

УДК 581.1:633.15

## ФОРМИРОВАНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ У РАЗНЫХ ЭКОТИПОВ КУКУРУЗЫ ПРИ ЗАГУЩЕНИИ

Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, Е. И. КОШКИН, Е. Ф. БИЗЯЕВ, М. В. МОТОРИНА,  
Н. М. МАЙДЕБУРА, В. А. СЕННИКОВ  
(Кафедра физиологии растений)

В полевых опытах изучали особенности роста растений и ряд показателей работы ассимиляционного аппарата у интенсивного гибрида современной селекции КВС 701 и менее продуктивного сорта Воронежская 76 при густоте стояния 5 и 20 растений на 1 м<sup>2</sup>.

Повышенная продуктивность гибрида в сравнении с сортом независимо от условий года и густоты посева обусловлена более быстрым разворачиванием мощного листового аппарата, большими углом отклонения листьев от стебля (эректоидностью), удельной поверхностной плотностью верхних листьев, продолжительностью периода максимальных приростов, значениями ФСП и ЧПФ. Особенно заметно преимущество гибрида проявилось в разреженном посеве и при благоприятных погодных условиях.

В последние годы в производство внедрен ряд высокопродуктивных гибридов кукурузы. Однако многие аспекты агротехники данных гибридов, в том числе реакция на загущение, изучены недостаточно, что затрудняет их широкое возделывание по интенсивной технологии. В связи с этим нами проводилось сравнительное физиологическое изучение гибрида кукурузы современной селекции и старого сорта в полевых условиях при разной густоте посева. Особое внимание было уделено формированию початков, определяющих качество урожая кукурузы при выращивании на силос.

### Методика

Экспериментальная работа выполнена в течение 1983—1984 гг. в полевом стационарном опыте на метеорологической станции им. В. А. Михельсона Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева. Объектом исследований служили два экотипа кукурузы, относящиеся к одной группе по скороспелости, но обладающие разной потенциальной продуктивностью: интенсивный гибрид современной селекции КВС 701 (ФРГ) и менее продуктивный стародавний сорт Воронежская 76.

Почва опытного участка дерново-слабоподзолистая среднесуглинистая. Глубина пахотного горизонта 18—22 см, рН сол 5,4—6,0. Содержание легкогидролизуемого азота 4,4, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> (по Кирсанову) — 14,8 и K<sub>2</sub>O (по Масловой)—7,9 мг на 100 г. Агротехника общепринятая для Нечерноземной зоны. Способ посева ручной. Глубина заделки семян 2,5—3 см. Густота стояния в период уборки 5 (контроль) и 20 (опыт)

растений на 1 м<sup>2</sup>. Общая площадь делянки составляла 60, учетная — 40 м<sup>2</sup>. Опыты проводили в 3-кратной повторности, расположение вариантов в повторениях рендомизированное.

Нормы внесения удобрений под кукурузу по годам рассчитывали исходя из выноса основных элементов минерального питания с планируемым урожаем и эффективного плодородия почвы.

Методика наблюдений за развитием растений, а также определение биометрических показателей общепринятые. Экспериментальные данные подвергали математической обработке [3].

В 1983 г. весна и лето были засушливыми, поэтому в фазу 3—4 листьев провели полив (оросительная норма 300 м<sup>3</sup>/га). 1984 год отличался обилием осадков и прохладной погодой. Такие колебания погодных условий типичны для Центрального района Нечерноземной зоны РСФСР.

### Результаты

В 1983 г. у гибрида и сорта до фазы 11—12 листьев темпы развития были одинаковыми. Выметывание у гибрида наступало на 1—3 дн., а цветение початка на 3—5 дн. раньше, чем у сорта. В результате гибрид-

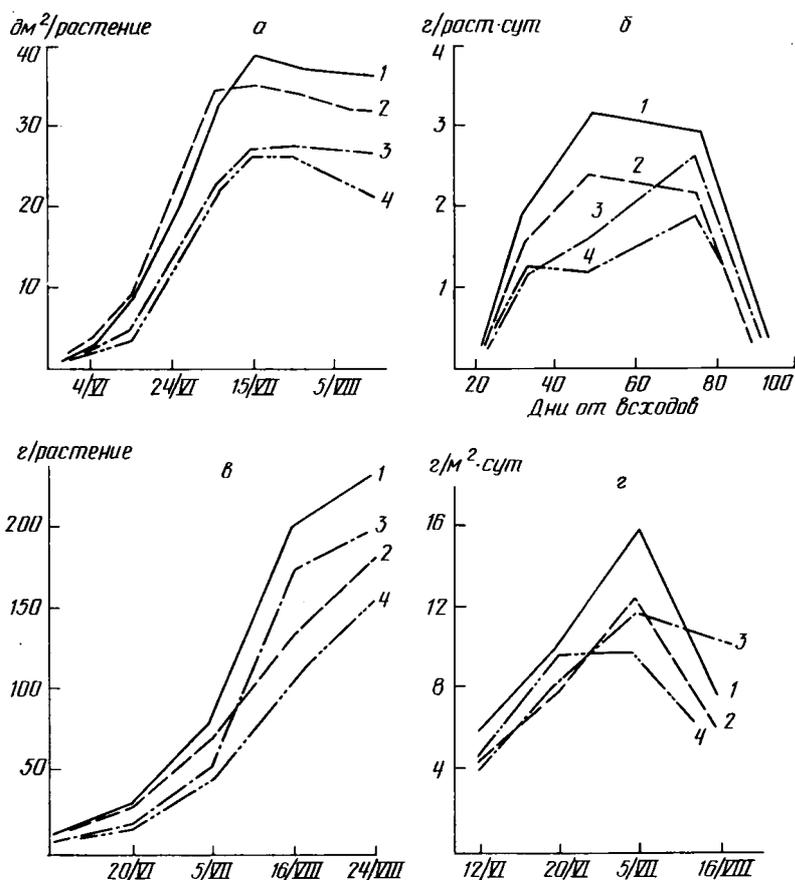


Рис. 1. Площадь листьев (а), прирост сухого вещества (б), накопление биомассы (в) и чистая продуктивность фотосинтеза (г) кукурузы в зависимости от густоты стояния растений (1983 г.).

1, 2 — КВС 701; 3, 4 — Воронежская 76; 1, 3 — контроль; 2, 4 — опыт.

ные растения достигли фазы молочно-восковой спелости, а у сорта это наблюдалось только у единичных растений.

В 1984 г. у обоих экотипов появление всходов и развертывание 3-го и 4-го листьев отмечались на 1 нед позже, чем в 1983 г., что объясняется недостатком влаги в почве. У сорта отставание в развитии наблюдалось и в последующем, что выразилось в увеличении периода от появления 3-го и 4-го листьев до фазы 9—10 листьев. Далее до фазы цветения початка темпы развития у гибрида были такими же, как в 1983 г., но фаза молочной спелости наступила раньше, период от цветения до молочной спелости был на 15 дн. меньше. В результате в 1984 г. у гибрида отмечено наступление восковой, а у сорта — молочно-восковой спелости зерна.

Увеличение густоты стояния мало сказалось на темпах развития кукурузы в фазу вегетативного роста. Однако наступление молочно-восковой спелости у гибрида при загущении в сравнении с контролем задержалось на 2—3 дн., а у сорта — на 2 и 10 дн. соответственно в 1983 и 1984 гг.

По данным [13], отставание в развитии генеративных органов кукурузы в загущенных посевах начинается уже на ранних этапах роста, причем в большей степени угнетается развитие женских соцветий (початков), чем мужских (метелок).

В 1983 г. к моменту уборки влажность зерна в контроле у гибрида составила 46, а у сорта — 51 %. При загущении влажность зерна была соответственно 51 и 54 %.

Скорость нарастания площади листьев кукурузы в начале вегетации

Угол отклонения листьев от стебля кукурузы (град) 25/VII—83 г.

Вариант	№ листа									
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Контроль	38	32	29	28	32	30	27	25	25	31
	42	39	35	34	43	34	38	39	32	40
Опыт	23	23	20	23	23	24	26	28	34	32
	27	30	24	25	26	23	29	34	42	41

Примечание. Здесь и в последующих таблицах в числителе — КВС 701, в знаменателе — Воронежская 76.

оказывалась невысокой (рис. 1, *a*), но затем увеличивалась и достигала максимума незадолго до выметывания. У гибрида при загущении площадь листовой поверхности у одного растения была больше, чем в контроле; у сорта при загущении этот показатель в течение всего периода вегетации был меньше, чем в контроле (рис. 1, *a*). Однако это преимущество гибрида в опытном варианте сохранялось лишь до фазы выметывания, после чего площадь ассимиляционного аппарата оказывалась больше в контроле. Видимо, в этот период начинается сильное ценотическое взаимодействие. В результате площадь листьев одного растения гибрида при загущении в начале генеративной фазы была на 2,5—3,0 дм<sup>2</sup> меньше, чем в контроле. К концу вегетации эта разница увеличилась вследствие более быстрого отмирания листьев нижних ярусов в загущенном посеве.

Максимальная площадь листьев в загущенном посеве у гибрида составляла 7,2, у сорта — 5,0 м<sup>2</sup>•м<sup>-2</sup>; в контроле — соответственно 1,9 и 1,5 м<sup>2</sup>•м<sup>-2</sup>. Следовательно, гибрид современной селекции в сравнении с сортом формирует большую листовую поверхность. Аналогичная закономерность отмечалась и у современных высокопродуктивных сортов других культур [6—9].

Поверхность листьев одного растения гибрида и сорта при загущении уменьшалась по сравнению с контролем примерно одинаково. Сопоставление этих результатов с данными по архитектонике растений в посеве показало, что независимо от густоты стояния угол отклонения листьев от стебля у гибрида на 5—7° меньше, чем у сорта (табл. 1). Загущение посева у обоих экотипов приводило к уменьшению этого показателя у листьев среднего яруса, и только у самых верхних листьев, находящихся на прямом свету, он оставался примерно одинаковым как в контроле, так и в опыте.

Отмечено [10, 12], что в фитоценозах листья адаптируются к наиболее выгоднейшему использованию лучистой энергии. Если индекс листовой поверхности (ИЛП) посева превышает 2—3, то растительный покров с более вертикальными листьями обладает и более высоким газообменом, чем растительный покров с горизонтальными листьями. Преимущества такого расположения листьев наиболее заметны в тропиках, они менее выражены на высоких широтах [12].

Измерение радиации по профилю посева показало, что в загущенном посеве освещенность листьев нижних ярусов у гибрида на 4—5 % выше, чем у сорта, т. е. у гибрида складывается более благоприятный световой режим благодаря более компактной архитектонике листового аппарата. В разреженном посеве четких различий между экотипами обнаружено не было. В загущенном посеве пропускание лучистой энергии составило 8—24 %, в разреженном — 20—40 % к интегральной радиации. Полученные результаты хорошо согласуются с данными исследований [13], в которых пропускание солнечной радиации при ИЛП, равном 6, составило 13—22 %.

В формировании урожая заметную роль играет удельная поверх-

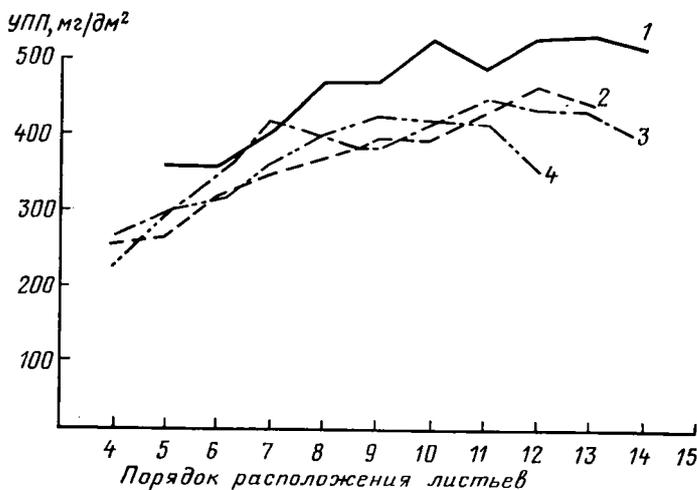


Рис. 2. Удельная поверхностная плотность листьев кукурузы при разной густоте посева. Обозначения те же, что на рис. 1.

ностная плотность (УПП) листьев. По современным представлениям она косвенно отражает концентрацию хлоропластов, повышенные УПП соответствуют более высокому плато светового насыщения фотосинтеза [12].

У обоих экотипов УПП возрасла от нижнего яруса листьев к верхнему (рис. 2). В разреженном посеве значения этого показателя были выше, чем при загущении, особенно у листьев среднего яруса. У гибрида в сравнении с сортом отмечалось большее возрастание УПП в разреженном посеве, чем в загущенном, что подтверждает отмеченное ранее большее светолюбив гибрида [15].

Среднесуточные приросты сухого вещества у обоих экотипов в начале вегетации были невысокие (рис. 1, б). Примерно за 2 нед до выметывания накопление биомассы резко увеличивалось. У гибрида в 1983 г. данный показатель составил 1,7 в загущенном и 2,0 г•раст.<sup>-1</sup>•сут.<sup>-1</sup> в разреженном посеве. Среднесуточный прирост биомассы у гибрида достигал максимума в фазу выметывания: соответственно 2,4 и 3,2 г•раст.<sup>-1</sup>•сут.<sup>-1</sup> и сохранялся примерно на этом же уровне еще около месяца. У сорта он был наибольшим в фазу налива зерна: 2,0 и 2,8 раст.<sup>-1</sup>•сут.<sup>-1</sup>, затем быстро уменьшался. Таким образом, период максимального прироста биомассы у сорта был значительно короче, а значения этого показателя ниже, чем у гибрида. Вместе с тем роль периода максимального прироста биомассы для формирования урожая велика, поскольку в это время в течение лишь одной декады может создаваться около 30 % урожая [1].

На завершающем этапе развития темпы накопления сухого вещества у обоих экотипов снижались как в разреженном, так и в загущенном посеве. По продуктивности, учитываемой в конце вегетации (молочно-восковая спелость), гибрид превосходил сорт во всех вариантах опыта (рис. 1, в). Однако уменьшение сухой массы растения при увеличении плотности стеблестоя в 1983 г. составило 36 % для гибрида и 24 % для сорта. В 1984 г. снижение этого показателя при загущении усилилось и равнялось у гибрида и сорта примерно 50 %.

Следовательно, с загущением посева продуктивность одного растения снижается. Это снижение компенсируется увеличением сбора сухого вещества. Однако в данном случае часто снижается семенная продуктивность. В связи с этим представляют интерес данные о накоплении и распределении сухого вещества в органах, в том числе початках, в ходе вегетации. Наши исследования показали, что накопление сухого вещества до фазы выметывания у кукурузы идет преимущественно за счет листьев и стебля. Так, в фазу 9 листьев до 47 % сухого вещества у гибрида и до 40—45 % у сорта приходилось на долю листьев (табл. 2).

Распределение сухого вещества по органам кукурузы в онтогенезе  
(% к сухой массе целого растения), 1983 г.

Орган растения	9 листьев	12 листьев	Выметывание	Конец формирования початка	Молочная спелость	Молочно-восковая спелость
Контроль						
Лист	47	42	29	14	13	10
	40	48	35	16	10	9
Стебель	29	35	49	41	35	31
	31	36	41	41	30	31
Корни	24	23	22	12	8	6
	29	16	24	10	8	6
Початок				33	44	53
				33	52	54
Опыт						
Лист	47	44	29	18	17	8
	45	×	34	20	15	9
Стебель	30	35	53	46	47	36
	29	×	41	39	39	31
Корни	23	21	18	10	11	7
	26	×	25	10	10	7
Початок				26	25	49
				31	36	53

Примечание. × — не определяли.

Доля стебля в этот период составляла 29—31 %. К фазе выметывания доля листьев снижалась до 29 % у гибрида и до 35 % у сорта и одновременно возрастала соответственно до 56 и 41 % доля стебля, что связано с интенсивным ростом верхних междоузлий в период выметывания. Доля початков в фазу молочной спелости составляла в разреженном посеве 44 и 52 %, а в загущенном — лишь 25 и 36 % (т. е. гибрид по этому показателю заметно уступал сорту).

По данным [18], накопление сухого вещества в початках в период налива зерна на 90 % обеспечивается за счет продуктов текущего фотосинтеза, а 10 % транспортируется из стеблей. Можно полагать, что отмеченная выше большая доля стебля в общей массе растения у гибрида может обусловить определенное преимущество его при неблагоприятных метеорологических условиях, а также на заключительных этапах налива зерна. Видимо, поэтому в контроле к фазе молочно-восковой спелости вклад початков в сухую массу растения у изучаемых экотипов выравнивался и составлял 53 % у гибрида и 54 % у сорта, а при загущении — соответственно 49 и 53 %. Таким образом, разница по этому показателю между гибридом и сортом уменьшилась в пользу последнего с 11 % в фазу молочной спелости до 4 % в фазу молочно-восковой спелости. Более заметное возрастание доли початков в сухой массе растения у гибрида на последнем этапе созревания, возможно, обусловлено увеличением оттока из стебля. Однако с повышением густоты посева средняя масса початка, его озерненность, выход зерна, масса 1000 семян уменьшались, т. е. зерновая продуктивность снижалась за счет всех элементов урожая (табл. 3).

Следовательно, в процессе адаптации кукурузы к условиям загущения затрагиваются формообразовательные процессы на уровне всех органов. В онтогенезе соотношение органов изменяется таким образом, чтобы обеспечить максимальную продуктивность особи в данных условиях выращивания [4, 11, 17]. Важно отметить, что в наших опытах у гибрида, особенно при загущении, в сухой массе растения выше была доля

Продуктивность экотипов кукурузы (на 1 растение). 1983 г.

Вариант	Сухая масса, г			Количество рядов зерен	Количество зерен		Влажность зерна, %
	целого растения	зерна в початке	1000 зерен		в ряду	в початке	
Контроль	232,0	86,9	233,8	13,2	28,0	367,6	46
	155,0	59,1	148,9	13,6	29,2	397,1	51
Опыт	147,0	51,7	176,6	11,6	25,6	292,4	51
	119,0	42,7	142,3	12,0	25,0	300,0	54

стебля, а у сорта — доля листьев и листовая обеспеченность надземной массы.

Некоторые исследователи [5, 12] степень ценотического взаимодействия в посеве определяют по разности общей сухой биомассы растений, выращенных при отсутствии затенения друг другом и в условиях затенения. Анализ наших данных, полученных по этой же методике, показал, что до фазы выметывания характер роста общей сухой массы был прямолинейным в обоих вариантах, а затем при загущении прямолинейность нарушалась, т. е. начиналось ценотическое взаимодействие.

В посеве кукурузы, как и в опытах с томатом [5] и картофелем [12], ценотическое взаимодействие проявляется примерно при одной и той же сухой биомассе (около 400 г/м<sup>2</sup>). Таким образом, эффект ценотического действия для посевов с одинаковой общей сухой биомассой растений не зависит от того, за счет чего получена эта сухая биомасса: большего числа растений с меньшей сухой биомассой каждого из них или же меньшего числа растений, но с большей сухой биомассой.

По нашим данным, ценотическое взаимодействие у корней начинается при накоплении биомассы примерно 170—180 г/м<sup>2</sup>, т. е. значительно раньше, чем у надземной части, что, вероятно, и является одной из причин снижения продуктивности растений при загущении [2, 13].

В 1983 г. ЧПФ возрастала в ходе онтогенеза растений и достигала максимума в фазу выметывания как в контроле, так и при загущении (рис. 1, з). При этом у гибрида в разреженном посеве в течение вегетации она была значительно выше, чем у сорта, за исключением фазы молочно-восковой спелости, когда выявились некоторые преимущества сорта. Это, видимо, объясняется тем, что к этой фазе листья гибрида более старые. В загущенном посеве, напротив, в начальные фазы развития при отсутствии ценотического взаимодействия более высокую ЧПФ имел сорт (рис. 1, г), а с переходом к генеративной фазе — гибрид. Максимальные значения ЧПФ у гибрида и сорта составили соответственно в контроле 16 и 12,5, а в опыте — 12,4 и 10,5 г•м<sup>-2</sup>•сут<sup>-1</sup>. Как отмечалось выше, при загущении посева растет общая площадь листьев в расчете на единицу площади посева и снижается эффективность работы листьев из-за взаимозатенения.

В отличие от 1983 г. в течение вегетации 1984 г. отмечено два максимума ЧПФ, особенно заметно выраженные у гибрида в контроле. Первый максимум в период выметывания — цветения был связан с резким усилением ростовых процессов и определялся повышением функциональной активности листьев, второй — в фазу налива зерна (до 15 г•м<sup>-2</sup>•сут<sup>-1</sup>) — был обусловлен ускоренным потреблением ассимилятов при наливе зерна. По данным [16], у кукурузы ЧПФ наиболее высока перед выметыванием, а также в период налива зерна и в оптимальных условиях достигает 10—17 г•м<sup>-2</sup>•сут<sup>-1</sup>.

В 1984 г. после фазы выметывания наблюдалось резкое снижение ЧПФ (рис. 1, г), особенно в разреженном посеве, что связано с ухудшением погоды, в первую очередь продолжительным понижением температуры. Значения ЧПФ у сорта в разреженном посеве в этот период состав-

ляли  $1,3 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ , а у гибрида даже уменьшалась масса растения. Подобное явление отмечалось также в период с 26 июня по 9 июля, причем снижение ЧПФ у гибрида было выражено значительно сильнее, чем у сорта, что, видимо, обусловлено его меньшей холодостойкостью [14].

Меньшее снижение ЧПФ при загущении в ответ на похолодание (особенно у гибрида) объясняется тем, что в густом посеве создается более благоприятный микроклимат, чем в разреженном, к тому же гибрид отличается большей облиственностью. По литературным данным [10] с увеличением индекса листовой поверхности с 2 до 6 температурный оптимум фотосинтеза уменьшается на  $12^\circ$  (в  $33$  до  $21^\circ$ ). Вследствие этого с понижением температуры воздуха уровень фотосинтеза в загущенном посеве снижается менее значительно.

### Заключение

Независимо от густоты стояния и метеорологических условий вегетационного периода современный гибрид КВС 701 отличался от старого сорта Воронежская 76 более быстрым нарастанием мощного листового аппарата, высокими УПП и эректоидностью, большими скоростью роста и продолжительностью периода максимальных приростов. В результате у гибрида формировались большая биомасса в расчете на растение и на  $1 \text{ м}^2$ , а также более зрелые початки. Однако реакция на загущение у гибрида была выражена сильнее, чем у сорта. Так, надземная масса 1 растения гибрида в контроле оказалась в  $1,8$ — $2,0$  раза больше, чем при загущении, а у сорта — лишь в  $1,3$ — $1,8$  раза больше. При этом доля початков в сухой массе растения у гибрида снижалась, а у сорта оставалась неизменной.

Накопление большей биомассы у гибрида частично можно объяснить более высокими значениями ЧПФ, особенно в контроле. Однако при неблагоприятных метеорологических условиях. (1984 г.) это превосходство терялось главным образом вследствие более заметного снижения ЧПФ. Различия по накоплению биомассы между экотипами при этом также уменьшались, что объясняется меньшей холодостойкостью гибрида.

Преимущество гибрида по отношению к сорту в накоплении биомассы, в том числе и в общей массе початков в загущенном посеве может свидетельствовать о более высокой его теневыносливости в ценозе. В то же время в разреженном посеве более высокая продуктивность гибрида свидетельствует о большей светолюбивости гибрида и более эффективном использовании высокой ФАР, чем у сорта.

Сказанное выше позволяет характеризовать гибрид как достаточно пластичный экотип, его можно успешно возделывать при относительно широком диапазоне густоты стояния.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Вавилов П. П., Болотова Е. С. ская регуляция формирования активности Нормы высева, густоты стояния растений фотосинтетического аппарата. — В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 146—164. — 7. Н а с ы р о в Ю. С. Генетика фотосинтеза в связи с проблемами селекции. С.-х. биология, 1982, т. XVII, № 6, с. 334—340. — 8. Н и ч и п о р о в и ч А. А. Теория фотосинтетической продуктивности растений и рациональные направления селекции на повышение продуктивности. — В кн.: Физиолого-генет. основы повышения продуктивности зерновых культур. — М.: Колос, 1975, с. 5—14. — 9. Н и ч и п о р о в и ч А. А. Потенциальная продуктивность растений и принципы оптимального ее использования. — С.-х. биология, 1979, т. XIV, № 6, с. 683—694. — 10. Р о с с Ю. К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. — Л.: Гидрометеиздат,

1975. — **11.** Сиротенко О. Д. Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивности агроэкосистем. — М.: Гидрометеиздат, 1981. — **12.** Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. — М.: Гидрометеиздат, 1984. — **13.** Третьяков Н. Н. Кукуруза в Нечерноземной зоне. — М.: Колос, 1974. — **14.** Третьяков Н. Н., Моторина М. В., Кошкин Е. И., Бизяев Е. Ф. Реакция кукурузы на действие пониженных температур в разные фазы вегетации. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 5, с. 103—110. — **15.** Третьяков Н. Н., Моторина М. В., Кошкин Е. И., Би-

зияев Е. Ф. Особенности адаптации генотипов кукурузы к различным уровням освещенности. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 5, с. 109—119. — **16.** Устенко Г. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах как основа формирования высоких урожаев. — В кн.: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 37—76. — **17.** Шулгин А. И., Щербина И. П. Адаптивность продуктивности пшеницы. — Биол. науки, 1981, № 10, с. 5. — **18.** Jamagishi J. — J. of. the calcul. agr. Hokkaido Univ., 1978, vol. 59, N 1, p. 60—129.

Статья поступила 5 января 1987 г.

## SUMMARY

Growth habit, relationship between organs and a number of characteristics of assimilation mechanism activity in intensive hybrid of recent selection KVS 701 and in less productive old variety Vorenezhskaja 76 with stand density 5 and 20 plants were studied in field experiments. Higher productivity of the hybrid as compared to that of the variety, irrespective of weather conditions and planting density, is due to more rapid uncurling of heavy foliage, high erectoidy and specific surface density of upper leaves, long period of maximum accretion, as well as to photosynthetic potential values and net productivity of photosynthesis. The advantages of the hybrid are especially noticeable in thinned stands and under favourable weather conditions.