

УДК 633.15:581.12'13:535.241.46

## ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ ДВУХ ГЕНОТИПОВ КУКУРУЗЫ К РАЗЛИЧНЫМ УРОВНЯМ ОБЛУЧЕННОСТИ

Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, Е. И. КОШКИН, М. В. МОТОРИНА, Е. Ф. БИЗЯЕВ

(Кафедра физиологии растений)

В странах интенсивного кукурузоводства широко ведутся исследования возможностей увеличения выхода продукции с единицы площади за счет загущения посевов кукурузы. Установлено преимущество теневыносливых форм в таких посевах [29, 34]. Основной акцент в работе делается на поиск гибридов, обеспечивающих высокую урожайность в широком диапазоне больших густот стояния. Проблема эта имеет и другой, не менее важный аспект — более экономное использование влаги растениями в загущенных посевах в засушливых условиях [21].

Характер протекания основных физиологических процессов при разной интенсивности ФАР необходимо в первую очередь изучать во время вегетативного роста растений. От интенсивности фотосинтеза и дыхания в этот период зависит обеспеченность энергией всех функций растения и его структурной организации.

На целом ряде культур — пшенице [2, 6], кукурузе [3], томатах [25 и др.] — показана перспективность отбора теневыносливых форм. Установлено, что в пределах вида имеются формы, сохраняющие высокую продуктивность при выращивании в условиях пониженной освещенности. Исследователями предложены критерии отбора на теневыносливость, сделаны некоторые рекомендации селекционерам.

В задачу наших исследований входило изучение некоторых особенностей роста и развития, а также фотосинтетического и дыхательного газообмена у кукурузы двух генотипов разных лет селекции при различной освещенности.

### Объект и методика исследований

В опытах, которые проводились в 1983—1984 гг., использовали относительно малопродуктивный сорт стародавней селекции Воронежская 76 и интенсивный высокопродуктивный гибрид современной селекции КВС 701 (ФРГ), относящиеся к группе раннеспелых.

Выращивали по одному растению в сосуде, содержащем 6 кг песка, на 1,5 нормы смеси Арнона — Хогланда под ксеноновыми лампами ДКСТЛ-10000 и лампами ДРИ-2000-6 до фазы выметывания. Влажность корнеобитаемой среды поддерживали на уровне 65—70 % НВ путем ежедневных поливов. Длина дня — 16 ч, дневная и ночная температуры — соответственно 28 и 20 °С.

Три опытных стационарных уровня освещенности обеспечивали с помощью марлевых экранов и удалением стеллажа с растениями от источника света:

160 Вт ФАР на 1 м<sup>2</sup> (контроль) — в дальнейшем эту облученность будем называть высокой; она равна при указанном фотопериоде суточной дозе радиации в июньский день на широте г. Москвы;

80 Вт ФАР (средняя освещенность) — определена как интенсивность радиации приспособления для кукурузы [19];

40 Вт ФАР (низкая освещенность).

Для создания в камерах объемного света использовали боковые отражатели из металлизированной светоотражающей пленки.

В ходе опытов отмечали даты наступления фазы 6, 9 листьев и выметывания метелки. В указанные фазы определяли этапы органогенеза репродуктивных органов [10], площадь ассимиляционного аппарата и накопление сухой массы органов, удельную поверхностную плотность листьев (УПП). Интенсивность газообмена органов растения измеряли с помощью ИК-газоанализатора ГИП-10 МБ 2А и соответствующих приспособлений. При расчете коэффициента эффективности роста (КЭР) целого растения использовали данные о накоплении сухого вещества органами и интенсивности их дыхания.

В статье приводятся усредненные данные двух серий опыта.

## Продолжительность межфазных периодов

Низкая освещенность особенно сильно воздействовала на длительность периода всходы — фаза 9 листьев, которая в этом варианте была на 6—11 дней больше, чем при высокой освещенности (табл. 1). При средней освещенности значение этого показателя оказалось близким к его значению в варианте высокой освещенности. Длительность периода 9 листьев — выметывание метелки практически не зависела от радиационного режима.

Известно, что у большинства видов покрытосеменных I этап органогенеза конуса нарастания проходит еще при формировании семени [10]. Влияние радиационного режима на развитие растений отмечается на более поздних этапах органогенеза (прежде всего на II—V), когда формируется вегетативная сфера растения и подготавливается переход к генеративному развитию. Именно в этот период проявилась различная реакция изучаемых генотипов на высокую освещенность. Так, гибрид в этом варианте в среднем на 1—3 дня быстрее прошел соответствующие фазы развития, чем сорт. Некоторые исследователи [25] склонны объяснять указанное явление неодинаковой адаптационной способностью генотипов к высокой или низкой освещенности, что и влияет на продолжительность этапов органогенеза. Следует также отметить, что в условиях нашего опыта при высокой и средней освещенности фаза выметывания метелки отмечалась через 35 дней. В полевых условиях для этого требуется 50—55 дней [4], т. е. в фитотроне развитие растений значительно ускоряется. Подтверждением сказанного может служить анализ развития репродуктивных органов. Так, если в условиях полевого опыта II и III этапы органогенеза метелки у кукурузы отмечаются соответственно в фазу 5—6 и 8—9 листьев [4], в фитотроне в аналогичные фазы отмечены V—VII этапы.

Из-за ускоренного развития кукурузы на начальных этапах нам не удалось детально проанализировать органогенез початка в этот период. Однако данные по онтогенезу метелки и початка (в фазу выметывания) свидетельствуют о том, что лишь низкая освещенность увеличивает (и примерно одинаково) у рассматриваемых генотипов продолжительность некоторых этапов онтогенеза генеративных органов, вследствие чего развитие метелки запаздывает на один этап, а початка — на два этапа. Таким образом, в различных условиях выращивания при равном числе листьев генеративные органы кукурузы могут находиться на разных этапах развития, что необходимо учитывать в исследованиях [10]. В нашем опыте отмечалось ускорение прохождения этапов органогенеза генеративных органов при всех уровнях освещенности, в результате чего продолжительность периода от всходов до выметывания составила при низкой освещенности 47 дней у обоих генотипов, при средней — 34 и 35,

Т а б л и ц а 1

**Продолжительность межфазных периодов (дни) и этапы органогенеза метелки (М) и початка (П) кукурузы КВС 701 и Воронежской 76\***

Период	40 Вт/м <sup>2</sup>		80 Вт/м <sup>2</sup>		160 Вт/м <sup>2</sup>	
	длительность периода	этап	длительность периода	этап	длительность периода	этап
Всходы — 6 листьев	20	VM	14	VM	14	VM
	20		15		17	
6—9 листьев	13	VIM	6	VIIM	8	VIIM
	13		6		10	
9 листьев — выметывание метелки	14	VIIMIVП	14	VIIMVIP	13	VIIMVIP
	14		14		13	

\* В этой и последующих таблицах в числителе данные по КВС 701, в знаменателе — по Воронежской 76.

при высокой — 35 и 40 дней соответственно у гибрида и сорта, что примерно на 10—15 дней меньше, чем в полевых условиях [4]. Снижение уровня освещенности до 40 Вт/м<sup>2</sup> ведет к замедлению развития обоих генотипов только в начальную фазу (всходы — 9 листьев).

### Формирование ассимиляционного аппарата и накопление сухого вещества

Темпы увеличения листовой поверхности у изучаемых генотипов в онтогенезе существенно различались (рис. 1). Гибрид КВС 701 в сравнении с сортом Воронежская 76 характеризовался более быстрым формированием ассимиляционного аппарата на ранних этапах онтогенеза (фазы 6 и 9 листьев) и большей его площадью при всех уровнях освещенности. Известно, что растения кукурузы до фазы 3—4 листьев обеспечиваются питательными веществами эндосперма. В связи с этим более крупные семена гибрида дают своеобразный «стартовый» эффект, выражающийся в более быстром формировании листового аппарата в начале роста и сохранении этого влияния в последующий период. Определенную роль здесь может играть и гетерозисный эффект, обнаруженный у гибридов кукурузы [28]. В более поздние фазы развития скорости нарастания площади листьев у сорта и гибрида была практически одинаковой, и в фазу выметывания метелки у последнего площадь листьев оказалась больше, чем у первого.

Реакция изучаемых генотипов на снижение освещенности была однотипной во все фазы развития: наибольших значений площадь листьев и приросты листовой поверхности достигали в варианте со средней освещенностью 80 Вт/м<sup>2</sup>.

Тенденция к повышению площади листьев по мере снижения освещенности отмечалась неоднократно [8, 10, 11]. Это объясняется следующим. При оптимальных освещении и минеральном питании у растений формируется листовой аппарат, фотосинтетическая деятельность которого способна полностью обеспечить ростовую функцию и репродуктивные процессы, заложенные в геноме. При снижении освещенности этой же цели служат компенсаторные механизмы, выработанные в процессе длительной эволюции растительного мира. В указанных условиях невысокий фотосинтез частично может восполняться увеличением поверхности листьев [23], что и наблюдалось в нашем опыте при средней освещенности, находящейся, видимо, в физиологическом диапазоне интенсивностей света. Отмеченный механизм не функционировал при пониженной освещенности: площадь листьев в фазу выметывания, которая наступила в этом варианте на 12 дней позже, была несколько меньше, чем в контроле. Видимо, данный уровень освещенности минимальный для такой светолюбивой культуры, как кукуруза. Дальнейшее понижение освещенности (до стрессового уровня ФАР) может привести к резкому уменьшению площади листьев, к. п. д. ФАР, увеличению затрат органического вещества на дыхание и сильному подавлению накопления сухого вещества [16].

Несмотря на разную скорость формирования ассимиляционного аппарата и неодинаковую конечную его площадь, норма реакции изученных генотипов на выращивание в условиях различного радиационного режима в фитотроне была практически одинаковой.

Как уже отмечалось, адаптация фотосинтетического аппарата к условиям освещенности позволяет растению не только выжить, но и максимально реализовать свою продуктивность [27]. Причем процесс адаптации может осуществляться путем изменения не только площади листьев, но и концентрации фотосинтезирующих структурных элементов в них, косвенным показателем чего можно считать сухую массу единицы поверхности листа, или удельную поверхностную плотность (УПП) [18]. По мнению Тооминга [20], УПП листьев является тем интегральным структурным инструментом, с помощью которого растение для лучшего использования ФАР реализует свою архитектуру в посеве или при

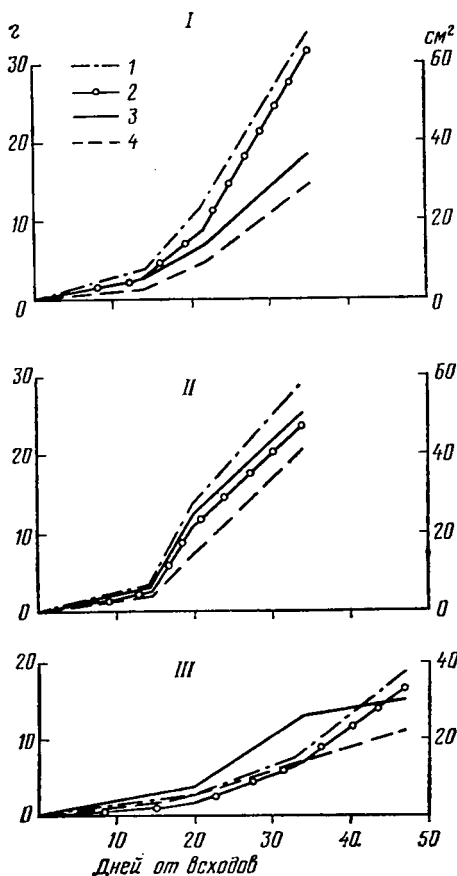


Рис. 1. Динамика накопления сухой массы и формирования ассимиляционного аппарата. I—III — освещенность соответственно 160 Вт/м<sup>2</sup>, 80 и 40 Вт/м<sup>2</sup>; 1 и 2 — масса одного растения, г, 3 и 4 — площадь листьев, см<sup>2</sup>, 1 и 3 — КВС 701, 2 и 4 — Воронежская 76.

и между генотипами. При этом можно отметить, что различия между генотипами по УПП молодых листьев и при низкой освещенности были недостоверными. На более поздних этапах роста листа и по мере повышения уровня освещенности УПП заметно повышалась у гибрида и отличалась более широким диапазоном изменчивости.

Несомненно, неодинаковые значения УПП листьев разных ярусов генетически обусловлены. Одновременно ярусная изменчивость УПП отражает характер проникновения ФАР к лежащим ниже листьям при возрастающем затенении их листьями верхнего яруса. В связи с этим уместно отметить, что у гибрида листья располагаются более вертикально, чем у сорта, что способствует лучшему проникновению лучистого потока к среднему и нижнему ярусам. Это свойство гибрида, видимо, дает ему некоторое преимущество в загущенных посевах.

Известно, что УПП листа может служить в определенной степени интегральным показателем мезоструктурной организации листа. Работами ряда исследователей, выполненными на различных культурах, установлено, что интенсивность фотосинтеза при световом насыщении у разных генотипов растений существенно различается [7, 17, 19, 20]. При этом генотипы с более высокими значениями УПП листа обладают и более высокой интенсивностью фотосинтеза, что выражается следующей зависимостью [19]:

$$\Phi_m = \delta (m_t - m_0),$$

выращивании в условиях различного радиационного режима в фитотроне, и поэтому может служить селекционным признаком.

В условиях нашего опыта УПП листьев изучаемых генотипов в онтогенезе значительно колебалась в зависимости от условий освещенности, что хорошо прослеживается у 6-го и 9-го листьев (рис. 2).

Как видно из табл. 2, УПП молодого 6-го листа (фаза 6 листьев) возрастала в 1,5—1,6 раза с увеличением освещенности от 40 до 160 Вт ФАР на 1 м<sup>2</sup> и была довольно низкой (около 0,2 г/дм<sup>2</sup>) у обоих генотипов. У зрелого 6-го листа (фаза 9 листьев) в аналогичных условиях УПП также повышалась примерно в 1,5 раза, но абсолютные ее значения были выше. Последнее может свидетельствовать об увеличении концентрации фотосинтетических элементов и структур в период завершения роста и дифференцировки листа [12].

Наблюдалась разница значений УПП 6-го листа у сорта и гибрида (в пользу последнего) при средней и высокой освещенности. Сходная тенденция обнаружена и для молодого 9-го листа. По мере повышения освещенности различия в УПП возрастали как между ярусами, так

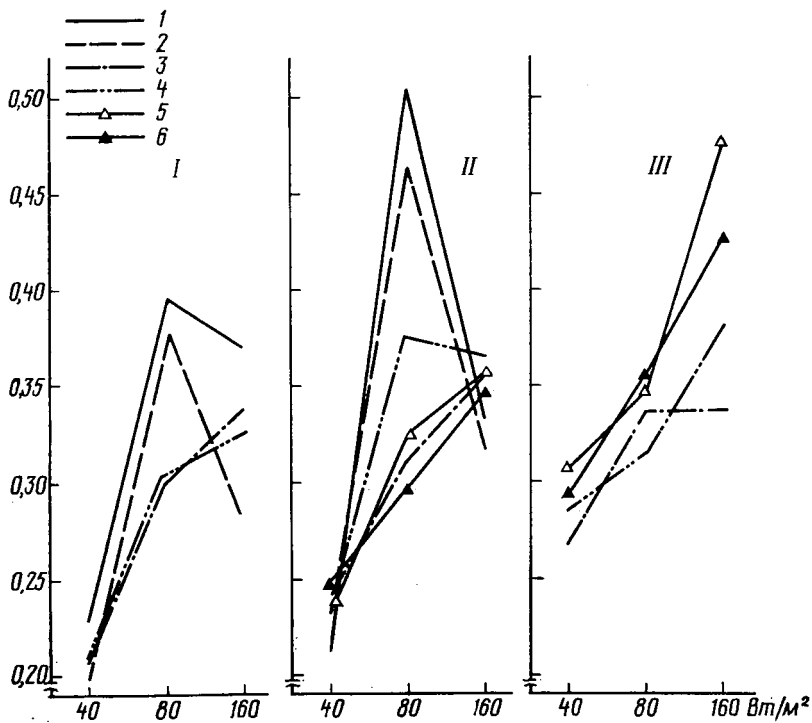


Рис. 2. Онтогенетическое изменение УПП листьев кукурузы в зависимости от радиационного режима.

1 — Воронежская 76, 3-й лист; 2 — КВС 701, 3-й лист; 3 — Воронежская 76, 6-й лист; 4 — КВС 701, 6-й лист; 5 — КВС 701, 9-й лист; 6 — Воронежская 76, 9-й лист. I—III — соответственно фазы 6, 9 листьев и выметывания метелки.

где  $\Phi_m$  и  $\sigma$  — интенсивность фотосинтеза при световом насыщении соответственно в  $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$  и  $\text{мг CO}_2 \cdot \text{г} \cdot \text{ч}$ ;  $m_t$  — УПП листьев,  $\text{г}/\text{дм}^2$ ;  $m_0$  — пороговая УПП.

Следовательно, большим значениям УПП листьев при прочих равных условиях соответствует более высокое плато фотосинтеза, что является признаком светолюбия растения. Таким образом, гибрид КВС 701 можно считать светолюбивым, поскольку у него больше УПП при высокой освещенности. Однако у гибрида более широкий диапазон изменчивости УПП листьев при изменении уровня радиации от высокого к низкому, поэтому снижение значений этого показателя у гибрида до уровня УПП сорта при большей поверхности листьев может характеризовать его и как теневыносливый генотип. Вместе с тем анализ показывает, что интенсивность текущего фотосинтеза листа, зарегистрированная при радиации выращивания и одинаковая у изучаемых геноти-

Т а б л и ц а 2

Онтогенетическое изменение интенсивности фотосинтеза (ИФ,  $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ ) и УПП ( $\text{г}/\text{дм}^2$ ) 6-го листа КВС 701 и Воронежской 76

Относительный возраст листа	40 Вт/м <sup>2</sup>		80 Вт/м <sup>2</sup>		160 Вт/м <sup>2</sup>	
	ИФ	УПП	ИФ	УПП	ИФ	УПП
Молодой	12	0,205±0,003	29	0,304±0,007	50	0,328±0,004
	12	0,202±0,003	28	0,301±0,05	51	0,329±0,014
Зрелый	9	0,233±0,007	22	0,374±0,008	44	0,368±0,007
	10	0,228±0,004	19	0,317±0,009	43	0,354±0,005
Старый	8	0,282±0,02	19	0,310±0,009	41	0,367±0,003
	7	0,266±0,01	19	0,325±0,09	42	0,333±0,007

Накопление сухого вещества (% к целому растению)  
в отдельных органах растений КВС 701 и Воронежской 76

Фаза развития	40 Вт/м <sup>2</sup>			80 Вт/м <sup>2</sup>			160 Вт/м <sup>2</sup>		
	листья	стебель	корни	листья	стебель	корни	листья	стебель	корни
6 листьев	55	28	17	45	36	19	42	32	26
	54	29	17	45	29	26	38	28	34
9 листьев	55	32	13	45	36	19	32	30	38
	50	35	15	47	32	21	34	29	37
Выметывание метелки	42	32	26	43	36	21	40	37	23
	47	24	29	47	32	21	42	33	25

пов, не растет пропорционально соответствующему значению УПП (табл. 2). Это является подтверждением полученных ранее данных об отсутствии прямолинейной зависимости между отмеченными показателями при низкой освещенности, поскольку основным звеном, лимитирующим фотосинтез в этих условиях, является световая фаза фотосинтеза [20]. Указанная связь проявляется лишь при световом насыщении фотосинтеза.

Таким образом, размеры фотосинтетического аппарата определяются в данных условиях выращивания как площадью, так и удельной поверхностной плотностью листьев. Поэтому одинаковая площадь листьев еще не означает, что размер фотосинтетического аппарата тоже одинаков. Одно и то же количество ассимилятов или прироста сухой фитомассы листьев может быть использовано растениями по-разному — либо для образования фотосинтетического аппарата с малой УПП, но с большей площадью, или для образования листьев, имеющих высокую УПП, но меньшую площадь в посевах. В итоге, несмотря на одинаковую общую биомассу листьев на единицу площади посева, радиационный режим, распределение световых кривых фотосинтеза и газообмена по глубине посева могут быть разными. Важно отметить, что УПП листьев «настраивает» фотосинтетический аппарат на интенсивность радиации приспособления (ИРП), соответствующую данному режиму ФАР в ценозе [20].

В условиях нашего опыта продуктивность кукурузы в онтогенезе в значительной мере определялась радиационным режимом (рис. 1). На начальных этапах онтогенеза (фазы 6 и 9 листьев) наибольшая сухая масса была у растений, выращиваемых при средней освещенности, а позже — при высокой. Разница генотипов по сухой массе целого растения была незначительной при низкой освещенности и заметно увеличивалась (в пользу гибрида) при высокой. Существенное преимущество гибрида по накоплению сухой массы проявилось лишь при средней освещенности до фазы 9 листьев (после этой фазы возрастает самозатенение листьев и повышается эффективность высокой освещенности). Наши наблюдения подтверждают имеющиеся данные [16] о том, что световое насыщение процессов роста наступает при более низких интенсивностях света, чем насыщение процессов фотосинтеза. Это, вероятно, обусловлено большей светочувствительностью молодых растений. Не исключается и фоторегуляция роста сине-фиолетовым светом, составляющим значительную часть спектра лампы. Большее накопление сухой массы при среднем уровне облучения объясняется, видимо, также функционированием растений при облученности, соответствующей интенсивности радиации приспособления (для кукурузы — 70—85 Вт поглощенной ФАР на 1 м<sup>2</sup> [19]). Действительно, при горизонтальном расположении листьев последние поглощают примерно 83 % падающей ФАР [27], при освещенности 80 Вт/м<sup>2</sup> поглощаемая энергия находится в указанном

Сухая масса целых растений кукурузы (г) КВС 701 и Воронежской 76

Фаза развития	40 Вт/м <sup>2</sup>	80 Вт/м <sup>2</sup>	160 Вт/м <sup>2</sup>	НСР <sub>05</sub>
6 листьев	2,55	3,18	2,93	0,43*
	1,80	2,97	2,40	0,51**
9 листьев	7,66	13,27	11,96	1,38*
	6,91	11,11	9,12	1,68**
Выметывания метелки	19,04	29,34	33,76	F <sub>T</sub> > F <sub>P</sub>
	16,84	23,88	29,05	

\* Между генотипами.

\*\* Между вариантами с разной освещенностью.

диапазоне ИРП. Ранее было показано, что у листа, находящегося в условиях, когда поглощенная им ФАР близка к ИРП, — оптимальный уровень и максимальная эффективность газообмена. Адаптация каждого яруса в зоне ИРП обеспечивает ценозу наибольший газообмен, на 10—30 % превышающий газообмен у неадаптированной системы [20].

Адаптация растения к различному радиационному режиму осуществляется разными путями, в частности возможно изменение соотношения массы органов. Как видно из табл. 3, изучаемые генотипы реагировали на уровень облучения однотипно: при низкой освещенности доля листьев была в среднем на 10—15 % в фазу 6 листьев и на 20—25 % в фазу 9 листьев больше, чем при высокой, а их масса в этих вариантах — одинаковой. Одновременно значительно снижалась сухая масса корней и их вклад в биомассу целого растения. Так, доля корней уменьшилась в среднем с 30 % при 160 Вт/м<sup>2</sup> до 17 % при 40 Вт/м<sup>2</sup> в фазу 6 листьев и соответственно с 37 до 14 % в фазу листьев (в более позднюю фазу развития, напротив, по мере снижения освещенности доля корней возрастала). Подобная реакция растений на выращивание при низкой освещенности отмечалась в литературе неоднократно [22].

Вклад органов, в том числе и листьев, в сухую массу целого растения при 80 Вт/м<sup>2</sup> был практически одинаковым во все изучаемые фазы развития. Видимо, растения этого варианта успешно адаптировались к данному режиму ФАР, находящемуся в диапазоне ИРП.

При сравнительном изучении генотипов важна не столько однотипность реакции растений на низкую освещенность, сколько норма этой реакции, о которой можно судить по снижению накопления сухой массы растениями при выращивании в условиях низкой освещенности в сравнении с высокой освещенностью. Как показывают данные табл. 4, в фазу 6 листьев значение этого показателя у сорта было несколько больше, чем у гибрида (25 против 13 %), в фазу 9 листьев оно оказалось более

Т а б л и ц а 5

ЧПФ (г/м<sup>2</sup>·сут) и обеспеченность сухой массы растения листовой поверхностью (Л, дм<sup>2</sup>/г) у кукурузы КВС 701 и Воронежской 76

Период	40 Вт/м <sup>2</sup>		80 Вт/м <sup>2</sup>		160 Вт/м <sup>2</sup>	
	ЧПФ	Л	ЧПФ	Л	ЧПФ	Л
Всходы — 6 листьев	3,1	4,8	8,0	3,7	9,0	3,0
	3,0	4,8	5,9	4,2	12,5	2,2
6—9 листьев	2,3	6,6	14,0	5,3	12,2	3,9
	4,1	3,8	12,3	3,0	15,3	2,7
9 листьев — выметывание метелки	2,6	4,3	2,3	4,0	6,5	2,9
	3,4	3,7	3,2	3,6	8,2	2,1

Коэффициент эффективности роста кукурузы при различной освещенности

Фаза развития	40 Вт/м <sup>2</sup>		80 Вт/м <sup>2</sup>		160 Вт/м <sup>2</sup>	
	гибрид	сорт	гибрид	сорт	гибрид	сорт
6 листьев	0,38	0,34	0,60	0,53	0,48	0,38
9 »	0,50	0,51	0,62	0,63	0,56	0,47
Выметывание метелки	0,47	0,50	0,50	0,54	0,48	0,44

высоким у гибрида (34 % против 25 % у сорта), в фазу выметывания различия между рассматриваемыми вариантами облученности возросли, но уменьшение массы было одинаковым у обоих генотипов.

При всех уровнях освещенности накопление биомассы у гибрида было больше, чем у сорта: при 40 Вт/м<sup>2</sup> к фазе выметывания — на 13 %, при 160 Вт/м<sup>2</sup> — на 16 %. Таким образом, норма реакции на снижение освещенности при выращивании оказалась близкой у обоих генотипов.

Гибрид наряду со светолюбием проявляет также свойства теневыносливости и адаптируется, как и сорт, к низкой освещенности. Эта пластичность в сочетании с эректоидностью листьев, способность формировать большую ассимиляционную поверхность дает гибриду определенные преимущества в посеве в сравнении с сортом.

Нам не удалось изучить поведение растений сорта и гибрида в генеративную фазу — в период особенно напряженных донорно-акцепторных отношений. Поэтому вывод о большей пластичности гибрида относится исключительно ко времени вегетативного роста. Вместе с тем реакция генотипов на низкую освещенность может проявиться наиболее рельефно именно в период формирования початка. Следует также иметь в виду, что стационарная низкая освещенность в фитотроне лишь приближенно имитирует световой режим в загущенном посеве в поле, где в условиях взаимной конкуренции растений возникает прогрессирующее затенение. При этом большую роль играют адаптационные возможности фотосинтетического аппарата, быстрота его реакции на изменение не только режима освещенности, но и температуры, влагообеспеченности и т. д. В фитотроне при оптимальных температурном, водном, питательном режимах и постоянной освещенности листовой аппарат растения «настраивается» на стационарный уровень факторов и его адаптационный потенциал раскрывается не полностью. Более полное выявление особенностей разных генотипов возможно в полевом эксперименте в агроценозах разной загущенности [6].

Известно, что удобным показателем, связывающим сухую массу растения с площадью листьев и длительностью их работы, является чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) [15].

В условиях нашего опыта ЧПФ определялась прежде всего радиационным режимом и возрастом растения (табл. 5). Она была минимальной при низкой освещенности и возрастала в 3—5 раз при высокой. При средней освещенности значения ЧПФ до фазы 9 листьев были примерно такими же, как при высокой, что свидетельствует о значительной эффективности функционирования листового аппарата в диапазоне ИРП. На более поздних этапах онтогенеза по мере усиления самозатенения листьев ЧПФ в этом варианте заметно падала и сближалась с таковой при 40 Вт/м<sup>2</sup>. Динамика ЧПФ в онтогенезе растений различалась по вариантам освещенности: значения ЧПФ при 40 Вт/м<sup>2</sup> были относительно низкими, но стабильными, в других вариантах они заметно увеличивались до фазы 9 листьев, а затем снижались к фазе выметывания. Повышение ЧПФ объясняется в первую очередь усилением роста и потребления ассимилятов, а также тем, что в указанный период заметно возрастает фотосинтез стебля. ЧПФ, рассчитанная как прирост сухой фитомассы всего растения на единицу листовой поверхности, получается завышенной.



Оценивать сортоспецифический характер изменчивости этого показателя в разных вариантах сложно, поскольку соотношение органов и листовая обеспеченность у изучаемых генотипов неодинаковы. Тем не менее следует подчеркнуть, что при средней освещенности преимущество сохраняется за гибридом (до фазы выметывания), у которого больше и масса стебля, и его доля в общей биомассе целого растения, чем у сорта. В крайних вариантах (160 и 40 Вт/м<sup>2</sup>) ЧПФ больше у сорта, что может быть связано с его меньшей листовой обеспеченностью.

Однако необходимо отметить, что ЧПФ не является однозначным показателем фотосинтетической активности по ряду причин, часть которых мы уже назвали [20]: 1) если фотосинтезируют и стебли растений, то ЧПФ, рассчитанная как прирост сухой биомассы всего растения на единицу листовой поверхности, будет завышенной; 2) при густом растительном покрове общая площадь листьев не характеризует фактическую ассимилирующую листовую поверхность. Особенно важно следующее: ЧПФ меняется при постоянном уровне фотосинтеза в зависимости от дыхания; она меняется и тогда, когда фотосинтез и дыхание на единицу поверхности растения стабильны, а изменяется лишь листовая обеспеченность сухой фитомассы.

В связи с этим представляет интерес изучение gross-фотосинтеза ( $P_g$ ), дыхания ( $R$ ) и особенно их соотношения ( $R/P_g$ ) на уровне целого растения при разных радиационных режимах. В настоящее время работ по изучению растения как целостной системы (организма) с определенной направленностью физиологических процессов при разной интенсивности ФАР, с определенными нормами реакций на изменение ФАР внутри посева еще недостаточно, чтобы на их основе можно было построить модель взаимосвязи физиологических процессов с учетом архитектоники и видовых особенностей растения. Важность показателя  $R/P_g$  объясняется тем, что через него рассчитывается коэффициент эффективности роста (КЭР), характеризующий долю продуктов фотосинтеза, пошедшую на накопление биомассы:

$$R/P_g = 1 - \text{КЭР}.$$

Следует подчеркнуть, что с учетом ошибки определения (около 15 %) КЭР изучаемых генотипов был достоверно выше у гибрида лишь в начале вегетации (прорастание семян — 6 листьев), что, видимо, связано с большей скоростью его роста в это время (табл. 6). Несмотря на большую разницу в облученности (160 → 80 Вт/м<sup>2</sup>) КЭР меняется в фазу вегетативного роста незначительно. Следует лишь отметить более высокую величину КЭР при 80 Вт/м<sup>2</sup>, что подтверждает выдвинутое ранее предположение об оптимальном газообмене и росте при интенсивности радиации приспособления.

Аналогичные данные получены на проростках ячменя с использованием  $C^{14}$  при облученности 150 и 50 Вт/м<sup>2</sup> [33] и на пшенице при таких же уровнях светового потока [14]. С этими данными согласуются результаты работ Мурей и Величкова [13], показавших на молодых растениях кукурузы и подсолнечника относительно постоянное отношение  $R/P_g$  (около 40 %). Все это свидетельствует о том, что при примерно одинаковом биохимическом составе вегетативной массы, выращенной при разной облученности, синтез структурной биомассы из фотоассимилятов происходит с одинаковой эффективностью [31]. Однако в наших опытах установлено, что последнее утверждение действительно не во всех диапазонах облученности. При низкой радиации процессы фотосинтеза, дыхания и роста (особенно в начале вегетации) не согласуются. В результате коэффициент эффективности роста уменьшается с 0,38—0,48 при 160 Вт/м<sup>2</sup> до 0,34—0,38 при 40 Вт/м<sup>2</sup>, снижается также интенсивность приростов биомассы. Аналогичные результаты получены в работе [30]. Снижение КЭР до 0,50 и ниже можно объяснить прежде всего сравнительно высоким коэффициентом дыхания поддержания [5]. Как известно, теоретические расчеты коэффициента дыхания на рост и поддержание были выполнены исходя из предположения, что  $NO_3^-$  вос-

становливается в листьях только на свету за счет НАДН фотосинтетического происхождения [32]. Установлено, однако, что в зависимости от вида растения, уровня азотного питания и освещенности значительная часть нитратов может восстанавливаться в корнях [1]. По-видимому, при низкой освещенности и избыточном азотном питании в форме  $\text{NO}_3^-$  (питательная смесь Арнона — Хогланда), во-первых, создается несоответствие светового и азотного питания [24] и, как следствие, низкая обеспеченность белка неструктурными углеводами; во-вторых, может происходить редукция  $\text{NO}_3^-$  непосредственно в корнях вследствие окисления глюкозы в пентозофосфатном цикле, что приводит к существенному повышению коэффициента дыхания поддержания и некоторому увеличению соотношения  $R/P_g$ . Можно отметить также тесную зависимость между способностью растений адаптироваться к относительно высоким дозам азота (как в условиях нашего опыта при низкой освещенности) и степенью повышения  $R/P_g$  [9]. У сортов, способных к усвоению повышенных доз азота, дыхание изменяется в меньшей степени, чем у неадаптированных. Последний случай, видимо, имеет место в нашем опыте при низкой облученности.

Таким образом, в диапазоне облученности 80—160 Вт/м<sup>2</sup> уровень продуктивности кукурузы определяется не столько соотношением фотосинтеза и дыхания, сколько различиями в интенсивности ростовых процессов, обусловленных разным уровнем снабжения продуктами фиксации  $\text{CO}_2$  в неодинаковых условиях обеспечения световой энергией [14]. Следовательно, стехиометрия реакций, лежащих в основе взаимосвязи процессов газообмена и роста в этих условиях, примерно одинакова [13]. И различия по продуктивности между генотипами объясняются (за исключением периода всходы — 6 листьев) главным образом мощностью фотосинтетического аппарата и длительностью его работы. Низкая продуктивность кукурузы при пониженной облученности обусловлена как недостаточным трофическим обеспечением роста, так и низкой его эффективностью.

## Выводы

1. В факторостатных условиях в вариантах с различной освещенностью у гибрида кукурузы КВС 701 в сравнении с сортом Воронежская 76 в фазу вегетативного роста были большие площадь листьев и накопление сухой массы, но меньше ЧПФ (за исключением варианта средней освещенности).

2. Максимальные площадь листьев и продуктивность (до фазы 9 листьев), большой коэффициент эффективности роста, одинаковый вклад органов в сухую массу растения в онтогенезе при интенсивности радиации приспособления (80 Вт/м<sup>2</sup>) характеризуют этот световой режим как обеспечивающий совершенную адаптацию растения и максимальный к. п. д. газообмена.

3. Широкий диапазон изменчивости удельной плотности поверхности листьев, более высокие ее значения, а также большая биомасса, особенно при высокой освещенности, у гибрида свидетельствуют о том, что он по сравнению с сортом более пластичен и светолюбив.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева Т. Ф. Фотосинтез и азотный обмен растения. — В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. — 2. Быков О. Д., Зеленский М. И. Фотосинтез и продуктивность с.-х. культур. — С.-х. биол., 1982, т. XVII, № 1, с. 14—27. — 3. Вишневецкий Н. В., Беликов Е. И. Морфофизиологическая диагностика устойчивости кукурузы к загущению посева / Тезисы докладов Второго Всесоюзного совещания по физиол. кукурузы. 1984, Днепропетровск, с. 13. — 4. Володарский Н. И. Биологические основы возделывания кукурузы. М.: Колос, 1975. — 5. Головки Т. К. Количественное соотношение фотосинтеза и дыхания у травянистых растений. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 779. — 6. Довнар В. С. К обоснованию методики отбора на фотосинтетическую и зерновую продуктивность при низких интенсивностях света. — С.-х. биол., 1983, № 3, с. 124—142. — 7. Каллис А., Сыбер А., Тоо-

- минг Х. Связь фотосинтеза и проводимости  $\text{CO}_2$  с удельной плотностью листьев и селекция сортов с максимальной продуктивностью. — *Экология*, 1974, № 2, с. 5. — 8. Кахнович Л. В. Фотосинтетический аппарат и факторы его регуляции. Минск, 1983, с. 157. — 9. Куперман И. А., Хитрово Е. В. Дыхательный газообмен и продуктивность фитоценозов. — *С.-х. биол.*, 1980, т. 15, № 2, с. 278. — 10. Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. М.: Высшая школа, 1984, с. 240. — 11. Мокроносов А. Т. Эндогенная регуляция фотосинтеза в целом растении. — *Физиол. раст.*, 1978, т. 25, № 5, с. 938—951. — 12. Мокроносов А. Т. Онтогенетические аспекты фотосинтеза. М., Наука, 1981, с. 171. — 13. Мурей И. А., Величков Д. К. Скорость видимого фотосинтеза и дыхания подсолнечника и кукурузы. — *Физиол. раст.*, 1981, т. 28, вып. 6, с. 1109. — 14. Ниловская Н. Т., Коржева Г. Ф. Тезисы Всес. совещ. Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск: Изд-во АН СССР, 1983, с. 149. — 15. Ничипорович А. А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. — XV Тимирязевское чтение. М.: Изд-во АН СССР, с. 1—96. — 16. Протасова Н. Н., Кефели В. И. Фотосинтез и рост высших растений, их взаимосвязи и корреляции. — В кн.: *Физиол. фотосинтеза*. М.: Наука, 1982, с. 251—270. — 17. Расулов Б. Х., Асроров К. А. Зависимость интенсивности фотосинтеза различных видов хлопчатника от УПП листа. — В кн.: *Физиол. фотосинтеза*. М.: Наука, 1982, с. 270—282. — 18. Тооминг Х. Г. Адаптация растительных сообществ к интенсивности света и ее математическое моделирование. — *Общая биол.*, 1968, т. 29, № 5, с. 549—563. — 19. Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеониздат, 1977. — 20. Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеониздат, 1984. — 21. Филиппов Г. Л. — Физиология скороспелости кукурузы. — В сб.: *Физиол.-биохим. основы повышения продуктивности кукурузы*. Днепропетровск: ВНИИ кукурузы, 1984, с. 3—4. — 22. Цельникер Ю. Л. Физиол. основы теневыносливости растений. М.: Наука, 1978. — 23. Цельникер Ю. Л., Осипова О. П., Николаева М. К. Физиологические аспекты адаптации листьев к условиям освещения. — В кн.: *Физиол. фотосинтеза*. М.: Наука, 1982, с. 187—203. — 24. Чернавская Н. М., Ничипорович А. А. О гармоничном сочетании условий освещенности и азотного питания. — В кн.: *Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности*. М.: Наука, 1966. — 25. Шелепова В. М. Оценка устойчивости томата к условиям пониженной освещенности на ранних этапах онтогенеза. — Автореф. канд. дис., 1984. — 26. Шульгин И. А. Растение и Солнце. Л.: Гидрометеониздат, 1973. — 27. Шульгин И. А., Мурей И. А., Ничипорович А. А. Структурно-функциональная организация листа как целостной фотосинтезирующей системы. — *Физиол. раст.*, 1978, т. 25, вып. 1, с. 76—81. — 28. Яковлев А. П. Физиологические основы гетерозиса. — Автореф. докт. дис. М., 1971. — 29. Delaney R. H., Dobrenz A. K. — *Crop. Sci.*, 1974, vol. 14, p. 444—447. — 30. Hansen G. K., Jensen C. R. *Physiol. Plantar.*, 1977, vol. 39, N 2, p. 215. — 31. McCree K. J. — *J. of Research*, 1981, vol. 56, N 3, p. 291. — 32. Penning de Vries F. W. T. — *J. Theoretic. Biol.*, 1974, vol. 45, p. 339—377. — 33. Ryle G. I., Cobby I. M., Powell E. — *Ann. Bot.*, 1976, vol. 40, N 2, p. 571—586. — 34. Stinson H. T., Moss D. N. — *Agron. J.*, 1960, vol. 52, p. 482—484. — 35. Yamaguchi J. — *J. of the faculty of agriculture Hokkaido University*, 1978, vol. 59, Pt. 1, p. 60—123.

Статья поступила 20 февраля 1985 г.