1989. — 5. Практикум по физиологии растений / Под ред. Н.Н. Третьякова). — М.: Агропромиздат, 1990. — 6. Dodds M. — Canad. J. Plant Sci., 1979, vol. 59, N 2, p. 321—328. — 7. Gebeyehou G. — Crop Sci., 1982, N 22, p. 287—290.

Статья поступила 22 октября 1997 г.

SUMMARY

In a series of laboratory, greenhouse and commercial experiments physiological difference in quality of caryopses of winter wheat varieties in fractional composition, volume, weight of 1000 caryopses, endosperm: embryo relationship, specific weight and other indices depending on variety, an order of side shoot, supply of N, P and K were investigated.

A detailed characteristic of caryopsis fractions 1.8, 2.5 and 2.9 mm is presented, morphophysiological estimation of sprouts produced from them has been done, supplement from shoots of different order into total yield of grain from a plant has been evaluated, the possibility of partial elimination of morphophysiological difference in quality at the expense of better providing plants with N, P and K has been indicated.