

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

В ДВЕНАДЦАТИ ТОМАХ

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Главный редактор Б. А. РУБИН,
С. С. АНДРЕЕНКО (зам. главного редактора),
Н. С. ТУРКОВА (зам. главного редактора), А. Н. БЕ-
ЛОЗЕРСКИЙ, П. А. ГЕНКЕЛЬ, А. И. ОПАРИН,
Н. Г. ПОТАПОВ, И. А. ЧЕРНАВИНА,
В. Н. ШАПОШНИКОВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1969

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М. В. ЛОМОНОСОВА

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Том V

ФИЗИОЛОГИЯ КУКУРУЗЫ И РИСА

Ответственный редактор тома
Б. А. РУБИН

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1969

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Том V

Редактор *О. Г. Гольцман*
Переплет художника *И. С. Клейнарда*
Технический редактор *Г. И. Георгиева*
Корректор *Е. П. Утанина*

Сдано в набор 26.VII 1968 г.	Подписано к печати 31.III 1969 г.	
Л-24374	Формат 60×90 ¹ / ₁₆	Бумага типогр. № 1
Физ. печ. л. 26.0	Уч.-изд. л. 26.90	Изд. № 137
Зак. 137	Тираж 7 200 экз.	Цена 1 р. 90 к.

Издательство Московского университета
Москва, Ленинские горы, Административный корпус.
Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы

ВВЕДЕНИЕ

Кукуруза — древнейшее культурное растение. Родина ее — Америка, откуда кукуруза и была завезена в Европу. Некоторое представление о роли кукурузы в экономике многих стран мира может дать перечисление возможного ее применения в хозяйственной деятельности человека: кукуруза широко используется как пищевой продукт, как корм для сельскохозяйственных животных и, кроме того, служит важным источником сырья для промышленного производства; способность приносить высокие урожаи определяет роль кукурузы как важной страховой культуры.

Количество кукурузы, потребляемой для пищевых целей, в разных странах неодинаково и колеблется в пределах от 2,5 до 100% от собираемого урожая. Мировая продукция зерна кукурузы достигает 2 млрд. ц.

Из кукурузы готовят муку, крупу, кукурузные хлопья, кукурузное масло, различные алкогольные напитки, крахмал, получают сырье для приготовления суррогатов кофе. Кукурузный крахмал имеет хорошие вкусовые качества и используется для приготовления самых разнообразных блюд, а также для приготовления декстрина, легкоусвояемого виноградного сахара и разнообразных сиропов. В том случае, когда кукуруза служит основным источником питания, к ней нужно добавлять бобовые и различные овощи, содержащие в разных количествах витамины, недостающие аминокислоты и соли кальция.

Для кормовых целей кукуруза используется в качестве основного компонента концентрированного корма, который особенно широко используется для свиней и птицы. Зеленый корм и силос применяются для кормления крупного рогатого скота, особенно дойных коров. На корм скоту используется также кукурузная солома, обертки початков, целые или размолотые початки и их стержни. Для кормовых целей употреб-

ляются различные промышленные отходы кукурузы — оболочки зерна, отруби, глютенная мука, барда и многие другие продукты.

Большое количество кукурузы используется для промышленных целей. Особенно показательна в этом отношении одна из главных стран по производству кукурузы — США. Для промышленных целей в США используют примерно 60—65 млн. ц зерна кукурузы. В целом промышленность вырабатывает из кукурузы около 150 видов продуктов. Главная масса используется в крахмало-паточном производстве. Из крахмала, в частности, вырабатывается около 100 видов декстрина, применяемого для производства клея, вяжущих веществ для красящих пигментов, проклейки тканей. В больших количествах кукурузный крахмал применяется для производства взрывчатки.

При так называемом мокром размолу кукурузы получают глютен и зеин.

Сырой глютен идет на корм скоту и содержит гарантированное количество белка до 40%.

Зеин — белок, обладающий рядом физико-химических особенностей. Он устойчив к воде, маслам, гидролизу, со спиртами образует стойкие сложные эфиры, которые применяются для производства лаков, пластиков, пропитки тканей, используется для приготовления искусственного волокна. Волокно из зеина отличается хорошими качествами и используется для приготовления тканей и других изделий.

В последние годы селекционерам удалось получить линии и гибриды с измененным соотношением отдельных аминокислот, в частности увеличить содержание лизина и триптофана.

Широко используется для пищевых и промышленных целей кукурузное масло, превосходящее по своим качествам многие другие растительные масла.

Кукуруза относится к растениям, не дающим никаких отходов. В ней все может быть использовано. Даже вода после намачивания зерна кукурузы перед его переработкой используется в промышленности антибиотиков, дрожжевой и бродильной как ценная среда для микроорганизмов.

Все сказанное свидетельствует о том, что кукуруза заняла свое место в сельскохозяйственном производстве нашей страны благодаря своим многим неопределимым качествам. Несомненно, что она займет еще более важное место, по мере развития нашего многоотраслевого и высокоинтенсивного сельского хозяйства.

Для наиболее эффективного использования этой культуры, дальнейшего развертывания селекционной работы и разработки более совершенных приемов ее возделывания, необходимо всестороннее изучение свойств растений кукурузы. Некоторый итог знаний по физиологии кукурузы был подве-

ден в книге, выпущенной нами в 1959 г., но за последнее десятилетие сделан большой шаг вперед в этом направлении. За время, прошедшее после выхода в свет названной книги, накоплен новый, чрезвычайно интересный материал по физиологии этой культуры. Авторы попытались обобщить накопленные за последние годы данные по физиологии кукурузы и тем самым облегчить их освоение работниками науки и практики. Авторы не имели возможности вместить здесь все громадное количество имеющихся научных материалов по этой культуре; для этого потребовалось бы значительно увеличить объем книги. Было отобрано наиболее важное и существенное.

БОТАНИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ КУКУРУЗЫ (*ZEA MAYS* L.)

К СИСТЕМАТИКЕ ВИДА *ZEA MAYS* L.

Кукуруза относится к классу однодольных (Monocotyledoneae), семейству злаковых (Gramineae), подсемейству просовидных (Panicoideae), трибе маисовых (Maydeae).

Триба маисовых, объединяющая восемь родов, отличается от многих родов семейства злаковых заполненностью стебля и наличием однополых цветков. У рода *Zea* мужские (тычиночные) и женские (пестичные) цветки располагаются раздельно в мужских и женских соцветиях. Однако нередко отмечается развитие обоеполости в одних и тех же цветках (формирование мужских и женских генеративных органов) и реже встречаются растения со стерильными мужскими либо женскими цветками и соцветиями. Наиболее близки друг к другу три рода трибы маисовых: *Zea* (кукуруза), *Euchlaena* (теосинте) и *Tripsacum* (травягама).

Род *Euchlaena* представлен двумя видами: однолетними и многолетними формами; цветки, как и у кукурузы, раздельнополые и расположены в отдельных соцветиях. Растения теосинте ветвистые, початок также ветвистый, зерновки мелкие (рис. 1). Легко скрещивается с кукурузой. Некоторые ботаники ввиду большого сходства теосинте с кукурузой склонны относить их к одному роду. Теосинте известен как засоритель посевов кукурузы в Мексике и в Центральной Америке.

Род *Tripsacum* насчитывает около 10 видов. Это многолетние растения, имеющие высокие стебли и узкие длинные листья. Раздельнополые цветки находятся в разных частях одного соцветия. Початок плотно сросшийся, костяной (рис. 2). Легко скрещивается с кукурузой. Среди гибридов кукурузы с трипсакум выщепляются формы, близкие к теосинте.

Род *Zea* представлен единственным видом — *Zea mays* L. — кукуруза — и притом только в культурной флоре.

Растения этого вида имеют диплоидный набор хромосом ($2n$) = 20.

Кукуруза — однолетнее растение; отличается от большин-



Рис. 1. Теосинте.

А — общий вид растения; Б — отдельный побег; В — метелка; Г — то же, схематический рисунок; Д — схема расположения пазушных соцветий; Е — женское соцветие; Ж — то же, схематический рисунок; З — зерновки теосинте

ства однолетних злаков толстым стеблем, высоким ростом и мощными, крупными листьями (рис. 3).

Стебель кукурузы цилиндрический, с утолщенными узлами; заканчивается верхушечным соцветием — метелкой с мужскими цветками. Листья расположены вдоль по стеблю поочередно с двух сторон. В пазухах листьев, за исключением четырех-пяти самых верхних, закладываются укороченные побеги второго порядка, несущие верхушечные женские соцветия — початки. Побеги второго порядка в пазухах самых нижних листьев, у многих сортов часто образуют удлиненные

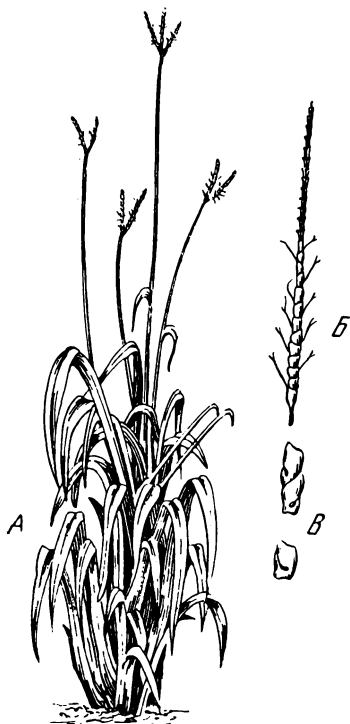


Рис. 2. Трипсакум.
А — общий вид растения; Б — соцветия; В — зерновки



Рис. 3. Кукуруза (схематический вид растения)

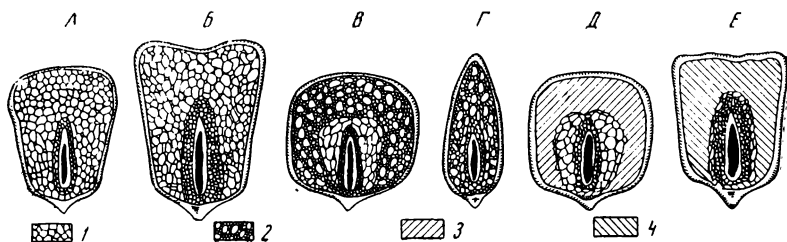


Рис. 4. Схема строения зерновок различных групп кукурузы (продольный разрез).

А — зерновка крахмалистой кукурузы; Б — зубовидной; В — кремнистой; Г — лопающейся; Д — восковидной; Е — сахарной кукурузы:
1 — мучнистый эндосперм, 2 — роговидный, 3 — восковидный, 4 — сахарный эндосперм

стебли, так называемые пасынки. На своей верхушке пасынки несут либо типичную метелку, либо образуют соцветия с мужскими и женскими цветками. В пазухах влагалищ листьев пасынков формируются побеги третьего порядка, способные у некоторых сортов давать початки.

Zea mays L. характеризуется большим разнообразием подвидов, форм, сортов, гибридов и морфофизиологических типов.

Наряду с характеристикой подвидов (Stertevant, 1889) распространены эколого-географическая (Кожухов, 1939; Кулешов, 1955) и морфофизиологическая (Куперман, 1959) классификации кукурузы.

Десятилетние исследования морфогенеза кукурузы (около 1000 образцов) позволили Керевой (1968) выделить ряд подтипов в пределах основных морфофизиологических типов кукурузы.

По форме, строению и химическому составу зерновок Стертевант (1899) делит вид *Zea mays* L. на ряд групп (рис. 4). Предложенная им классификация вида в дальнейшем была дополнена по целому комплексу признаков И. В. Кожуховым (1939) и Н. Н. Кулешовым (1955). Ниже мы приводим классификацию подвидов *Zea mays* L. по Стертеванту.

I. *Zea mays* L., *tunicata* Sturt. — кукуруза пленчатая (рис. 5), редкий подвид *Zea mays*; отличается зерновками, заключенными в пленки образующимися из колосковых чешуй.

Пленчатая кукуруза в настоящее время в производственных посевах не встречается; сохраняется преимущественно в коллекционных посевах ботанических садов и научных учреждений.

II. *Zea mays* L., *amylacea* Sturt. — кукуруза крахмалистая, или мучнистая (рис. 6). Особенностью этого подвида (или ботанической группы) кукурузы является мучнистое однопородное строение эндосперма семени. Зерна крахмала округлые, промежутки между ними слабо заполнены протеином.

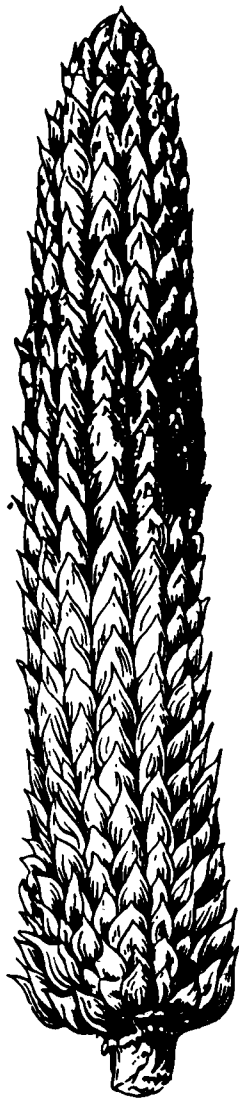


Рис. 5. Кукуруза пленчатая; общий вид початка

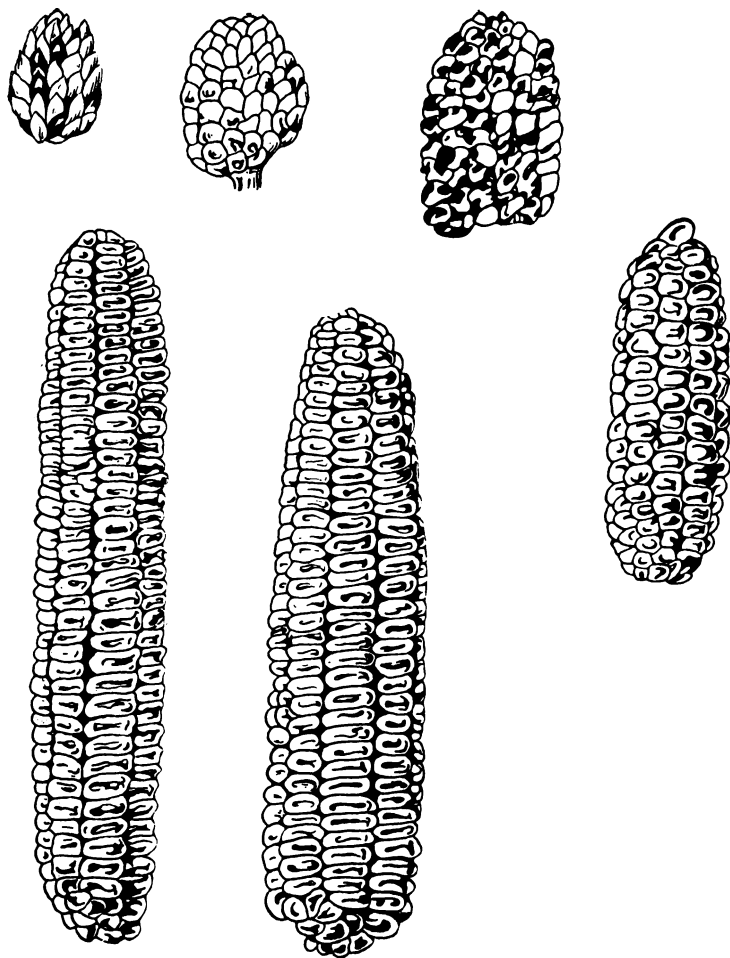
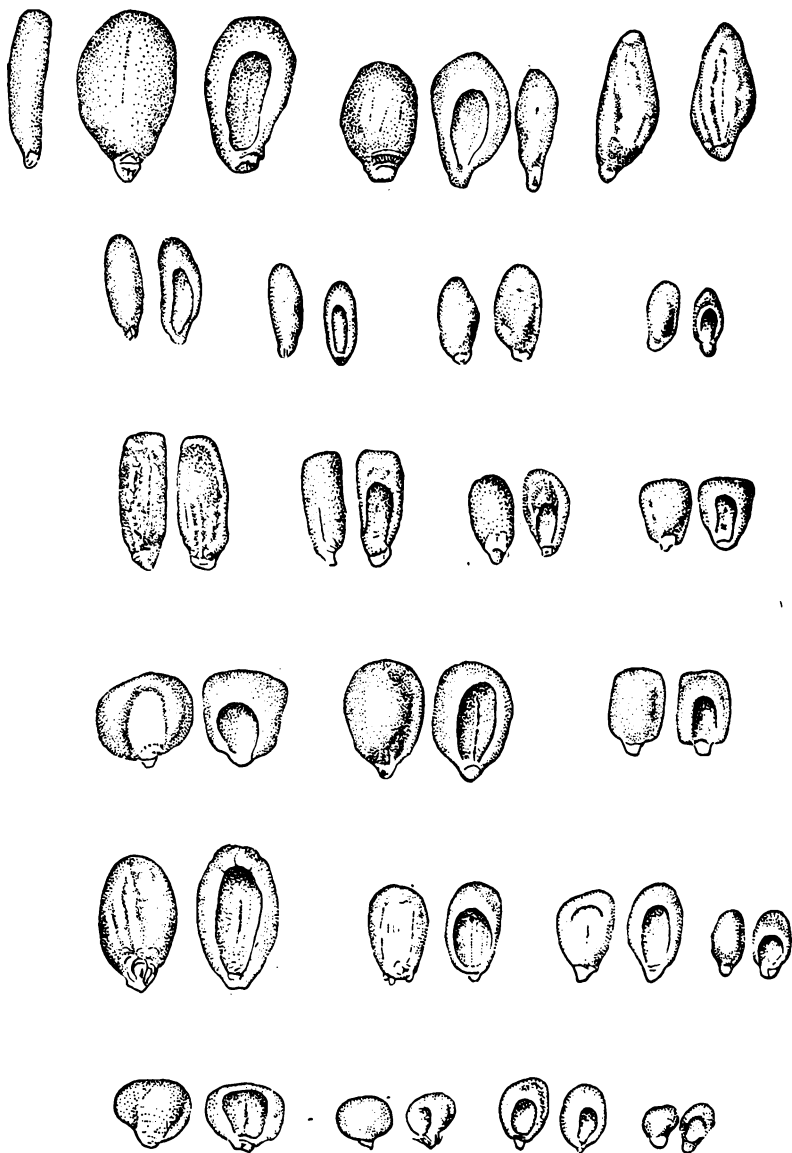


Рис. 6. Разнообразие формы и величины початков



и зерновок кукурузы крахмалистой (по Н. Н. Кулешову)

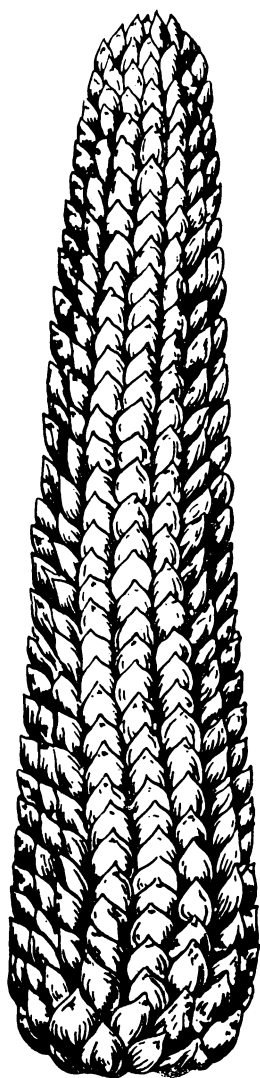


Рис. 7. Кукуруза лопающаяся (рисовая); общий вид початка

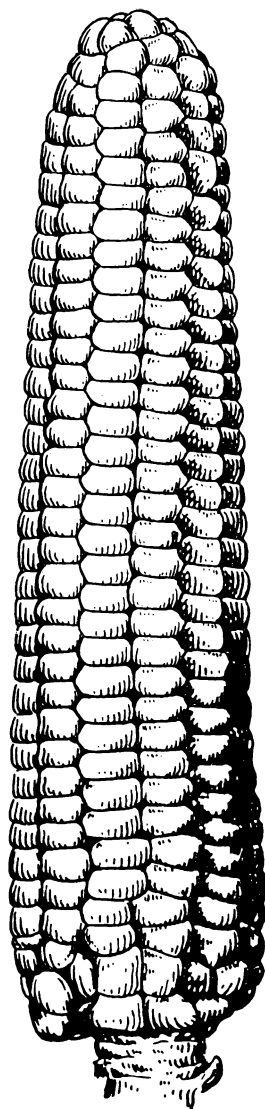


Рис. 8. Кукуруза кремнистая; общий вид початка

Величина и форма зерновок, форма и величина початка, окраска цветочных пленок отличаются у особой этого подвида исключительно разнообразием (см. рис. 6).

III. *Zea mays L., everta* Sturt. — кукуруза лопающаяся (рис. 7). Эта ботаническая группа, по Кулешову, встречается в двух формах: 1) рисовой — с остроконечными зерновками и 2) перловой — с округлыми зерновками, часто с ярким жемчужным отблеском.

Зерновки у кукурузы лопающейся значительно меньше, чем у других подвидов. У одного из сортов этой группы — кукурузы просовидной — 1000 семян весят всего 35—40 г. Эндосперм зерновки почти целиком роговидный. Лишь в области расположения зародыша имеется небольшой участок эндосперма с мучнистым строением. Роговидный эндосперм состоит из ограниченных зерен, плотно прилегающих друг к другу; промежутки между ними заполнены белками и углеводами. При нагревании в сухом состоянии эндосперм лопается, выворачивая наружу рыхлую, пористую массу.

IV. *Zea mays L., indurata* Sturt. — кукуруза кремнистая (рис. 8). Этот подвид (или ботаническая группа) характеризуется твердыми округлыми зерновками, во многом по форме сходными с зерновками крахмалистой кукурузы. По строению зерновок занимает промежуточное место между кукурузой крахмалистой и лопающейся. Эндосперм имеет роговидную и мучнистую часть. Роговидная часть эндосперма расположена по периферии зерновки, мучнистая — в центре. К этому подвиду относятся многочисленные европейские сорта — молдавские, румынские, болгарские, венгерские, чехословацкие, югославские, итальянские, закавказские и др. По строению зерновок эта группа довольно однообразна; по изменчивости длины вегетационного периода — наиболее многообразна: в состав ее входят как исключительно позднеспелые формы, так и формы предельной скороспелости, определяющие собой северную, южную и высотную границы обширнейшего ареала вида.

V. *Zea mays L., indentata* Sturt. — кукуруза зубовидная (рис. 9). Эндосперм зерновок роговидный только на боковых стенках; вся центральная и верхняя части эндосперма имеют мучнистое строение. На верхушке зерновки имеется глубокая зубовидная впадинка, которая образуется вследствие неравномерного усыхания различных частей зерновки при созревании. По окраске зерновок преобладают желтозерные и белозерные сорта. По длине вегетационного периода преобладают средне- и позднеспелые формы.

VI. *Zea mays L., semindentata* Kulesh. — кукуруза полузубовидная. По данным Кулешова, от зубовидной отличается менее четко выраженной впадинкой на верхушке зерновки, более развитым эндоспермом, менее плоским зерном и неко-

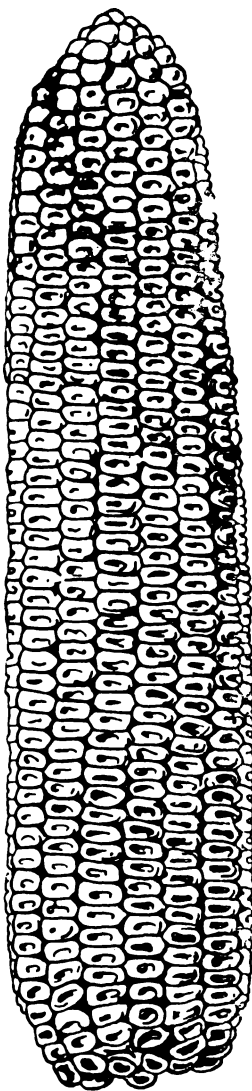


Рис. 9. Кукуруза зубо-
видная; общий вид по-
чатка

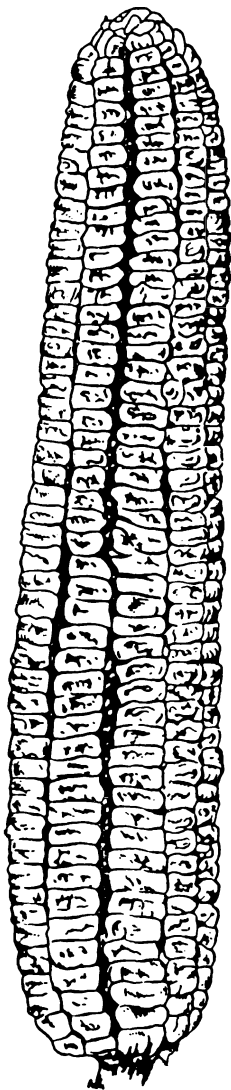


Рис. 10. Кукуруза сахар-
ная; общий вид початка

горой округленностью его краев. Окраска, величина и форма зерновок очень разнообразны. Широко распространена в предгорных районах Закарпатья, Северного Кавказа и Закавказья, Венгрии, Италии и Балканских странах.

VII. *Zea mays* L., *saccharata* Sturt. — кукуруза сахарная (рис. 10). Зерновки в зрелом состоянии имеют морщинистую поверхность и полупрозрачный стекловидный эндосперм, содержащий мало крахмала. Последнее объясняется, по-видимому, тем, что сорта этой кукурузы утратили способность завершать процесс превращения сахаров в крахмал. В эндосперме сахарных сортов наряду с разными формами крахмала содержится водорастворимый декстрин и протеин.

Особенностью сахарной кукурузы является склонность к формированию большого числа хорошо развитых пасынков.

VIII. *Zea mays* L., *amyleosaccharata* Sturt. — кукуруза крахмалисто-сахарная. Длинная гвоздевидная зерновка; снизу, примерно на две трети, имеет мучнистый эндосперм, верхняя часть заполнена декстрином и протеином. Распространена в Перу и Боливии.

IX. *Zea mays* L., *ceratina* Kulesh. — кукуруза восковидная, описана Н. Н. Кулешовым (1929). Зерновки восковидной кукурузы по форме и твердости похожи на зерновки кремнистых сортов и отличаются лишь матовостью поверхности. Периферическая часть зерновок непрозрачна и похожа на воск. Крахмал зерновок при реакции с раствором йода в йодистом калии дает не обычное сине-фиолетовое окрашивание, а красится в красно-бурый цвет. В такой же цвет окрашивается и пыльца восковидной кукурузы.

Район распространения восковидной кукурузы в прошлом — Восточная Азия. В последние годы восковидная кукуруза высевается в США и ряде европейских стран.

И. В. Кожуховым (1939) предложена эколого-географическая классификация типов кукурузы.

I экологическая группа — перувианская — *Zea mays* L. ssp. *peruviana* (Wittm. et Kozh.), характеризуется большим разнообразием позднеспелых форм, преимущественно крахмалистой группы. Выделяется исключительным разнообразием величины, формы и окраски зерновок и початков — от белых до почти черных зерновок, с темно-фиолетовой антоциановой окраской; от очень маленьких, укороченных початков до крупных, длинных, с различным расположением рядов зерновок. Зерновки варьируют от мелких, с весом 1000 штук от 100 г, до крупных, с весом 1000 штук до 1 кг. Стебель высокий.

II группа — горномексиканская — *Zea mays* L., ssp. *montanomexicana* Kozh. Ареал ограничен Мексиканским плоскогорьем. Преобладают средне- и позднеспелые формы зубовидной и лопающейся кукурузы; початки укороченные, кону-

совидной формы. Обычно развивают поверхностную корневую систему и легко полегают. Все вегетативные органы (листья, влагалища и стебель) сильно опушены. Листовые пластинки поникшие. Метелка слабо разветвленная.

III группа — кукуруза мексиканская — *Zea mays* L., ssp. *mexicana* Kozh. Распространена в тропическом поясе. Все сорта — очень позднеспелые. Представлена преимущественно кремнистыми формами. Початки крупные, конусовидно заостренные, с недоразвитой невыполненной верхушкой. Растения высокие, с большим числом узлов, длинных и узких листьев, окрашенных антоцианом.

IV группа — кукуруза аризонская — *Zea mays* L. ssp., *arizonica* Kozh. Представлена различными группами крахмалистой, кремнистой и сахарной кукурузы. Растения низкорослые с большим числом пасынков, скороспелые. Початок цилиндрический. Число рядов зерен в початке небольшое, обычно 8—10, реже — 12.

V группа — кукуруза лопающаяся — *Zea mays* L. ssp. *everta*. Рисовая и перловая формы. Обычно хорошо кустящиеся растения. Большое разнообразие по длине вегетационного периода.

VI группа — кукуруза аргентинская — *Zea mays* L. ssp. *argentinica*.

Распространена преимущественно в Южной Америке. Представлена кремнистой группой. Початки длинные, сигарообразные. Растения средние и позднеспелые, высокие, мощные, многопочатковые, легко образуют пасынки.

VII группа — кукуруза североамериканская — *Zea mays* L. ssp. *euboreali americana* Kozh. Представлена преимущественно зубовидными, реже кремнистыми и сахарными среднеспелыми формами; початки крупные, растения мощные, хорошо облиственные. Число листьев колеблется от 14 до 30. Почти не образует пасынков. Растения высокопродуктивные в умеренных широтах, с достаточным количеством тепла и влаги.

VIII группа — кукуруза европейская — *Zea mays* L. ssp. *europaeae* (M. et Kozh.). Распространена в Европе, Азии и Южной Америке. Представлена почти исключительно кремнистыми среднеспелыми и раннеспелыми формами. Окраска зерновок оранжевая, желтая, реже красная и темно-красная, еще реже белая. Высота растений, облиственность, число початков сильно варьируют. Початки конусовидной формы, часто с недоразвитыми укороченными верхушками, расположены высоко. Пасынки образует редко.

IX группа — кукуруза азиатская — *Zea mays* L. ssp. *asiatica* Kozh. Распространена преимущественно на орошаемых участках. Представлена преимущественно формами кремнистой группы. Зерновки округлые, реже продолговатые. Растения невысокие, обычно 100—150 см, при наличии 13—23 ли-

ств. Листья жесткие, торчащие, початки мелкие. Характерна резко выраженная многопочатковость.

На основе анализа этапов органогенеза и условий развития и роста растений Ф. М. Куперман (1959) предложена морфофизиологическая классификация *Zea mays* L. (рис. 11).



Рис. 11. Морфофизиологические типы кукурузы: I, II, III

Первый морфофизиологический тип — ультраскороспелые и раннеспелые сорта и формы северной селекции. Они характеризуются: способностью к прорастанию семян при нижнем пределе температуры от $+6$ до $+10^{\circ}$; выносливостью всходов к относительно низкой температуре весны. Первый и второй этапы органогенеза могут проходить при относительно пониженной температуре — примерно от $+12$ до $+16^{\circ}$; третий и

четвертый этап могут завершаться на длинном (до 18 ч) дне; растения отличаются ослабленной избирательностью к спектральному составу света, выражающейся в способности к формированию в условиях длинноволнового излучения не только мужских, но и женских генеративных органов; небольшой высотой главного стебля (от 0,6 до 2,0 м); небольшим числом узлов и междоузлий главного стебля (от 8 до 14); завершенным ростом междоузлий стебля — «нормальной биологической кривой» роста междоузлий; склонностью к образованию большого числа пасынков, а у ряда сортов к формированию настоящих кустистых форм; склонностью к многопочатковости; низким прикреплением початков; развитием в разной степени обоеполых верхушечных соцветий, как на главном, так и на боковых побегах-пасынках и формированием хорошо развитых початков в пазухах влагалищ листьев на побегах-пасынках; разрастанием оси второго порядка, так называемой «ножки» початков; высокой облиственностью удлиненных боковых побегов и, зачастую, образованием листовых пластинок на обертках початков.

К первому морфофизиологическому типу относятся такие сорта, как Пундурис, Белоярое пшено, Минусинка, Спасовская, Славгородская 270, Чакинская, Жемчужина, Чишминская 1, Казанская 7, Пионерка Севера, Хакасская, Безенчукская 41, Первенец. Многими чертами этого типа обладают сорта Немчиновская, Московская 3, Подмосковная, Воронежская 76, Воронежская 80, Кичкасская, а также ряд сортов из горных районов Кавказа, Крыма и Чехословакии.

Второй морфофизиологический тип: среднеспелые сорта и формы кукурузы районов умеренного климата СССР (Украины, Молдавии, частично Поволжья), а также Румынии, Венгрии, Болгарии, Чехословакии, южных районов ГДР и ФРГ, северных районов Италии и северных штатов США, юга Канады и др.

Растения этого типа характеризуются: средней продолжительностью периода прохождения I—II этапов органогенеза, большей требовательностью к температурам прорастания по сравнению с сортами северной селекции; сравнительно короткими III—IV этапами органогенеза; способностью формировать мужские соцветия при длинном дне, но значительно более резко выраженной избирательностью к спектральному составу света в период формирования женских генеративных органов; средней высотой стебля (от 2,0 до 3,5 м); средним числом узлов и междоузлий (от 13 до 18), зачастую «незавершенной биологической кривой роста» верхних междоузлий стебля; отсутствием кустистых форм; слабовыраженной склонностью к формированию пасынков, образующих только верхушечные метелки, часто со стерильными цветками, реже ветвистые озерненные метелки (называемые иногда «ветви-

стыми початками»); способностью к образованию двух, а в очень благоприятных условиях выращивания, даже трех початков на главном стебле и относительно не очень высоким прикреплением их; редким появлением обополых цветков в верхушечных соцветиях главного стебля (значительно чаще обополые цветки встречаются в верхушечных соцветиях на побегах-пасынках); укороченной ножкой початка, в которой, однако, можно хорошо еще различить неравномерный рост отдельных междоузлий укороченного бокового побега (в силу этого початок обычно неплотно прилегает к стеблю, а иногда даже слегка отвисает); средними размерами листьев, число которых строго соответствует числу узлов главного стебля и слабо развитыми листьями на боковых побегах-пасынках; отсутствием листовых пластинок на обвертках початков.

Ко второму морфофизиологическому типу относятся такие сорта кукурузы, как Осетинская белая кремнистая, Кабардинская белая кремнистая, Грушевская, Миннезота 13, Экстра, Харьковская 23, Днепропетровская, Успех, ВИР-25, Зубовидная 3135, гибрид Харьковский, гибриды Буковинские 1, 3, Чинквантино Кишиневский, Варвик 277, Кинг-Кросс, Чешская белая зубовидная, гибрид Чейчоский М706.

Третий морфофизиологический тип: среднепозднеспелые и позднеспелые сорта и формы Краснодарской, Кубанской, Одесской, Кабардинской, Северо-Осетинской, Молдавской, Закавказской селекции и других южных селекционных учреждений СССР и ряда зарубежных стран — Болгарии, Венгрии, Румынии, Югославии, Италии, США и других зон мира, сходных по климатическим условиям.

Растения этого типа характеризуются прорастанием семян при относительно высокой температуре (+10, +12° и выше), длительным прохождением I—II этапов органогенеза и требованием высокой температуры на ранних этапах развития и роста; сравнительно с первым и вторым типами значительно более длинными III—IV этапами органогенеза; способностью формировать мужские соцветия и замедлять развитие початков в условиях длинного дня (16—17 ч) и длинноволнового излучения.

Для сортов этого типа, в отличие от первых двух, характерно: значительное ускорение в развитии метелки при укорочении дня и преобладании коротковолнового излучения; почти полная неспособность при преобладании в световом потоке длинноволнового излучения завершать формирование женских цветков в початках, что свидетельствует о резко выраженной избирательности растений южных сортов кукурузы к спектральному составу света; большая высота стебля (от 3,5 м и выше), большое число узлов и междоузлий (от 18 до 26 и более), «незавершенная биологическая кривая роста» не только верхних, но и зачастую, в условиях лесостепи Ук-

раины и нечерноземной полосы СССР, средних междоузлий стебля; полное отсутствие кустистых форм и почти полное отсутствие пасынков; склонность к формированию одного крупного початка, реже двух початков; крайне укороченная «ножка» початка и в силу этого — почти сидячая форма прикрепления початка; относительно высокое прикрепление початка; резко выраженная раздельнополость соцветий и цветков и сравнительно большой разрыв во времени между формированием мужского и женского соцветий на одном и том же растении; появление растений с ясно выраженной мужской стерильностью цветков; длинными и широкими, мощными листьями и отсутствием листовых пластинок обертки початка.

К третьему типу можно отнести сорта и гибриды: ВИР-42, ВИР-156, ВИР-267, гибрид Имеретинский, Одесская 10, Лиминг, Аджаметская, Круг, гибридная популяция Краснодарская 1—49; к этому типу примыкают Осетинская белая зубовидная, Кабардинская белая зубовидная, Варвик 400М, Пионер 370, 382, 399, Кинг-Кросс, Ледница среднепоздняя, гибрид Тополницкий.

Четвертый морфофизиологический тип составляют тропические, крайне позднеспелые формы кукурузы. Стебли их достигают 7—9 м с 30—40 листьями на главном стебле. Для прохождения I—II этапов органогенеза требуется много тепла и в условиях тропиков растения созревают на 150—180-й день. При посеве в коллекционных питомниках, даже в южных районах СССР, растения часто к концу вегетации находятся на III—IV этапах органогенеза початка и образуют метелки с недоразвитыми цветками.

Пятый морфофизиологический тип составляют стоящие несколько особняком брахические низкорослые формы кукурузы. Они характеризуются укороченным стеблем, слабо разрастающимися междоузлиями, в связи со значительной засушливостью климата в полупустынных районах их возделывания. Значительный процент стерильных цветков метелки в связи с дефицитом влаги на VI—VII этапах органогенеза приводит к тому, что у растений почти не разрастаются самые верхние междоузлия и цветение зачастую проходит в трубке влагалища листа. Этот тип в СССР хозяйственного значения не имеет и используется лишь в селекции.

Интродукция различных сортов и форм кукурузы с целью их акклиматизации, а также широкое использование мировой коллекции при гибридизации кукурузы привели к созданию ряда новых форм и сортов, обладающих признаками различных систематических групп, затрудняющих отнесение их к какому-либо определенному подвиду. Этим, по-видимому, объясняются и те затруднения, какие встречаются в систематике и классификации подвидов, разновидностей и типов кукурузы.

У кукурузы различают две группы корней: эмбриональные и придаточные. К первой — относятся главный и боковые зародышевые гипокотильные и мезокотильные или эпикотильные корни. Вторую группу составляют узловые корни — подземные и надземные (опорные).

Зерновка кукурузы при прорастании образует сперва один зародышевый корешок, быстро углубляющийся в почву на 30—40 см. Растения большинства сортов и гибридов кукурузы через 2—3 дня формируют от 2 до 7 боковых корней. У некоторых зубовидных сортов и гибридов из перицикла на первом узле стебля образуется еще 5—6 зародышевых корней. В отличие от других злаков зародышевые корни кукурузы могут достигать значительной длины.

Боковые гипокотильные корешки в почве сильно ветвятся и вместе с зародышевым корешком образуют систему первичных корней. Эти корни можно считать корнями первого яруса.

Наблюдениями и опытами установлено, что зародышевый корешок и первичные гипокотильные корни на протяжении примерно 2—3 недель выполняют основные функции снабжения растений пищей и водой, а затем теряют свое первостепенное значение, хотя могут функционировать весь период жизни растения. Через некоторое время после выхода колеоптиле на поверхность почвы колеоптильный узел проростка отделяется от зародышевого узла особым междоузлем, так называемым эпикотилем, длина которого варьирует в зависимости от глубины заделки семян.

Второй ярус корней образуется у кукурузы из колеоптильного узла (Кулешов, 1955). Это так называемые эпикотильные корешки, особенно ясно различимые при разрастании эпикотиля, в связи с увеличением глубины заделки семян. Обычно они не ветвятся и растут вертикально вниз.

Эпикотильные корешки, по данным Апрелевой (1955), наиболее сильно развиваются при глубине заделки семени на 10—14 см; при меньшей глубине заделки они развиваются очень слабо. В условиях тяжелых почв эпикотильные корешки редко бывают мощными; на хорошо аэрируемых почвах они развиваются лучше. Роль этих корней в питании растений незначительна.

Третий ярус узловых корней наиболее важный для жизнедеятельности кукурузного растения, формируется из сближенных узлов стебля, расположенных под прикрытием поверхностных слоев почвы или у самой поверхности почвы. Эти корни большей частью развиваются из первых 3—5 узлов стебля. Обычно, как показывают наши наблюдения, первый подземный стеблевой узел закладывается неглубоко, примерно на 3—4 см от поверхности почвы. Глубина залегания его при посеве сухими семенами мало зависит от глубины заделки семян,

С углублением заделки семян обычно удлиняется эпикотиле, длина которого у многих сортов может достигать даже 20—25 см. За счет удлинения эпикотиле семена кукурузы многих сортов могут прорасти с большой глубины, вынося на поверхность почвы первый стеблевый узел.

Третий ярус — основные, или узловые, корни вначале преимущественно растут горизонтально, занимая свободное пространство в междурядьях, затем направляются вниз на глубину до двух и более метров. Число корней, развивающихся от стеблевых узлов, достигает 20—30 и более в зависимости от условий. Корни сильно ветвятся, образуя корешки нескольких порядков. Длина всех корешков и корневых волосков одного растения достигает нескольких километров. Основная масса постоянных корней сосредоточена, по данным ряда исследователей, на глубине до 30 см.

Большое значение для кукурузы имеют и так называемые опорные корни, которые образуются двумя-тремя надземными узлами стебля, расположенными у поверхности почвы и несколько выше ее. В ряде районов у позднеспелых сортов опорные корни образуются у шестого и седьмого стеблевых узлов. Обычно они имеют больший диаметр, чем узловые корни, и покрыты толстой защитной тканью. Часть их, расположенная над почвой образует хлорофилл и зеленеет.

Достигая почвы при благоприятных условиях влажности и особенно при окучивании растений, опорные корни становятся тоньше, образуют боковые корешки и волоски. Основная функция опорных корней — предохранение растений от полегания — в этих случаях хорошо сочетается с функцией питания растений.

Корни кукурузы имеют ряд анатомических особенностей, отражающих повышенные требования к аэрации, по сравнению с корневыми системами других злаков. Одной из характерных черт строения корней кукурузы является обилие воздухоносных полостей. Чем глубже расположены корни, тем больше в них образуется воздухоносных полостей и тем они крупнее. На тяжелых заплывающих почвах воздухоносные полости начинают формироваться уже в корнях первого и второго порядков, на легких песчаных почвах они образуются главным образом в корнях третьего, четвертого и последующих порядков.

Следует отметить, что рост корней у кукурузы в длину и нарастание массы корней наиболее интенсивно происходят на самых ранних этапах развития, когда прирост корневой системы во много раз превышает рост надземных органов.

У позднеспелых форм кукурузы рост опорных корней усиливается в условиях более длинного дня.

На формирование корневой системы кукурузы большое влияние оказывают поливы, способствующие углублению

корней в почву и увеличению в 1,5—2 раза массы корней во всем корнеобитаемом слое. Так, по данным Говорухина (1965), поглощающая поверхность корней кукурузы увеличивается на поливных участках в 1,3—1,6 раза, а количество выделяемой пасоки — в 2—4 раза по сравнению с непольными растениями.

Различные сорта и гибриды, и в особенности самоопыленные линии, резко различаются по мощности корневой системы (Кириченко, 1960; Мусийко, Ключко, 1963; Федоров, Трифонова, 1959, 1960; Доровская, 1962; Говорухин, 1965; Кли-машевский, 1966 и др.).

Развитие и рост корневой системы в связи с различными приемами обработки исследовались рядом авторов в СССР и за рубежом (Тарановская, 1955; Грамматикати, 1957; Бондаренко, 1962; Заплатин, 1964; Drezgic, Markovic, 1963 и др.).

Так как мощность корневой системы, распространение последней по радиусу в поверхностных слоях почвы, в сочетании с максимальным проникновением вглубь, в почву, и развитием опорных корней, является важнейшим фактором, обеспечивающим развитие и рост надземных органов и общую продуктивность растения, то все приемы подготовки семян и почвы, а также и ухода за растениями должны быть направлены на создание оптимальных условий для развития и роста корневой системы, особенно на самых ранних этапах органогенеза растений.

СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ

Стебель кукурузы — цилиндрической формы, высокий, сравнительно толстый. В зависимости от сорта и условий выращивания растений высота стебля колеблется от 50 см до 7 м и больше.

Стебель кукурузы имеет хорошо выраженные узлы и междоузлия. Количество их варьирует от 8 до 40 и более в зависимости от особенностей сорта. При этом число сближенных подземных узлов стебля, расположенных под поверхностью почвы, колеблется от 3 до 10, а надземных — от 6 до 30 и больше. Для большинства сортов кукурузы в районах, наиболее благоприятных для произрастания каждого сорта, можно отметить определенную закономерность в формировании междоузлий. Наиболее короткие междоузлия расположены в нижней части стебля, наиболее длинные — в верхней; чаще самым длинным оказывается междоузлие, несущее верхушечное соцветие — метелку.

Дифференциация зачаточного стебля на узлы происходит очень рано, обычно после разворачивания зародышевых листьев. Число зачаточных узлов у кукурузы с возрастом не изменяется. Изредка наблюдаемое уменьшение числа междоузлий

по сравнению с первоначально заложившимся есть результат недоразвития верхних междоузлий, когда из них два-три и более остаются сближенными.

Таким образом, различная высота растений разных сортов кукурузы зависит от числа узлов и длины междоузлий, в пределах же сорта — преимущественно от условий, способствующих росту каждого из междоузлий. Число междоузлий в пределах сорта слабо варьирует.

Удлинение стебля идет за счет интеркалярного роста каждого из междоузлий. Рост междоузлий начинается с нижних и постепенно переходит к верхнему. Верхние междоузлия быстро растут, выходят из влагалища листьев, иногда даже возникает шум, который можно слышать вечером после жаркого дня на кукурузном поле.

В толщину стебель растет изнутри (так называемый эндогенный тип роста). Наибольшую толщину стебель имеет у основания растения и наименьшую — на верхушке. Междоузлия с узлами, на которых боковые побеги образуют початки, имеют выемку, образуемую под давлением растущего початка. Чем больше початок, тем эта выемка глубже (рис. 13).

Рост стебля в высоту идет неравномерно во времени. Наибольший прирост, достигающий в теплые и влажные дни 15 и даже 20 см в сутки, наблюдается перед выходом метелки из влагалища верхнего листа и в начале цветения метелки. Чаще всего ко времени завершения цветения метелки, реже несколько позже, ко времени завершения цветения початков заканчивается и прирост стебля в высоту. При этом после начала цветения метелки прирост стебля идет не только за счет самого верхнего междоузлия, но, как показывают наши наблюдения, и за счет интеркалярного роста междоузлия, от которых отходят побеги, несущие продуктивные початки.

Междоузлия стебля закрыты влагалищами листьев; в па-

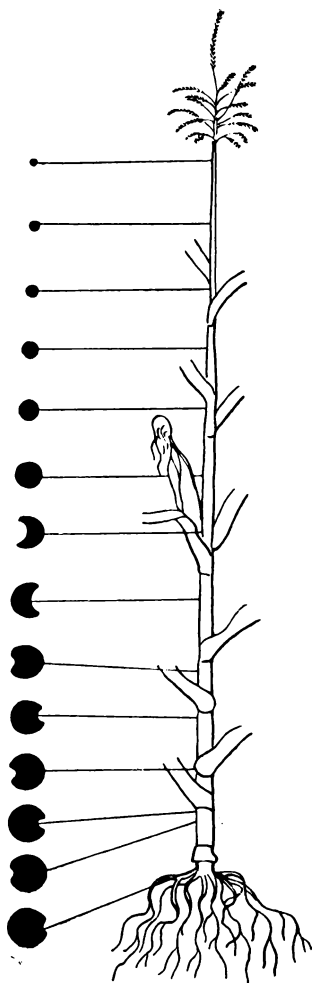


Рис. 13. Поперечное сечение стебля кукурузы (по Жюссо)

зухе каждого влагалища закладывается по пазушной почке. Из каждой почки может развиваться боковой побег, образующий зачаточный початок; продуктивные початки формируются у большинства сортов из верхних пазушных почек.

Обычно у скороспелых сортов из пазушных почек нижних и особенно подземных узлов развиваются удлиненные побеги — пасынки, достигающие иногда высоты, близкой к главному побегу. Однако чаще пасынки бывают значительно короче главного побега. У многих среднеспелых и позднеспелых сортов пасынки не развиваются. На формирование пасынков влияют не только сортовые особенности, но также почвенные условия, способы и сроки посева, продолжительность дня, интенсивность освещения.

На побегах второго порядка в пазухах листьев закладываются свои пазушные почки, которые могут формировать побеги третьего порядка, завершающиеся мелкими початками.

Пасынки, развивающиеся из подземных узлов и около поверхности почвы, способны давать из своих нижних узлов собственную корневую систему. Анатомическое строение кукурузы детально исследовано Прозиной (1962).

СТРОЕНИЕ ЛИСТА

Лист кукурузы, как и других злаков, состоит из листового влагалища, плотно охватывающего нижнюю и среднюю части междоузлия стебля, широкой и длинной листовой пластинки и небольшого язычка, расположенного в месте перехода влагалища в листовую пластинку и защищающего стебель от проникновения пыли, воды, микроорганизмов (рис. 14). У некоторых сортов кукурузы язычок листа образует ушки. Листья у кукурузы расположены по одному от каждого узла, поочередно с двух сторон стебля. Тавчар (1963) при гибридизации крахмалистой и сахарной кукурузы получил растения с удвоенным числом супротивно расположенных листьев.

Охватывая плотно междоузлие стебля, влагалище листа придает ему большую прочность, что имеет особое значение для распускающейся части междоузлия. В том месте, где влагалище листа прикрепляется к стеблю, образуется кольцообразное утолщение, называемое листовым узлом. В тех случаях, когда стебель по каким-либо причинам полегает, разрастание листового узла помогает разгибанию стебля.

Сорта и гибриды кукурузы, относящиеся к разным морфофизиологическим типам, различаются и по числу листьев (Кулешов, 1955; Куперман, Баранов, 1958; Nozzolini, 1963; Saric, 1963; Carina, 1965). Чаще всего чем скороспелее сорт, тем меньше число листьев. Так, ультраскороспелые сорта имеют по 8—10 листьев, сорта центральной и лесостепной зон евро-

пейской части СССР — 13—15, степной зоны — 16—20, позд-
 неспелые сорта Грузии — 23—25, позднеспелые южноамери-
 канские сорта — по 30—40 и более листьев.

Все листья кукурузы можно раз-
 делить на четыре основные группы:
 зародышевые, настоящие стеблевые,
 верхушечные и листья обертки.

Зародышевые листья: их у куку-
 руды 5—7. К началу цветения по-
 чатка пластинки этих листьев часто
 отмирают и опадают.

Настоящие стеблевые листья: в
 их пазухах развиваются побеги,
 формирующие початки (от III до
 XII этапов органогенеза).

Верхушечные листья: в их пазу-
 хах почки и, следовательно, боковые
 побеги не развиваются.

Листья обертки: отличаются от
 других групп листьев тем, что, во-
 первых, у большинства сортов куку-
 руды в южных районах ее возделы-
 вания формируются одни только
 укороченные влагалища и не разви-
 ваются листовые пластинки; во-втор-
 ых, будучи расположены на очень
 укороченном побеге второго поряд-
 ка, несущем початок, они плотно прикрывают друг друга, и

лишь у небольшой части самых верхних листьев обертки
 развивается хлорофилл; у большей части листьев обертки
 не образуется зеленых пигментов. Влагалище листа обертки
 резко отличается как по форме, так и по анатомическому
 строению от влагалища настоящего стеблевого листа. В нем
 очень мало механических элементов, оно более нежно и тонко.

У ряда сортов северного происхождения, у листьев об-
 ертки развиваются листовые пластинки разной длины и ши-
 рины (рис. 15).

Листья различных сортов кукурузы различаются также по
 длине, ширине и толщине.

Листья кукурузы чаще всего с нижней стороны голые, с
 верхней — опушенные. Паренхима на краях листьев растет
 быстрее, нежели сосудистые пучки, и в результате края листь-
 ев становятся волнистыми. Как показали исследования
 М. Н. Прозиной (1963), сосудистые пучки на краях листьев
 содержат больше механических элементов по сравнению с со-
 судистыми пучками, несколько отстоящими от края. Это при-
 дает прочность крупным листьям кукурузы против действия
 ветров, могущих вызвать разрыв листовых пластинок.

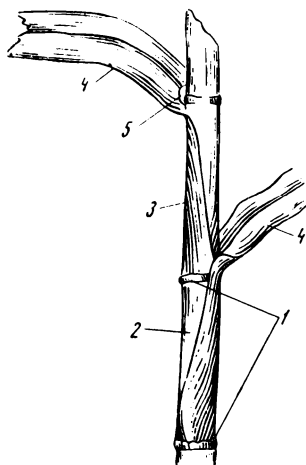


Рис. 14. Строение стебля и
 листа кукурузы:

1 — узлы стебля, 2 — междууз-
 лия, 3 — влагалище листа, 4 —
 листовая пластинка, 5 — язычок

Желобовидная форма и косовертикальное расположение листьев помогают растению использовать даже незначительные осадки и росу, которая по листьям стекает к корням; после ночей с сильными росами можно наблюдать по утрам увлажненную вокруг стебля почву.

Эпидермис листовой пластинки кукурузы богат устьицами.

Подсчитано, что на одном растении их образуется 100—200 млн., что создает благоприятные условия для газообмена растений.

Величина листьев зависит от сорта, местоположения на стебле и условий выращивания.

Общая поверхность листьев у кукурузы колеблется от 0,3 до 1,2 м², а у ряда сортов, у которых сильно развиты хорошо облиственные пасынки, она увеличивается до 1,3 м². У таких сортов, как например Северо-Дакотская, Безенчукская 41, листовые пластинки разрастаются на несколько удлиненных побегах второго порядка. У этих сортов, так же как и у многих средне-

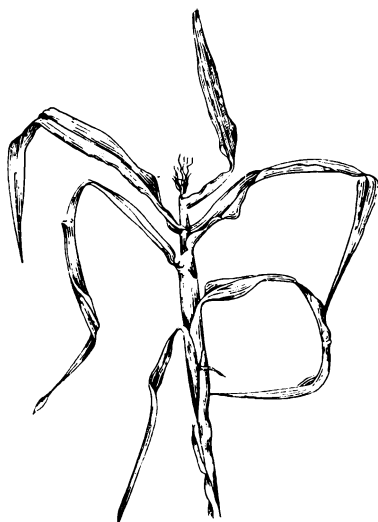


Рис. 15. Формирование листовых пластинок на обертках початков кукурузы

спелых форм, при возделывании их в условиях более длинного дня, листовые пластинки разрастаются и в обертках, достигая иногда больших размеров. Такие сорта, способные резко увеличивать общую листовую поверхность и число початков в пазухах листьев, представляют особо большой интерес для целей получения зрелого зерна и, одновременно, скармливания или силосования зеленой массы.

Кукуруза — растение, родиной которого являются тропические районы земного шара, относительно богатые сине-фиолетовыми лучами солнечного спектра — резко реагирует на малейшее изменение качества и интенсивности света изменением соотношений в пигментной системе листьев.

Растения большинства сортов кукурузы характеризуются интенсивной зеленой окраской листьев. При самом незначительном понижении температуры листа, особенно молодые, растущие быстро, изменяют свою окраску, приобретая все оттенки от светло-зеленых до желто-белесоватых. Такое же влияние на окраску листьев оказывает и загущение растений в гнезде и загущение числа гнезд в рядах. Светлую окраску

листьев кукурузы вызывает также азотное голодание растений (Кулешов, 1955).

Аномалии пигментной системы растений наблюдаются и при ненормальных условиях формирования зародыша. При самоопылении, так же как при действии на гаметы, зиготу или семена ядами (как, например, колхицином), высокими дозами радиоактивных веществ, ионизирующей радиацией, инфракрасным и ультрафиолетовым излучением, слишком высокой либо очень низкой температурой, у растений в фазе всходов можно наблюдать белую полосатость листьев. В этих случаях паренхима между отдельными сосудистыми пучками теряет способность синтезировать зеленые пигменты. Иногда такие листья с патологической пигментной системой, у которых отдельные участки вдоль листовой пластинки все же окрашены в зеленый цвет, часто при этом замаскированный антоцианом, имеют особую радужную окраску с чередованием белых, зеленых, сине-зеленых и красных антоциановых полос.

Раннее повреждение конусов нарастания и молодых листьев скрытостебельными вредителями, в том числе шведской мухой и меромизой, также приводит к полосатости листовых пластинок и резкому пожелтению молодых листьев.

У кукурузы сравнительно часто встречаются растения-альбиносy, с совершенно белыми бесхлорофильными листьями; после развертывания 3—5 зародышевых листьев такие растения быстро погибают.

Иногда листья в фазе всходов имеют светло-желтую окраску. У таких растений при особо благоприятных условиях для роста и развития постепенно появляется зеленая окраска и они, хотя и со значительным опозданием, развиваются в нормальное взрослое растение.

СТРОЕНИЕ СОЦВЕТИЯ И ЦВЕТКОВ

Кукуруза — однодомное растение, способное формировать три типа цветков: мужские, женские и, значительно реже, обоеполые.

Мужские цветки, у которых преимущественно развиваются мужские генеративные органы — тычинки, собраны в мужское соцветие — метелку; зачатки пестиков в мужских цветках рано редуцируются. Обычно метелка формируется на верхушке главного стебля либо на верхушках побегов-пасынков. Реже единичные мужские цветки формируются на укороченных боковых побегах, несущих початки.

Женские цветки, у которых развиваются преимущественно женские генеративные органы и рано редуцируются зачатки пыльниковых мешков, обычно формируются на укороченных боковых побегах и образуют женское соцветие — початок.

Передко, однако, женские генеративные органы развива-

ются в цветках наряду с мужскими. Реже формируются обоеполые цветки в метелках главного стебля у скороспелых сортов, особенно северной селекции (Белоярое пшено, Минусинка, Сибирячка, Безенчукская 41 и др.). Значительно чаще обоеполые цветки, а также разнополые цветки в одном соцветии формируются на боковых побегах — пасынках.

Метелка кукурузы (рис. 16) отличается по своему строению от соцветий других метельчатых злаков главным образом тем, что боковые ветви ее мало ветвятся. Строение метелки зависит от особенностей сорта и условий произрастания растения. Чаще всего недоразвитыми бывают ее боковые ветви, число и размеры которых сильно варьируют (рис. 17). Недоразвитость центрального стержня встречается значительно реже. Очень редко, но встречаются метелки, развивающие один центральный стержень. Часты метелки с 2—3—5 боковыми ветвями. Число ветвей в метелке варьирует от 5 до 15 и больше.

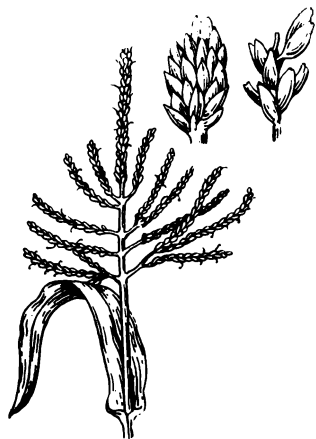


Рис. 16. Метелка и колосок кукурузы (схематизировано)

Ось мужского соцветия бывает укороченной или удлинненной, плотной или рыхлой, прямостоячей или поникающей.



Рис. 17. Метелки кукурузы.

А — нормальная; Б, В — с недоразвитыми боковыми веточками; Г — с недоразвитыми колосками

Длина верхнего междоузлия, на котором непосредственно расположена метелка, сильно варьирует. В то время как длина его у некоторых азиатских форм настолько мала, что метелка даже не выходит из раструба верхних листьев, у позднеспелых южных сортов длина так называемой ножки метелки достигает 50 см, а иногда бывает даже значительно большей.

Окрашена метелка в зеленый, светло-зеленый, чаще же в сине-фиолетовый и красный цвета, что зависит от присутствия антоциана.

Колоски в метелке расположены попарно. Один колосок обычно имеет удлиненную колосковую ось, другой — укороченную. Колосковые чешуи широкие, вверху заостренные, опущенные, с 3—8 продольными жилками. На центральном стержне колоски расположены спирально, очень плотно вокруг его оси, на боковых же веточках они чаще всего расположены на их верхней стороне, что придает веточкам дорзовентральный характер. По подсчетам Н. Н. Кулешова (1955), в нормально развитой метелке кукурузы сорта Харьковская 23 число колосков варьирует в пределах 750—900, у гибрида ВИР-25—от 1100 до 1200, у гибрида ВИР-42—от 1200 до 1400.

Колоски двухцветковые. Цветки в них развиты неравномерно. Цветок состоит из двух цветочных пленок и трех тычинок. Цветочные пленки тонкие, прозрачные, нередко пигментированы. Четырехгнездный пыльник к моменту созревания расположен на длинной тычиночной нити. Во время цветения тычиночная нить еще больше удлиняется и выносит мыльник наружу, за пределы цветочных пленок.

В каждом пыльнике содержится 1000—2500 пыльцевых зерен. Зрелая пыльца имеет золотисто-желтый цвет.

Початки кукурузы формируются как верхушечные соцветия боковых побегов; последние развиваются из пазушных почек, закладывающихся в пазухах листьев как на главном побеге, так и на побегах второго и даже (что бывает реже) третьего порядков (рис. 18). Так как пазушные почки могут закладываться и обычно закладываются в пазухе каждого листа, за исключением 2—4 самых верхних, то потенциально растение может формировать столько початков, сколько стеблевых листьев. Однако практически у большинства сортов кукурузы початки обычно развиваются в пазухах листьев, расположенных от 7-го до 15-го узла стебля.

Наиболее крупным и наиболее развитым является самый верхний початок. Остальные початки чаще всего бывают меньше по размеру и несколько отстают в развитии. У позднеспелых сортов початки, расположенные за 6, 7, 8-м и другими листьями, рано прекращают свой рост и в дальнейшем атрофируются. У специально отобраных однопочатко-

вых зубовидных сортов недоразвиваются не только боковые побеги-пасынки из самых нижних узлов, но зачастую, за исключением 1—2 верхних початков, верхние боковые побеги очень рано приостанавливают свое развитие. К моменту созревания верхнего початка они полностью отмирают и засыхают.

Лишь у некоторых многопочатковых сортов несколько верхних початков развиваются почти синхронно и достигают примерно одинаковых размеров. К числу этих сортов относятся: гибриды Буковинские 2, 3; Северная Дакота; ряд сортов из Болгарии и Румынии.

В зависимости от степени укорачивания междоузлий пазушного побега так называемые «ножки» початков могут иметь различное — вертикальное, горизонтальное или понижающее — направление (рис. 19).

Стержень початка бывает разной толщины и плотности. Обычно вес стержня в зрелом состоянии составляет 18—25% веса всего початка.

Колоски на початках, так же как и в метелке, располагаются попарно, образуя продольные ряды вдоль мясистого плотного стержня початка. Под каждым колоском, как у многих других злаков, имеется хорошо выраженный валик — редуцированная брактя.

По своему строению початок аналогичен метелке, у которой редуцированы боковые побеги. Однако иногда и у початка боковые побеги развиваются, и тогда формируются ветвистый или разветвленный початок, несущий женские цветки.

В колосках початков, так же как и в колосках метелки, вначале закладываются по два цветка. Один из них рано атрофируется, и поэтому колоски початков несут по одному цветку.

Так как колоски расположены попарно и в каждом из них в конечном итоге формируется по одному цветку, то число продольных рядов цветков, а в последующем и зерен у початков всегда четное. Часто число рядов зерен в початках кратно четырем — 4—8—12—16—20 до 32. Реже, при самоопылении либо у мутантов, число рядов зерен 6—10—15—19; в последних случаях ряды часто теряют прямолинейность.

Гораздо реже встречаются растения, у которых развиваются оба цветка в колосках. Это бывает не только у некоторых сахарных сортов кукурузы, но и при применении пыльцы чужих видов в качестве ментора, а также в условиях избытка освещения лучами красно-оранжевой части спектра в период формирования цветков и др.

При развитии зерна из верхнего цветка в колоске зародыш зерна обращен к верхушке початка, а при развитии из нижнего цветка — к его основанию. Как указывает Н. Н. Куле-

шов (1955), у одного из сортов сахарной кукурузы Сельский джентельмен, у которого оба женских цветка в колоске являются плодушными, рядом расположенные зерновки имеют зародыш, расположенный или обращенный то к верхушке початка, то к основанию, в зависимости от того, из какого цветка колоска они развились — верхнего или нижнего.

Початки бывают разной длины и содержат разное число колосков в рядках — чаще от 20 до 50, иногда и больше.

Женский цветок состоит из хорошо выраженного пестика, трех редуцированных на ранних этапах развития тычинок и двух крупных нефункционирующих лодикул; у основания пестика часто можно видеть недоразвитые пыльниковые меш-

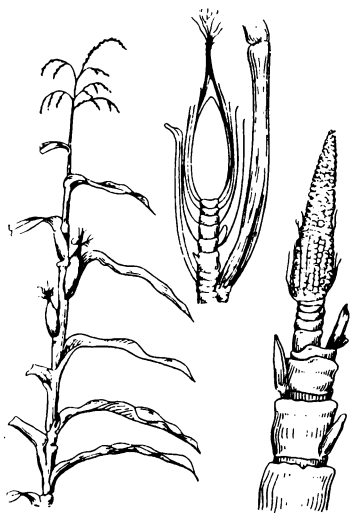


Рис. 18. Схема расположения початков вдоль главной оси стебля кукурузы и строение бокового побега

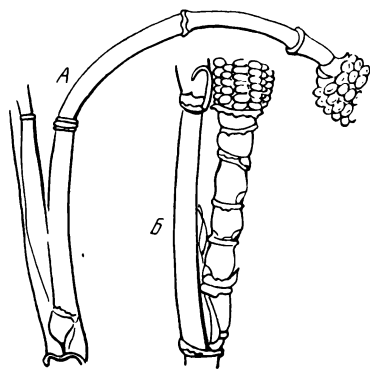


Рис. 19. Форма и положение «ножки» початка кукурузы.

А — тонкая «ножка», с длинными междоузлиями, изогнутая; *Б* — толстая «ножка» с короткими междоузлиями, прямая

ки. Во взрослом состоянии цветочные пленки слабо развиты.

Пестик кукурузы состоит из округлой завязи, длинного столбика, зона роста которого находится у его основания, и еще более длинного рыльца, заканчивающегося двумя лопастями.

Длина пестичных рылец и столбиков у цветков, расположенных в разных частях початка, неодинакова. У верхних цветков пестичные столбики и рыльца (нити) самые короткие; нижние цветки формируют наиболее длинные нити, 30—50 см длины и больше. Кукуруза — одно из немногих растений, которое имеет столбик и рыльце такой длины; они представляют собой длинную шелковистую нить, покрытую дольками и волосками. Дольки рыльца выделяют липкую жид-

кость, помогающую улавливать носящуюся в воздухе пыльцу. Рыльце способно воспринимать оплодотворяющую пыльцу по всей своей длине. Чаще всего рыльца бело-зеленоватого цвета; у многих сортов они окрашены в розовый, красный, лиловый, синий тона. После оплодотворения рыльца усыхают и становятся буро-коричневыми.

Початок у большинства сортов плотно укрыт оберткой. У скороспелых сортов число видоизмененных влагалищ листьев в обертке значительно меньше, чем у позднеспелых. Однако встречаются сорта, у которых из-за быстрого роста стержня, опережающего рост листьев обертки, часть початка выдвигается наружу и остается открытой до созревания. Такие початки сильнее поражаются вредителями и болезнями.

СТРОЕНИЕ ЗЕРНОВКИ

Оболочка зерновки кукурузы состоит из многослойного перикарпия, развивающегося из стенок завязи и слабо развитой собственно семенной оболочки (наружных покровов семяночки). Перикарпий обычно срастается с околоплодником.

Фруктовая оболочка зерновки у кукурузы разных сортов, в зависимости от того, какие пигменты и в какой концентрации преобладают, окрашена в желтый, оранжевый, красный, темно-вишневый, фиолетовый цвета. При отсутствии пигментов — зерновки белые. Оболочка бывает прозрачная и полупрозрачная. Алейроновый слой и эндосперм зерновки также могут быть различно окрашенными. Эндосперм может быть темно-желтым, желтым, светло-желтым и белым; алейроновый слой — белым, желтым, синим, красным. При этом окраска может быть сплошной или мозаичной и разной степени интенсивности. Если эндосперм прозрачный, то его окраска может зависеть от окраски алейронового слоя.

Эндосперм зерновок у разных ботанических групп и сортов кукурузы различается, как это уже указывалось, и по консистенции. Различают эндосперм мучнистый, роговидный, стекловидный и восковидный. Разную консистенцию эндосперма можно видеть не только в зернах разных сортов и групп кукурузы, но и в различных зонах одной и той же зерновки (рис. 20).

Сбоку в нижней части зерновки расположен зародыш со щитком. В зародыше можно хорошо различать первичную почечку с 5—7 зачаточными листочками, зародышевый корешок с корневым влагалищем и эликотиле. В месте соприкосновения щитка с зародышем имеется слой всасывающих цилиндрических клеток.

По данным Н. Н. Кулешова (1955), полученным на разных сортах кукурузы, вес разных органов в сухой зерновке в про-

центах ко всему весу зерна составляет: зародыша — 7,6 — 12,8%, эндосперма — 80,2—85,6% и оболочки — 6,2—7,8%.

Иногда на початке можно увидеть зерна, резко отличаю-

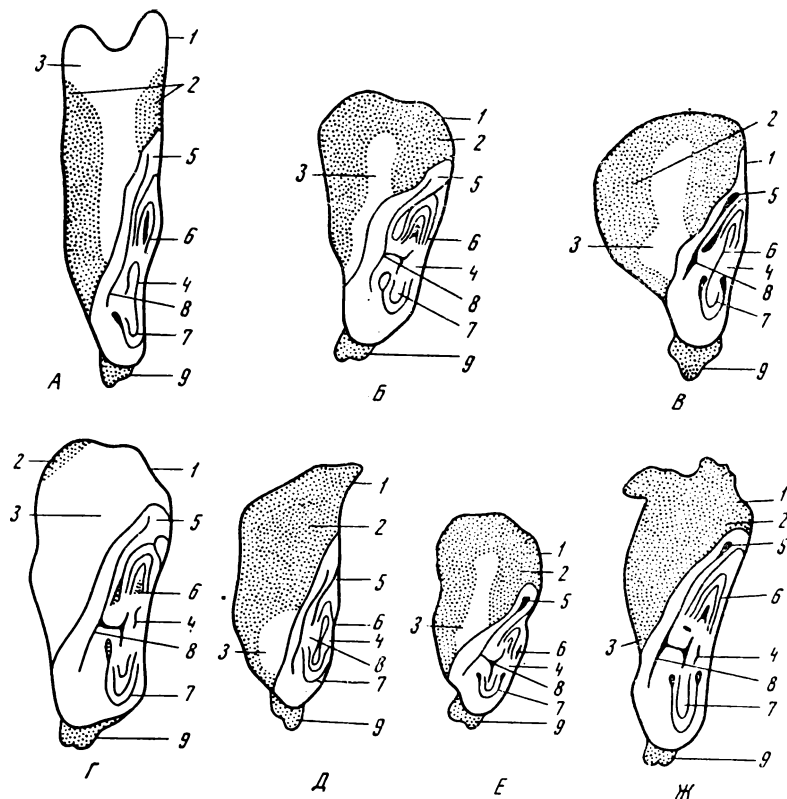


Рис. 20. Схема строения зерна различных групп (подвидов) кукурузы (тангентальный разрез).

А — зубовидная кукуруза; Б — кремнистая; В — восковидная; Г — крахмалистая; Д — лопающаяся рисовая; Е — лопающаяся жемчужная; Ж — сахарная кукуруза; 1 — оболочка зерна, 2 — роговидный слой эндосперма; 3 — крахмалистая часть эндосперма, 4 — зародыш, 5 — щиток, 6 — конус нарастания, 7 — первичный корень, 8 — зачатки проводящих тканей, 9 — цветоножка

щиеся своей окраской и строением. Такие зерна называются ксеийными. Их окраска зависит от гибридного происхождения эндосперма, могущего приобретать в первый же год после скрещивания строение и особенно окраску, характерную для отцовской формы.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КУКУРУЗЫ

Кукуруза заняла прочное место в земледелии земного шара в районах, ограниченных на севере 50° северной широты и на юге 40° южной широты. В северном полушарии, в районах с жарким и солнечным летом кукурузу можно возделывать и в местах, расположенных севернее указанной параллели, вплоть до 57° северной широты. В южном полушарии кукуруза выращивается в Новой Зеландии в районах, расположенных южнее 40 -й параллели. Однако эти исключения существенно не изменяют ареала кукурузы, которая в земледелии многих стран мира представляет собой важнейшее культурное растение (Грушка, 1965).

Естественно, что многие страны и их отдельные районы, расположенные в этом широком, охватывающем весь земной шар поясе, различаются в широких пределах своими почвенно-климатическими условиями.

Возможность использования кукурузы в качестве важнейшего объекта земледельческой культуры в разнообразных почвенно-климатических условиях, свидетельствует о ее высокой лабильности, о способности успешно адаптироваться к значительным колебаниям и различным сочетаниям жизненных факторов. Вместе с тем условия, необходимые для роста и развития кукурузы, не могут быть бесконечно вариabильными. Параметры этих условий определяются прежде всего экологическими особенностями растений, сложившимися в ходе длительной эволюции вида под влиянием естественных факторов и сознательной деятельности многих поколений земледельцев.

Эти особенности определяются прежде всего реакцией растений на воздействие таких факторов, как вода, температура почвы и воздуха, кислотность почвы и обеспеченность ее необходимыми запасами доступных растению элементов минерального питания, свет, взаимодействие между растениями кукурузы и другими растениями в посевах.

Кукуруза может нормально развиваться и накапливать значительные количества органического вещества при оптимальном сочетании всех указанных факторов. Именно этим и определяется необходимость возможно более точного изучения и определения таких оптимальных сочетаний экологических факторов и их физиолого-биохимического действия на растения кукурузы.

На основании уже полученного очень большого и еще далеко не полностью обозримого экспериментального материала, можно сделать некоторые общие выводы относительно основных экологических характеристик растений кукурузы.

Сводя имеющиеся материалы и делая по ним некоторые общие выводы об экологических особенностях кукурузы, необходимо сказать, что в практике возделывания кукурузы эти выводы должны применяться не механически, а с обязательным учетом конкретных условий района и в соответствии с этим с внесением необходимых поправок.

ОТНОШЕНИЕ КУКУРУЗЫ К ВОДЕ

Кукуруза не относится к ксерофильным или засухоустойчивым культурам. За вегетационный период она потребляет огромное количество воды. Уоллес и Брессман (1955) указывают, что кукуруза, дающая урожай зерна 63,5 ц/га, потребляет примерно 4,8—6,1 млн. кг воды, что эквивалентно 480—600 мм осадков. Советские ученые и практики-опытники считают оптимальным 260—300 мм осадков за вегетационный период, главную массу которых растения должны получить до закладки метелок. При оптимальном водоснабжении хорошо развитое растение кукурузы может испарить за день около 4 л воды, что при общепринятой сейчас средней густоте стояния растений на 1 га, равной примерно 40 000, составит 160 000 л.

Большой теоретический и практический интерес представляет вопрос о минимальном количестве почвенной влаги, при котором еще возможно поглощение воды растением и его рост. Растения кукурузы перестают расти, если процентное содержание влаги в почве ниже 9,5. Содержание влаги, при котором наблюдалось завядание растения, было равным 6,7%. Следовательно, при наличии в почве 3% доступной влаги рост кукурузы прекращается, причем особенно заметно снижается скорость роста листьев (Davis, 1940).

Поглощение воды кукурузой происходит быстрее из почвы, находящейся в непосредственной близости от растения в связи с тем, что эти участки почвы скорее высыхивают; более далекие участки иссушаются медленнее. На хорошо проницаемой и дренированной почве кукуруза может использовать влагу, находящуюся на глубине 150 см и более (Расел и Даннелсон, 1957).

Эффективность осадков как основного источника влаги в почве зависит от того, в какой период года они выпали; ведь именно этим определяется — получили ли растения необходимое количество воды в наиболее ответственные периоды их жизни. Очень резко снижается урожай кукурузы при отсутствии осадков в июне и в начале июля, когда кукуруза начинает интенсивно расти. Идеальными условиями июня американские исследователи считают такие, когда количество осадков выпадает в пределах 50—100 мм, а температура держится на уровне 21—22°. Ниже указываются оптимальные условия погоды для кукурузы в США по месяцам (Уоллес и Бресман, 1955).

	Средняя t °С	Осадки, мм
Май	18,3	87,5
Июнь	21,6	87,5
Июль	22,7	112,0
Август	22,7	112,0

В условиях Советского Союза указанное сочетание влаги и температуры, по-видимому, тоже было бы оптимальным.

Велика зависимость урожая кукурузы от глубины залегания грунтовых вод. Рост и развитие корневой системы растения, ее аэрация и температурный режим в значительной степени зависят от глубины залегания грунтовых вод. На опыте возделывания кукурузы на торфяно-болотных почвах Белоруссии подтверждается наличие прямой корреляции между урожаем и глубиной залегания грунтовых вод (табл. 1; Скоропанов, 1956).

Как видно из приведенных в таблице данных, посев кукурузы на почвах с высоким уровнем грунтовых вод мало или совсем нецелесообразен.

Для большинства районов возделывания кукурузы необходимо принимать меры, обеспечивающие накопление влаги в почве. К таким мерам относятся: 1) ранняя глубокая зябле-

Таблица 1
Зависимость урожая кукурузы от глубины залегания грунтовых вод (см от поверхности почвы)

№ поля	Уровень грунтовых вод по месяцам						Урожай зеленой массы, ц/га
	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	
4	25	58	55	54	56	60	330
4	70	80	110	100	140	112	380
1	108	160	170	180	—	200	420
Запольный участок	380	321	380	370	375	380	510

вая вспашка, 2) снегозадержание (особенно в районах с малым количеством весенне-летних осадков); 3) правильный уход, в частности, систематическая междурядная обработка посевов.

Одновременно важнейшим фактором более экономного использования воды является минеральное питание, на что совершенно правильно указывал еще К. А. Тимирязев.

В районах с засушливым климатом посевы кукурузы обес­печиваются водой с помощью орошения¹.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

Температура оказывает глубокое влияние на все стороны жизни растений кукурузы. Это влияние начинает сказываться уже с момента прорастания семян. Согласно большинству наблюдений, проведенных главным образом в южных районах, для прорастания семян кукурузы температура почвы должна быть около $(+10^{\circ})—(+12^{\circ})$; возможно прорастание семян и при $+6^{\circ}$ (Лищенко, 1957).

В условиях продолжительного действия низкой температуры ростки поздно пробиваются на поверхность почвы, легко поражаются трибковыми заболеваниями, бывают, как правило, ослаблены и погибают или, в лучшем случае, плохо растут и развиваются. Учитывая неблагоприятное действие пониженной температуры на всхожесть семян и на их устойчивость к трибным заболеваниям Незговоров, Ибрагимов, Соловьев (1961) и Незговоров, Соловьев (1965) предложили метод уменьшения предвсходовой гибели семян, используя для этого фунгициды (меркуран, гранозан и др.), снижающие поражение семян микроорганизмами.

Отрицательное действие пониженной температуры на растения показано в табл. 2 (Афанасьев, 1956; Афанасьев, Буркин, 1956).

Таблица 2

Влияние температуры на появление всходов кукурузы

Сроки посева	Площадь посева, га	Температура почвы	На какой день после посева появились всходы
22—25/V	14	неустойчивая (от 7 до 15°)	17
25—30/V	28	неустойчивая (от 7 до 15°)	15
1—5 /VI	28	устойчивая (12—15°)	12
5—10/VI	10	устойчивая (12—15°)	10

¹ Влияние орошения на рост кукурузы будет рассмотрено в главе о водообмене.

При глубокой заделке семян и при посеве в непрогретую почву отрицательное влияние пониженной температуры почвы усиливается. Поэтому необходимо очень внимательно относиться к выбору глубины заделки семян в разных климатических районах, на разных почвах, учитывать конкретные условия года и прежде всего уровень обеспеченности влагой, с которой тесно связана аэрация почвы (табл. 3).

Таблица 3
Влияние глубины заделки семян на появление всходов при низкой температуре

Глубина заделки семян, см	Среднее число дней от посева до появления всходов
4	12
6	17
8	24
10	32
12	33

Время появления всходов кукурузы зависит не только от температуры почвы, но и от температуры воздуха (табл. 4; Кулешов, 1955).

Установлено также, что чем выше среднесуточная температура воздуха, тем меньше продолжительность периода от появления всходов до выметывания метелки и цветения (Балюра, 1955).

Таблица 4
Продолжительность периода в днях от посева до всходов кукурузы сорта Харьковская 23

Даты		Средняя суточная температура, °С	Число дней, прошедших от посева до появления всходов
посева	появления всходов		
16/IV	13/V	8,9	27
3/V	18/V	13,6	15
15/V	26/V	16,6	11
31/V	9/VI	17,4	9
16/VI	21/VI	23,4	5

Получены убедительные данные о влиянии температуры на развитие кукурузы на протяжении всего вегетационного периода жизни растения и определена оптимальная температура для прохождения отдельных фаз его развития (Руденко, 1950). Так, для периода от появления всходов до выметывания метелок оптимальной температурой будет 18—20°; для периода выметывания метелок и цветения 20—22°, для периода созревания оптимальная температура равна 22—23°.

Степанов (1948) установил наличие так называемых биологических минимумов температуры, ниже которых не проходят те или иные фазы развития кукурузы. Такими минимума-

ми оказались: для прорастания семян 8°; для появления всходов и формирования вегетативных органов 10°; для формирования генеративных органов и цветения 12°; для созревания 10°. Исходя из этих биологических минимумов, Степанов рекомендует исчислять так называемую «активную» температуру; этот автор произвел расчеты суммы активной температуры, необходимой для возделывания кукурузы в различных широтах (табл. 5).

Таблица 5

Характеристика сортов кукурузы по их отношению к суммам активной температуры

Сорта кукурузы	Суммы температуры (°С), необходимые для нормального развития кукурузы на широтах:			
	40°	45°	50°	55°
Предельно раннеспелые (Сибирячка)	1700	1750	1800	1850
Раннеспелые (Сев. Дакота, Безенчукская 41)	2050	2100	2150	2200
Среднеспелые (Грушевская)	2250	2300	2350	2400
Среднепозднеспелые (Стерлинг)	2540	2600	2660	2780
Позднеспелые (Лиминг)	2940	3000	3060	3120

На основании фенологических данных, полученных на 32 сортоиспытательных участках, расположенных в европейской и азиатской частях СССР, Сапожникова, Мель и Смирнова (1957) определили выраженную в суммах температур потребность в тепле групп кукурузы, различающихся по длине вегетационного периода (табл. 6).

Таблица 6

Потребность в тепле разных групп кукурузы (в суммах температур)

Сорта	Периоды вегетации		
	посев—выметывание метелки	посев—молочно-восковая спелость	посев—хозяйственная спелость
Сильно раннеспелые	1100	1800	2100
Раннеспелые	1200	1900	2200
Среднераннеспелые	1300	2100	2400
Среднеспелые	1400	2200	2500
Среднепозднеспелые	1500	2300	2700

По сравнению со многими другими сельскохозяйственными растениями кукуруза значительно более теплолюбивая культура. Так, сумма температур, необходимая для развития колоса, находится в пределах от 2600 до 2900°, для развития зерна — от 1700 до 2500°, яровой пшеницы — от 1880 до 2275°, чечевицы — от 1500 до 1800°, кукурузы — от 2500 до 3000° (Кавила, 1927, цит. по Грушка, 1965).

Обнаружена прямая корреляция между интенсивностью роста корней и надземных органов, накоплением зеленой массы кукурузы и температурой почвы и воздуха. При низкой температуре в корнеобитаемой зоне рост корней и надземных органов сильно тормозится. Так у 14-дневных проростков кукурузы, выращенных при 18—20°, длина корней составила 231,0%; вес корней—318%; сырой вес листьев—188% по сравнению с соответствующими показателями у проростков, выращенных при 8—10° (Андреенко, Титова, 1957). Температура в зоне надземных органов была одинаковой: 25—26°.

Установлено, что кукуруза наиболее интенсивно и долго растет при температуре 18—22° в условиях длинного дня и при оптимальном водоснабжении и питании.

При среднесуточной температуре ниже 15° и выше 25°, а также при коротком дне или при недостатке пищи и воды ростовые процессы значительно подавляются.

При высокой температуре урожай вегетативной массы снижается значительно; урожай зерна снижается гораздо меньше.

По-видимому, этим можно объяснить то, что в северных районах возделывания кукурузы в ее урожае относительно больше зеленой массы, а в южных районах большую часть урожая составляет зерно. Относительно более низкие урожаи зеленой массы в районах с высокой температурой компенсируются повышением в сухом веществе содержания белков, что улучшает питательные достоинства корма (Володарский, Пугач, 1962).

Оптимальная температура почвы для роста корней кукурузы 24°, для роста надземных органов на ранних этапах 20°, на более поздних — около 28°. Цветки лучше всего формируются при температуре почвы 28—32°. Если в период вегетации температура почвы не достигает 16°, среднеспелые и позднеспелые сорта кукурузы даже не зацветают (Грушка, 1965).

Подводя итоги приведенным данным, можно утверждать, что отрицательное влияние пониженной температуры почвы на кукурузу весьма многообразно. Это верно и в отношении других растений. Отрицательное влияние выражается в замедлении процессов роста и развития растений, снижении их продуктивности, более слабом росте корней и слабом их ветвлении, в снижении поступления в растения солевых элементов и азота, подавлении фотосинтеза и транспирации, нарушениях углеводного обмена, состояния протоплазмы, водообмена и других физиологических процессов (Коровин, 1961; Андреенко, Титова, 1957, 1959, 1966; Андреенко, 1961; Андреенко, Алехина, 1961; Андреенко, Ширшова, 1965; Андреенко, Керечки, 1966; Стрекова 1960, 1961).

Из всего вышесказанного следует, что температура является одним из факторов, определяющих распространение кукурузы в новых районах возделывания. К сожалению, все еще нет достаточно эффективных путей преодоления отрицательного влияния пониженной температуры на растения кукурузы. Поэтому немногие возможности, имеющиеся в распоряжении сельскохозяйственной практики — выбор под кукурузу хорошо прогреваемых южных склонов, хорошее рыхление почвы, мульчирование и др., — должны использоваться в полной мере. Необходима также настойчивая селекционная работа для выведения сортов менее чувствительных к неблагоприятной температуре.

ЗНАЧЕНИЕ КИСЛОТНОСТИ ПОЧВЫ ДЛЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ КУКУРУЗЫ

Концентрация водородных ионов в почве (рН) должна обязательно учитываться при культивировании кукурузы.

Под посевы кукурузы нельзя использовать почвы с высокой кислотностью.

Почва, имеющая рН меньше 5,0, мало пригодна для посевов кукурузы без предварительного известкования и проведения других мер по ее окультуриванию.

Отрицательное влияние повышенной кислотности почвы на рост и развитие кукурузы (что в конечном счете определяет продуктивность этих растений) было показано рядом

Таблица 7

Сырой вес одного растения кукурузы (г) в зависимости от рН среды

Возраст растений, дни	рН среды	
	4,0	6,0—7,0
10	2,10	2,64
16	4,90	6,72
21	10,30	19,50
34	28,90	66,50
43	39,37	102,75
48	63,00	138,10
53	79,73	171,70
63	75,70	182,80
75	91,80	172,50

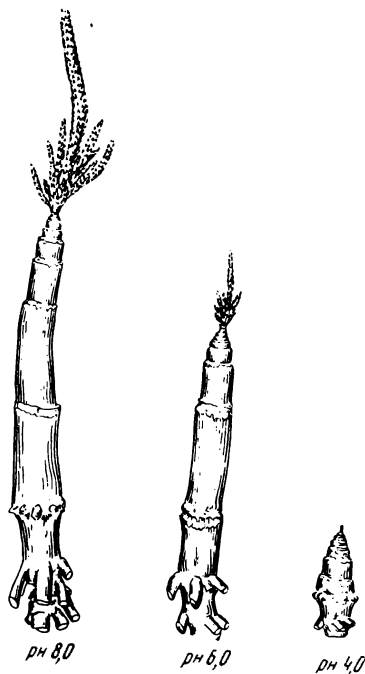


Рис. 21. Рост и развитие кукурузы при разных рН среды

авторов (Авдонин, 1957; Андреевко, Алехина, 1961; Андреевко, 1962, 1962а; Климашевский, 1960, 1960а и др.) (табл. 7; Андреевко, 1962).

В условиях повышенной кислотности среды заметно выражено и отставание в развитии растений кукурузы (табл. 8 и рис. 21; Андреевко, 1962а).

Таблица 8

Число метелок и початков у растений кукурузы, выращенных при разных рН среды

рН	Общее число			На 10 растений	
	растений	початков	метелок	початков	метелок
4,0	26	11	7	4,25	2,7
6,0	30	32	27	10,70	9,0
8,0	24	25	20	10,40	8,3

Отношение разных сортов кукурузы к повышенной кислотности среды неодинаково, а отсюда неодинакова их реакция на известкование почвы (Климашевский, 1966, 1966а).

На разных почвах рН среды одинакового значения оказывает на растение разное влияние. На черноземных почвах получается довольно высокий урожай кукурузы при значительно более низких рН по сравнению с таковым оподзоленных супесей (Родкевич, цит. по Петербургскому, Сидоровой, 1957).

В качестве мер, направленных на преодоление отрицательного действия низких рН среды на кукурузу, можно при возделывании ее использовать известкование почв, выбор более окультуренных полей и, при наличии возможностей, почв с большим количеством питательных веществ (предпочтительно черноземы), а также выбирать в качестве посевного материала сорта, менее чувствительные к кислой реакции почвы. В связи с последним из указанных мероприятий, при проведении селекционной работы по выведению новых сортов, линий и гибридов кукурузы необходим учет отзывчивости селектуемого материала на кислотность почвы.

СВЕТОВОЙ РЕЖИМ КУКУРУЗЫ

Даже среди растений, усваивающих большое количество световой энергии, кукурузе принадлежит одно из первых мест. Этому способствует мощное развитие ассимилирующего листового аппарата, нередко превышающего площадь посева в 3—5 раз, а в условиях поливного земледелия даже больше.

Общепризнано, что листья — это важные органы расте-

ний, с помощью которых они улавливают энергию солнца, усваивают углекислый газ и осуществляют углеродное питание, а также процесс транспирации. Развитие листьев происходит в соответствии с состоянием внешней среды, с ее производительными возможностями (Ничипорович, 1955).

Существует оптимальное соотношение между развитием листовой поверхности растений, световым режимом и продуктивностью растений в посевах.

Многочисленные наблюдения над кукурузой и многими другими растениями позволяют сделать вывод о том, что при благоприятных условиях водоснабжения и почвенного питания оптимальной является площадь листьев 40—50 тыс. м²/га. В этих условиях наиболее благоприятен световой режим и наиболее высока продуктивность растений.

При дальнейшем увеличении листовой поверхности или загущении посевов (а эти показатели, как правило, взаимосвязаны) значительно ухудшается световой режим, особенно средних и нижних листьев; это снижает их продуктивность, а в конечном счете и урожай (Устенко, 1963).

Принимая во внимание эту общую закономерность, нельзя, однако, забывать, что использование световой энергии является процессом, зависящим от многих факторов, — структур площади питания каждого растения, направления рядов растений относительно стран света, размеров растений, их скороспелости и многих других. Нужно помнить также, что некоторая затененность средних и нижних листьев, снижая интенсивность светового потока, падающего на них, в некоторой степени улучшает использование листьями каждой единицы световой энергии; это благоприятно отражается на общей продуктивности посева.

В связи со сказанным очевидно, что создание наиболее благоприятного светового режима в посевах кукурузы может быть достигнуто только при творческом подходе к решению таких агротехнических проблем, как густота стояния растений, уровень почвенного питания и увлажнения, выбор сорта или гибрида и т. д. Большой экспериментальный материал по указанным проблемам содержится в работах Ничипоровича (1963), Устенко (1963), Строгоновой (1963), Чиркова (1963).

Отсылая интересующихся к этим источникам, остановимся кратко лишь на соображениях, касающихся густоты стояния растений. Наиболее распространенным является квадратно-гнездовой способ посева с расстоянием между рядами и между гнездами в рядах 70 см (70×70). Такое размещение диктуется заботой о наиболее благоприятных для кукурузы условиях произрастания, а также о наиболее выгодных условиях использования машинной техники для обработки междурядий в двух направлениях.

В зависимости от климатических условий района и качест-

ва почв в пнезде оставляется 1—3 растения. На основании многочисленных наблюдений была предложена в качестве оптимальной для разных районов следующая густота стояния растений на 1 га: южная степь — 20—25 тыс.; северная степь — 30—35 тыс.; южная лесостепь — 35—40 тыс.; северная лесостепь и Полесье 40—55 тыс. Озерный (1955) считал оптимальным количеством 40 000 растений на 1 га. По сообщению Долженкова (1954), на почвах Белоруссии обычно размещается на 1 га 40—61 тыс. растений. Определение оптимальной густоты стояния растений кукурузы и создания тем самым тех или иных условий освещения является важным в теоретическом отношении и заслуживает серьезного внимания физиологов растений и практических работников сельского хозяйства.

Значение света как важнейшего экологического фактора не ограничивается только его участием в фотосинтезе и тем самым в создании урожая растений. От светового режима зависит процесс развития кукурузы, что имеет существенное значение для селекционной практики и создания сортов, наиболее адаптированных к конкретным условиям среды.

В связи с тем что влияние света на формирование и органогенез кукурузы будет рассмотрено в разделе о росте и развитии, мы ограничиваемся здесь лишь этими краткими замечаниями.

ВЛИЯНИЕ ВОЗДУХА И АЭРАЦИИ НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КУКУРУЗЫ

Воздух, окружающий посевы кукурузы, может оказывать существенное влияние на многие стороны ее жизни. Благодаря движению воздуха значительно облегчается процесс опыления кукурузы. При сильном движении воздуха (ветре) наблюдается полегание посевов кукурузы, затрудняются процессы опыления и др. В связи с достаточно высоким содержанием в атмосфере водяных паров создаются надлежащие условия регулирования процессов расходования воды и поглощения воды корнями (Грушка, 1965).

Нормальная деятельность корневой системы, в частности поглощение ею воды, зависит от доступа воздуха к корням и обеспечения их необходимым количеством кислорода.

Более высокий урожай сельскохозяйственных культур получается при оптимальном водном режиме, предполагающем бесперебойный доступ кислорода к корням возделываемых растений. Кукуруза не является в этом отношении исключением; наоборот, опыт показывает, что лучшими почвами для кукурузы являются почвы с хорошей воздухопроницаемостью, не заплывающие, с низким уровнем грунтовых вод.

Влияние аэрации на развитие кукурузы и на деятельность

се корневой системы изучалось длительное время рядом исследователей. Было установлено, что потребление кислорода корнями кукурузы в расчете на 1 г сухого веса колеблется в пределах от 0,38 до 1,37 мг. Количество потребленного кислорода зависит от возраста растения и бывает максимальным к периоду цветения (Кудрявцева, 1924). Этот подъем совпадает с усилением дыхания корней и надземных органов, также достигающих максимума к моменту цветения кукурузы.

Затрудненность аэрации корней кукурузы существенно снижает интенсивность роста как самих корней, так и надземных органов (табл. 9; Демиденко, 1927).

Таблица 9

Вес (г) растений кукурузы в зависимости от аэрации их корневых систем

Аэрируемая корневая система				Неаэрируемая корневая система			
№ сосудов	стебли	корни	всего	№ сосудов	стебли	корни	всего
1	26,32	3,96	30,28	3	19,36	2,15	21,51
2	25,76	3,84	29,60	4	18,66	2,10	20,76
<i>Среднее=29,94</i>				<i>Среднее=20,66</i>			

В связи с тем что затрудненность аэрации создавалась путем полива растений до полной влагоемкости почвы, можно предположить, что решающее значение в снижении урожая сыграл антагонизм воздуха и влаги в почве, на важную роль которого в жизни растений указывал В. Р. Вильямс (1951).

Корни кукурузы, выращиваемой в условиях затрудненной аэрации, имеют значительные отклонения от нормального анатомического строения. У них более развиты воздухоносные полости в стебле и межклеточные пространства в корне; такого рода анатомическое приспособление создает возможность растению обеспечить необходимую аэрацию своей корневой системы (Демиденко, 1927). Тем самым Демиденко полностью подтвердил данные других авторов (Beal, 1918; Andrews, 1919), согласно которым у неаэрируемых корней образовывались крупные воздухоносные полости, отделенные друг от друга узкими полосками ткани.

Разная аэрация, а, следовательно, различная обеспеченность корней кислородом сказывается на интенсивности их дыхания (Базырина, 1950). Интенсивность дыхания корней довольно высокая и при наличии в питательном растворе кислорода от 8,5 до 2 мг/л мало изменяется. После того как содержание кислорода снижается ниже 2 мг/л, дыхание резко подавляется и полностью прекращается при концентрации кислорода 0,9 мг/л (рис. 22).

При анаэробнозе возникают неблагоприятные условия

для деятельности корней кукурузы; прежде всего ухудшается поглощение ими солей и воды.

Установлено, что потребность корней растений, и в том числе кукурузы, в кислороде определяется не только биологическими особенностями растений, но и тем, какой источник азота используется ими для питания. При питании аммиачным азотом потребность кукурузы в кислороде значительно выше, чем при питании нитратами (Щербина, 1955). Отсюда следует вывод об усилении восстановительной активности в растениях при снижении аэрации.

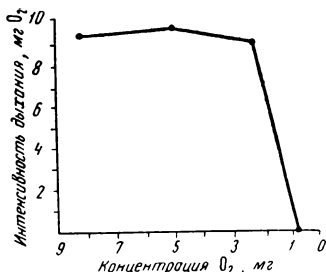


Рис. 22. Зависимость дыхания корней от концентрации кислорода в питательном растворе (по Базириной)

Значительное снижение ростовых процессов у кукурузы в условиях плохой аэрации корней отмечено Ридом (Reed, 1946). Он показал, что незначительные вариации в содержании кислорода и углекислоты в зоне корней сказываются на росте кукурузы; в то

же время усиление аэрации выше определенного уровня может не оказывать дальнейшего положительного влияния на процессы роста.

В последние годы внимание исследователей привлекает действие на растительные организмы электрических процессов, происходящих в атмосфере. Под этим подразумевается действие электрического поля атмосферы, ионов воздуха, электрических токов. На напряженность всех этих факторов сильно влияют метеорологические условия.

Электрическое поле атмосферы влияет на поглощение растением элементов минерального питания, усиливая поглощение противоположно заряженного иона.

Как показали эксперименты, исключение влияния электрического поля путем экранирования растений снижало накопление ими элементов минерального питания. Кукуруза очень чувствительна к электрическому полю, она заметно реагирует на его отсутствие. При исключении электрического поля кукуруза меньше накапливает элементов минерального питания, особенно фосфора, что может вызывать нарушения энергетических процессов, а через них и процессов роста и развития (Журбицкий, Шидловская, 1964).

Из всего вышесказанного следует, что кукуруза является теплолюбивым, чувствительным к влаге растением, интенсивно использующим энергию света при нормальном обеспечении корней кислородом. Учет всех указанных особенностей кукурузы в практике земледелия помогает правильно и до конца использовать огромные возможности этого растения,

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ, РОСТА И ОРГАНОГЕНЕЗА КУКУРУЗЫ

ХАРАКТЕРИСТИКА ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА КУКУРУЗЫ

Кукуруза — монокарпическое однолетнее растение ярового типа развития. Продолжительность жизненного цикла кукурузы в зависимости от условий ее произрастания и сортовых особенностей варьирует очень сильно. Сорты кукурузы северного происхождения — наиболее скороспелые — могут завершить свой жизненный цикл — от всходов до созревания семян — в течение 55—65 дней; вегетационный период средне-спелых сортов продолжается 110—115 дней, позднеспелых и ультрапозднеспелых сортов — от 160 до 200 дней. Сорты кукурузы, возделываемые в тропических районах, имеют наиболее продолжительный жизненный цикл, достигающий 11 месяцев.

Жизненный цикл кукурузы, как и других однолетних растений, характеризуется рядом последовательно идущих изменений развития и роста. Эти изменения определяются сложной взаимосвязью стадийных, возрастных и органообразовательных процессов.

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ФАЗЫ РАЗВИТИЯ И РОСТА КУКУРУЗЫ

При фенологических наблюдениях необходимо отмечать следующие фенологические фазы развития и роста кукурузы (рис. 23).

Набухание семян: при достаточном увлажнении почвы и соответствующей температуре оно начинается тотчас же после посева и легко обнаруживается при осмотре семян через 24 ч.

Прорастание семян: дату прорастания семян можно фиксировать при обнаружении зародышевого корешка у 70% просмотренных зерновок. В последующие дни отмечается удлинение корешка и появление ростка.

Всходы определяются, когда у первых ростков, появившихся над поверхностью почвы, начинает разворачиваться 1-й лист.

Фаза 3-го листа: отмечается момент разворачивания 3-го листа. Эта фенофаза имеет определенное значение для та-



Рис. 23. Фазы развития и роста кукурузы. А — всходы; Б — появление 3-го листа; В — выметывание; Г — цветение метелки; Д — цветение початка; Е — молочная спелость; Ж — восковая спелость; З — полная спелость (по Руденко)

ких злаков, как пшеница, ячмень, у которых зародыш имеет три листа; появление 3-го листа означает переход растения к питанию за счет фотосинтеза всех развернувшихся зародышевых листьев. У кукурузы, у которой в зародышевой почке формируется пять зародышевых листьев, правильнее отмечать *фазу пяти листьев* — как завершение процесса развертывания зародышевых листьев.

Кущение: началом кущения можно считать появление первых боковых побегов (пасынков) из пазух нижних листьев.

Выход в трубку, или начало стеблевания, определяется по появлению первого (нижнего) стеблевого узла над поверхностью почвы.

Фазы 7, 9, 11-го листьев отмечаются в момент начала разворачивания каждого из этих листьев.

Выметывание метелки определяется по появлению верхушки метелки из раструба верхнего листа.

Цветение метелки отмечается с начала высыпания пыльцы из пыльников, появившихся снаружи колосков метелки.

Цветение початка определяется по появлению из-под об-

вертки початков нитевидных столбиков, несущих раздвоенные рыльца.

Молочная спелость определяется по состоянию зерновок. Для определения спелости зерновки обертку початка, еще сохраняющую зеленую окраску, разрезают вдоль, листья ее слегка развертывают, затем из средней части початка отделяют по 20 зерновок с 3—4 растений и раздавливают. Если при этом появляется «молочко», фаза молочной спелости считается наступившей.

Восковая спелость считается наступившей тогда, когда обертка початка теряет зеленый цвет, желтеет и подсыхает. Зерновки уже сформировались и в средней части початка приобретают восковую консистенцию, легко режутся ножом; при разрезании зерновки вдоль «молочка» не обнаруживается. Нижние и часть средних листьев к этому времени подсыхают.

Полная спелость определяется по состоянию верхнего початка. Зерновка затвердевает. Растения у большинства сортов полностью засыхают.

Наблюдения за развитием и ростом кукурузы, за сроками прохождения основных фенологических фаз имели и сейчас имеют большое научное и производственное значение. Они помогают оценивать сорта по скороспелости, позволяют составить календарь проведения различных сельскохозяйственных работ, дают возможность правильно подойти к вопросу подбора и районирования важнейших сельскохозяйственных культур и сортов растений. Поэтому систематическое проведение фенологических наблюдений за развитием и ростом кукурузы является обязательным разделом работы агрономов и научных работников.

ЭТАПЫ ОРГАНОГЕНЕЗА КУКУРУЗЫ

Фенологические наблюдения, фиксирующие появление уже сформированных органов плодоношения, оказываются, однако, недостаточными для выяснения процессов формирования початков и зерновок и, самое главное, для активного вмешательства в ход формирования урожая. Большой и очень важный период в развитии органов плодоношения — начиная с образования зачаточных соцветий и до выбрасываний шпигей початка — остается обычно скрытым от фенологических наблюдений. Этот недостаток фенологических наблюдений компенсируют наблюдения за прохождением основных этапов органогенеза.

Наблюдения за процессами формирования конусов нарастания у разнообразных форм и сортов кукурузы, исследования роста и дифференциации органов в связи с изменением режима питания, освещения, увлажнения, температуры и др.

позволили установить, что развитие растений кукурузы проходит через ряд последовательных этапов, которые мы называем этапами органогенеза. При этом установлено, во-первых, что для прохождения каждого этапа органогенеза необ-



Рис. 24. Этапы органогенеза и фенологические фазы формирования метелки кукурузы.

Этапы: I — недифференцированный первичный конус нарастания главного стебля; II — вытягивание конуса нарастания и дифференциация узлов и междоузлий зачаточного стебля; III — сегментация конуса нарастания; IV — формирование колосковых лопастей; V — формирование цветков в колосках; VI — формирование пыльцы; VII — усиленный рост соцветия и органов цветка; VIII — выметывание; IX — цветение.

Фазы: А — всходы, третий лист; Б — выметывание; В — цветение метелки

ходим определенный комплекс условий и, во-вторых, что на каждом из этапов органогенеза формируются различные органы, определяющие продуктивность растений.

Метелка и початок кукурузы проходят те же основные этапы органогенеза, что и соцветия других злаков.

У метелки последний этап органогенеза завершается цветением (рис. 24), у початка — созреванием семян (рис. 25). В начале формирования метелки и початка идет морфоло-



Рис. 25. Этапы органогенеза и фенологические фазы формирования початка кукурузы.

Этапы: I — недифференцированный конус нарастания бокового побега; II — вытягивание конуса и дифференциация узлов и междоузлий укороченного побега; III — сегментация конуса нарастания; IV — формирование колосковых лопастей; V — дифференциация цветков; VI — формирование зародышевого мешка и яйцеклетки; VII — усиленный рост соцветия; VIII — выбрасывание нитей (пестичных столбиков с рыльцами); IX — цветение и оплодотворение; X — формирование зерновки; XI — молочная спелость; XII — восковая спелость.
 Фазы: А — всходы; В — третий лист; В — 7—9-й лист; Г — начало цветения метелки; Д — цветение метелки и початка; Е — конец цветения початка; Ж — полная спелость

гически очень сходно, но уже на четвертом этапе органогенеза выявляются значительные различия в ходе развития соцветия, а на пятом — в ходе развития цветков.

Метелка в своем развитии проходит *девять этапов органогенеза*.

Первый этап (рис. 26) характеризуется, как и у всех злаков, наличием недифференцированного конуса нарастания, который отчетливо можно различить еще в зародыше зернов-

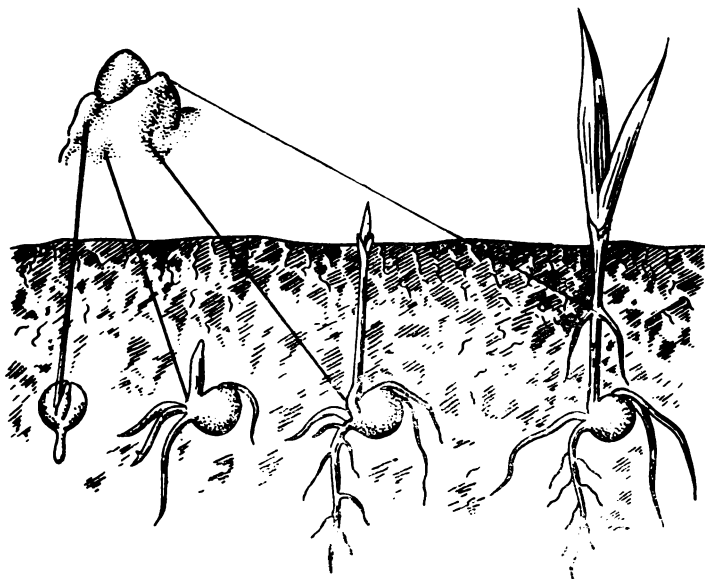


Рис. 26. Конус нарастания кукурузы на первом этапе органогенеза. Стрелками показано местонахождение конуса нарастания с начала прорастания семени и до выхода на поверхность почвы двух листьев

ки. После появления всходов конус нарастания представляет собой бугорок с широким основанием. У основания его видны зачатки 5 либо 7 зародышевых листьев.

Второй этап (рис. 27) характеризуется дифференциацией междоузлий и узлов зачаточного стебля. Конус нарастания при этом несколько вытягивается в длину. На этом этапе определяется число будущих узлов и междоузлий стебля. Даже при самых оптимальных условиях роста и дифференциации стебля их в последующем обычно не бывает больше, чем заложилось на втором этапе органогенеза. При условиях, неблагоприятных для роста стебля, часть междоузлий не разрастается; во взрослом состоянии некоторые узлы могут оказаться настолько сближенными, что их принимают иногда за один узел.

Одновременно с дифференциацией узлов на втором этапе органогенеза закладываются также зачатки настоящих стеблевых листьев в форме так называемых листовых валиков,

К концу второго этапа органогенеза в пазухах зачаточных стеблевых листьев образуются точки роста боковых побегов. Иногда, при неблагоприятных для роста стебля условиях, его междоузлия могут не растягиваться, и два или несколько уз-

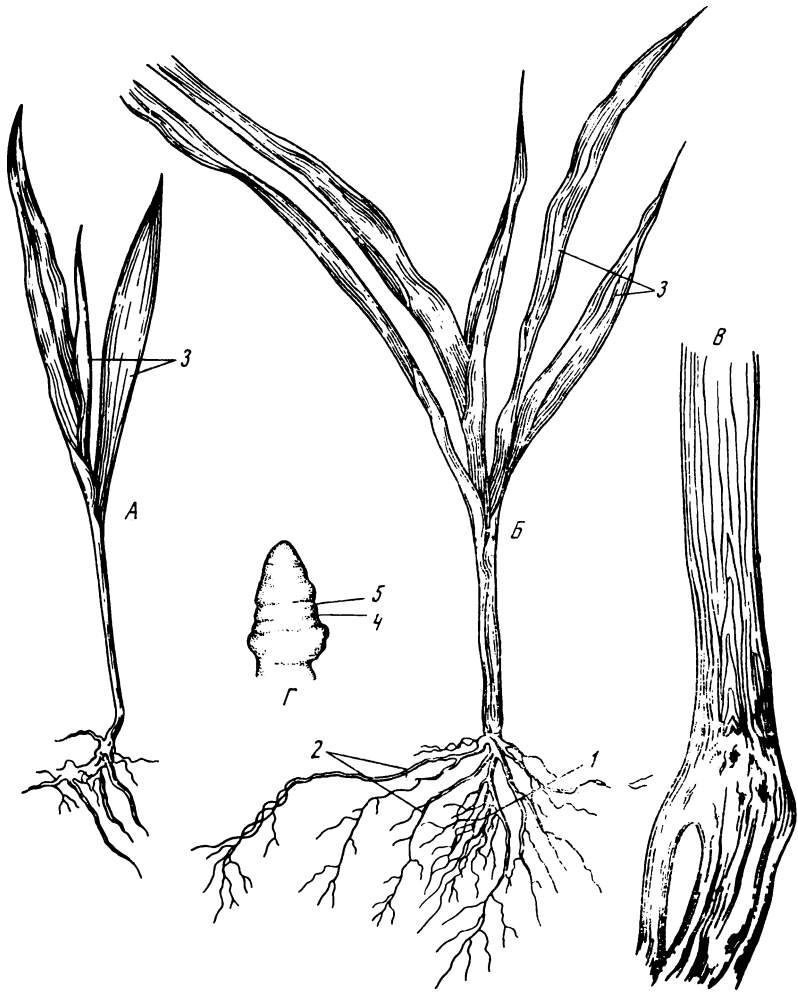


Рис. 27. Дифференциация и формирование зачаточных органов вегетативной сферы кукурузного растения (II этап органогенеза).

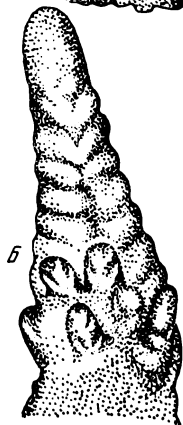
A, Б — общий вид растений; *В* — продольный разрез растения; *Г* — конус нарастания на втором этапе органогенеза:

1 — зародышевые корни, *2* — узловые корни, *3* — развернувшиеся листья, *4* — поперечные валики зачаточных листьев, *5* — зачаточные узлы стебля

лов остаются сближенными. При сближении узлов расположение листьев становится вместо спирально-очередного мутовчатым. Иногда же, что бывает реже, недоразвивается лист

либо его пластинка. Чаще отмечается недоразвитие пазушных почек боковых побегов. Таким образом, на втором этапе органогенеза у кукурузы определяется число настоящих стеблевых листьев главного побега и число побегов второго порядка.

Междоузлия кукурузы на втором этапе органогенеза остаются укороченными и общая высота стебля в связи с этим не превышает 1—3 см; лишь благодаря росту первых 3—5, а иногда и влагалищ шестого-седьмого листьев и их листовых пластинок общая высота растения часто достигает 40—70 см и даже более. Число узлов, листьев стебля определяется как наследственными особенностями сорта, так и условиями развития и роста растений на втором этапе органогенеза.



Третий этап (рис. 28) характеризуется значительным ростом в длину конуса нарастания и сегментацией его средней части. Сегменты конуса нарастания развиваются на последующих этапах органогенеза в членики главной оси метелки. На этом же этапе у основания конуса нарастания формируются боковые ветви метелки.

Четвертый этап (рис. 29, 30) — формирование колосковых лопастей; они быстро раздваиваются, образуя два колоска. На этом этапе органогенеза определяется возможное число колосков в метелке. При благоприятных условиях образуется свойственное каждому сорту число колосков; при недостатке на этом этапе влаги либо элементов минерального питания, особенно фосфора, часть веточек метелки и часть колосков недоразвиваются.

Пятый этап (см. рис. 29, 30) характеризуется формированием цветков в колосках. Каждый колосковый бугорок дает по два неравных выроста, образующих два цветковых бугорка, что является специфичным для колосков метелки кукурузы. Первоначально на этом этапе цветки развиваются как обоеполые. У основания цветковых бугорков образуются выпячивания, дающие начало трем тычинкам. Из средней части цветкового бугорка образуется пестичный бугорок, однако он вскоре отстает в развитии и атрофируется; из тычиночных бугорков формируются пыльниковые мешки. На пятом этапе

Рис. 28. Третий этап органогенеза метелки. А — сегментация конуса нарастания метелки; Б — начало образования боковых веточек метелки

органогенеза формируются две цветочные чешуи в каждом цветке, а также две цветочные пленки — лодикеры.

В конце пятого этапа из онтогенетически молодых клеток промеристемы возникают новообразования.

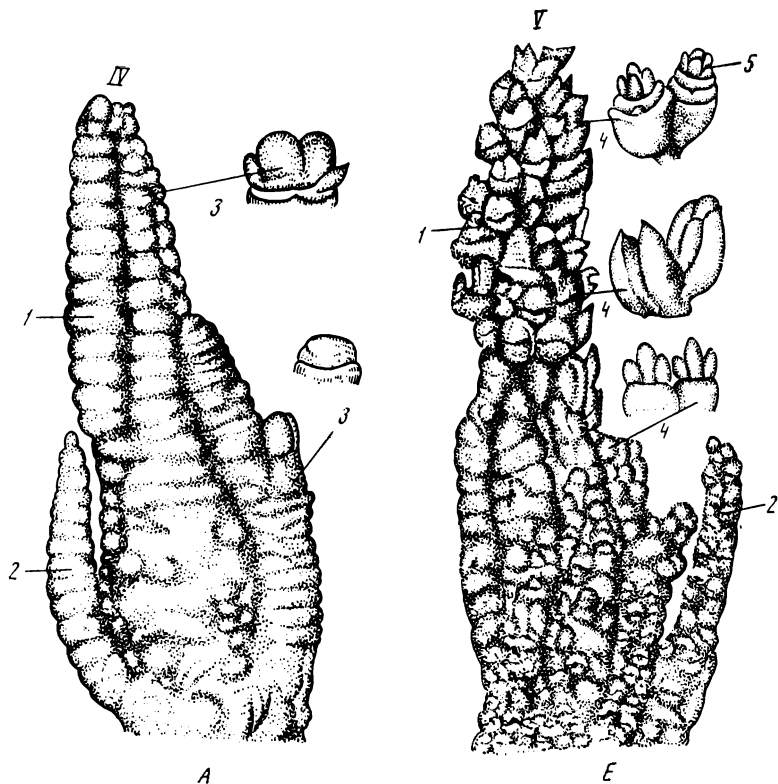


Рис. 29. Формирование зачаточной метелки:

А — IV этап органогенеза; Б — V этап органогенеза:

1 — главная ось зачаточной метелки, 2 — боковые ветви, 3 — зачаточные колоски, 4 — зачаточные цветки, 5 — зачаточные тычинки

В каждом пыльнике образуются четыре удлиненных микроспорангия, в средней части которых дифференцируются спорогенные ткани — археспориальные клетки. Образующаяся археспориальная клетка приобретает явные признаки отличия от окружающих ее клеток меристемы; она имеет более крупные размеры и большее ядро, густую, интенсивно окрашивающуюся цитоплазму, слабо вакуолизирована. Видимые изменения проявляются также в том, что спорогенная клетка отстает в темпах своего деления. В то время как соседние клетки продолжают делиться, спорогенная клетка, наоборот, увеличиваясь в размерах, не проявляет никаких признаков

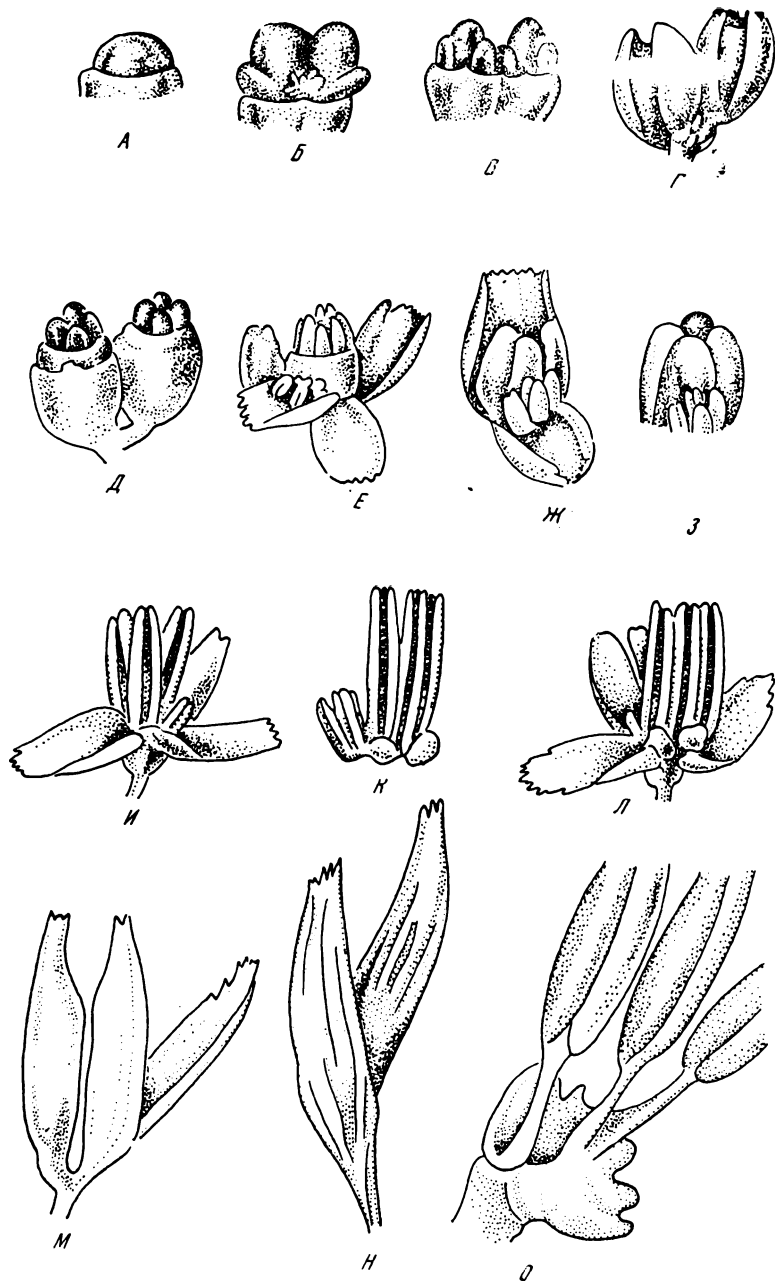


Рис. 30. Формирование колосков и мужских цветков метелки.

А — колосковая лопасть; В — образование двух колосковых бугорков (IV этап органогенеза); В — Г — дифференциация двух цветков в каждом колоске (V этап органогенеза); Д — Е — закладка тычиночных и пестичного бугорков; Ж — З — постепенное отмирание пестичного бугорка; И — Л — неравномерное развитие тычинок в цветках колоска (VI этап органогенеза); М — Н — рост покровных тканей колосков и цветков (VII этап органогенеза); О — рост тычиночных нитей и лодикул — цветочных плесок (VIII этап органогенеза)

деления. Впоследствии (уже на VI этапе органогенеза) она делится, но и здесь способность спорогенной клетки к дальнейшему делению весьма ограничена и не идет дальше образования четырех клеток (тетрад).

На *шестом этапе* в пыльниках идет процесс образования пыльцы. На этом этапе органогенеза обычно образуются уже вполне обособленные одноядерные пыльцевые зерна. Неблагоприятные условия роста материнских клеток пыльцы, так же как и процессы, ведущие к слишком быстрому завершению шестого этапа органогенеза, приводят к недоразвитию и стерильности как части пыльцы, так и соцветий в целом.

Седьмой этап характеризуется усиленным ростом покровных органов цветка, прикрывающих в это время генеративные органы; ростом в длину всех члеников соцветия; вытягиванием тычиночных нитей; завершением процессов формирования половых клеток; значительным ростом члеников соцветия.

На *восьмом этапе* происходит выметывание метелки. Она очень быстро выносится за пределы влагалища верхнего листа. Этот этап совпадает с одноименной фазой развития кукурузы, обычно регистрируемой при фенологических наблюдениях.

Таким образом, между фазами разветвления третьего — пятого листа и выметыванием метелки, мужское соцветие кукурузы проходит семь этапов органогенеза.

Девятый этап — цветение метелки — характеризуется еще более усиленным ростом тычиночных нитей, выносящих пыльники наружу; после этого пыльники лопаются, и созревшая пыльца высыпается. Мужское соцветие отмирает и засыхает.

Початок в своем развитии проходит *двенадцать этапов органогенеза*.

На *первом этапе* недифференцированный конус нарастания бокового побега (початка) очень трудно отличить от конуса нарастания метелки. Он также представляет собой бугорок с широким основанием и гладкой поверхностью, только в отличие от конуса нарастания первичного зародышевого побега у его основания отсутствуют зачатки зародышевых листьев (рис. 31).

Второй этап органогенеза початка характеризуется началом вытягивания конуса нарастания. У основания конуса идет дифференциация укороченного побега на узлы и междоузлия.

У каждого узла в это время закладываются зачатки влагалищ, которые по мере развития побега и соцветия превращаются в листья обертки початка.

Третий этап характеризуется дальнейшим вытягиванием конуса нарастания и неглубокой сегментацией его основания.

Четвертый этап характеризуется образованием колосковых лопастей и формированием каждой лопастью двух колос-

ковых бугорков (рис. 32). У основания лопасти выпячивается окладка, из которой формируется колосковые бугорки.

Чем лучше условия роста кукурузы на четвертом этапе органогенеза, тем больше формируется вдоль колоса колоско-

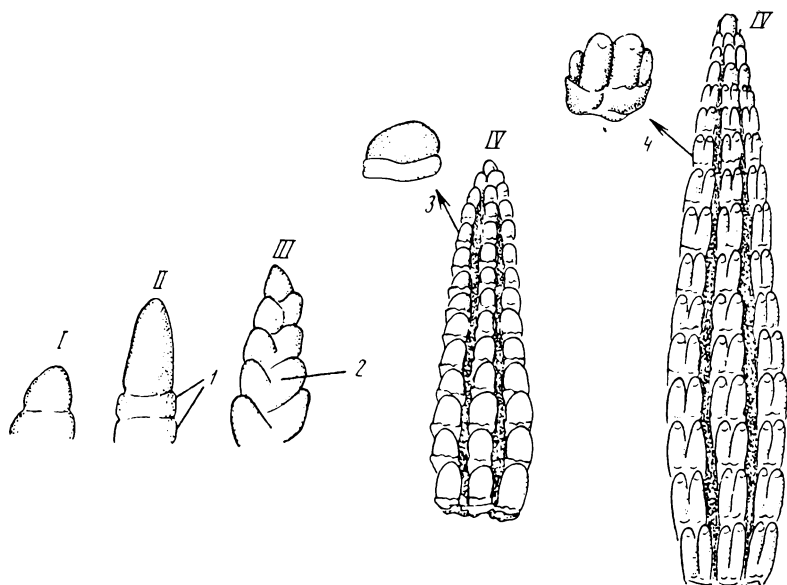


Рис. 31. Формирование початка на ранних этапах органогенеза (I—IV этапы органогенеза):

1 — зачатки листовой обертки, 2 — лопасти соцветия с редуцированными бракетами, 3 — зачаточные колосковые лопасти, 4 — зачаточные колоски

вых лопастей и тем больше вероятность формирования крупного, длинного початка с большим числом зерен в рядах.

Пятый этап характеризуется дифференциацией колоскового бугорка на два неравных по величине цветковых бугорка (верхний значительно больше нижнего). На каждом цветковом бугорке с трех сторон появляются выпячивания туники, превращающиеся в последующем в пыльниковые бугорки; в центре образуется бугорок, дающий начало пестику.

Таким образом, на пятом этапе органогенеза в початках, как и в метелках, развиваются зачатки обоеполюх цветков. Однако уже в середине этого этапа пестичный бугорок заметно обгоняет в росте пыльниковые бугорки. На верхушке пестика появляется вогнутость и затем образуются лопасти рыльца. Тычинки прекращают свой рост; на следующих этапах органогенеза они обнаруживаются лишь в виде небольших,

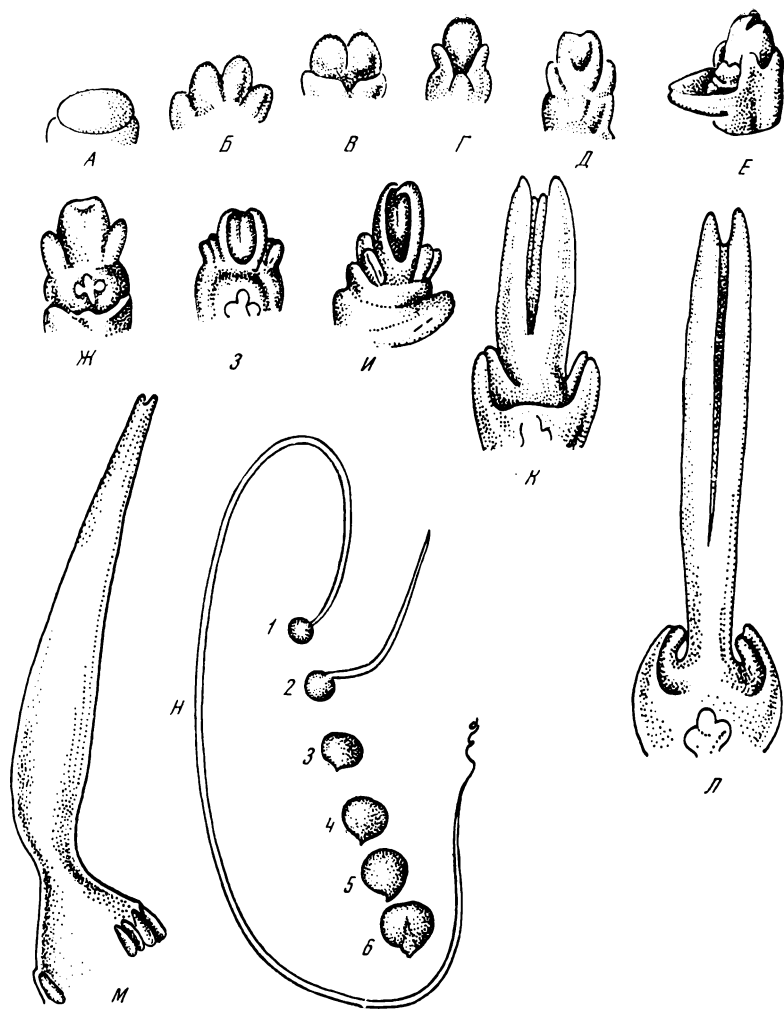


Рис. 32. Формирование колосков, женских цветков и зерновок в початках кукурузы.

А — колосковая лопасть; Б — В — образование колосковых бугорков (IV этап органогенеза); Г — Е — формирование цветков, закладка пестичного и тычиночных бугорков; (V этап органогенеза); Ж — И — отмирание второго цветка и тычиночных бугорков в первом цветке; К — Л — формирование зародышевого мешка и рост столбика пестика (VI этап органогенеза); М — усиленный рост пестичного столбика (VII этап органогенеза); Н — последовательный ход формирования зерновки (1—6)

часто бесформенных бугорков. Из двух цветков в колосках початка развивается один; второй цветок на пятом этапе начинает атрофироваться.

Шестой этап характеризуется формированием женских генеративных органов, зародышевого мешка, удлинением завязи, усиленным ростом столбиков пестика, появлением опушенности и дольчатости рыльца.

От условий, в которых проходит шестой этап органогенеза, зависит фертильность цветков женского соцветия. В условиях недостаточного питания или слишком быстрого роста при замедленном развитии клетки зародышевого мешка недоразвиваются, и в последующем наблюдается ряд аномалий в процессах оплодотворения.

На *седьмом этапе* усиленно разрастаются початок, нити рылец и завершается процесс формирования половых клеток зародышевого мешка.

Восьмой этап — выбрасывание нитей — рылец.

На *девятом этапе* органогенеза початка протекают процессы цветения, опыления и оплодотворения; затем рыльце отмирает, столбики буреют и засыхают.

Десятый этап — формирование зародыша и зерновки, начало молочной спелости.

Одиннадцатый этап — молочная спелость.

Двенадцатый этап — восковая спелость — завершается созреванием семян, т. е. фазой полной спелости.

Общая длина вегетационного периода и продолжительность каждого этапа органогенеза определяются как сортовыми особенностями кукурузы, так и условиями прохождения этапов органогенеза в весенне-летне-осенний период.

Чем благоприятнее условия развития, тем быстрее завершается жизненный цикл всего растения, тем короче продолжительность каждого этапа органогенеза. Наоборот, чем менее благоприятны условия прохождения каждой стадии развития кукурузы, тем дольше растение задерживается на соответствующем этапе органогенеза, тем медленнее идет процесс формирования органов плодоношения. Поэтому крайне важно знать, какие комплексы условий, и в том числе, какие ведущие условия определяют прохождение каждого этапа органогенеза и как они влияют на формирование органов плодоношения на каждом из этапов органогенеза.

Еще до недавнего времени ботаники ограничивались описанием морфологического и анатомического строения органов кукурузы во взрослом состоянии. В настоящее время благодаря ряду морфофизиологических исследований развития и роста растений открылись возможности не только описания морфогенеза органов растений, но и, что крайне важно, управления их формированием на всех этапах органогенеза с учетом условий, какие необходимы для сложных органообразовательных процессов, специфических для морфофизиологических типов.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И РОСТА МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ КУКУРУЗЫ НА II—XII ЭТАПАХ ОРГАНОГЕНЕЗА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Приспособление к различным климатическим условиям и длительная селекция растений в различных направлениях определили большую полиморфность вида, сортов и гибридов кукурузы особенно по продолжительности вегетационного периода.

При этом, как показали исследования последних лет, генетические отличия сортов и гибридов по этому признаку в первую очередь проявляются в различной длительности этапов органогенеза как метелки, так и початка (табл. 10).

Таблица 10
Продолжительность (в днях) этапов органогенеза метелки и початков
сортов кукурузы, разных по скороспелости

Соцветия	Метелка						Початок					
	Сорт											
	Безенчук- ская	Успех	ВИР-25	ВИР-42	Одесская 10	Аджамет- ская	Безенчук- ская	Успех	ВИР-25	ВИР-42	Одесская	Аджамет- ская
I—II	13	15	13	16	27	30	36	38	37	39	47	50
III	3	3	7	7	8	8	3	3	4	4	5	5
IV	14	16	14	15	18	22	8	13	9	12	13	13
V	6	6	5	6	4	6	4	10	10	12	13	16
VI	7	7	4	5	9	9	9	10	9	11	18	16
VII	10	10	14	15	19	21	5	5	6	6	7	6
VIII	10	10	11	9	10	10	4	4	5	5	5	4
IX	6	6	10	9	10	10	5	6	6	6	6	7
X	—	—	—	—	—	—	13	16	15	16	18	18
XI	—	—	—	—	—	—	11	17	17	20	20	20
XII	—	—	—	—	—	—	15	22	25	27	25	28

Данные табл. 10 иллюстрируют необходимость дифференцированного изучения гибридов и сортов кукурузы.

Значительные различия имеют место на I—II, IV—V, VII и XI—XII этапах органогенеза. Как видно из табл. 10, длительность I—II этапов органогенеза метелки у позднеспелых сортов более чем в 2 раза превосходит скороспелые сорта.

Продолжительность этапов органогенеза в разные годы подвержена значительным колебаниям в зависимости от температурных условий (табл. 11).

Исследованиями Куперман, Лучшева, А. Шульгина (1956), Андреевко, Куперман (1959), Керевой (1961), Чиркова (1966) и др. установлено, что на каждом этапе органогенеза растениям кукурузы требуется определенная сумма эффективных температур; величина этой суммы уменьшается со скороспелостью сорта (табл. 12, рис. 33).

Таблица 11

Продолжительность (в днях) этапов органогенеза метелки в разные годы

Этапы органогенеза	Безенчукская 41			Успех			Одесская 10		
	1955 г.	1956 г.	1957 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.
I—II	36	21	36	40	25	38	55	34	47
III—IV	6	5	7	10	8	16	16	17	13
V—VI	17	25	20	24	27	21	18	33	27
VII—VIII—IX	13	24	14	18	31	15	18	35	18

Таблица 12

Суммы эффективных температур ($>10^\circ$), необходимых для прохождения отдельных этапов органогенеза метелки кукурузы в зависимости от скороспелости сорта или гибрида (Чирков, 1966)

Характеристика скороспелости сортов	Этапы органогенеза							
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
Позднеспелые . . .	100—120	30—40	90—100	80—100	60—80	100—130	60—90	
Среднепозднеспелые . . .	80—100	30—40	80—90	80—90	60—70	90—120	50—80	
Среднеспелые . . .	60—80	20—30	70—80	70—80	60—70	80—100	40—70	
Среднераннеспелые . . .	50—70	10—30	60—70	60—80	50—70	70—80	40—60	
Раннеспелые	40—60	10—20	60—70	60—70	50—60	60—70	40—60	

Как видно из табл. 12, наибольшие различия в суммах необходимых температур у сортов различной скороспелости проявляются в первую очередь на II этапе органогенеза (что совпадает со стадией яровизации). То, что различия в продолжительности I—II этапов в значительной степени обусловлены температурными условиями, хорошо иллюстрируется также трехлетними опытами болгарского ученого Г. А. Чавдарова (1966) с различными сроками сева трех гибридов — ВИР-42, Висконзин 641 АА и Огайо С 92 (табл. 13).

Как видно из табл. 13, при запаздывании сроков сева и повышении среднесуточной температуры длительность I—II, IV—V этапов органогенеза у кукурузы сорта ВИР-42 более или менее резко сокращалась. Аналогичные данные получены и по двум другим гибридным сортам. Различия сумм эффективных температур на II этапе органогенеза объясняют связь между продолжительностью I—II этапов органогенеза и числом листьев, характеризующих скороспелость сорта. Чем требовательнее к теплу на II этапе органогенеза тот или иной сорт или гибрид, тем больше времени необходимо для дифференциации листьев кукурузы и, следовательно, тем продолжительнее II этап органогенеза, так как для закладки каждого отдельного листового зачатка у кукурузы необходимая

Продолжительность этапов органогенеза метелки кукурузы ВИР-42 в зависимости от температурных условий при разных сроках сева; среднее за 1960—1963 гг. (по Чавдарову)

Дата посева	Этапы								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX

Продолжительность в днях

5/IV	26	16	14	8	5	6	13	12	12
25/IV	19	15	11	5	6	5	14	12	13
15/V	12	10	11	6	5	5	16	12	12
5/VI	8	7	12	6	4	5	14	12	13
25/VI	6	6	11	4	4	6	15	11	13

Среднесуточная температура, °С

5/IV	11,6	15,1	17,3	17,7	17,0	18,2	19,1	22,0	19,4
25/IV	13,1	15,7	18,1	17,3	17,5	19,8	21,2	21,8	21,2
15/V	15,0	17,6	18,8	19,4	20,6	20,2	21,0	21,3	21,2
5/VI	17,3	18,9	21,4	21,4	21,7	22,3	21,0	22,0	21,2
25/VI	20,8	21,0	21,9	21,4	21,1	22,3	21,7	21,8	20,8

сумма температуры остается почти постоянной. Именно этим объясняется причина относительной устойчивости такого признака, как число листьев у каждого сорта (Кулешов, 1955).

Продолжительность II этапа органогенеза в известной мере отражает условия, в которых формировались в течение длительного периода морфофизиологические типы кукурузы.

В условиях субтропиков теплая весна сменяется длительным жарким летом и продолжительной осенью. Поэтому здесь складывался и отбирался тип кукурузного растения с продолжительным II этапом органогенеза, когда закладывается большое число листовых зачатков, которые затем успевают нормально развернуться и обеспечить развитие и рост верхних початков. И, наоборот, в условиях умеренных широт, с короткой весной, сравнительно пониженными температурами весны и осени и, соответственно, коротким летним безморозным периодом формировались и отбирались сорта с непродолжительным II этапом органогенеза и с небольшим числом листьев. Растения этих морфофизиологических типов рано переходят к III—IV этапам органогенеза. Задержка на II этапе органогенеза в этих условиях грозит незрелым семенам кукурузы частой гибелью от заморозков. Этим объясняется такая тесная связь продолжительности II этапа органогенеза с суммой эффективных температур.

Нельзя согласиться с некоторыми авторами, которые указывают на абсолютную стабильность числа листьев у того или иного сорта кукурузы при любых условиях. Эти вариации обычно очень невелики, порядка 0,5—2,5 листа, однако они имеют место и обычно бывают связаны с изменением температурных, либо фотопериодических условий.

Так, в опытах Чавдарова (1966), который высевал семена кукурузы разных сортов в пять различных сроков, наблюдались хотя и небольшие, но закономерные различия в числе

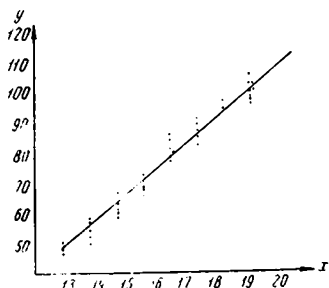


Рис. 33. Зависимость числа листьев (x), заложившихся в конусе нарастания (II этап органогенеза) от суммы эффективных температур (y)

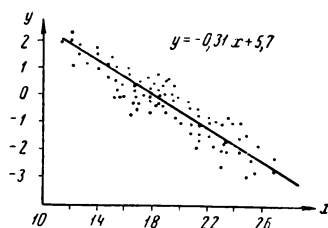


Рис. 34. Отклонения числа листьев от среднего (y) у среднеспелых и среднепозднеспелых сортов и гибридов в зависимости от средней температуры воздуха (x) на II этапе органогенеза

листьев у подопытных растений внутри каждого сорта. У растений, высеянных в ранние сроки с более низкими температурами и более длительным II этапом органогенеза в среднем за 3 года было на 0,3—1,4 листа больше по сравнению с растениями того же сорта, но посеянными в более поздние сроки (табл. 14).

Таблица 14

Число листьев на одном растении у гибридов при разных сроках сева (по Чавдарову)

Гибрид	5/IV	25/IV	15/V	5/VI	25/VI
ВИР-42	17,7±0,23	17,1±0,25	17,2±0,23	16,9±0,23	16,3±0,25
Висконзин 641 АА	19,2±0,33	19,2±0,21	18,1±0,26	18,8±0,20	18,1±0,24
Огайо С 92 . . .	19,0±0,30	19,0±0,21	18,2±0,15	18,7±0,26	18,7±0,26

Аналогичные данные приводит Чирков (1966) (рис. 34). При среднесуточных температурах (+14) — (+22°) в конусе нарастания закладывается число листьев, свойственное сорту с отклонением от среднего в пределах ±1 лист. При темпера-

туре 24—25° закладывается на 2—3 листа меньше. И это сравнительно закономерно наблюдается в ряде зон. Так, в степной зоне, особенно в Нижнем Поволжье и Казахстане, высокая температура при прохождении растениями II этапа органогенеза наблюдается в 30—50% лет при средних и особенно поздних сроках сева, что обуславливает пониженное по сравнению с обычным число листьев у кукурузы.

Потребность в очень близких суммах температур для закладки одного листового валика в конусе нарастания и для разворачивания листа на более поздних этапах можно иллюстрировать данными табл. 15.

Таблица 15

Отношение сумм эффективных температур за II—VIII этапы органогенеза к числу листьев у различных по скороспелости сортов и гибридов кукурузы (по Чиркову, 1966)

Характеристика сортов	Число листьев	Сумма эффективных температур		Отношение суммы температур к числу листьев	
		наименьшая	наибольшая	наименьшее	наибольшее
Позднеспелые	16	510	660	31,9	41,3
Среднепозднеспелые . .	15	470	590	31,3	39,3
Среднеспелые	13	400	510	30,8	39,2
Среднераннеспелые . . .	11	340	460	30,9	41,8

В условиях резкого изменения температурных и фотопериодических условий, как например, при перенесении южных позднеспелых сортов в северные районы или в горы — продолжительность II этапа органогенеза очень сильно увеличивается, переход растений к III этапу задерживается и происходит увеличение числа листьев на 2—4 против типичного числа для сорта (гибрида). Такие факты наблюдались в Подмосковье у позднеспелой Одесской 10, Аджаметской (Куперман, Баранов, 1958) и на Кавказе (Керефова, 1959, 1961).

На II этапе органогенеза определяется не только число листьев, но в некоторой степени и их величина. Так, у скороспелых сортов зачаточные листья (листовые валики) образуют меньшее число проводящих пучков (жилок) и тем самым предопределяется меньшая ширина листовая пластинки; у позднеспелых сортов, наоборот, закладывается большее число жилок. Что касается длины листьев, то она подчиняется определенной закономерности: первые три—пять зародышевых листьев имеют стабильные для каждого сорта размеры и мало зависят от условий внешней среды в период их роста; последние 3—4 листа (сверху вниз) всегда короче листьев, в пазухе которых укороченные побеги несут продуктивные початки (табл. 16). Столь же закономерно идет процесс разворачивания листьев.

Таблица 16

Длина и ширина (см) листовой пластинки гибрида кукурузы ВИР-25

Порядковый номер листа	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Длина	5	11	19	25	39	53	65	71	73	75	78	89	82	76	61	56	45
Ширина	1	1,5	2,0	2,5	3	4	6	7	8	8,5	9	10	11,5	10	9	8	7

Уже в первых исследованиях по изучению связи между числом вышедших листьев¹ и прохождением этапов органогенеза (Куперман, Баранов, 1958) была отмечена следующая закономерность: на IV этапе происходит разворачивание 50% всех листьев растения, а на VI этапе — примерно 70—80% листьев от общего числа вышедших из влагалища. Аналогичные данные отмечены Третьяковым (1960) и Балюрой (1961).

Проведенная гидрометслужбой СССР регистрация фаз листообразования у кукурузы более чем на 600 станциях подтвердила полученные ранее данные о связи числа листьев с этапами органогенеза у морфофизиологических типов кукурузы различных по скороспелости (табл. 17).

Таблица 17

Динамика изменения числа вышедших листьев на разных этапах органогенеза метелки у различных по скороспелости сортов и гибридов кукурузы (по Чиркову, 1966)

Характеристика скороспелости сорта (гибрида) и число листьев	Этапы органогенеза							
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
Позднеспелые (19—21)	4—6	8—9	10—12	12—14	14—15	16—19	19—20	
Среднепозднесп. (17—18)	3—5	6—7	8—9	10—11	12—13	14—16	17—18	
Среднеспелые (15—16)	3—4	5	6—8	9—10	11—12	13—15	15—16	
Среднераннесп. (13—14)	3	4	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14	

Соответственно числу листьев и ритму разворачивания листовых пластинок идет рост площади листовой поверхности. При этом хотя величина площади листовой поверхности зависит от степени обеспеченности растений влагой, а также от действия других климатических факторов, характер кривой нарастания листовой поверхности все же подчиняется основным морфогенетическим связям, а именно определяется числом и порядком развернувшихся листьев (рис. 35; Чирков, 1966).

¹ Признаком вышедшего листа считается появление его верхушки из влагалища предыдущего листа. См. Методические указания, вып. 34. Центральный институт прогнозов. Гидрометиздат, 1959.

Таким образом, общее число листьев на главном стебле, закладывающихся на II этапе органогенеза, находится в прямой зависимости от продолжительности периода вегетации. По числу зачаточных листьев, сформировавшихся к концу II этапа органогенеза, к моменту перехода конуса нарастания к дифференциации зачаточной метелки (начало III этапа), можно уже с большой степенью точности определить, к какой группе по скороспелости относится изучаемый сорт или гибрид кукурузы. Возможность столь ранней диагностики скороспелости имеет существенное значение для селекции кукурузы.

На II этапе органогенеза, при проведении морфобиологического анализа развития и роста растений, следует также определять коэффициент органогенеза метамеров, который отражает не только продолжительность этапа, но и различную интенсивность формирования органов, образующихся на каждом этапе органогенеза.

Коэффициент органогенеза метамеров K_{OM} листьев главного стебля рассчитывается по следующей формуле:

$$K_{OM} = \frac{M_{L_{II}}}{V \text{ (д/ч)}}$$

где $M_{L_{II}}$ — число метамерных органов, образовавшихся на данном этапе (L — орган, в данном случае — лист; L_{II} — орган, на котором идет дифференциация органа; соответственно для колосков — K_{IV} , для цветков C_V и т. д.); V (д/ч) — продолжительность этапа в днях или часах.

Делением числа метамерных органов, образовавшихся на том или ином этапе, на продолжительность этапа в днях или часах определяется K_{OM} — коэффициент органогенеза, показывающий интенсивность органобразования на отдельных этапах органогенеза.

Определение коэффициентов органогенеза метамерных органов (листьев), анализ корреляций между продолжительностью II этапа и различными факторами внешней среды по-

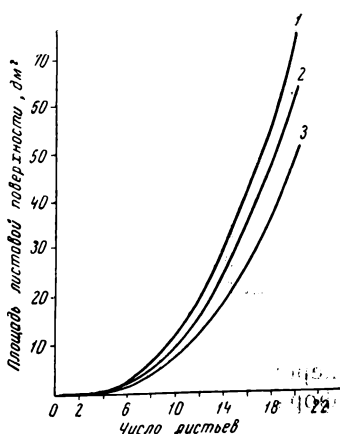


Рис. 35. Связь площади листовой поверхности одного растения кукурузы с числом листьев (в период от появления 3-го листа до выметывания метелки) в зависимости от климатических условий.

1 — увлажненные зоны УССР и Кавказа, 2 — нечерноземная зона, 3 — степная зона (без орошения)

казали наличие прямой зависимости числа листьев на растении от суммы температур, накопленных за этот этап развития. Одновременно показана недостаточная связь (при близких средних температурах) с продолжительностью дня. Об этом свидетельствует величина коэффициента корреляции числа листьев с длиной фотопериода. Этот коэффициент равен 0,17 в пределах территории от 37 до 60° северной широты (Чирков, 1966). Однако надо полагать, что если бы при этом анализе учитывалась длина дня в связи с разными сроками сева, различными температурами в период сева и сортовым разнообразием, то между фотопериодическим воздействием и продолжительностью II этапа были бы вскрыты более тесные связи и коэффициент корреляции был бы значительно выше. Таким образом подтверждается, что на I—II этапах органогенеза, совпадающих с первой стадией развития растений, ведущим фактором в умеренных широтах является температура (Куперман, Лучшев, Шульгин, 1956).

С завершением II этапа органогенеза растения кукурузы переходят к III и IV этапам, в течение которых начинает формироваться ось соцветия — метелки и закладываются колосковые бугорки початков. От числа колосков зависит продуктивность початка: число колосков в ряду и число рядков.

Продолжительность III и IV этапов органогенеза, а также $K_{\text{ом}}$ для числа колосков (MK_{IV}) в значительной степени зависят от температуры воздуха, запасов продуктивной влаги в почве, а также от длины фотопериода. Здесь имеет место прямая зависимость между запасами влаги в почве и числом колосков и между продолжительностью фотопериода и числом закладывающихся колосковых бугорков.

Имеется также определенная корреляция между температурой и скоростью прохождения III и IV этапов органогенеза.

Чем ближе к оптимуму запасы влаги и длиннее фотопериод, тем выше MK_{IV} , т. е. общее число колосков, и тем продолжительнее, при оптимальных температурных условиях, III и IV этапы органогенеза.

При среднесуточной температуре воздуха выше 28—30° резко сокращается продолжительность III и IV этапов и, следовательно, общее число сегментов и колосков (MK_{IV}).

О влиянии температуры и запасов продуктивной влаги в почве на образование на III—IV этапах и затем на сохранение числа колосков на последующих этапах (V—IX) можно судить по данным Чиркова, приведенным на рис. 36.

Широко известно, что кукуруза — растение «короткого дня», что особенно проявляется у растений третьего-четвертого морфофизиологических типов.

Сокращение в экспериментах времени освещения растений до 13—9 ч, приближающемся к естественной длине дня в южных широтах и в пропиках (против естественных 16—

17,5 ч, в центральной нечерноземной полосе и 18—20 ч в северных районах СССР) значительно ускоряет развитие кукурузы. Чем южнее происхождение того или иного сорта кукурузы и чем более позднеспелым является сорт, тем резче «фотопериодическая» реакция, тем значительнее влияние укорочения дня на сокращение общей длины вегетационного периода.

Потребность растений кукурузы в коротком дне имеет место лишь в течение определенного периода, а именно на II—IV этапах органогенеза.

Морфологическим показателем вступления растений во вторую стадию развития можно считать наступление III этапа органогенеза (сегментация конуса нарастания).

Многими советскими и зарубежными исследователями установлена неоднозначность потребности в длине дня мужских и женских соцветий кукурузы.

Из табл. 18 видно, что не только у скороспелых, но даже у таких позднеспелых сортов кукурузы, как Одесская 10, сегментация конуса нарастания метелки (третий этап органогенеза) может проходить при относительно длинном дне, если благоприятны условия температуры.

Этим объясняется отсутствие заметной реакции у многих сортов кукурузы на относительное увеличение длины дня в пределах СССР в течение межфазного периода от посева до выбрасывания метелки, о чем неоднократно сообщалось в работах Всесоюзного института растениеводства, в материалах Государственного сортоиспытания (1923—1935 гг.) и в опытах Балюры (1955). При этом обеспечивается нормальное формирование мужских цветков в метелке.

Вторая стадия (III—IV этапы органогенеза) в конусах нарастания боковых лобегов в процессе формирования початков проходит иначе. У сорта Безенчукская 41 III и IV этапы формирования початка протекают без задержки при средней длине дня 17,6 ч; у южного сорта Одесская 10 эти же этапы органогенеза початка проходят лишь при средней длине дня не выше 16,6 ч, а у более позднеспелых китайских и южноамериканских сортов — лишь при длине дня от 12 до 10,8 ч.

При прохождении третьего этапа органогенеза початков в

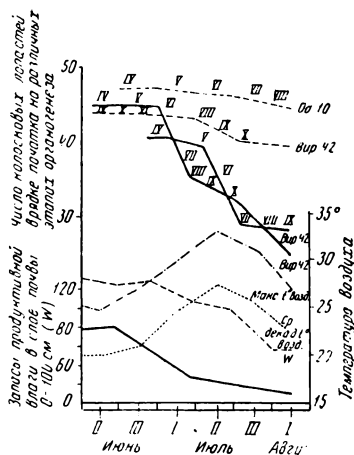


Рис. 36. Влияние температурного режима и влажности почвы на озерненность початков кукурузы на IV—IX этапах органогенеза

Средняя продолжительность дня при прохождении I—IX этапов органогенеза

Этапы органогенеза	1955 г.							
	Среднесуточная температура за этап				Средняя продолжительность дня, ч			
	1 тип Безенчукская 41		3 тип Одесская 10		1 тип Безенчукская 41		3 тип Одесская 10	
	М*	П*	М	П	М	П	М	П
I	13,8	15,7	16,2	16,7	17,6	17,6	17,6	17,0
II	17,8	18,9	19,8	19,5	17,7	17,3	17,4	16,5
III	17,5	19,0	18,6	16,3	17,6	16,9	17,0	15,8
IV	18,8	19,6	16,2	17,3	17,4	16,8	16,6	15,4
V	18,2	18,4	22,5	19,4	17,2	16,5	16,2	14,9
VI	17,2	20,6	17,4	15,9	16,6	16,0	15,6	13,9
VII	20,6	17,2	19,4	15,6	16,0	15,6	14,7	13,6
VIII	17,4	15,3	15,7	15,8	15,6	15,4	13,8	13,3
IX	17,2	15,7	16,0	15,6	15,5	15,0	13,2	12,3

* М—метелка; П—початок.

1956 г. резкое повышение среднесуточной температуры привело к сокращению длительности III и IV этапов и обеспечило их прохождение при значительно более удлиненном дне, и наоборот, в 1955 г. пониженная температура задержала прохождение III—IV этапов: формирование колосков шло при 15,4—15,8-часовом фотопериоде (Куперман, Лучшев, Шульгин, 1956).

Такого рода явления, когда изменение степени влияния на развитие растения одного из факторов влечет за собой возможность изменения влияния и других взаимодействующих с ним факторов, требуют глубокого теоретического анализа. Знание такого рода явлений может иметь особое значение для селекции кукурузы при продвижении ее в новые районы.

Об ускорении развития растений и прохождения початком III—IV этапов в условиях короткого дня свидетельствуют также данные Авакяна (1955), Куперман (1955), Морозовой (1955, 1955а), Мауриня (1957, 1958), Володарского и Саутич (1958), Капитановой (1959), Кособокова (1961, 1962), Шаина и др. (1963).

При переходе к V—VI этапам органогенеза возрастает влияние спектрального состава света на ход развития органов плодоношения кукурузы (Куперман, 1955; Капитанова, 1959; Любивый, 1961; Рустамбеков, 1961; Лучшев, 1962; Мартынова, 1964).

Опыты выращивания кукурузы в течение 1951—1956 гг. с

Таблица 18

неза растениями кукурузы разных морфофизиологических типов

1957 г.							
Среднесуточная температура за этап				Средняя продолжительность дня, ч			
1 тип Безенчукская 41		3 тип Одесская 10		1 тип Безенчукская 41		3 тип Одесская 10	
М	П	М	П	М	П	М	П
16,8	15,4	15,7	15,8	17,3	17,4	17,4	17,4
15,8	15,2	14,5	17,9	17,5	17,2	17,4	17,0
14,0	22,7	13,0	19,5	17,4	16,9	17,2	16,3
14,5	23,2	21,1	17,1	17,3	16,7	16,8	15,9
21,9	20,6	18,8	15,2	16,9	16,3	16,2	15,3
23,1	14,8	16,2	18,1	16,6	15,7	15,8	14,3
17,9	16,4	16,1	16,5	16,1	15,2	14,8	13,1
14,6	18,8	15,4	16,0	15,4	14,9	13,8	13,1
18,4	19,8	14,7	13,7	14,7	14,5	13,2	12,8

разным световым режимом, во-первых, подтвердили, что развитие органов плодоношения, особенно початков, идет быстрее в условиях укороченного дня; во-вторых, не любой короткий день и не простое абсолютное удлинение часов ночи необходимы растениям кукурузы для формирования початков. Растения, получавшие свет в течение 9 ч в первую половину дня (с 4 до 13 ч) или во вторую половину (с 13 до 22 ч), отставали в развитии от растений, освещавшихся с 8 до 17 ч, и от контроля, выращенного в условиях естественного светового дня. Больше всего отставали в развитии растения, которые выращивались в варианте «вечер—ночь—утро», т. е. в условиях утренне-вечернего света.

Растения, освещавшиеся во второй половине дня, отставали в развитии не только от варианта «короткий день», в котором исключались утренние и вечерние часы освещения, но и от варианта «первая половина дня».

Таким образом, выявилось как бы тормозящее влияние утренних и особенно вечерних часов естественного освещения на развитие растений кукурузы (табл. 19).

Даже незначительного изменения в соотношении лучей синей и красной частей спектра (табл. 20, 4-й вариант опыта) было достаточно для значительных сдвигов в темпе развития растений на IV—VII этапах органогенеза в целом и в особенности в формировании органов плодоношения.

Данные Шаина и Мотовой (1956) подтвердили, что на V—VI этапах органогенеза основное значение имеет не толь-

Таблица 19

Этапы органогенеза початков в пазухах листьев разных ярусов у растений сорта Стерлинг в условиях разного светового режима

Вариант (время естественного освещения)	Этап органогенеза метелки	Ярусы листьев (снизу вверх)						
		8	9	10	11	12	13	14
Контроль (ест. день)	VIII	I	IV	IV	V	VII	VII	VIII
Короткий день (с 10 до 18 ч)	VIII	III	IV	V	VI	VIII	IX	—
Утро—вечер (утро до 10 ч, вечер с 18 ч)	IV	I	I	I	I	III	IV	—
1-я половина дня (до 13 ч)	VIII	I	IV	V	VI	VI	VII	—
2-я половина дня (с 13 ч)	VIII	I	IV	IV	V	VII	VIII	—

Таблица 20

Этапы органогенеза верхнего початка растений кукурузы сорта Днепропетровская в условиях различного светового режима

Дата наблюдения	Часы затемнения растений									Контроль (естественное освещение)
	4—8	6—10	8—12	10—14	12—16	16—20	18—20	18—22	с 20 ч вечера до 6 ч утра	
26/VI	III	II	II	II	I	II	II	III	III	I
6/VII	IV	III	III	III	III	III	IV	IV	IV	IV
15/VII	V	IV	IV	IV	IV	IV	V	V	V	V
21/VII	V	V	V	V	V	V	VI	VI	VI	V
28/VII	VII	V	V	V	V	V	VI	VI	VI	V
5/VIII	VII	VI	VI	VI	VI	VI	VII	VIII	VIII	VI
15/VIII	VIII	VI	VI	VI	VI	VI	VIII	VIII	VIII	VI
23/VIII	IX	VIII	VIII	VIII	VII	VII	IX	IX	IX	VII
30/VIII	X	IX	IX	VIII	VIII	VIII	IX	X	X	VIII
10/IX	XI	X	IX	VIII	VIII	VIII	X	X	XI	IX

ко абсолютное укорочение длины дня; немаловажную роль играет определенное качество света.

Для развития многих растений «короткого дня», и в том числе кукурузы, основное значение на этих этапах имеет то, в какие отрезки суток растения получают свет, т. е. какого качества и в каком сочетании.

Сейчас уже ясно, что преобладание лучей длинноволновой части спектра, характерное в наших широтах для солнечного света утренних и вечерних часов суток, задерживает развитие растений «короткого дня». Наоборот, интенсивное облучение светом, приближающимся по спектральному составу

солнечной радиации южных широт, относительно больше содержащей коротковолновые лучи (в сочетании с высокой интенсивностью длинноволнового излучения в полуденные часы), ускоряет развитие растений кукурузы.

Приспособление растений к определенному спектральному составу света на V—VI этапах органогенеза, так же как и на более ранних его этапах, установленное в исследованиях лаборатории биологии растений МГУ было подтверждено экспериментами Шаина, Новикова, Маурина (1958) и Мартыновой (1964). Мартыновой обнаружены очень четкие различия в действии 9-часового фотопериода утренне-вечернего освещения, удлинявшего почти вдвое прохождение всех этапов органогенеза, вплоть до VII, в сравнении с длинным днем (контролем). Опыты проводились в лабораторно-полевых условиях.

В условиях лабораторных опытов с использованием фотопериодических камер трудно было полностью исключить в разные отрезки суток влияние несколько изменяющегося по сравнению с полевыми опытами (контролем) температурного режима. Хотя различия температуры в 1—2° не могли вызвать таких значительных изменений, какие претерпевали растения кукурузы при исключении 2—4 ч дневного или утреннего освещения, все же к действию качества света всегда примешивалось некоторое, а иногда и значительное влияние измененного температурного режима.

Опыты в условиях люминесцентных камер (табл. 21) подтвердили данные, полученные в полевой обстановке (Куперман, 1958, 1960; Любимый, 1959). Наиболее быстро развитие растений кукурузы в камерах шло при освещении белым и синим светом. Растения, выращиваемые при красном свете, почти не отставали от контрольных в развитии метелки и значительно (на 2—3 этапа) отставали в формировании початков. Особенно отставали, как в развитии, так и в росте, растения, находившиеся все время на зеленом свете.

Опыты, проведенные при более длинных фотопериодах (14, 16ч), дали еще более четкие результаты. Опыты с кукурузой и просом (Куперман, 1959, 1962), соей (Чжу Чжи Инь, 1961), пшеницей, редисом, просом (Шульгин, Мерцалов, 1963; Шульгин, Куперман, 1964) и другими растениями подтвердили наличие обнаруженного Куперман (1959) эффекта действия света разного спектрального состава в зависимости от продолжительности фотопериода (Куперман, 1963).

Как видно из данных табл. 21, в условиях освещения светом разного спектрального состава при 12-часовом фотопериоде различия в темпах развития цвететий, особенно у скороспелого сорта Безенчукская 41, очень незначительны, хотя и здесь проявляется уже тенденция к ускорению развития при синем свете. Наиболее четко различия проявляются при 14-

Влияние света разного спектрального состава на темпы органогенеза метелки и початков и ростовые процессы у кукурузы Безенчукская 41 и ВИР-42 (вегетационный опыт в условиях люминесцентных камер)

Сорт	Дата наблюдений	Варианты опыта															
		Фотопериод 12 ч								Фотопериод 16 ч							
		Этапы органогенеза метелки				Этапы органогенеза верхнего початка				Этапы органогенеза метелки				Этапы органогенеза верхнего початка			
		белый	синий	красный	зеленый	белый	синий	красный	зеленый	белый	синий	красный	зеленый	белый	синий	красный	зеленый
Безенчукская 41	19/IV	II	IV	II	II	I	I	I	I	II	III	I	I	I	I	I	I
	26/IV	IV	V	IV	IV	II	II	I	I	II	IV	II	II	II	II	II	I
	8/V	V	VI	VI	IV	IV	IV	IV	III	III	V	III	II	III	III	II	I
	16/V	VII	VIII	VII	VI	VI	V	IV	III	IV	V	III	III	IV	IV	II	I
	21/V	VIII	IX	VIII	VI	VII	VI	V	IV	V	VI	IV	IV	IV	IV	III	I
ВИР-42	19/IV	I	III	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
	8/V	III	IV	II	III	III	III	II	II	III	IV	II	I	II	III	I	I
	21/V	V	VII	IV	IV	IV	V	III	III	IV	VI	III	II	III	V	II	II

и 16-часовом фотопериодах. При 18—20-часовом фотопериодах растения ВИР-42 очень замедляют свое развитие, и различия между вариантами растений, получавших свет разного спектрального состава, снова мало заметны.

Кукуруза как культурное растение создавалось трудом земледельцев на протяжении тысячелетий в тропических и субтропических районах Америки, характеризующихся высоким солнцестоянием в течение большей части года и очень быстрыми переходами от ночи к дню и от дня к ночи. В результате растения приспособились к коротковолновому солнечному излучению, богатому ультрафиолетовыми, фиолетовыми и синими лучами. Утренние и вечерние отрезки суток, относительно бедные коротковолновым излучением, в экваториальных широтах очень непродолжительны. Преобладание длинноволнового освещения лишь с незначительным содержанием сине-фиолетовых лучей спектра, свойственное утренне-вечерним часам северных широт (табл. 22), к которым растения кукурузы в своем филогенезе не приспособились, задерживает развитие сортов кукурузы южного происхождения. Такие же сорта, как Белоярое пшено, Первенец, Минусинка, Славгородская 270, Московская 3, Подмосковная, Воронежская 76 и другие (первого морфофизиологического типа), созданные в условиях северного земледелия, значительно слабее реагируют на короткий день и могут развиваться в условиях длинного дня и утренне-вечернего освещения.

Соотношение часов (% к общей длине дня) с преобладанием синей (400—500) по сравнению с дальней красной (700—790) радиацией (А) и синей (400—500) по сравнению с красной (600—700) радиацией (Б) (по И. А. Шульгину, 1967)

		Z = 0,5						Z = 3,0							
Месяцы года	Широта в градусах	ХII	I	II	III	IV	V	VI	ХII	I	II	III	IV	V	VI
			XI	X	IX	VIII	VII	—	—	XI	X	IX	VIII	VII	—

А

0	69	69	69	70	70	70	69	81	81	82	83	82	81	81
20	61	60	66	69	71	72	71	76	83	85	81	83	84	82
30	47	51	60	67	69	72	70	68	79	82	80	83	83	81
40	0	32	51	63	67	70	68	61	72	79	77	82	82	80
50	0	0	32	54	62	67	64	—	—	—	—	—	—	—
60	0	0	0	35	55	60	57	—	—	—	—	—	—	—
70	0	0	0	0	36	47	47	—	—	—	—	—	—	—

Б

0	36	39	41	44	41	39	37	56	58	59	60	59	58	56
20	0	0	28	38	43	44	43	41	43	52	57	59	61	59
30	0	0	0	30	40	41	43	0	20	43	53	57	60	59
40	0	0	0	0	17	39	38	0	0	20	45	55	57	56
50	0	0	0	0	13	30	31	0	0	0	0	47	53	51
60	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	28	43	42
70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—

Примечание. Z — земная поверхность; Z = 0,5 — высота 0,5 км над уровнем моря; Z = 3,0 — высота 3 км над уровнем моря.

С переходом к VII—VIII и IX этапам органогенеза вновь возрастает роль влажности и температуры для развития кукурузы. Кукуруза — перекрестноопыляющееся растение; на долю самоопыления приходится меньше 10% завязавшихся зерновок. В большинстве случаев преобладает резко выраженная протерандрия, т. е. более раннее цветение метелки (до появления нитей на данном растении основная масса пыльцы уносится ветром), и лишь для небольшой группы форм кукурузы характерна протогения (более раннее цветение початка).

В условиях засухи, как указывает Козубенко (1965), появление нитей значительно отстает от цветения метелки, вследствие чего разрыв в цветении может достигать 20 и более дней.

С повышением температуры прохождение VII—IX этапов ускоряется; при этом большое влияние оказывает влажность почвы и воздуха (рис. 37). Как видно из рис. 37, прохождение

ние VII—VIII этапов органогенеза початка при очень высокой температуре воздуха замедляется, т. е. имеет место обратная зависимость продолжительности этих этапов от температуры. Недостаток влаги также способствует удлинению продолжительности VII—VIII этапов органогенеза и при неблагоприятном сочетании высокой температуры воздуха и дефицита почвенной влаги — выметывание нитей задерживается и проходит позже цветения метелки на 5—10 дней.

Продолжительность IX этапа формирования метелки, а также периода между цветением метелки и початка (VII—

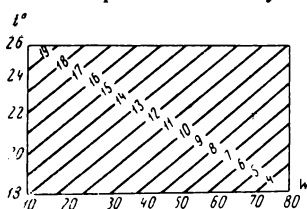


Рис. 37. Зависимость продолжительности периода выметывания метелки — появление нитей от средней температуры воздуха и запасов продуктивной влаги в слое почвы 0—50 см (w) (по Чиркову, 1966)

VIII этапы органогенеза початка) различны в зависимости от морфофизиологического типа. Так, по наблюдениям, в Подмосковье этот разрыв между IX этапом формирования метелки и IX этапом органогенеза початка у сортов Краснодарский 1/49 и Успех в среднем достигает 3—4 дней, у сортов Буковинский 3, Воронежская 76—1—2 дней, у Минусинки, Московской 3, Сибирячки — 0—1 дня.

В отличие от VII—VIII этапов следующие IX—X этапы органогенеза початков значительно короче при высоких температурах и высокой влажности почвы.

На X этапе развивается зародыш, эндосперм и идет рост зерновки в длину. Зигота начинает делиться через 20—30 ч после оплодотворения. Примерно через 24 ч образуется двухклеточный зародыш. На 5-й день зародыш приобретает многоклеточное строение. На этом же этапе органогенеза формируется и эндосперм, клетки которого заполняют зародышевый мешок. Эндосперм затем быстро растет, особенно в продольном направлении. Уже на 16-й день начинают накапливаться крахмальные зерна и происходит переход к XI этапу органогенеза. На X этапе на 8-й день после оплодотворения в зародыше можно наблюдать образование бугорка — зачатка конуса нарастания. Примерно через 20 дней после опыления зародыш становится морфологически и физиологически зрелым и при переходе к XI этапу уже способен к прорастанию. Зародыш состоит из конуса нарастания, образующего на XI этапе зачатки зародышевых листьев (от 3 до 7 в зависимости от скороспелости сорта), колеоптиле и главного зародышевого корешка с корневым чехликом (колеоризе).

В конце X — начале XI этапа органогенеза изменяется строение стенок завязи. Их активный рост продолжается примерно до 12 дней после оплодотворения; при этом завязь бы-

стро растет главным образом в длину и затем происходит дифференциация тканей завязи на два слоя — наружный и внутренний перикарпий.

На XI—XII этапе органогенеза уплотненные клетки перикарпия образуют оболочку зерновки, а также формируется слой тонкой полупрозрачной мембраны, не имеющей клеточной структуры. Рандольф считает, что мембраны зерновки кукурузы возникают при утолщении наружного слоя клеток эпидермиса.

На XI и XII этапах органогенеза формируется типичное для разных подвидов кукурузы строение зерновки.

Продолжительность XI и особенно XII этапа зависит от температуры воздуха, а также связана с величиной дефицита влажности воздуха в 13 ч. По данным Чиркова, в среднем для XII этапа сумма дневных дефицитов влажности воздуха в 13 ч составляет 254 ± 30 мб. При среднем дефиците влажности воздуха 20—25 мб XII этап длится 12—25 дней, и полная зрелость (конец XII этапа) наступает через 10—12 дней после восковой спелости.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ОБ УСЛОВИЯХ ФОРМИРОВАНИЯ ПОЛА, ФЕРТИЛЬНОСТИ И СТЕРИЛЬНОСТИ ЦВЕТКОВ КУКУРУЗЫ

Исследования условий формирования тычиночных и пестичных цветков в соцветии и каждого органа в цветке уже давно привлекают внимание физиологов и биохимиков.

В эксперименте не всегда можно определить влияние отдельных факторов на разные органы, развитие которых коррелятивно связано, например, на пестик и тычинки. Поэтому при изучении физиологических процессов, определяющих пол у растений, исследователи часто используют виды, характеризующиеся раздельнополыми цветками.

Кукуруза оказалась очень удобным объектом для такого рода исследований. То, что разные органы, и, в частности, тычинки и пестики, нуждаются в разных условиях для своего развития, можно было предположить уже потому, что цветки в метелке и початке, формируясь вначале внешне очень сходно как обоеполые, затем в одних случаях развивают только тычинки, в других — только пестик.

В то же время известно много случаев формирования метелки с женскими цветками и развитыми зерновками или початков с обоеполыми цветками; такие случаи описаны в работах Кулешова (1917), Мининой (1936), Прилипко (19466), Линда (1950), Федорова (1951), Вареника (1955), Куперман (1955), Андреенок, Куперман (1959).

Известно, что в условиях северного полушария формирование метелки происходит обычно в первую половину лета, для которой характерна большая продолжительность дня.

При укорочении дня у многих сортов, особенно северной группы, можно вызвать в метелках формирование обоеполых цветков. Экспериментально установлено, что чем больше сорт приспособлен к условиям северных районов (например, сорта Пионерка Севера, Скоропелая, Гибрид Саулайнес, Белоярое пшено, Ленинградка, Безенчукская 41, Минусинка), тем резче реагируют растения на укорочение дня формированием в метелках обоеполых цветков. Наоборот, при переводе растений этих сортов на круглосуточное освещение высокой интенсивности, развития пестичных бугорков и зачаточного пестика в цветках метелок почти не наблюдается.

Мужские генеративные органы — тычинки — могут, в первоначально обоеполых цветках, без значительной задержки пройти пятый, шестой и седьмой этапы органогенеза в условиях длинного дня. Для формирования женских генеративных органов в первоначально обоеполых цветках необходимо некоторое укорочение дня, начиная с пятого этапа органогенеза.

В свете полученных данных о значении света в процессе формирования генеративных органов на четвертом, пятом и шестом этапах органогенеза возник вопрос, какова основная причина, тормозящая развитие женских генеративных органов. Этой причиной могла быть как продолжительность освещенности и спектральный состав света, характерный для утренних и вечерних часов суток в средних и северных широтах (так называемые «сумерки» и «зори», обедненные сине-фиолетовыми лучами спектра), так и абсолютная продолжительность длинного дня в мае—июне.

Наблюдения за развитием цветков и собственно генеративных органов (тычинок и пыльцы в них, пестиков и зародышевого мешка) показали, что для их формирования имеют опрормное значение в первую очередь спектральный состав и интенсивность света. Для нормального развития пестика требуется свет с относительно большим количеством коротковолнового излучения. В то же время свет утренне-вечерних часов суток с преобладанием длинноволнового излучения тормозит развитие женских органов в цветках.

Особенно четко удастся проследить влияние качества света на процесс формирования пола у кукурузы в люминесцентных камерах, где растениям при одинаковых температурных условиях дается свет разного качества (табл. 23).

Различная и весьма чувствительная реакция мужских и женских генеративных органов кукурузы на определенные соотношения коротковолнового и длинноволнового излучения в полевых условиях приводит к разновременности сроков цветения мужских и женских соцветий у одного и того же растения даже в условиях юга. С продвижением на север этот разрыв у южных позднеспелых сортов, особенно при недостатке

Влияние света разного спектрального состава при различной продолжительности фотопериодов на соотношение (в %) тычиночных, пестичных и обоеполых цветков в метелках кукурузы (1958—1959 гг., МГУ)

Фотопериод, часы	10		12		14		16		18		24	
	синий	красный	синий	красный	синий	красный	синий	красный	синий	красный	синий	красный
Сорта южной селекции ♂ ♀	30 70	65 35	50 50	80 20	66 34	90 10	84 16	100 0	97 3	100 0	100 0	100 0
Сорта северной селекции ♂ ♀	0 100	25 75	0 100	30 70	15 85	30 70	50 50	65 35	60 40	68 32	65 35	76 24

тепла, значительно усиливается, достигая 10—20 и более дней.

У сортов северной селекции, приспособленных к формированию не только мужских, но и женских органов в условиях значительного преобладания длинноволнового излучения, разрыв во времени между цветением мужских и женских органов у одного и того же растения резко сокращается; нередко, как уже указывалось, наблюдаются случаи одновременно зацветания цветков в метелке и початках.

При продвижении северных форм кукурузы на юг наблюдаются даже случаи, когда цветение женских цветков происходит раньше, чем цветение мужских цветков, и наблюдается массовое образование обоеполых цветков во всех соцветиях.

Массовое появление женских цветков в метелках отмечается у среднеспелых сортов в районах юга Украины, Кубани, Ростовской области в годы с холодной весной и холодной первой половиной лета (Куперман, 1957). Формирование верхушечного соцветия основного побега в такие годы задерживается, пятый и шестой этапы органогенеза в цветках метелки проходят во вторую половину лета, когда укорачивается день. Относительное уменьшение в этих случаях длинноволнового излучения в течение утренних и вечерних часов суток, характерное для первой половины лета, и усиление коротковолнового излучения во второй половине лета способствует развитию пестиков из пестичных бугорков в цветках метелок, особенно в метелках, образующихся на пасынках.

У крайне позднеспелых сортов развитие початков происходит, как правило, в условиях короткого дня второй полови-

ны лета, чем объясняется полное отсутствие мужских цветков в початках четвертого морфобиологического типа.

В условиях Заполярья (Беломорская биостанция МГУ) при непрерывном дне с преобладанием в световом потоке длинноволнового излучения, все соцветия у южных сортов кукурузы, в том числе и на боковых побегах, в наших опытах формировали исключительно мужские цветки; у северных сортов цветки в початках были либо обоеполые, либо мужские. При естественном круглосуточном освещении, богатом длинноволновым излучением, в Заполярье не было отмечено нормального развития однополых женских цветков в початках. В большинстве они были аномальными с элементами мужских генеративных органов.

Определенное влияние на формирование генеративных органов у кукурузы оказывает также температурный режим.

Как слишком низкая (меньше 12°), так и очень высокая (выше 28°) температура отрицательно влияет на процессы спорогенеза и гаметогенеза; наиболее чувствительными к действию неблагоприятных температурных условий являются мужские генеративные органы.

Помимо непосредственного влияния на рост и формирование пыльников и пыльцы, пониженная температура воздуха в период VI этапа органогенеза растений ведет к задержке развития и тем самым отодвигает сроки окончания этого этапа и растягивает период прохождения VIII—IX этапов органогенеза в условиях укороченного дня второй половины лета. Тем самым создаются условия для формирования обоеполости в метелках и некоторого снижения количества пыльцы.

Не меньшее влияние на развитие генеративных органов кукурузы оказывает степень обеспеченности соцветий водой, а также относительная влажность воздуха в период формирования пыльцы и особенно в период цветения.

Недостаточное водоснабжение растений в период VI—VII этапов органогенеза метелки и початков приводит к недоразвитию зародышевого мешка и пыльцы, что неоднократно отмечалось в отечественной и зарубежной литературе (Кулешов, 1918; Уоллес и Брессман, 1955; Козубенко, 1938, 1965).

Влияние минерального питания на изменение пола у кукурузы изучалось рядом исследователей. Усиление калийного питания на IV—VI этапах органогенеза приводит к увеличению разрыва в прохождении VII—IX этапов органогенеза верхушечных соцветий (метелок) и боковых соцветий (початков); тем самым резко увеличивается процент череззерницы в початках и количество бесплодных растений в посеве.

Чрезмерные дозы азота, получаемые растениями в период прохождения III—IV этапов органогенеза, задерживают процессы формирования метелок, т. е. увеличивают разрыв времени в цветении мужских и женских соцветий.

Раннее внесение фосфора ускоряет процессы формирования женских генеративных органов и сближает сроки цветения мужских и женских соцветий, что увеличивает процент завязывания и повышает жизнеспособность семян кукурузы.

Учитывая, какое значение, особенно для засушливых районов, имеет синхронность цветения метелок и выбрасывания пней початками, весьма важно путем своевременного внесения основных удобрений, подкормок и систематического контроля за органогенезом метелок и початков регулировать сроки цветения линий и гибридов в полевых условиях.

Разнокачественностью требований мужских и женских генеративных органов к условиям освещения, длине дня можно объяснить формирование мужских соцветий на самых нижних боковых побегах, недоразвитие соцветий — на срединных и боковых побегах, и наилучшее развитие и рост самого верхнего початка — на растении.

Соцветия, развивающиеся из наиболее рано образующихся пазушных почек самых нижних листьев, успевают у скороспелых сортов кукурузы пройти IV, V и VI этапы органогенеза в условиях сравнительно длинного дня. В результате формируются пасынки, завершающиеся метелками с мужскими генеративными органами, подобно верхушечной метелке главного стебля.

Почки, закладывающиеся вдоль по стеблю несколько позже, развиваются в условиях, переходных от длинного к укороченному дню, и поэтому формируют в одном и том же соцветии частично мужские, частично обополые и изредка женские цветки.

Соцветия, образующиеся из верхних пазушных почек, развиваются уже при укороченном дне второй половины лета и формируют женские цветки.

На юге, где очень быстро, уже в первой половине лета, наступает короткий день, на пасынках у позднеспелых сортов формируются обополые цветки, которые остаются в зачаточном состоянии в связи с отсутствием условий для их дальнейшего роста и развития (недостаточная освещенность нижних ярусов листьев и раннее их отмирание).

На основании данных морфофизиологического анализа конусов нарастания у скороспелых (северных) и позднеспелых (южных) сортов можно вскрыть закономерности формирования пола в соцветиях кукурузы в зависимости от яруса листьев и интенсивности света (табл. 24).

Одна из таких закономерностей заключается в том, что срединные пазушные почки вдоль по стеблю потенциально могут быть обополыми.

Более высокая жизненность потомства от перекрестного опыления в растительном царстве привела к широкому распространению самых различных приспособлений, исключая

Формирование тычиночных, пестичных и обоеполых цветков и этап органогенеза соцветия у растений кукурузы в зависимости от местоположения пазушной почки

Сорта кукурузы	Порядковый лист, в пазухе которого заложена почка																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Московская 3 . .	IX♂	XI♂	IX♀	VIII♂	IX♂	V	IX♀	X♀	XI♀	XII♀	—	—	—	—	—	—	—
Безенчукская 41 .	IX♂	XI♂	IX♀	VIII♂	IX♂	VI♀	VII♀	VIII♀	XI♀	XII♀	—	—	—	—	—	—	—
ВИР-25	I	I	I	II	II	III	IV	V	V	VI♀	VII♀	IX♀	XII♀	—	—	—	—
Успех	I	I	I	II	II	III	IV	V	VI♀	VII♀	VII♀	X♀	XII♀	—	—	—	—
Кабардинская белая зубовидная .	I	I	I	II	III	III	IV	IV	VI	VII	VII	IX♀	X♀	—	—	—	—
ВИР-42	I	I	I	II	II	III	III	IV	IV	III	III	IV	IV	IV	VI♀	X♀	—
Аджаметская . . .	I	I	I	I	II	II	II	II	II	III	III	IV	IV	IV	VI♀	VI♀	X♀

щих либо резко снижающих, возможность самоопыления у перекрестно опыляющихся форм растений. Одним из таких приспособлений является развитие у одного и того же растения однополых цветков в разных соцветиях. Чаще всего мужские цветки сосредоточены в верхушечных соцветиях, а женские — на боковых побегах, несколько отстающих в своем развитии от главного побега.

Этим создается определенный разрыв во времени цветения мужских и женских соцветий. Разнокачественность растений в посеве и неодновременность зацветания цветков в пределах каждого соцветия обеспечивают возможность широкого перекрестного опыления.

К числу таких растений принадлежит кукуруза с ее раздельнополыми цветками, формирующая два типа соцветий: верхушечные — мужские (метелку) и боковые — женские (початки).

Однако несмотря на раздельнополость цветков и неодновременность цветения, на одном и том же растении, метелки и початков, все же некоторый процент цветков у кукурузы, как уже отмечалось раньше, самоопыляется. По наблюдениям ряда исследователей, количество самоопыленных цветков у кукурузы колеблется от 5 до 7 и даже 10% от общего числа женских цветков, в связи с чем в отдельные годы урожайные качества семян значительно снижаются.

В природе у целого ряда видов процесс обеспечения перекрестного опыления и оплодотворения шел по пути развития полового диморфизма растений. Формирование у одних растений цветков с мужскими генеративными органами и очень ранняя редукция женских, а у других, наоборот, развитие лишь цветков с женскими генеративными органами в результате ранней редукции зачатков мужских генеративных органов способствуют перекрестному опылению и высокой жизнеспособности потомства. Следует указать, что эту тенденцию к обеспечению перекрестного опыления можно наблюдать у растений с различными формами опыления. У самых строгих самоопылителей, таких, как ячмень, пшеница, овес, нередко наблюдаются одновременность созревания пыльников и завязи, массовое открытое цветение и перекрестное опыление.

У ряда однодомных растений с обоеполюсы цветками, как известно, существует изумительное разнообразие приспособлений к перекрестному опылению, и в том числе широко развивается гетеростильное строение цветков. Наконец, широко известны случаи мужской, реже женской, стерильности у растений, являющихся по сути переходными от форм однодомных с раздельнополыми цветками к настоящим двудомным формам.

Наиболее часто подобные переходные формы с мужской стерильностью встречаются в районах с высокой плотностью

распространения данного вида растений или, если это виды культурных растений, то в районах массовых посевов данной культуры.

Селекционеры, работающие с кукурузой, подтвердили правильность этого наблюдения. Чаще всего естественная мужская стерильность кукурузы встречается в Молдавии, Закарпатье, Северном Кавказе, Румынии, а также в ряде районов США и Перу.

Так как эволюция процессов перекрестного опыления и оплодотворения идет у кукурузы, как у большинства однодомных, раздельнополых растений, в направлении дзудомности, то соответствующим образом, самоопылением и созданием условий, способствующих недоразвитию мужских генеративных органов, явление мужской стерильности может быть усилено и закреплено.

В этом направлении существенные результаты получены селекционерами и генетиками, ныне широко использующими возможность получения большого числа линий с мужской стерильностью (Хаджинов, 1959; Галеев, 1956, 1957, 1959; Козубенко, 1954, 1955, 1965; Мусийко 1957, 1966; Соколов, 1954, 1955, 1966).

На помощь селекционерам обязаны прийти физиологи, которые должны исследовать закономерности формирования пола у растений. И если условия формирования пола у разных соцветий работами физиологов в значительной мере уже разъяснены, т. е. определены условия, ведущие к развитию женских цветков в метелках и мужских цветков в початках, а также обоеполых цветков в соцветиях, то значительно более важная для сельскохозяйственного производства проблема получения форм кукурузы с мужской стерильностью физиологами еще мало исследована и требует своего дальнейшего изучения.

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА И ЯРУСНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЕЖДОУЗЛИЯ СТЕБЛЯ, ЛИСТЬЕВ, МЕТЕЛКИ И ПОЧАТКОВ КУКУРУЗЫ В СВЯЗИ С ПРОХОЖДЕНИЕМ ЭТАПОВ ОРГАНОГЕНЕЗА У РАЗНЫХ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ

Так как кукуруза представляет собой культуру, в которой используется не только зерно (зрелое или молочно-восковой спелости), но и зеленая масса (в виде силоса или зеленого корма), то естественно, что в процессе исследования кукурузы не могло быть обойдено изучение некоторых закономерностей роста стебля и листьев.

В связи с массовым распространением возделывания гибридных сортов кукурузы и высокой эффективности метода селекции путем гибридизации самоопыленных линий селекционеры все чаще и чаще ставят вопрос о необходимости изуче-

ния ряда морфологических признаков как показателей, которыми можно было бы руководствоваться при выборе растения — родоначальника линии для первоначального самоопыления (Козубенко, 1965; Мусийко, Ключко, 1965; Тавчар, 1966 и др.).

Многие исследователи пытались в связи с этим вскрыть коррелятивные связи между внешними морфологическими признаками и физиологическими процессами, а также продуктивностью и длиной вегетационного периода кукурузы.

Работами Саламова (1954), Куперман (1955) установлена прямая зависимость между длиной и формой нижних междоузлий кукурузы и степенью неполегаемости растений.

Систематическими измерениями высоты растений и прироста стебля, а также промерами длины междоузлий стебля удалось установить коррелятивную связь между ростом стебля и формированием верхушечного и бокового соцветия у кукурузы (табл. 25).

Таблица 25

Среднесуточный прирост стебля у разных сортов кукурузы в зависимости от этапа органогенеза верхушечного соцветия (ММ)

Этапы органогенеза	Название сорта				
	Одесская 10	Успех	Краснодарский гибрид 1—49	Московская 3	Безенчукская 41
I	1,0	1,0	1,0	1,2	1,3
II	1,3	1,4	1,2	1,4	1,4
III	6,0	7,6	6,0	7,6	7,3
IV	40,0	38,5	30,5	48,6	43,0
V	56,0	50,0	40,6	50,0	52,0
VI	78,0	66,0	68,5	52,0	52,0
VII	80,0	65,0	69,0	52,0	52,0
VIII	88,0	63,0	60,0	51,5	53,5
IX	30,0	21,0	29,5	10,5	6,4

Из табл. 25 видно, что темпы роста главного побега зависят от того, на каком этапе органогенеза находится верхушечное соцветие. До тех пор пока растение находится на первом и втором этапах органогенеза, среднесуточный прирост стебля, вне зависимости от сорта, измеряется миллиметрами. Как известно, на этих этапах наблюдается усиленный рост корневой системы. Растения фактически находятся в фазе розетки. Со вступлением растений в третий этап органогенеза темп роста стебля несколько усиливается за счет разрастания третьего надземного междоузлия.

Лишь с переходом растений к четвертому этапу органогенеза начинается быстрый рост в длину нижних и средних междоузлий. Среднесуточный прирост достигает 4—5, а иногда 7—8 см и больше. Интенсивнее всего увеличивается длина

стебля на седьмом — восьмом этапах органогенеза, когда у некоторых сортов, особенно у Одесской 10, среднесуточный прирост стебля достигает в условиях Московской области 7—8 см (см. табл. 25), а в районах предгорной зоны Северного Кавказа — 10—11 см.

У скороспелых и особенно ультраскороспелых сортов кукурузы, где разрыв в темпах и времени прохождения шестого — восьмого этапов органогенеза метелки и верхних 2—3 початков не очень велик, среднесуточный прирост может быть представлен одновершинной кривой с максимумом на шестом — седьмом этапах органогенеза.

У метелки и початков позднеспелых сортов имеется значительный разрыв во времени прохождения шестого — седьмого этапов органогенеза (у одного и того же растения), особенно в условиях Московской области, и кривая среднесуточного прироста длины стебля имеет две, а иногда три вершины. Объяснить это явление можно тем, что после перехода метелки к цветению, когда прирост верхних междоузлий у позднеспелых сортов приостанавливается, прирост стебля в высоту может идти за счет интеркалярного роста тех междоузлий стебля, в которых початки на боковых побегах переходят к шестому — восьмому этапам органогенеза. Чем больше число початков достигает шестого — восьмого этапов органогенеза, тем дольше идет рост стебля.

Так как у большинства позднеспелых сортов обычно развивается и достигает восьмого этапа органогенеза один, реже два початка, то рост стебля обычно завершается, даже при самых благоприятных условиях, одновременно с выбрасыванием нитей верхним початком. Многопочатковые сорта выгодно отличаются тем, что продолжают рост в течение 8—12 дней после цветения метелки и тем самым могут лучше использовать для роста осадки и тепло второй половины лета.

Зависимость прироста главного стебля кукурузы от этапа органогенеза соцветия проверялась на многих сортах и формах кукурузы самого различного происхождения.

Анализ промеров роста стебля в опытах с выращиванием кукурузы в условиях короткого дня показывает, что при сближении сроков наступления у метелки и верхних початков шестого — восьмого этапов органогенеза кривая приростов принимает одновершинный характер (Куперман, 1962).

Интересно было также выяснить характер изменения роста отдельных междоузлий у центрального побега.

Как известно из работ Серебрякова (1953), длина междоузлий стебля не остается постоянной. Характер этих изменений очень различен у разных видов растений. Как самую общую закономерность Серебряков отмечает изменение длины междоузлий по типу одновершинной кривой; у самого основания побега они обычно короткие, затем сменяются более

длинными междоузлиями, и в верхней части побега снова образуются короткие междоузлия.

Однако у некоторых видов растений, в том числе у злаков, длина междоузлий увеличивается по направлению снизу вверх, и самое верхнее междоузлие, несущее колос, достигает наибольших размеров. В этом же направлении увеличивается длина междоузлий центрального побега у скороспелых и ультраскороспелых сортов кукурузы. Наибольшей длины у созревших растений ультраскороспелых сортов достигает междоузлие, несущее метелку.

У кукурузы, как и у пшеницы, ячменя и овса, в районах с наиболее благоприятными условиями развития и роста для районированных сортов закономерным является последовательное удлинение междоузлий от нижних к верхним; таким образом, каждое последующее междоузлие достигает большей длины по сравнению с предыдущим и наибольшей длины достигает междоузлие, несущее соцветие.

Отклонения от нормальной «биологической кривой роста междоузлий» свидетельствуют о наличии неблагоприятных условий развития и роста главного стебля.

Начиная с третьего этапа переход от одного этапа органогенеза метелки к другому при нормальных условиях роста влечет за собой на каждом этапе изменения в темпах роста стебля за счет очередных вышележащих междоузлий.

В условиях Московской области недостаток тепла во второй половине лета и осени задерживает рост самых верхних междоузлий даже у среднеспелых сортов, в связи с чем кривая изменения длины стебля у растений второго морфофизиологического типа — одновершинная и неравносторонняя.

У позднеспелых сортов третьего морфофизиологического типа в ряде случаев самые верхние междоузлия остаются укороченными и узлы сближенными (рис. 38).

Такие сорта таят в себе большие потенциальные возможности значительного повышения урожайности зеленой массы. В условиях высокой агротехники, при внесении больших доз удобрений frostовые процессы верхних междоузлий можно значительно усилить.

Кривые, характеризующие динамику изменения длины междоузлий стебля, могут служить косвенными показателями степени приспособленности сорта к местным условиям. Чем ровнее и круче поднимается кверху такая кривая, тем, обыч-

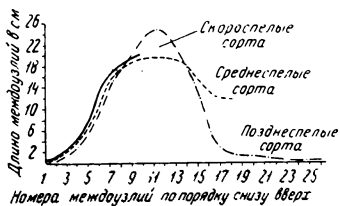


Рис. 38. Кривые удлинения междоузлий у трех разных по скороспелости групп кукурузы (по данным промеров 54 сортов из коллекции ВИРа)

но, более приспособлен сорт к завершению вегетационного периода и формированию полноценных семян в конкретных условиях произрастания.

Знание коррелятивных связей между органогенезом вегетативных и генеративных органов и продуктивностью растений также имеет большое значение для оценки исходного материала в селекции кукурузы (рис. 39).

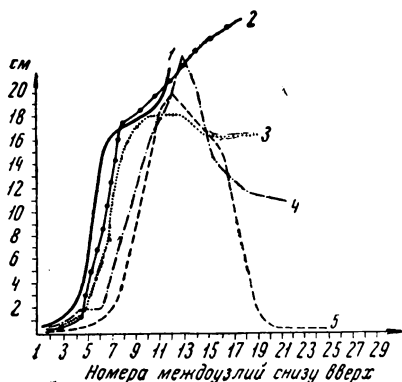


Рис. 39. Характеристика длины вегетационного периода и степени приспособленности сорта по соотношению роста междоузлий стебля на примере разных экотипов кукурузы.

1 — Хакасская (ультраскороспелая); 2 — Безенчукская 41 (скороспелая); 3 — Кабардинская белая зубовидная (среднеспелая); 4 — Одесская 10 (позднеспелая); 5 — Китайская (ультрапозднеспелая)

Возможное число междоузлий стебля и листьев определяется на втором этапе органогенеза побега и, следовательно, уже в это время у гибридов и самоопыленных линий в первом поколении можно определять гетерозис растений по числу зачаточных узлов и производить по этому признаку браковку гибридов на очень ранних этапах их развития и роста.

Изучая конусы нарастания, степень и интенсивность дифференциации вегетативных и генеративных

органов у лучших гибридов кукурузы и слагающих и самоопыленных линий, Морозова (см. Коварский, 1956, 1966) установила возможность использования морфофизиологического метода предварительной (в фазе 5—7 листьев) браковки генетических комбинаций кукурузы путем выращивания самоопыленных линий и гибридных форм в осенне-зимний период в парниках или теплицах. При этом очень важно, чтобы длина дня устанавливалась близкой к естественным условиям произрастания кукурузы в той или иной зоне.

По числу стеблевых узлов можно судить о длине вегетационного периода будущего гибрида, а по размеру и числу колосков мужского и женского зачаточных соцветий — о продуктивности растения.

В настоящее время метод ранней оценки гетерозисных свойств самоопыленных линий кукурузы (их так называемых комбинационных качеств) при помощи морфофизиологического анализа исходных форм и гибридов на II—IV этапах органогенеза уже применяется многими селекционерами и может быть рекомендован всем селекционным станциям. Судя по статье Ленча (1951), селекционеры США также внимательно

следят за дифференциацией зачаточных соцветий у самоопыленных линий и гибридного потомства, хотя и не используют всех возможностей морфофизиологического анализа.

Наиболее широко используется морфофизиологический анализ в селекционной работе, проводимой в ГДР, где для ранней диагностики на основе коррелятивных связей между числом междоузлий, скороспелостью и продуктивностью гибридов кукурузы используется рентгено съемка зачаточных органов и конуса нарастания (Фукс, 1966).

Положительная корреляция между числом листьев и длиной вегетационного периода впервые отмечена Кулешовым.

На основании анализа большого сортового материала Кулешов разработал шкалу выбора, по числу листьев, сортов, приспособленных к определенным климатическим районам. Так, Кулешов считает, что достичь полной спелости в различных районах СССР могут такие сорта и гибриды, у которых число листьев на главном стебле не превышает: 1) для Западной Сибири 11—12; 2) для центральных районов РСФСР — 12—13; 3) для Полесья Украины — 13—14; 4) для лесостепи Украины — 15—16; 5) для степи Украины — 17—18; 6) для Северного Кавказа — 20—22; 7) для Грузии — 23—25 листьев.

О степени скороспелости сорта можно судить и по темпам прохождения этапов органогенеза. Переход от одного этапа органогенеза к другому четко разграничен и по изменению размеров конусов нарастания метелки (табл. 26).

Таблица 26
Изменение размеров метелки (мм) на разных этапах органогенеза (по И. Ишвину)

Показатель	Сорт	Этапы органогенеза							
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Длина метелки, мм	Заря 123 . . .	0,01	0,03	1,1	2,0	16	47	213	350
	Кубанская 148	0,01	0,04	1,3	2,2	12	38	270	380
	Юбилейная . .	0,001	0,02	1,2	5,0	14	42	260	380
	Смена 144-2 . .	0,01	0,03	2,1	4,0	14	35	270	466
В % к предшествующему этапу	Заря 123 . . .	—	300	366	182	800	290	540	160
	Кубанская 148 .	—	400	325	170	545	310	725	140
	Юбилейная 127	—	200	600	417	280	300	620	140
	Смена 144-2 . .	—	300	700	190	350	250	770	170

Исследованиями корреляций у кукурузы в целях практической селекции занимался Козубенко. Исходя из того что коррелятивные связи между признаками растений и их продуктивностью изменяются в зависимости от типа или группы

сортов, а в пределах группы — от условий внешней среды, им были исчислены коэффициенты корреляции (по Браве) по данным за 6 лет на 50—70 образцах мировой коллекции зубовидных сортов, выращиваемых в условиях Кубанской опытной станции. При этом коэффициенты корреляции были высчитаны отдельно за три года засушливых и три года с достаточным увлажнением (табл. 27).

Таблица 27

Коэффициенты корреляций у зубовидных сортов кукурузы

Корреляция между признаками	Годы с достаточным увлажнением			Засушливые годы		
	1933	1934	1937	1935	1936	1938
Урожай зерна и среднее число початков на одно растение	—	+0,44	+0,40	+0,76	+0,72	+0,86
Урожай зерна и вес початка	—	+0,67	+0,85	+0,68	+0,58	+0,54
Урожай зерна и вес 1000 зерен	—	+0,19	—	+0,35	—	—
Урожай зерна и кустистость	+0,22	—	+0,28	-0,14	-0,11	-0,08
Урожай зерна и диаметр початка	—	—	+0,57	—	—	—
Урожай зерна и длина початка	—	+0,56	+0,65	+0,71	+0,40	—
Число дней от всходов до появления нитей и от всходов до созревания	—	+0,81	—	+0,81	—	—
Число дней от всходов до появления нитей и число рядов зерен на початке	—	—	—	+0,36	—	—
Число дней от всходов до появления нитей и число надземных узлов	—	—	—	—	+0,96	—

Как видно из табл. 27, наиболее высок коэффициент корреляции между числом надземных узлов (или листьев) и числом дней до VIII—IX этапа органогенеза початка.

Следовательно, и на этом примере видна прямая зависимость между продолжительностью II этапа, когда идут процессы дифференциации надземных узлов, междоузлий стебля, закладка листовых зачатков и предопределяется их число, и последующей продолжительностью III—VIII этапов органогенеза. Чем больше междоузлий и листьев образовалось на II этапе органогенеза, тем длительнее период до разворачивания листьев, тем выше закладывается продуктивный початок и тем больше времени необходимо для перехода этого почат-

ка к VIII—IX этапам органогенеза (появлению рылец из обертки початка).

Из табл. 27 совершенно ясно видно отсутствие связи между продолжительностью I—IX этапов органогенеза и длительностью X—XII этапов; прохождение последних зависит, как уже было показано, от ряда других факторов, и в первую очередь генетических (сортовых). Это отчетливо проявляется как во влажные, так и в засушливые годы.

Большинство зубовидных сортов и гибридов кукурузы относится к средне- и позднеспелым типам и поэтому образующиеся в небольшом числе пасынки нормальных початков не несут. Они могут иметь некоторое значение как дополнительный ассимиляционный аппарат, но в засушливые годы испаряют воду и отрицательно влияют на величину урожая.

Продуктивность растений зависит в первую очередь от веса продуктивного початка. Элементы продуктивности початка формируются на III—V этапах органогенеза, когда определяется число рядков в початке и число возможных цветков и зерен вдоль початка, т. е. длина и диаметр початка и, следовательно, в последующем общее число зерновок в початке. Этим определяется сравнительно высокий коэффициент корреляции между общей продуктивностью растения, длиной и диаметром початка. Чем последние больше, тем выше продуктивность особенно у однопочатковых форм.

Так как большинство зубовидных сортов по весу зерновок сравнительно мало различается, то положительной корреляции между урожаем и весом 1000 зерновок Козубенко установить не удалось.

В то же время четко выявилась особенно в засушливые годы связь между общей продуктивностью и двухпочатковостью растений.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УСЛОВИЙ ФОРМИРОВАНИЯ МНОГОПОЧАТКОВЫХ ФОРМ КУКУРУЗЫ

На высоком фоне удобрений, орошения и улучшения агротехники обработки почвы наряду с ростом продуктивности кукурузы за счет увеличения размеров початка (числа рядков и зерен в рядках) и значительного увеличения веса зерна с одного початка нередко наблюдается формирование на одном растении двух, реже трех и даже четырех полноценных початков (рис. 40).

Это явление «многопочатковости» наблюдается у самых разнообразных сортов и гибридов кукурузы и чаще у кремнистых форм.

При этом особенно выделяются сорта и гибриды, селекция которых проводилась в направлении усиления этого признака. Так, например, сорта кукурузы: Буковинская 2, Буковинская 3,

Кабардинская белая зубовидная, Днепронетровская 320, Одесская 27, Северная Дакота, линии ВНР-44, Л-29 могут образовывать до 30% растений с двумя полноценными початками. В тех же условиях у таких гибридов и сортов, как ВНР-156, Одесская 10, ВНР-42, Аджаметская, второй початок редко достигает полной зрелости. Склонностью линии 44

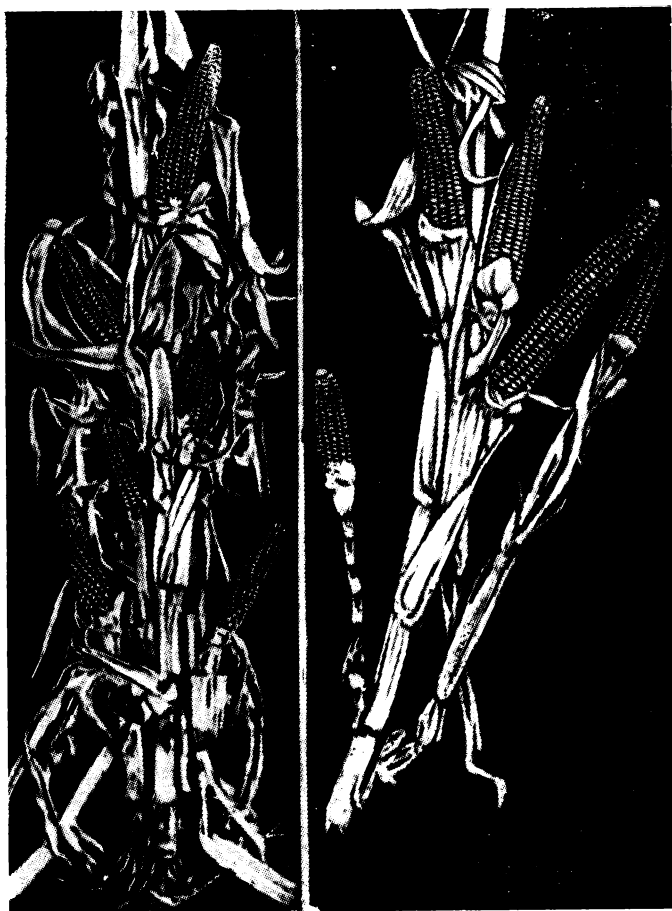


Рис. 40. Многопочатковые растения кукурузы

и 29 к двухпочатковости объясняется усиление многопочатковости у простых и сортолинейных гибридов (Буковинский 3, Слава, Одесский 27 и др.), компонентами которых являются эти линии.

В условиях высокоурожайных участков возделывания кукурузы в Кабардино-Балкарской АССР, при учете многопо-

чатковости растений было отмечено до 26—42% многопочатковых растений. При этом продуктивность таких растений была почти в 1,5—2 раза выше по сравнению с однопочатковыми (Керефов, Куперман, Шауцуков, 1962).

Детальный анализ початков (табл. 28) показывает, что верхний початок у двухпочатковых растений приближается по размерам (числу рядков, зерен в рядках и весу 1000 зерен) к початку однопочатковых растений. Что касается второго и третьего початков, то они также немного уступают первому, однако у различных гибридов бывают выполнены в разной степени.

В то же время известно, что при дефиците влаги, либо при затенении из-за загущения растений в гнезде, значительное количество растений формирует неполноценные початки, не достигающие VIII этапа органогенеза. По данным Кулешова (1955), Дроздова (1949), Козубенко (1955) при засухе число бесплодных растений кукурузы достигает 30—98%.

Наблюдениями на посевах кукурузы сорта Кабардинская белая зубовидная, с которой уже ряд лет в КБАССР проводится селекционная работа по усилению ее многопочатковости, установлены были значительные различия в зависимости от вертикальной зональности (табл. 29).

Как показали анализы многопочатковых растений, у них число междоузлий и число листьев на 1—3 больше (рис. 41). Морфофизиологическим анализом многопочатковых форм удалось выяснить особенности их формирования.

В силу действующего у высших растений закона редукции или приостановки в развитии органов, отстающих на три-четыре этапа органогенеза от вышерасположенных на одном и том же побеге (Ф. М. Куперман, 1962), у кукурузы имеет место резко выраженная разнокачественность пазушных почек. И хотя пазушные почки, как и листья, закладываются всегда в определенном порядке — снизу вверх по стеблю, однако из-за сильного затенения листьями верхних ярусов нижние боковые почки, дойдя до III либо в начале IV этапов органогенеза, очень быстро начинают отставать в развитии и особенно в росте от верхних почек. В результате верхний боковой побег, стадийно наиболее развитый, обгоняет нижние побеги и формирует продуктивный початок, достигающий наиболее высокого уровня этапов органогенеза у однопочатковых форм.

В тех же случаях, когда на участках высокого плодородия имеет место усиленное питание растений, оно приводит их на II этапе органогенеза к повышению темпов листообразования, к повышению темпов роста боковых побегов (пазушных почек) в пазухах листьев и способствует синхронному развитию двух, трех и более зачаточных початков. Синхронность в развитии почек повышается при избытке азота, замедляющем

Сравнительный анализ структуры урожая однопо

Сорт, гибрид	Высота растений, см		Длина верхнего початка, см		Длина нижнего початка, см		Число рядков верхнего початка		Число рядков нижнего початка	
	однопочатковые	двухпочатковые	однопочатковые	двухпочатковые	однопочатковые	двухпочатковые	однопочатковые	двухпочатковые	однопочатковые	двухпочатковые
ВИР-156	340	345	31	27	—	22	20	16	—	20
ВИР-25	306	288	22	27	—	23	14	14	—	14
Краснодарская 1/49 (колхоз)	317	314	25	25	—	27	16	14	—	14
Краснодарская 1/49 (оп. станция)	307	317	31	25	—	23	18	18	—	18
Среднее из 40 определенных в колхозах в 1961 г.	310	310	26	25	—	21	17	15	—	16

несколько прохождение III—IV этапов и переход к V этапу органогенеза. В результате второй и третий (сверху вниз) зачаточные початки догоняют в росте и развитии самый верхний початок и затем, при переходе к VI этапу органогенеза и последующим, до созревания, развиваются почти одновременно.

Таблица 29

Степень выраженности двухпочатковых и однопочатковых растений в разных зонах Кабардино-Балкарской АССР (среднее за 3 года) (по К. Н. Керфову и Ф. М. Куперман)

Зона	%	
	однопочатковых растений	многопочатковых растений
Горная (700 м над ур. моря) . . .	23,88	76,12
Предгорная (540 м над ур. моря)	34,48	65,51
Степная (200 м над ур. моря) . .	74,93	25,05

Следовательно, очень рано, еще на самых ранних этапах органогенеза, предопределяется возможность формирования многопочатковости растений. О том, что именно на II и III этапах можно воздействовать путем усиленного питания и более ранних сроков посева на увеличение числа двухпочатковых растений, свидетельствуют как прямые опыты (Керфов, Куперман, 1965), так и учет процента двухпочатковых растений в разных зонах вертикальной зональности. На это

чатковых и двухпочатковых растений кукурузы

Число зерен в верхнем початке		Число зерен в нижнем початке		Число развитых зерен в одном початке		Всего зерен в верхнем початке		Всего зерен в нижнем початке		Всего заложенных зерен на 1 растении		Всего хозяйственно развитых зерен на 1 растении	
однопочатко-вые	двухпочатко-вые	однопочатко-вые	двухпочатко-вые	однопочатко-вые	двухпочатко-вые	однопочатко-вые	двухпочатко-вые	однопочатко-вые	двухпочатко-вые	однопочатко-вые	двухпочатко-вые	однопочатко-вые	двухпочатко-вые
61	60	—	50	58	54	1160	864	—	760	1220	1960	1160	1624
52	54	—	53	46	46	728	756	—	742	728	1498	644	1162
50	50	—	53	44	45	800	700	—	742	800	1442	704	1218
58	58	—	60	53	45	1044	1044	—	1200	1044	2244	954	1690
55	54	—	51	50	47	965	844	—	812	975	1687	880	1383

же указывает и повышенное число листьев (на 1—3) у двухпочатковых растений; как известно, этот признак формируется только за счет определенных условий прохождения II этапа органогенеза. Увеличенное на 30—70% число веточек двухпочатковых растений свидетельствует также и о более повышенных темпах роста и одновременно о задержке в развитии зачаточного соцветия на III—IV этапах органогенеза. Как указывает Козубенко, сильно разветвленная метелка может служить основанием для выбора растений при закладке многопочатковых самоопыленных линий.

Изменение числа листьев, числа веточек в метелке, уменьшение длины верхних междоузлий и особенно тех, в пазухах листьев которых расположены початки, — все это дает основание считать, что мы имеем дело с изменчивостью не только морфологических признаков, но и ряда физиологических процессов, их определяющих. В частности, нами отмечены несколько более интенсивная окраска листьев и увеличе-

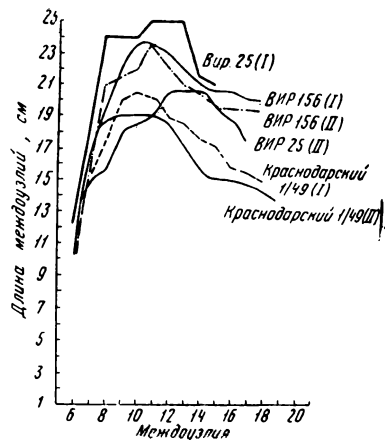


Рис. 41. Морфологический анализ однопочатковых и двухпочатковых форм кукурузы

ние содержания зеленых пигментов у двухпочатковых растений, повышенное содержание белка в зерновках кукурузы, замедленное отмирание листьев нижних ярусов и др.

Раскрытие механизма формирования многопочатковости на основе синхронизации процессов закладки и формирования пазушных почеч на II—V этапах органогенеза позволяет высказать уверенность в том, что кукурузное растение, обладающее большой пластичностью может быть путем селекции и гибридизации на основе использования явлений гетерозиса превращено в многопочатковую форму, дающую 2—3 зрелых початка на зерно и 1—2—3 нижних початка в фазе молочно-восковой спелости для силоса.

Конечно, это потребует большой работы как генетиков и селекционеров, так и морфофизиологов.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЯВЛЕНИЙ ГЕТЕРОЗИСА У ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ

Гетерозис, гибридная сила, или повышение продуктивности гибридов по сравнению с родительскими формами — явление общебиологическое, присущее как растениям, так и животным.

У растений одним из проявлений гетерозиса является быстрый рост тканей и органов с самого начала прорастания гибридных семян. Нередко гетерозис проявляется как в увеличении вегетативной массы, так и генеративной сферы. Вследствие ускорения в прохождении этапов органогенеза растительные гибриды бывают часто более скороспелыми, чем их родительские формы.

П. М. Жуковский (1964) указывает, что генетические основы гетерозиса еще мало изучены; первичной основой гетерозиса является гетерозиготность исходного материала.

Кукуруза является одним из наиболее ярких объектов широкого использования явлений гетерозиса и, как считает ряд исследователей (П. М. Жуковский, Mangelsdorf, Johnston), кукуруза как высокопродуктивное растение в историческом плане обязана своему происхождению существованию естественных популяций и интрогрессий со стороны ее сородичей — трипсакум и теосинте.

Ч. Дарвин на основе 10-летних исследований 57 видов растений, относящихся к 32 семействам, пришел к выводу о том, что скрещивание различных сортов одного и того же вида в большинстве случаев приводит к проявлению «гибридной силы», т. е. повышению мощности роста и продуктивности гибридов. Дарвин объяснял это явление как результат разнокачественности половых клеток родительских форм. Причины же различий в свойствах половых клеток скрещиваемых растений Дарвин видел в том, что они являются результатом того,

что их предки подвергались на протяжении предыдущих поколений воздействию различных условий.

В дальнейшем американский ботаник Аза Грей, которому были известны опыты Ч. Дарвина, и ученик Грея Вильям Бил подтвердили факты проявления гибридной мощности у гибридов кукурузы. В последующем Д. Шелл начал применять получение самоопыленных линий кукурузы и их попарное скрещивание. Для обозначения гибридной силы Д. Шелл в 1914 г. предложил термин «гетерозис».

Для объяснения гетерозиса существуют различные генетические теории, однако до сих пор не существует общепринятой концепции этого явления. Отсылая интересующихся генетическими теориями к трудам совещания по гетерозису (1966 г.), остановимся на изложении фактических данных, подтверждающих гипотезу Д. Шелла, который сводит гетерозис к явлениям физиологической стимуляции развития, вызываемой генетической разнокачественностью соединяющихся родительских гамет.

Ряд авторов, развивая идеи Д. Шелла, исследовали явления гетерозиса как результат повышения физиологической активности организмов. Так, Эшби (1930) особое внимание уделял изучению гетерозиса ростовых процессов, обусловленных большими размерами зародыша в зерновках гибрида. Пэддик (1944) пришел к выводу, что раннее различие между гибридами и их самоопыленными линиями заключается в большей активности меристемных тканей проростка.

Интересные данные получены Робинсом (1940); оказалось, что гибриды продуцируют больше ростовых веществ, чем их самоопыленные линии.

В работах Ф. Ф. Мацкова и С. Г. Манзюк (1959) вскрыты прямые коррелятивные связи между продуктивностью гибридов кукурузы и содержанием в их тканях ростовых веществ группы Б. Этим авторам удалось разработать сравнительно простой способ быстрого установления физиологической разнокачественности самоопыленных линий путем определения в экстрактах их листьев и их смесях физиологически активных веществ.

Исследования, проведенные в последние годы многими авторами, подтвердили наличие физиологической и биохимической разнокачественности гибридов и их самоопыленных линий (Палилова, 1961; Колесников, 1962; Шандор Райки, 1959, 1961; Балинт Фюреди, 1961; Ласло Гашпар 1963; Балинт и Ковач, 1961; Молотковский, Костышин, 1963; Мацков, Манзюк, 1958, 1961; Манзюк, 1966; Овечкин, 1959; Сарич, 1961; Тавчар, 1963; Шульгин, Вислоух, Куперман, Щербина, 1963; Лучков, 1961; Диакону, 1961; Доровская, 1961, 1962; Козубенко, 1951; Куперман, 1960; Мауриня, 1957, 1965; Рубцова, 1960; Рустамбеков, 1961; Стайков и Станачев, 1959; Федоров, 1960;

Червоненко, 1959; Шевелуха, 1958; Шинкович, 1964; Balint, Balla, Covacs, 1962; Balint, 1961; Saskissian, Kessinger, Harris, 1964; Стоилов, 1962; Томов, 1964; Bassew, 1965; Lonnquist, Gartner, 1961; Moll, 1964; Gaspar, 1961; Bankowska, 1964; Bodea, Oslanu, Calulea, 1964; Bodea, Laslo, 1964; Думанович, 1959; Grebensčikov, 1962; Кирьяков, 1962; Кирьяков, Васев, 1964; Marin, 1960; Raicu, 1963, Laslo Gaschrag, 1963 и др.).

Наиболее детальные исследования показателей физиологической разнокачественности самоопыленных линий и их гибридов проведены в СССР Мацковым, Овечкиным (1959), Овечкиным, Симочкиной, Дмитриевой и Залюбовской (1959). Так, ими детально исследовано содержание углеводов в листьях разных ярусов у растений самоопыленных линий и их гибридов. Приведенные Овечкиным и Симочкиной данные свидетельствуют о том, что содержание углеводов в листьях гибридов оказывалось либо меньшим, чем у материнской формы, либо занимало промежуточное место между обеими родительскими самоопыленными линиями.

Гибриды в большинстве случаев имеют также меньшие величины отношения дисахаридов к моносахаридам, чем их материнские формы (табл. 30).

Таблица 30

Содержание растворимых углеводов в листьях 6, 10 и 13-го ярусов растений кукурузы самоопыленных линий сортов: Рисовая 509; ВИР-92; ХБЗ-294; ВИР-29; ВИР-26; ВИР-27 и их гибридов (% к весу сухого вещества пробы)

Линии и гибриды	Сахара до гидролиза			Сахароза			Отношение дисахаридов к моносахаридам		
	6	10	13	6	10	13	6	10	13
Рисовая 509	1,40	2,08	—	3,38	3,91	—	2,415	1,879	—
509×92	1,50	1,80	1,66	2,90	2,90	5,10	1,935	1,612	3,070
92×509	1,60	1,83	1,37	2,85	3,50	4,51	1,780	1,912	3,290
ВИР-92	1,83	2,27	—	4,27	4,93	—	2,335	2,170	—
92×294	1,82	2,56	1,90	4,34	4,86	6,18	2,328	2,028	3,252
294×92	1,80	2,40	1,68	4,15	5,19	5,96	2,308	2,024	3,555
ХБЗ-294	2,20	3,01	—	3,24	5,77	—	1,472	1,575	—
294×26	3,68	2,72	1,98	3,62	3,48	4,32	0,982	1,279	2,181
26×294	3,22	3,00	2,06	3,82	3,88	4,90	1,186	1,293	2,379
ВИР-26	4,27	3,46	—	4,73	4,79	—	1,108	1,385	—
26×29	2,45	3,24	2,17	4,97	5,56	5,03	2,028	1,734	2,330
29×26	2,66	3,27	2,46	4,37	5,48	6,19	1,643	1,675	2,516
ВИР-29	2,28	2,93	—	4,87	5,27	—	2,136	1,795	—
29×27	1,85	2,53	1,83	3,37	4,23	4,49	1,822	1,671	2,452
27×29	2,78	2,46	2,01	3,05	3,70	4,09	1,097	1,563	2,350
ВИР-27	2,06	2,63	—	3,44	3,69	—	1,669	1,403	—

О различном характере углеводного обмена у самоопыленных линий и гибридов, который сохраняется при различных условиях выращивания, свидетельствуют данные табл. 31.

Гибриды имеют пониженную концентрацию сахаров в тканях пластинки листа в сравнении с материнскими растениями и меньшие величины отношения Д/М. В таком случае даже высокие величины Д/М могут указывать не столько на преобладание синтетической активности инвертазы, сколько на усиленный отток моносахаридов к стеблю и початкам.

Таблица 31

Содержание сахаров после гидролиза (% к сухому веществу пробы) у некоторых линий и гибридов кукурузы в разных участках стебля

Время учета	ВИР-26	ВИР-27	Искра	ВИР-25
Фаза развертывания листьев	26,15	26,64	29,06	28,62
Фаза образования зерна:				
8-й ярус листьев .	34,12	27,40	31,68	30,70
10-й » » . . .	34,88	30,16	34,56	32,14
13-й » » . .	35,32	36,32	36,52	37,20

Высокое содержание углеводов в стебле растения по сравнению с листом было установлено Лучковым, Доровской, Шинкович, Керефовой, Школьником, Бородиным, Лисициным и другими авторами.

При химическом анализе стебля в конце листообразования перед выметыванием метелок в нем было обнаружено значительно большее содержание растворимых сахаров, чем в листьях, как у самоопыляющихся линий кукурузы, так и у гибридов.

Стебель в фазе развертывания листьев обогащен моносахаридами больше, чем лист, и содержание моносахаридов в стебле гибридов кукурузы (Искра, ВИР-25) больше, чем в стебле растений из самоопыленных линий (табл. 31).

После цветения — в период зернообразования — содержание растворимых углеводов в стебле растений увеличивается, но различие между гибридами и самоопыленными линиями становится меньше. В табл. 31 показано содержание сахаров в стебле после гидролиза у некоторых линий и гибридов.

В этот период вегетации содержание растворимых углеводов в листьях нижних ярусов начинает уменьшаться, а в листьях и участках стебля, расположенных выше, — увеличиваться.

Наряду с исследованиями гетерозиса как явления физиологической стимуляции за счет «доукомплектования» физио-

логически активных систем при гибридизации самоопыленных линий рядом авторов проводились морфофизиологические исследования гетерозиса (Куперман, 1958; Лучков, 1961; Рустамбеков, 1961; Доровская, 1961; Шульгин, Вислоух, Куперман, Щербина, 1961; Маршалек, 1959, 1960; Диакону, 1961 и др.).

Анализ этапов органогенеза ряда двойных и сортолинейных гибридов и их самоопыленных линий, таких, как ВИР-25, ВИР-42, ВИР-156, ВИР-50, ВИР-37, ВИР-267, Буковинские гибриды 1, 2, 3, Одесская 27, Днепровский 298 и др., а также данные анализа ряда чехословацких гибридов и сортов кукурузы, любезно представленные нам К. И. Мостовым (Брно), позволили высказать морфофизиологическую гипотезу явления гетерозиса (Куперман, 1960, 1964).

Основные положения морфофизиологической гипотезы явления гетерозиса сводятся к следующему.

Гетерозиготность гибридов является результатом онтогенетической разнокачественности родительских форм, характеризующихся различной продолжительностью развития, а следовательно, и различными реакциями растений на действие условий внешней среды на отдельных этапах органогенеза. Границы продуктивности каждой из родительских форм предопределяются на одном или, реже, нескольких этапах органогенеза. Недостаточность хотя бы одного фактора в комплексе условий, необходимых для прохождения того или иного этапа органогенеза, ведет к резкому сокращению числа мемерных органов, формирующихся на данном этапе, к уменьшению мощности растений и снижению их продуктивности. Например, в том случае, если при прохождении II этапа органогенеза те или иные условия были в минимуме, резко сокращается число листьев и ассимиляционная площадь растений; если же неблагоприятные условия отмечались при прохождении III—IV этапов органогенеза, то имеет место уменьшение числа рядков зерен либо числа зерен в рядках початков. Череззерница и невыполненность зерна отмечаются при неблагоприятных условиях на XI—XII этапах.

Эти недостатки, лимитирующие возможность улучшения сорта простым отбором, легко устраняются гибридизацией при удачном подборе родительских пар, линий, сортов.

Селекционеры обычно определяли потенциальные возможности высокой продуктивности, как и «узкие места» в онтогенезе растений, косвенно, по конечному анализу — по продуктивности и структуре урожая. До недавнего времени по этим показателям подбирали растения и сорта для получения самоопыленных линий.

Эффект гетерозиса будет выражен гораздо сильнее, если предварительно провести морфофизиологический анализ этапов органогенеза исходного материала, руководствуясь тем

принципом, что гетерозис является суммарным результатом сочетания в гибридном организме потенциальных возможностей наилучшего развития и роста на каждом этапе органогенеза. Чем на большем числе этапов органогенеза сочетаются в результате гибридизации оптимальные возможности для развития и роста растений в конкретных условиях их произрастания, тем выше их продуктивность, мощьность роста и устойчивоcть к неблагоприятным условиям среды, тем сильнее, будет выражено явление гетерозиса.

Исходя из этой гипотезы, становится понятным, почему при гибридизации форм, обладающих одинаковыми темпами прохождения одноименных этапов органогенеза, гетерозисный эффект почти не проявляется. В то же время, если в определенных условиях района, для которого ведется селекция кукурузы, хотя бы один этап развития растений не может проходить нормально либо проходит очень медленно, эффект скрещивания может быть отрицательным.

Наибольший гетерозисный эффект проявляется в том случае, если скрещиваемые компоненты (линии, сорта, простые гибриды) дополняют друг друга таким образом, что темпы развития и роста на всех этапах будут оптимальными. В этом случае не только формируется гибридное растение определенного морфофизиологического типа, но, кроме того, оно обладает наиболее высокой продуктивностью для данного конкретного района. Такое растение может развиваться быстрее, чем исходные формы, либо приближается к более скороспелой из них.

Так как при самоопылении все или многие признаки усиливаются, то вместе с ними усиливаются такие свойства, как замедленное развитие на одних этапах и ускоренное — на других, а также и различные отклонения в развитии самоопыленных линий. Поэтому эффект гетерозиса проявляется особенно сильно при гибридизации этих линий и устранении у гибрида задержки в развитии путем снятия «узких мест» в онтогенезе у одной линии за счет положительных возможностей прохождения одноименных этапов органогенеза у другой линии.

Морфофизиологическая концепция помогает объяснить и такие, на первый взгляд, непонятные факты, как обязательное морфофизиологическое разнообразие в строении початков, зерновок, числе листьев, содержании хлорофилла и других показателей у линий и сортов, дающих высокий гетерозис.

Чаще всего линии-компоненты, участвующие в скрещивании, отличаются по длине початка. Одна из линий обычно характеризуется укороченными, но многорядными початками (короткие III—IV этапы, длительный V этап), другая — удлиненными, с большим числом зерен в рядах, но с меньшим числом рядков (длительные III—IV этапы и короткий V этап).

Для одной линии характерно меньшее содержание хлорофилла и меньшая продолжительность III, VI, VII этапов органогенеза, для другой линии или простого гибрида, наоборот — значительно большее содержание зеленых пигментов в листьях и большая продолжительность VI—VII этапов органогенеза. У одних линий, являющихся компонентами простого или двойного гибрида, зерновки зубовидные, у других в той или иной степени приближаются к кремнистому подвиду.

Все эти и другие признаки разнокачественности линий нами детально исследованы и подтверждаются многочисленными данными, полученными в разные годы: в лаборатории биологии развития растений МГУ (Доровская, Лучков, Рустамбеков, Щербина и др.); в Воронежском СХИ (Успенский, Ведышева); Кабардино-Балкарском университете (Керефова, Османова, Папиев и др.); в Куйбышевском СХИ (Сазонов, Фомин, Глуховцев); в Болгарии (Стайков, Станачев); в ГДР (Фукс, Винклер); в Венгрии (Балинт, Ковач и др.); в США (Ленч и др.).

Для характеристики полученных экспериментальных данных по разнокачественности линий и гибридов приведем некоторые из них.

Наибольшим различием самоопыленные линии и гибриды характеризуются по продолжительности одноименных этапов органогенеза (табл. 32). Наибольшие различия продолжи-

Таблица 32

Продолжительность этапов органогенеза початка (в днях) гибридов ВИР-42, ВИР-25 и их компонентов

Этапы органогенеза	ВИР-25						ВИР-42							
	Л-26	Искра (26×27)	Л-27	ВИР-25	Л-28	Идеал (28×29)	Л-29	Л-44	Слава (44×38)	Л-38	ВИР-42	Л-40	Светоч (40×43)	Л-43
I—II	39	36	40	39	42	39	41	40	38	47	40	44	42	43
III	7	6	4	6	7	12	14	8	8	5	7	6	6	5
IV	5	6	7	6	6	5	5	6	8	10	9	6	9	10
V	9	8	9	8	10	7	7	7	6	9	6	6	7	8
VI	6	5	4	7	5	7	9	6	6	6	6	8	7	6
VII	6	9	9	7	8	6	5	7	6	7	7	10	8	5
VIII	4	4	3	3	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3
IX—X	14	18	15	15	15	15	16	14	16	14	16	17	16	16
XI	16	16	17	17	20	21	23	16	20	21	20	21	20	20
XII	23	24	23	22	26	23	28	26	26	31	25	32	28	30

тельность этапов у линий и гибридов ВИР-25 и ВИР-42 имеют место на I—II, V, VII и XI этапах органогенеза.

Еще резче различаются линии и гибриды почти на всех этапах органогенеза по среднесуточному приросту растений в высоту (табл. 33).

Среднесуточный прирост растений в высоту (ММ) на разных этапах органогенеза гибрида ВИР-42 и его компонентов

Гибридные линии	Этапы органогенеза метелки								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Л-44	8	10	13	16	23	37	41	15	8
Слава (44×38)	11	13	17	26	38	63	58	24	17
Л-38	7	7	9	12	19	37	50	24	17
ВИР-42	12	15	21	28	38	59	51	23	19
Л-40	8	9	9	11	20	40	48	21	15
Светоч (40×43)	11	13	17	23	31	56	50	27	18
Л-43	8	9	11	14	25	41	49	17	8

Гибриды и их самоопыленные линии различаются по содержанию хлорофилла. При этом материнские линии зачастую богаче хлорофиллом по сравнению с отцовскими (табл. 34 и 35).

Таблица 34

Содержание хлорофилла в листьях растений гибридов кукурузы и их линий (Мг/дц²) (по Куперман, Керефовой, Лучкову, 1964)

Дата просмотра	Порядок листьев	Гибриды и их исходные формы		
		<i>Глория Янецкого</i>	<i>Буковинский 3</i>	<i>Л-44</i>
8/VII	5—9	2,7	3,0	2,3
20/VII	5—13	2,8	3,5	3,4
7/VIII	9—13	4,1	5,5	4,6
30/VIII	11—13	4,9	5,0	4,4
		<i>Л-44</i>	<i>Слава (44×38)</i>	<i>Л-38</i>
8/VII	5—9	2,3	3,4	1,6
20/VII	11—13	3,4	4,0	1,8
7/VIII	9—13	4,6	7,5	4,0
30/VIII	11—13	4,4	5,2	5,0
		<i>Искра</i>	<i>ВИР-25 (Искра×Идеал)</i>	<i>Идеал</i>
30/VIII	11—13	3,5	4,7	2,9

Эффект гетерозиса, как видно из этих данных, проявляется и в повышении содержания хлорофилла у гибридов.

Возможно, что это оказывает определенное влияние на повышение интенсивности формообразовательных процессов у гибридов. Об этом же свидетельствуют данные Шульгина, Куперман, Щербины (1961) о связи между хлорофиллом и гетерозисным эффектом.

Суммарное содержание хлорофилла $a + b$ ($г/дм^2$) в листьях гибридов и их компонентов (по И. Ф. Доровской)

Лист	Линии и гибриды								Гибриды
	44	47	29	116	Отрада (44×47)	Орел (29×116)	линии		
							материнские	отцовские	
<i>26 июля</i>									
Нижний	5,5	5,1	4,8	4,3	5,0	4,9	5,2	4,7	4,9
Средний*	5,5	5,1	4,9	3,7	5,5	5,3	6,2	4,4	5,4
Верхний	5,6	3,5	3,2	2,6	5,2	5,3	4,4	3,1	5,3
<i>25 августа</i>									
Нижний	4,2	5,7	4,1	3,8	3,2	4,1	4,2	4,8	3,7
Средний*	5,2	5,6	5,5	4,5	4,3	6,3	5,4	5,1	5,3
Верхний	5,1	5,3	5,6	4,3	4,5	5,6	5,3	4,8	5,1
<i>12 сентября</i>									
Нижний	4,5	3,9	4,6	3,9	5,2	5,3	4,6	3,9	5,2
Средний*	4,1	4,7	4,3	4,0	6,2	5,7	5,2	4,4	6,0
Верхний	5,6	4,5	4,9	3,3	5,7	5,4	5,3	3,9	5,6

* Лист, за которым заложен верхний, наиболее сформированный початок.

Значительные различия наблюдаются и в размерах листьев. В результате ускоренного развития и роста гибриды к началу IV—V этапа органогенеза располагают почти вдвое большей ассимиляционной поверхностью листовых пластинок по сравнению с линиями (табл. 36), что обеспечивает значительное преимущество в накоплении ими зеленой массы (табл. 37).

Таблица 36

Площадь листовой поверхности гибридной кукурузы ВИР-42 и ее компонентов на разных этапах органогенеза метелки ($дм^2$)

Гибриды и линии	Этапы органогенеза метелки							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Л-44	2	2	3	5	10	20	29	29
Слава	2	3	6	12	19	36	47	47
Л-38	1	2	3	4	8	22	34	34
ВИР-42	3	4	6	14	24	45	57	57
Л-40	3	3	5	10	15	25	34	34
Светоч	2	3	5	12	20	35	46	46
Л-43	1	2	3	7	10	20	29	29

Таблица 37

Средний вес зеленой массы растений гибридов и их компонентов (г)

Гибрид и его компоненты	Вес		Гибрид и его компоненты	Вес	
	абсолютный	в % к гибриду		абсолютный	в % к гибриду
Л-44	520	55	Глория Янецкого	1240	95
Слава	950	100	Буковинский 3	1308	100
Л-38	500	53	Л-44	520	40

Различия в продолжительности этапов органогенеза и интенсивности дифференциации метамерных органов приводят к формированию разной структуры продуктивности линий и их гибридов (табл. 38).

Таблица 38

Элементы структуры урожая початков гибрида ВИР-25 и его компонентов

Гибриды, линии	Длина початков, см	Количество рядков в початке	Количество зерен и цветков в рядке	В том числе		Вес початка, г	Вес зерна початка, г	Вес 1000 зерен, г
				нормальных	недоразвитых зерен, неоплодотворенных завязей			
Л-26	14	13,1	34	27	7	98	81	223
Искра (26×27) . .	18	14,2	42	36	6	155	129	247
Л-27	15	13,5	37	23	14	83	65	232
ВИР-25	21	14,4	51	43	8	214	178	299
Л-28	15	15,0	42	25	17	107	86	198
Идеал (28×29) . .	20	15,3	48	39	9	217	178	273
Л-29	14	13,0	35	28	7	98	82	255

Разнокачественность линий и гибридов проявляется также и по их реакциям на длину дня, спектральный состав и интенсивность света.

Исследованию фотоморфогенеза линий и их гибридов посвящено ряд работ. Наиболее полно эти исследования проведены Лучковым (1964), Рустамбековым и Куперман (1961), Молотковским с сотрудниками (1963).

Благоприятное сочетание в гибридном организме приспособительных свойств линий на большем числе этапов органогенеза придает гибриду большую степень пластичности по сравнению к каждой из родительских форм (табл. 39).

Как видно из табл. 39, гибриды ВИР-25, Искра, Идеал значительно меньше подвержены изменчивости в условиях вертикальной зональности по сравнению с их исходными ли-

ниями. О физиологической разнокачественности корневой системы линий и гибридов свидетельствуют также данные Кириченко, Мусийко, Ключко, Доровской и других исследователей. Это иллюстрируют также данные Федорова и Трифионовой (табл. 40).

Таблица 39

Структура урожая двойного межлинейного гибрида кукурузы ВИР-25 и его исходных форм в условиях вертикальной зональности (по М. К. Керефовой)

Гибриды, самоопыленные линии	Зона	Длина початка, см	Вес початка, г	Число рядков в початке	Число зерен в рядке	Вес 1000 зерен, г
Линия ВИР-25	Степная	22	258	14	43	326
	Предгорная	20	242	14	40	313
	Горная	19	205	14	37	305
Искра (26×27)	Степная	19	194	12	36	283
	Предгорная	131	17	18	31	262
	Горная	16	121	12	24	200
Линия ВИР-26	Степная	16	95	12	30	200
	Предгорная	12	87	12—14	21	153
	Горная	9	54	10—12	17	129
Линия ВИР-27	Степная	19	122	12—14	31	224
	Предгорная	16	109	14	24	196
	Горная	11	48	10—12	17	110
Идеал (28×29)	Степная	22	258	14	41	303
	Предгорная	19	239	14	37	285
	Горная	18	202	14	29	264
Линия ВИР-28	Степная	17	109	14—16	31	208
	Предгорная	14	93	12—14	24	184
	Горная	10	54	10—14	18	113
Линия ВИР-29	Степная	16	88	12—14	28	228
	Предгорная	11	70	12	20	204
	Горная	9	44	10—12	17	123

В заключение следует отметить, что хотя генетиками и физиологами накоплен уже большой материал, приближающий нас к познанию гетерозиса, этого замечательного феномена, практическое использование которого уже сейчас значительно увеличило продовольственные ресурсы человечества, однако

**Особенности корнеобразования у гибридов и линий на 21-й день
после посева (по П. С. Федорову и Е. Н. Трифионовой)**

Наименование самоопылен- ных линий и гибридов	Высота растений, см	Число при- даточных корней (в среднем)	Длина корней, см		Вес корней, г
			всех при- даточных	зароды- шевого	
Линия 133	16,5	3,3	35,0	12,1	0,41
Простой гибрид	19,4	3,9	63,7	21,4	0,63
Победа (133×64)					
Линия 64	16,2	3,1	34,8	15,3	0,38
Линия 157	15,1	4,5	52,7	10,7	0,41
Простой гибрид					
Прогресс (157×158)	17,3	4,1	58,3	20,6	0,53
Линия 158	11,5	2,8	18,8	9,8	0,31

физиологическая природа гетерозиса еще до конца не разъяснена и огромно еще поле деятельности как для генетиков, так и для физиологов.

Экспериментальные исследования органогенеза гибридов и самоопыленных линий кукурузы, сопровождаемые цитофизиологическим анализом верхушечных меристем и корневой системы уже сейчас приоткрывают завесу над причинами депрессии у линий и проявления гетерозиса, т. е. усиления важнейших физиологических процессов у гибридов.

Особенно эффективны исследования биохимизма растений различных морфофизиологических типов при переходе их от вегетативного состояния (I—II этапы органогенеза) к «интерфазному» (III—IV этапы) и, наконец, генеративному развитию (V—IX этапы органогенеза).

Не менее перспективны исследования метамерной изменчивости различных органов растений (листьев: междуузлий), позволяющие перейти к разработке точной диагностики эффекта гетерозиса при использовании ее в гибридизации различных морфофизиологических типов кукурузы.

ФОТОСИНТЕЗ РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ

Фотосинтез зеленых растений играет громадную роль в живой природе. На земном шаре нет другого процесса, который бы в таких масштабах обеспечивал новообразование органических веществ из неорганических соединений, имеющих в природе. Вся жизнь человечества, жизнь всех животных и бесхлорофильных растений зависит от того, как успешно выполняют зеленые растения свою роль источника питания и энергии, постоянное пополнение которых осуществляется в процессе фотосинтетической деятельности зеленых растений.

Основными факторами, определяющими возможность нормального течения процесса фотосинтеза растений, являются: а) световая энергия солнечных лучей; б) наличие в растении зеленых пигментов; в) обеспеченность растений водой и элементами минерального питания; г) температура среды; д) наличие углекислоты; е) общее физиологическое состояние растительного организма, зависящее от многих внутренних и внешних факторов и их взаимодействия.

Свет оказывает очень сложное по своему характеру влияние на растение. В этом разделе будет рассмотрено влияние света на формирование фотосинтетического аппарата кукурузы и на продуктивность процесса фотосинтеза, от которого в конечном счете зависит урожай.

УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

Главными компонентами пигментной системы кукурузы, как и других растений, являются хлорофиллы и каротиноиды, сосредоточенные в хлоропластах — важнейших структурах клетки зеленого листа.

Известно, что одним из главных условий, необходимых для образования хлорофилла в листьях, является свет. Зеленые проростки кукурузы, помещенные в темноту, теряют свою зеленую окраску.

Что касается каротиноидов, постоянно встречающихся в растениях, то образование их может идти и в темноте, а роль света сводится лишь к ускорению синтеза этих пигментов в пластидах. По имеющимся данным (Frank, Kenney, 1955), общее содержание пигментов в растениях кукурузы, как, впрочем, и у других растений, определяется соотношением скоростей следующих реакций: а) образования хлорофилла на свету; б) разрушения хлорофилла на свету; в) разрушения хлорофилла в темноте; г) образования желтых пигментов на свету и в темноте; д) разрушения желтых пигментов на свету и в темноте.

Для изучения динамики образования и накопления пигментов в листьях проростков кукурузы их в течение первой недели роста выдерживали в темноте, после чего разное время подвергали воздействию белого света. Было установлено, что содержание желтых пигментов достигает своего максимального уровня уже через 4 ч после начала освещения, а хлорофиллы продолжают увеличиваться и через 12 ч пребывания проростков на свету.

Разрушение пигментов в темноте характеризуется иными соотношениями — хлорофиллы после выдерживания растений в темноте в течение 144 ч разрушаются примерно на 90%, каротиноиды — только на 60%. Скорость разрушения пигментов зависит от того, сколько времени перед этим проростки были экспонированы на свету. Добавление проросткам раствора сахара резко снижало разрушение зеленых и желтых пигментов, причем защитное действие сахара было сильнее при более высоких концентрациях раствора. Защитное действие раствора сахара по отношению к каротиноидам было выражено сильнее, чем по отношению к хлорофиллам.

Основные результаты, полученные Франк и Кенней (Frank и Kenney, 1955) идентичны с данными, полученными Кей и Финней (Kay и Phinney, 1956). Они также показали, что количество хлорофиллов и каротиноидов сильно уменьшается в темноте и резко увеличивается при экспонировании молодых проростков кукурузы на свету (рис. 42).

Разностороннее исследование зависимости формирования и состояния фотосинтетического аппарата кукурузы от интенсивности и спектрального состава света проведено Осиповой и Ашур (1964), Ашур (1964), Осиповой и Ашур (1965). Важные результаты получены ими при определении фотоустойчивости пигментного аппарата кукурузы. Установлено, что коллоидные растворы хлорофилла отличаются большей фотоустойчивостью, чем молекулярные. Фотоустойчивость хлорофилла зависит также от сохранения в ненарушенном состоянии нативной структуры хлоропластов; при этом чем лучше сохраняется эта структура, тем больше фотоустойчивость хлорофилла. Набухание и разрушение хлоропластов влечет за со-

бой потерю фотоустойчивости хлорофилла. Большой фотоустойчивостью отличается хлорофилл хлоропластов, выделенных из листьев растений, выросших при более высокой интенсивности освещения, что доказывает наличие определенной корреляции между фотосинтетической способностью листьев, выросших при различной интенсивности света, и фотоустойчивостью хлорофилла выделенных хлоропластов (рис. 43).

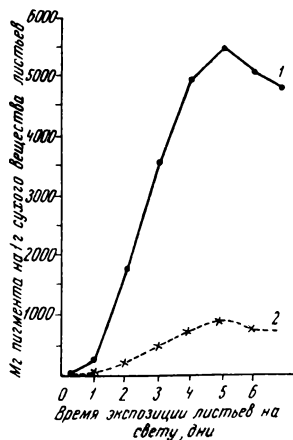


Рис. 42. Содержание хлорофилла в листьях кукурузы, выращенной в течение 6 дней в темноте и затем выставленной на свет:
1 — хлорофилл а, 2 — хлорофилл б

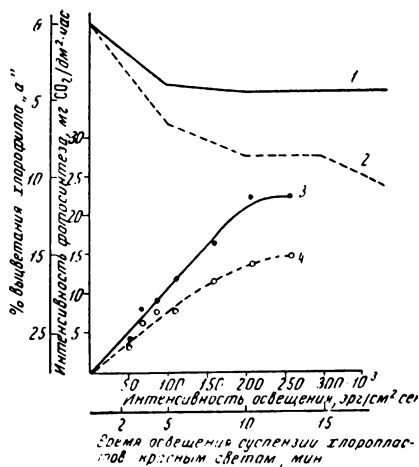


Рис. 43. Фотоустойчивость хлорофилла а и световые кривые фотосинтеза листьев кукурузы:
1 — кинетика выцветания хлорофилла а хлоропластов с полного освещения, 2 — кинетика выцветания хлорофилла а хлоропластов затененных растений, 3 — световая кривая фотосинтеза растений с полного освещения, 4 — световая кривая фотосинтеза затененных растений

При наличии в растворе одновременно хлорофилла и каротина, фотоустойчивость хлорофилла возрастает, а распад каротина увеличивается. Если освещать чистый раствор каротина (без хлорофилла), он не разрушается.

Условия освещения влияют не только на состояние пигментов, но и на структуру хлоропластов и их размеры. Свет совершенно необходим для формирования нормальной ламеллярной структуры хлоропластов; при развитии в темноте расположение структурных элементов хлоропластов значительно изменяется.

При выращивании кукурузы в течение 15—16 дней на полном естественном освещении в листьях формируются хлоропласты двух типов: гранулярные, в клетках ткани мезофилла, и ламеллярные, в клетках тканей, окружающих проводящие пучки. В том случае, когда растения кукурузы получают 1/3 естественного освещения, размеры хлоропластов у них увеличи-

наются, а структура их напоминает структуру хлоропластов водорослей. В клетках ткани, окружающей пучки, структуры пластид не изменяются. При круглосуточном освещении люминесцентными лампами (интенсивность света $60 \cdot 10^3 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$), структура хлоропластов мезофилла и тканей вокруг проводящих пучков существенно изменяется. В опытах названных выше авторов было обнаружено уменьшение размеров гран, расширение ламелл как в гранах, так и вне их. В хлоропластах клеток, окружающих проводящие пучки, ясно выраженной ламеллярности не наблюдалось. При круглосуточном освещении кукурузы светом меньшей интенсивности ($20 \cdot 10^3 \text{ эрг/см}^2 \cdot \text{сек}$) листья имели неравномерную окраску, а хлоропласты обладали компактной ламеллярной структурой. При этом в бледно-зеленых участках листьев хлоропласты имели амебообразную структуру.

Качество света сказывается на структуре хлоропласта вполне отчетливо. При освещении растений кукурузы красным светом хлоропласты у них крупнее, чем при естественном освещении. Еще крупнее хлоропласты у растений, освещаемых синим светом. В этом случае гранулярная структура пластид выражена нечетко.

Обнаружена определенная корреляция между фотосинтетической способностью листьев и структурой хлоропластов. Особенно отчетливо выражена такая корреляция при насыщающих интенсивностях света. Более высокая интенсивность фотосинтеза наблюдается в том случае, когда пластиды обладают четко выраженной гранулярной структурой. Отклонения от этой оптимальной структуры всегда сопровождаются снижением интенсивности фотосинтеза. Осипова и Ашур высказывают предположение, что структура и функция фотосинтетического аппарата взаимосвязаны.

Образование пигментов в растении кукурузы зависит помимо уже рассмотренных и от многих других факторов. К ним, в частности, относится температура.

Установлено, что если выращивать кукурузу при пониженной температуре в корнеобитаемой зоне ($8-10^\circ$), то количество хлорофилла на одно растение значительно снижается (табл. 41; Андреевко, Титова, 1957).

Особенно сильно влияет температура на образование пигментов в молодых листьях (табл. 42)

Отрицательное влияние пониженной температуры на образование хлорофилла было установлено и последующими работами (Проценко, Мишустина, 1962; Андреевко, Керечки, 1966 и др.). Снижение содержания хлорофилла в листьях при пониженной температуре в корнеобитаемой зоне, а также при пониженной температуре воздуха является, по-видимому, одной из важных причин подавления фотосинтетической деятельности растений кукурузы.

Таблица 41

Содержание хлорофилла в листьях 9-дневных проростков кукурузы сорта Одесская 10 при разной температуре в зоне корней

Вариант опыта	Количество хлорофилла на 1 растение, мг		
	общее количество хлорофилла	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>
18—20°	0,509	0,387	0,122
8—10°	0,346	0,269	0,077
Отношение первого варианта ко второму, %	147,0	144,0	158,0

Таблица 42

Содержание хлорофилла в разных листьях 9-дневных проростков кукурузы сорта Одесская 10 при разной температуре (мг на каждый лист)

Формы хлорофилла	1-й лист снизу			2-й лист снизу			3-й лист снизу		
	I	II	% I/II	I	II	% I/II	I	II	% I/II
	18—20°	8—10°		18—20°	8—10°		18—20°	8—10°	
Хлорофилл суммарно	0,257	0,199	129	0,242	0,143	169	0,011	0,005	220
Хлорофилл <i>a</i>	0,195	0,151	129	0,184	0,114	161	0,008	0,004	200
Хлорофилл <i>b</i>	0,062	0,048	129	0,058	0,029	200	0,003	0,001	300

Существенное влияние на формирование фотосинтетического аппарата растений кукурузы оказывает pH среды (табл. 43; Андреевко, Казаринова, 1958; Климашевский, 1966 и др.).

Таблица 43

Количество хлорофилла в листьях проростков кукурузы сорта Одесская 10 в зависимости от pH среды в зоне корней

Возраст растений	Количество хлорофилла (мг/г сырого веса листьев)			В процентах от количества хлорофилла, образованного при pH 6,0		
	pH 4,0	pH 6,0	pH 8,0	pH 4,0	pH 6,0	pH 8,0
9 дней	1,017	1,148	0,922	88,6	100,0	80,3
20 дней	1,012	1,200	1,063	84,3	100,0	88,6

Чувствительность пигментного аппарата к кислотности среды неодинакова у разных сортов кукурузы (Климашевский, 1966). Более устойчивыми оказались сорта раннеспелые (Славгородская 270, Московская 3), а менее устойчивыми — позднеспелые (Стерлинг, Одесская 10, Лиминг).

У первых под влиянием кислой реакции среды (рН 4,8) содержание хлорофилла снижалось примерно на 15—16%, а у вторых — на 40—45% по сравнению с растениями, которые росли при рН 6,7. Состояние пластидного аппарата у разных сортов кукурузы тоже значительно изменяется при высокой кислотности среды (рис. 44).

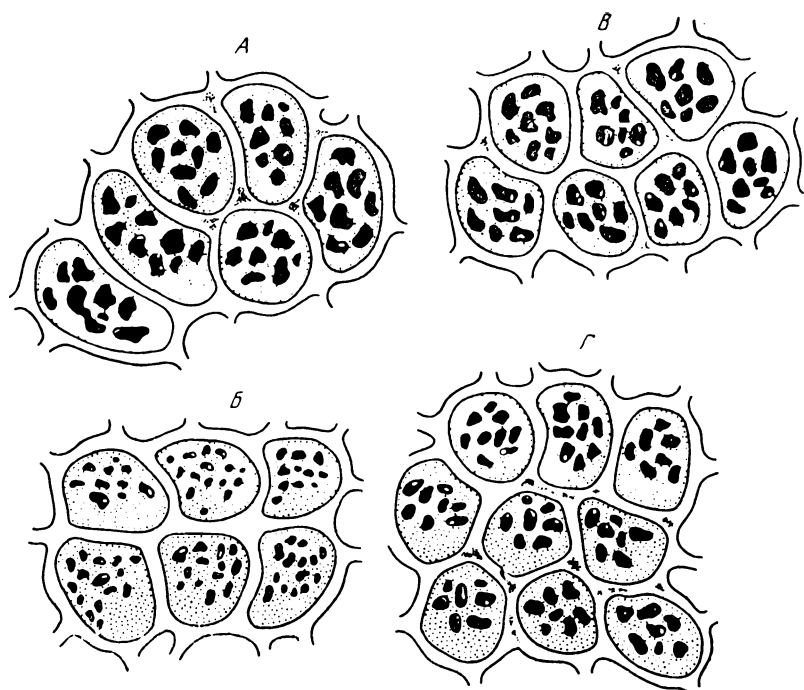


Рис. 44. Состояние пластидного аппарата у двух сортов кукурузы при повышенном рН в зоне корней.

А — рН 6,5; Б — рН 4,0 (Одесская 10); В — рН 6,5; Г — рН 4,0 (Московская 3)

Явная зависимость от рН среды обнаружена и в отношении прочности связи хлорофилла с белком пластид. Сорта кукурузы, более устойчивые к кислой среде, отличаются повышенной прочностью связи хлорофилла с белково-липидным комплексом пластид (Климашевский, 1966).

Формирование пигментной системы растений кукурузы зависит также от уровня и качества азотного питания (Ваклинова, 1958; Андреевко, Кадар, 1958).

Представление об этой связи можно составить из данных о содержании хлорофилла при выращивании кукурузы на разных источниках азотного питания и при разных его уровнях (табл. 44, 45).

Изменение содержания хлорофиллов *a* и *b* в проростках кукурузы при выращивании их на нитратном и аммиачном источниках азота (по Ваклиновой, 1958)

№ опыта	Мг хлорофилла на 100 г сырого веса						<i>a:b</i>		
	контрольная среда		N—NO ₃ ⁻		N—NH ₄ ⁺		контроль	N—NO ₃ ⁻	N—NH ₄ ⁺
	хл. <i>a</i>	хл. <i>b</i>	хл. <i>a</i>	хл. <i>b</i>	хл. <i>a</i>	хл. <i>b</i>			
1	41,4	14,8	49,8	30,2	45,1	16,4	2,8	1,6	2,8
2	49,9	21,4	58,4	33,4	55,4	18,4	2,3	1,7	3,0

Таблица 45

Содержание хлорофилла в листьях кукурузы при разных уровнях азотного питания (по Андреенко, Кадар, 1958)

Возраст растений, дни	Содержание хлорофилла, мг на 1 г сырого веса			% к 1N	
	3N	1N	0,2N	3N	0,2N
32	1,503	1,150	0,735	139,3	63,9
43	1,193	0,901	0,411	132,3	56,7
67	1,525	0,872	0,579	174,8	66,3

Примечание. 3N, 1N и 0,2N—концентрации азота в питательной смеси Прянишникова; соответственно: 3 нормы азота, 1 норма и 1/5 нормы

Интенсивность фотосинтеза кукурузы, выращенной при разных дозах азота в питательной смеси Прянишникова, в основном положительно коррелирует с содержанием хлорофилла в листьях, выращиваемых в этих условиях.

Фотосинтетический аппарат, в частности пигментная система, по-разному формируется у гетерозисных форм и их исходных линий (Шульгин, Куперман, Выслоух, Щербина, 1961). Эффект гетерозиса проявляется, по-видимому, в полной мере лишь при наличии благоприятных условий жизни растений. Содержание хлорофилла в листьях, за которыми формируются продуктивные початки, может служить физиологическим показателем гетерозиса различных форм. Важным моментом является соответствие эффекта гетерозиса по содержанию хлорофилла эффекту гетерозиса по темпам развития растений.

Состояние хлорофилла в листьях кукурузы зависит от географического происхождения растения. Преимущество в этом случае за сортами, адаптированными к местным условиям (Черноморский, Мухина, 1961).

Формирование фотосинтетического аппарата растений можно рассматривать еще с точки зрения роста и правильного расположения листьев кукурузы в пространстве.

Пространственная ориентировка листьев кукурузы по странам света примерно одинакова (табл. 46; Ничипорович, 1961).

Таблица 46
Расположение листьев растений кукурузы в посевах в четырех секторах по странам света (%)

№ учета	Юг	Запад	Север	Восток
1	18	27	30	25
2	22	28	23	27
3	28	25	20	27
<i>Среднее</i>	<i>23</i>	<i>27</i>	<i>24</i>	<i>26</i>

Углы наклона листьев к стеблю таковы, что листья образуют пространственно шар; такая конфигурация надземной части растения наиболее рациональна с точки зрения использования световой энергии.

Из рассмотренных материалов видно, что фотосинтезирующий аппарат кукурузы формируется под влиянием многих важных факторов жизни растений и очень чувствителен к изменению условий произрастания; это, безусловно, сказывается на процессе накопления пластических веществ и, в конечном счете, на урожае растений.

УСЛОВИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ

Процесс фотосинтеза, как и процесс формирования фотосинтетического аппарата, протекает в условиях сложного сочетания и взаимодействия различных факторов среды и в конечном счете его результаты могут рассматриваться как равнодействующая влияний этих факторов.

Важнейшая роль в комплексе условий, определяющих ход фотосинтеза, принадлежит свету. Проведены многочисленные исследования зависимости фотосинтетического процесса от лучистой электромагнитной энергии. Общие вопросы этой центральной проблемы фотосинтеза рассмотрены в 1-м томе настоящего издания, к которому мы и отсылаем читателей. Свою задачу мы ограничим изложением лишь тех исследований и выводов из них, которые имеют непосредственное отношение к культуре кукурузы.

Исследования световых кривых фотосинтеза показывают, что световая энергия по-разному используется растением при

разной интенсивности светового потока. Этот общий принцип полностью относится и к световой кривой фотосинтеза кукурузы, конечно, со свойственными ей характерными чертами (рис. 45).

Как и у других культур, реальная световая кривая фотосинтеза кукурузы при разных интенсивностях света не совпадает с теоретически рассчитанными, что свидетельствует о больших резервах, существующих для значительного выпрямления реальной кривой и приближения ее к расчетным. В кон-

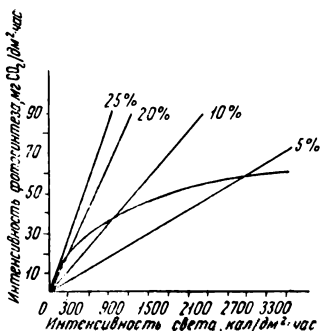


Рис. 45. Световая кривая фотосинтеза кукурузы

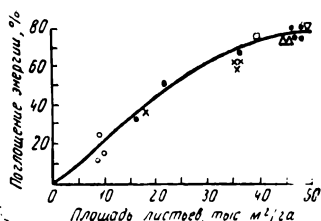


Рис. 46. Зависимость поглощения посевами кукурузы фотосинтетически активной части энергии солнечной радиации от суммарной площади листьев

кретных полевых условиях возможность варьирования светового потока исключается. Резервы более эффективного его использования необходимо находить на пути наиболее благоприятных сочетаний других факторов, от которых зависит использование световой энергии, продуктивность, а следовательно, и урожай кукурузы.

Значение листовой поверхности для фотосинтетической деятельности

Среди факторов, влияющих на активность использования световой энергии, значительную роль играет листовая поверхность — ее структура, общая площадь, физиологическое состояние и т. д., о чем частично уже была речь выше. Зависимость поглощения световой энергии от площади листовой поверхности кукурузы была исследована в работах Ничипоровича и Власовой (1961), Ничипоровича (1961).

По их данным, в условиях достаточной обеспеченности растений влагой и другими факторами площадь листьев в посевах, при которой можно рассчитывать на высокий урожай, может составить 50 тыс. м²/га (рис. 46). Нарращивание такой площади листьев процесс длительный. Такой крупногабаритный позднеспелый сорт, как Стерлинг, при квадратно-гнездовом посеве за первый месяц жизни наращивает листовую по-

верхность, равную лишь 10 тыс. m^2/ga . Это значит, что в течение этого месяца посевы кукурузы фотосинтетическую работу выполняли с малой продуктивностью, а значит, плохо использовался очень благоприятный период конца весны и первой половины лета для накопления пластических веществ. Нормального развития листья достигают лишь в августе и, естественно, что в условиях оставшегося отрезка вегетационного периода фотосинтетический аппарат с полной отдачей работать не может.

В связи со сказанным Ничипорович рекомендует создавать с весны более густые посевы кукурузы (до 100 000 растений на 1 га) с тем, чтобы быстрее сформировалась оптимальная листовая площадь (40—50 тыс. m^2/ga), и тем самым были созданы условия для получения высоких урожаев. К сожалению, не предлагается способов удержания листовой поверхности в загущенных посевах на стабильном и оптимальном уровне, без чего высокую продуктивность фотосинтеза нельзя обеспечить.

Увеличение листовой поверхности свыше 40—50 тыс. m^2/ga не повышает эффекта поглощения энергии солнца, что дает основание считать такую площадь близкой к оптимальной.

Ресурсы световой энергии, которую может использовать листовая поверхность указанных размеров, различаются в зависимости от местоположения посевов в связи с тем, что общие ресурсы фотосинтетической радиации неодинаковы на разных широтах (табл. 47; Ничипорович, 1963).

Таблица 47

Суммы фотосинтетически активной радиации, приходящей на 1 га в течение возможных периодов вегетации на разных широтах и соответствующие им биологические урожаи

Географическая широта, град	Приход фотосинтетически активной радиации за возможный период вегетации, млрд. ккал/га	5 % возможного прихода млн. ккал/га	Возможные биологические урожаи, т/га
0—10	9—6	450—300	113—75
10—20	8—5	400—250	100—62
20—30	7—4,8	350—240	88—60
30—40	4,8—3,2	240—160	60—40
40—50	3,2—2,0	160—100	40—25
50—60	2,2—1,8	110—90	27—23
60—70	2,0—1,2	100—60	25—15

Все эти расчеты, имеющие лишь приблизительный характер, дают, однако, возможность ориентироваться в ресурсах световой энергии и потенциала ее для фотосинтетической деятельности.

Основываясь на этих и других общетеоретических представлениях, Устенко (1963) провел большое исследование фотосинтетической деятельности растений кукурузы в посевах. Им получены результаты, представляющие значительный интерес. Прежде всего заслуживают внимания данные о взаимосвязи площади листьев, чистой продуктивности фотосинтеза, урожая сухой надземной массы, урожая зерна и сухого веса одного растения при разной густоте стояния растений в посевах кукурузы (рис. 47).

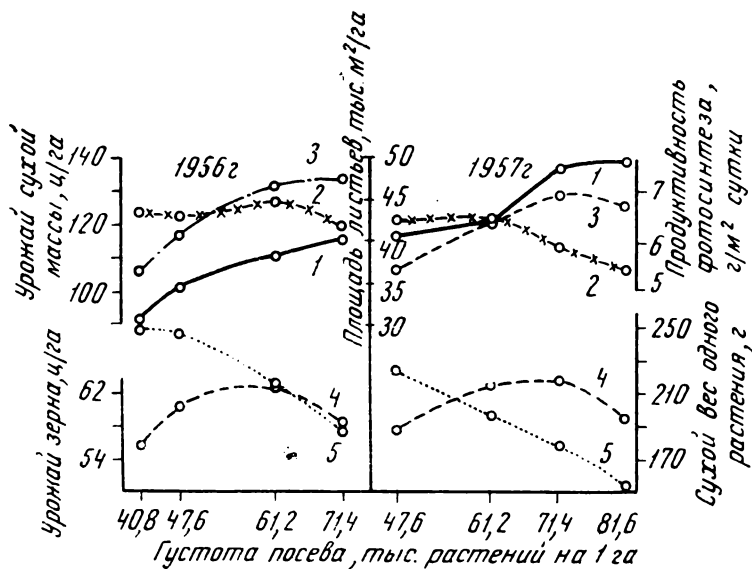


Рис. 47. Влияние густоты посева кукурузы на максимальную площадь листьев (1); чистую продуктивность фотосинтеза (2); урожай сухой надземной массы (3); урожай зерна (4); сухой вес одного растения (5)

Устенко показал, что площадь листьев при увеличении густоты стояния увеличивается даже при количестве растений 81,6 тыс. на 1 га. Однако чистая продуктивность фотосинтеза, сухой вес одного растения падают по мере увеличения густоты стояния, а урожай зерна увеличивается до определенного предела, а потом при дальнейшем возрастании густоты свыше 60 тыс. растений на гектар падает.

В связи с тем что формирование листьев кукурузы зависит от плодородия почвы и факторов, его определяющих, фотосинтетические процессы и их физиологические характеристики существенно изменяются в зависимости от варьирования этих факторов. Это показано в исследовании Устенко, выборочные данные из которого представлены в табл. 48.

Использование энергии солнечной радиации на фотосинтез за вегетационный период растениями кукурузы в посевах в зависимости от удобрений

Варианты опыта	Удобрения	Использование энергии на фотосинтез			
		млн. ккал/га	% от контроля	% от поглощенной энергии	% от всей падающей энергии
Влажность почвы 75% от полевой влагоемкости	Без удобрений	38,2	100,0	3,82	0,74
	N ₆₀ P ₉₀ K ₄₅	50,9	133,3	4,80	0,99
	Перегной 4 т	54,7	143,1	4,73	1,06
	+N ₃₀ P ₄₅ K ₂₀ Навоз 20 т	57,8	151,2	4,86	1,12
4 вегетационных полива	N ₃₀₀ P ₁₃₆	97,7	—	5,46	1,61
	N ₃₉₀ P ₁₇₈	124,0	—	6,88	2,04

Из данных, приведенных в таблице, можно сделать важный вывод о том, что фотосинтетическую деятельность посевов кукурузы можно значительно активировать, используя вполне нам доступные факторы почвенного питания и водоснабжения. Использование падающей фотосинтетической радиации увеличивается при этом почти втрое, хотя общее ее количество и остается неизменным, так как не поддается регулированию.

Загущение посевов кукурузы при недостатке влаги в почве нередко приводит к уменьшению их фотосинтетического потенциала, в связи с более быстрым расходом ограниченных запасов влаги и преждевременным отмиранием листьев. При достаточном количестве влаги в почве процент использования на фотосинтез падающей энергии повышается при загущенных посевах по сравнению с разреженными.

По мнению Устенко, влажность почвы является одним из решающих факторов, определяющих использование кукурузой световой поглощенной энергии на фотосинтез. Вторым не менее важным фактором, действующим в этом же направлении, является минеральное или, точнее, почвенное питание растений.

О характере корреляции некоторых оптимальных физиологических показателей, определяющих фотосинтетическую деятельность растений кукурузы, можно судить по данным табл. 49.

До сих пор мы рассматривали процесс фотосинтеза кукурузы в посевах в целом, не пытаясь дифференцировать элементы этого посева. Между тем, в листьях разных ярусов фото-

Фотосинтетическая деятельность растений кукурузы в посевах,

Показатели	Июнь		
	Декады		
	I	II	III
Площадь листьев, тыс. м ² /га к концу декады	2	7	17
Поглощение посевами фотосинтетической активной радиации, млн. ккал/га	6	32	109
Прирост общей сухой массы урожая, кг/га	200	840	2 300
Использование энергии на фотосинтез; % поглощения фотосинтетической активной энергии	12,6	10,3	8,5
Использование энергии на фотосинтез; % общей энергии падающей на посев	0,01	0,6	1,6

синтез протекает, по-видимому, с разной интенсивностью в связи с разным количеством солнечной энергии, попадающей на эти листья (Строгонова, 1963). Представление о различии в интенсивности радиации, падающей на листья кукурузы разных ярусов, дает табл. 50.

Таблица 50

Интенсивность освещения листьев кукурузы разных ярусов в зависимости от величины площади листьев в посевах

Сорт	Площадь питания, см ²	Дата определений	Время суток	Площадь листьев, тыс. м ² /га	Интенсивность радиации в % к интенсивности на уровне верхних листьев	
					средние листья	нижние листья
Немчиновская	70×70	2/VIII	8 ч	12,3	74	35
			13 ч	12,3	70	47
			18 ч 40 мин	12,3	48	31
Стерлинг	70×70	2/VIII	8 ч 15 мин	28,0	49	22
			13 ч 20 мин	28,0	53	32
			18 ч 55 мин	28,0	38	23
Стерлинг	50×50	2/VIII	13 ч 50 мин	58,5	28	9
			19 ч 10 мин	58,5	27	11

Освещенность нижних листьев, особенно в загущенных посевах кукурузы, настолько мала, что соответствует компенсационному пункту фотосинтеза; это значит, что за счет этих листьев урожай не создается. Средние листья в загущенных посевах также получают сравнительно немного энергии, чем,

в условиях, обеспечивающих урожай сухого вещества 400—500 ц/га

Июль			Август			Сентябрь			За весь вегета- ционный пе- риод
Декады			Декады			Декады			
I	II	III	I	II	III	I	II	III	
33	47	58	62	62	61	60	58	52	—
162 4 620	197 6 580	218 8 000	210 8 060	198 7 250	184 6 100	165 4 500	126 2 900	115 1 040	1 724 52 500
11,4	13,3	14,7	15,2	14,6	13,3	10,9	9,2	4,0	11,6
3,4	4,6	5,6	5,9	5,7	5,1	4,2	3,5	1,4	3,3

по-видимому, и объясняется то, что в таких посевах накопле-ние урожая сухой массы происходит без каких-либо преимущ-еств по сравнению с разреженными посевами.

Влияние качества света на ход фотосинтетического процесса.

Известно, что ассимиляция углерода происходит наиболее интенсивно при освещении красными лучами и менее интен-сивно при освещении лучами сине-фиолетовой части спектра. Это правильно и в отношении растений кукурузы. Воскресен-ская (1965) установила, что красный и синий свет влияет не только на количество образующихся ассимилятов, но также и на их качество (табл. 51).

Таблица 51

Новообразование углеводов и белков в листьях кукурузы при фотосинтезе на красном и на синем свете (мг глюкозы и белка на 315 см² листовой поверхности)

Ассимиляты	Опыт 1		Опыт 2		Опыт 3	
	красный свет	синий свет	красный свет	синий свет	красный свет	синий свет
Монозы	3,04	1,44	5,32	1,03	7,42	6,51
Дисахара	27,69	18,53	19,93	17,35	10,60	9,63
Гемиллюлоза	1,70	11,69		увеличения	не было	
Сумма углево- дов	32,43	31,43	25,25	18,38	18,02	16,14
Белок	-10,93	-1,12	+1,31	+10,90	-2,62	+9,56

Из приведенных в таблице данных видно, что в том случае, когда новообразования белка не происходит ни на красном, ни на синем свете, сумма вновь образуемых углеводов не зависит от качества света. Если белок образуется на синем свете, то углеводов в этих условиях накапливается меньше, чем на красном. При этом происходит уменьшение всех фракций углеводов. В целом же продуктивность растений на красном свете, с учетом всего сухого вещества, выше, чем на синем (Воскресенская, 1950).

Влияние температуры на фотосинтез кукурузы

На процесс фотосинтеза значительное влияние оказывает температура. О влиянии пониженной температуры в зоне корней на фотосинтез растений до последнего времени имелись весьма противоречивые данные (Ричардс, Хаган, Мак-Колла, 1955, Штраусберг, 1965). Возможно, что эта противоречивость связана с тем, что надземные органы, осуществляющие фотосинтез, во многих случаях находились при недостаточно строго регулируемой температуре внешней среды. В том случае, когда температура воздуха поддерживалась на уровне 25°, а в зоне корней создавалась пониженная температура (10—12°), интенсивность фотосинтеза кукурузы значительно снижалась (Андреенко, Керечки, 1966, табл. 52).

Таблица 52

Интенсивность фотосинтеза растений кукурузы при разной температуре в зоне корней (мл O₂/дм²/час)

Возраст растений, дни	Интенсивность фотосинтеза		
	25°	12°	% к варианту 25°
10	0,862	0,465	53,9
20	1,075	0,833	75,5

Примечание. Надземные органы кукурузы обоих вариантов находились при температуре 25°.

Соотношения количества сахаров в корнях и надземных органах растений в этих же условиях складываются совсем иначе, как это видно из табл. 53 (Андреенко, Керечки, 1966).

Некоторые исследователи склонны объяснять повышенное содержание сахаров в листьях растений при пониженной температуре в зоне корней задержкой оттока пластических веществ к корням. Приведенные в табл. 53 данные показывают ошибочность такого представления. По-видимому, следует считать, что повышенное содержание сахаров при пониженной температуре в зоне корней является следствием задерж-

Таблица 53

Содержание сахаров в растениях кукурузы при разной температуре в зоне корней (мг на 1 г сухого веса)

Органы растений и их возраст	Глюкоза+фруктоза		Сахароза		Сумма сахаров	
	25°	12°	25°	12°	25°	12°
Листья; 10 дней	29,3	118,4 (406,0)	33,5	27,9 (83,3)	62,8	146,2 (232,8)
Листья; 20 дней	13,7	54,3 (396,4)	52,5	15,6 (29,7)	66,2	69,9 (106,2)
Корни; 10 дней	48,0	161,1 (335,4)	23,2	38,1 (165,2)	71,2	199,2 (280,0)
Корни; 20 дней	27,7	103,2 (372,0)	35,0	63,4 (181,0)	62,7	166,6 (267,0)

Примечание. В скобках приведены проценты к варианту 25°.

ки ростовых процессов и ограниченного, в связи с этим использования сахаров для конструктивных целей (Коровиц, 1961).

Значение кислотности почвы для процесса фотосинтеза кукурузы

Влияние pH на фотосинтез растений кукурузы в последние годы изучалось значительно больше, чем в совсем недалеком прошлом. Установлено отрицательное действие высокой кислотности среды на формирование пигментного аппарата растений, на интенсивность и продуктивность фотосинтеза (Андреенок, Алехина, 1961; Андреенок, 1961; Климашевский, 1966 и др.).

Представления о степени снижения интенсивности фотосинтеза растениями кукурузы при кислой реакции среды приведены в табл. 54 и показаны на рис. 48.

Интенсивность фотосинтеза положительно коррелирует с его продуктивностью (табл. 55).

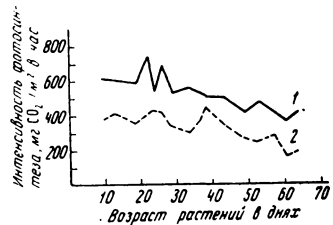


Рис. 48. Интенсивность фотосинтеза у растений кукурузы:

1 — при pH 7,0; 2 — при pH 4,0

Таблица 54

Фотосинтез растений при разных pH среды (мг CO_2 на $1 \text{ м}^2/\text{ч}$)

pH питательного раствора	Интенсивность фотосинтеза растений в возрасте		
	32 дней	46 дней	60 дней
4,0	262,0	820,0	632,9
6,0	1150,0	2900,0	1550,0
% к pH 6,0	22,8	28,3	40,7

Таблица 55

Продуктивность фотосинтеза растений кукурузы при разных рН среды
(г на 1 м²/сут)

рН питательного раствора	Продуктивность фотосинтеза растений в возрасте						
	10 дней	16 дней	19 дней	26 дней	34 дней	43 дней	61 дня
4,0	11,8	8,1	4,6	5,8	8,7	5,9	9,1
7,0	15,5	12,6	10,7	16,1	14,3	8,4	22,8
% к рН 7,0	76,1	64,3	43,0	36,0	60,8	70,2	39,9

Такая же положительная корреляция с интенсивностью и продуктивностью фотосинтеза характерна и для процесса накопления подвижных сахаров в корнях и листьях кукурузы при разных рН среды (табл. 56).

Таблица 56

Содержание подвижных сахаров в корнях и листьях кукурузы при разных рН среды (мг на 1 г воздушно-сухого веса)

рН питательного раствора	Содержание подвижных сахаров у кукурузы в возрасте							
	16 дней		26 дней		34 дней		53 дней	
	листья	корни	листья	корни	листья	корни	листья	корни
4,0	61,77	47,77	39,94	45,97	55,20	44,59	24,96	53,30
7,0	117,66	92,51	47,02	69,80	76,75	99,01	42,02	65,83
В % к рН 7,0	52,50	57,0	84,70	66,80	71,90	45,0	59,40	84,0

Подтверждение приведенных выше данных о влиянии рН на фотосинтетическую деятельность кукурузы получено Климашевским (1966) в экспериментах с разными сортами кукурузы (табл. 57).

Из данных, приведенных в табл. 57, следует, что сорта кукурузы, менее устойчивые к кислой среде (Северодакотская и Краснодарская 1/49), имеют более низкий $K_{эф}$ фотосинтеза, что, по-видимому, связано еще с тем, что эти сорта потребляют больше углеводов на дыхание по сравнению с относительно кислотоустойчивыми сортами кукурузы. Эффективным способом преодоления отрицательного действия низких рН на фотосинтез, а значит, и на урожай кукурузы, является известкование почв, которое находит все более широкое применение в районах с дерново-подзолистыми кислыми почвами. Известкование на достаточно высоком фоне минерального питания

Влияние pH среды на фотосинтетическую деятельность растений кукурузы разных сортов

Сорт	pH 4,5—4,6			pH 6,7—6,9		
	Интенсивность фотосинтеза, г CO ₂ /м ² в сут	Продуктивность фотосинтеза, г/м ² в сут	К _{эф.}	Интенсивность фотосинтеза, г CO ₂ /м ² в сут	Продуктивность фотосинтеза, г/м ² в сут	К _{эф.}
Белорусская	24,4	7,3	0,30	29,6	9,6	0,36
Северодакотская	20,7	3,9	0,19	28,4	8,5	0,30
Воронежская 80	22,0	5,3	0,24	30,1	10,2	0,34
Краснодарская 1/49	19,6	3,3	0,17	27,1	7,6	0,28

Примечание. К_{эф.}—отношение чистой продуктивности к суточному усвоению CO₂.

обеспечивает прибавки урожая до 50—60% по сравнению с неизвесткованными площадями.

Зависимость фотосинтеза от содержания влаги в почве

Уже давно большое внимание уделялось изучению зависимости фотосинтеза от содержания влаги в почве и растений.

Показано, что оптимальным для фотосинтеза является содержание воды несколько ниже максимальной оводненности листьев. Это явление получило название «феномен Бриллиант» и было подтверждено наблюдениями других исследователей. Чрелашвили (1941) подробно исследовала влияние содержания воды и накопления ассимилятов в листе на энергию фотосинтеза. Было установлено, что при некотором обезвоживании листьев кукурузы интенсивность фотосинтеза повышается. Это повышение при потере растениями примерно 7,5% воды от сырого веса листа, полностью насыщенного влагой, достигает 150% от интенсивности фотосинтеза у контрольных растений. Отсюда вытекает совершенно обоснованный вывод о значительной чувствительности фотосинтеза к содержанию влаги в тканях листа кукурузы.

В естественных условиях некоторый недостаток воды в листьях наблюдается постоянно, и для поддержания фотосинтеза на высоком уровне нужно беспокоиться не столько о том, чтобы ткани были незначительно обезвожены, сколько о поддержании оводненности на оптимальном уровне, ниже которого интенсивность фотосинтеза очень быстро снижается. В ряде районов возделывания кукурузы высокая продуктивность фотосинтеза и, следовательно, высокий урожай дости-

гается использованием поливов. Петингов и Коршунова (1958) показали, что продуктивность листового аппарата у поливной кукурузы гораздо выше, чем у неполивной. Такая же закономерность характерна для процессов роста и прироста сухого веса.

Положительная корреляция между высокой гидрофильностью листа и такой же высокой интенсивностью фотосинтеза установлена Бородулиной, Кудрявцевой и Тан Ти (1962).

Петров (1962) установил, что в относительно благоприятных условиях водоснабжения кривая дневного хода фотосинтеза имела два максимума с депрессией около 12 ч. Наиболее интенсивен фотосинтез при нормальном обеспечении водой около 10 и 13—14 ч дня.

Иной характер имеет кривая дневного хода фотосинтеза в сухую и жаркую погоду. В этих условиях ее «лихорадит» за счет дополнительного проявления депрессии около 10 ч и в другое время дня. Отмечено, что ход кривой фотосинтеза в какой-то степени связан с водоудерживающей силой листьев, хотя ясно выраженной корреляции не наблюдается.

Одним из возможных показателей интенсивности фотосинтеза (в известной степени косвенным) может быть изменение количества углекислоты в воздухе над посевом. В ряде исследований имеются указания на то, что различия в ходе фотосинтеза прямо связаны с концентрацией CO_2 в воздухе.

Известно, что нормальное содержание CO_2 в воздухе равно 0,03 объемных процента, или 0,594 мг/л воздуха при температуре 0°C и нормальном давлении. Ряд авторов (Charman, Glaason, Loomis, 1954) определили содержание CO_2 над полем кукурузы. Пробы воздуха для определения CO_2 брались на высоте 1, 10, 30 и 152 м от поверхности почвы.

В тихий день при максимальной скорости ветра от 3,5 до 5,5 км в час на поверхности поля количество CO_2 к середине дня снижается на 40% от нормы, а в среднем в течение дня снижение составляет около 25%. На высоте 152 м содержание CO_2 было примерно одинаковым между 8 ч утра и 9 ч вечера и составляло 90% нормального. При усилении ветра до 12—15 км в час кривая колебаний количества CO_2 принципиально не изменялась, но амплитуда колебаний в разное время суток была меньшей. На основании анализа общего баланса CO_2 был сделан вывод, что CO_2 не является фактором, лимитирующим интенсивность или продуктивность фотосинтеза.

Вердуин и Лумис (Verduin, Loomis, 1944) также отмечали в дневные часы значительное снижение количества CO_2 в воздухе на высоте 100—120 см над кукурузным полем. По их наблюдениям, наибольшая скорость поглощения CO_2 фотосинтезирующими растениями наблюдалась при количестве углекислоты, равной примерно 0,2 мг/л воздуха.

Влияние микроэлементов на интенсивность фотосинтеза кукурузы

Шеметайте (1957) установил зависимость интенсивности фотосинтеза от удобрений микроэлементами. Испытывались бор, кобальт, молибден, медь и марганец в разных сочетаниях.

В разные фазы развития растений кукурузы интенсивность фотосинтеза изменялась, причем реакция растений на определенные сочетания удобрений была неодинаковой. Если в фазе пяти листьев максимальный фотосинтез наблюдался при внесении бора и марганца, то в фазе 6—7 листьев фотосинтез был максимальным при внесении бора и меди, а в фазе выбрасывания метелки — бора и кобальта. Накопление сухого веса наиболее интенсивно происходило в фазе выбрасывания метелки, а наименее интенсивно — в фазе кущения.

Динамика накопления веществ в процессе фотосинтеза

Представление о посеве кукурузы как единой системе, обеспечивающей наиболее эффективное использование энергии солнечного света и высокую продуктивность фотосинтеза, подчеркивает важное значение проблемы правильной конструкции посевов, размеров и конфигурации площадей питания и т. д. По этому вопросу проведено много исследований, создана многочисленная литература, на анализе которой мы лишены возможности останавливаться.

Важной является проблема создания урожая описанной нами фотосинтезирующей системой — посевами кукурузы, также интенсивно изучавшаяся в последние годы.

Установлены определенные закономерности динамики процесса накопления веществ в результате фотосинтеза как во времени, так и в зависимости от сорта и других факторов. Показано, что интенсивность и в особенности продуктивность фотосинтеза положительно коррелирует с величиной урожая. Установление этой закономерности существенно облегчает анализ экспериментальных данных и может быть использовано для оценки качеств сортов кукурузы (Силин, Фалькова, 1960).

Обнаружено, что нет полной синхронности в создании урожая сырой массы, сухого вещества в целом и сухого зерна.

Максимальный урожай сырой массы у кукурузы достигается к фазе молочной спелости зерна, сухого вещества в целом — к фазе восковой спелости, а сухого веса зерна — к началу этой фазы (Конарев, Хангильдин, Курамшин, 1960).

Ранее аналогичную закономерность отметили Кулешов (1955) и Кузьмичев (1955). Она характерна и для предельно-ранних сортов (Чишминская 1), и для среднеранних (Чиш-

Динамика некоторых физиологических показателей у гибридов кукурузы в течение вегетационного периода (% от линий)

Физиологические показатели	Даты определений											
	16/VI	25/VI	3/VII	9/VII	16/VII	23/VII	30/VII	6/VIII	13/VIII	20/VIII	27/VIII	3/IX
Ежеутонный прирост фотосинтетической поверхности	211,6	241,7	278,2	357,4	274,5	130,9	68,8	61,8	—	—	—	—
Фотосинтетическая поверхность по срокам отбора проб	224,1	233,5	301,4	328,0	304,7	230,2	175,5	170,7	147,9	170,9	176,9	172,7
Средняя ежесуточная чистая продуктивность фотосинтеза	145,2	146,1	118,1	109,3	106,7	103,7	99,2	86,2	133,3	192,1	180,5	93,2

минская 3 и Безенчукская 41), и для среднеспелых (Воронежская 76), среднепозднеспелых (Харьковская 23 и Днепропетровская) и, наконец, для позднеспелых (Стерлинг). Следовательно, фотосинтетическая деятельность посевов кукурузы всех сортов продолжается на протяжении всего вегетационного периода.

К концу вегетации у полностью зрелых растений кукурузы распределение накопленного сухого вещества между отдельными частями, представленными соответствующими органами, складывается примерно так, что каждая из них — стебли, листья, зерно, обертки и стержни — составляет примерно одну четверть всего урожая. Из этого следует, что доля початков (зерно, обертки и стержни) составляет почти половину общего сухого веса растений.

Процесс накопления сухого веса происходит в основном в период образования и формирования генеративных органов, прежде всего за счет интенсивного развития початков и образования зерна. У более поздних сортов накопление сухого веса длительное время происходит и за счет вегетативных органов (Ермилов, 1962).

Фотосинтез в течение суток идет с различной скоростью. Общей чертой является нарастание этого процесса днем до 17—18 ч, с колебаниями под влиянием разных причин в течение дня. Скорость оттока ассимилятов из листьев кукурузы больше у скороспелых сортов (Силин, Фалькова, 1960).

Гибридные формы кукурузы отличаются повышенной интенсивностью и продуктивностью фотосинтеза, более быстрым оттоком ассимилятов, что способствует более быстрому формированию урожая даже в условиях, когда листовая поверхность гибридной и негибридной форм не различаются по своим размерам (Федоров, 1965).

Доровская (1962) провела сравнительно-физиологическое исследование формирования ассимиляционной поверхности и ее фотосинтетической деятельности у инбредной и гибридной кукурузы. Некоторые результаты ее наблюдений представлены в табл. 58.

Преимущества гибридов совершенно очевидны и сами собой напрашиваются выводы для практики возделывания кукурузы.

К аналогичным выводам пришла и Рубцова (1960, 1964), обнаружившая у гибридов большую интенсивность и продуктивность фотосинтеза и меньшую интенсивность дыхания.

* *
*

Из всего вышесказанного о фотосинтезе растений кукурузы можно сделать ряд существенных выводов.

Во-первых, продуктивность работы фотосинтетического аппарата зависит от почвенно-климатических условий произрастания растений и правильного конструирования всего посева, что должно обеспечивать наибольший эффект фотосинтеза и, следовательно, использования лучистой энергии. Резервы световой энергии настолько велики, что они совсем не лимитируют ход процесса ассимиляции углерода.

Во-вторых, существует много рычагов (почвенное питание, обеспечение водой, регулирование кислотности почвы и т. д.), с помощью которых можно глубоко влиять на процесс фотосинтеза. Необходимо только правильно применить добытые знания при составлении системы агротехнических мероприятий по выращиванию кукурузы.

И, наконец, в-третьих, изучение физиологии фотосинтеза кукурузы за последние годы значительно продвинулось вперед, что имеет очень большое значение как для решения частных физиологических, так и общебиологических вопросов, а также для сельскохозяйственной практики.

ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ

Процесс дыхания является не только источником энергии, необходимой для жизнедеятельности растений, но и важным источником веществ, необходимых для конструктивного, созидательного обмена, протекающего в растительном организме. Освобождение энергии при дыхании, так же как и образование многих продуктов, из которых возникают специфические в видовом отношении конструктивные материалы, участвующие в клеточном обмене, возможно только при участии молекулярного кислорода.

Процесс дыхания давно привлекает внимание исследователей, он очень детально изучен во многих своих частях; об этом дает представление раздел о дыхании 1-го тома настоящего издания, к которому мы и отсылаем читателей. Здесь будут кратко изложены лишь материалы по дыханию кукурузы, его динамике и взаимосвязи с другими обменными процессами в этом растении. В связи с тем что процесс дыхания кукурузы не изучался систематически, подробно и последовательно со всех точек зрения, о нем нельзя составить полного представления и предлагаемый вниманию читателя очерк неизбежно будет иметь черты фрагментарности и незаконченности. Однако, нам кажется, что даже в таком виде он будет представлять известный интерес для тех, кто занимается проблемами частной и сравнительной физиологии, а также для практиков сельского хозяйства. Несомненно, что лучшее понимание биологических особенностей кукурузы будет способствовать совершенствованию приемов агротехники этой культуры.

Процесс дыхания кукурузы, как, впрочем, и других растений, зависит от взаимодействия многих внутренних и внешних факторов. К первым Джеймс (1956) относит концентрацию субстрата дыхания, каталитическую активность прогоплазмы и состояние протоплазменных структур. Последнее в настоящий момент может быть уточнено в связи с выяснени-

ем той роли, какую играют в процессе дыхания митохондрии клетки, — один из важнейших ее органоидов.

К внешним факторам, влияющим на процесс дыхания, относят обычно наличие кислорода или, точнее, уровень аэробности или анаэробности среды, температуру, обеспеченность растений влагой, минеральными веществами и др.

ДЫХАНИЕ СЕМЯН КУКУРУЗЫ

Активный процесс дыхания начинается при переходе семян из состояния покоя к состоянию активной жизнедеятельности. Он продолжается в течение всего времени, необходимого для формирования новых семян и полного их созревания. В связи с этим изложение материалов по дыханию кукурузы начнем с дыхания семян и процессов, связанных с ним.

Для перехода покоящихся семян к активной жизнедеятельности необходим определенный уровень содержания влаги. Для наилучшего хранения зерна кукурузы нужно поддерживать влажность его на уровне 10—13% (Голик, 1955). При этой влажности, даже в условиях относительно высокой температуры, интенсивность дыхания низкая, и семена остаются в состоянии покоя. При незначительном повышении влажности зерна резко увеличивается интенсивность дыхания, а значит и активность процессов жизнедеятельности (табл. 59).

Таблица 59

Интенсивность дыхания зерен кукурузы различных сортов при различной влажности и температуре
(мг CO₂ на 100 г сухого веса за 24 ч)

Влажность, %	5°		15°		25°	
	Грушев- ская	Миннезо- та	Грушев- ская	Миннезо- та	Грушев- ская	Миннезо- та
14	2,0	1,3	10,2	46,4	28,0	—
17	6,0	5,1	24,5	82,4	37,6	—
19	21,6	10,4	30,4	84,0	73,6	—
25	30,4	57,6	36,8	120,8	113,6	—
30	80,0	—	130,4	—	168,8	—

Кроме того, Голик установил, что зерно кукурузы имеет по сравнению с семенами других злаков гораздо более высокую интенсивность дыхания. Это связано прежде всего с тем, что зародыш кукурузы более мощный, чем у других злаков. Высокая интенсивность дыхания сказывается на убыли запасных органических соединений семян кукурузы, которая в 2—3 раза выше, чем в семенах других злаков.

Рагай и Лумис (Ragai u Loomis, 1954) исследовали влияние на дыхание: 1) влажности зерна, 2) температуры, 3) по-

требления кислорода, 4) накопления углекислого газа, а также влияние некоторых других факторов. Объектом исследования служили семена гибридной кукурузы, исходная влажность которых была равна 8%. Интенсивность дыхания зрелого зерна кукурузы при трех уровнях температуры и различном содержании воды была совершенно разной (рис. 49).

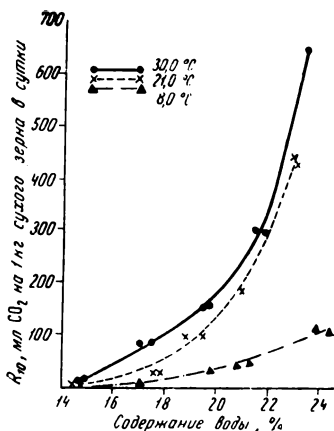


Рис. 49. Дыхание увлажненного зерна при трех температурах и различном содержании воды

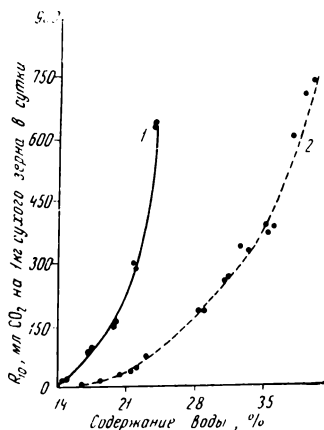


Рис. 50. Изменение интенсивности дыхания увлажненного зерна, зрелого и незрелого, при различном содержании воды: 1 — зрелое зерно при 30°; 2 — незрелое зерно при 30°

При 14% влажности интенсивность дыхания была совсем невысока, при увеличении влажности на 1% интенсивность дыхания увеличивалась вдвое и т. д.

Интенсивность дыхания семян кукурузы при влажности их 20% и температуре 8° такая же, как при влажности 15% и температуре 30°. Исследования показали, что снижение влажности зерна на 1% снижает интенсивность дыхания в той же степени, что и снижение температуры на 4°.

При использовании всего запаса кислорода из воздуха, окружающего семя, и значительном накоплении CO_2 , интенсивность дыхания снижается; однако даже при полном отсутствии кислорода оно не прекращается и при высоких уровнях влажности достигает значительной величины. Наивысшая интенсивность дыхания (650 мл CO_2 на 1 кг зерна в сутки) наблюдается при температуре 30° и влажности зерна 23,7%.

Рассмен (цит. по Ragai и Loomis, 1954) установил, что при одинаковой температуре и при одном и том же содержании воды незрелые семена меньше повреждаются и имеют меньшую интенсивность дыхания, чем зрелые (рис. 50). Эти различия объясняются тем, что незрелое зерно находится

еще частично в состоянии покоя. По-видимому, это объяснение может быть дополнено и другими соображениями, в которых учитывалось бы состояние энзиматического аппарата обеих групп семян.

Значение Q_{10} для процесса дыхания при содержании воды в семенах 14,7; 17,5; 19,6; 21,6; 23,7% выражается соответственно следующими величинами: 3,82; 3,30; 1,58; 1,68; 1,53. Отсюда Рагай и Лумис (Ragai и Loomis, 1954) делают вывод, что все средние значения Q_{10} соответствуют тем, которые можно ожидать при химических реакциях, регулируемых действием энзимов.

Переход семян к активной жизнедеятельности сопровождается увеличением активности ферментов, ауксинов и других физиологически активных веществ. Показано (Haskins, 1955), что при прорастании в семенах кукурузы и выросших из них молодых проростках значительно увеличивается активность каталазы, пероксидазы, цитохромоксидазы, фосфатазы, полифенолазы и некоторых других ферментов (табл. 60). Повышение активности ферментов приводит к значительному изменению количества запасных веществ семени. Резко уменьшается количество запасного крахмала в эндосперме и количество жира; возрастает количество ауксинов.

Таблица 60

Активность ферментов в препаратах зародыша, этилированных проростков и зеленых сеянцев кукурузы

Объект исследования	Возраст, дни	Активность ферментов				
		каталазы	цитохромоксидазы	пероксидазы	фосфатазы	полифенолазы
Зародыш	—	42,0	0,32	2,0	0,87	0,03
Этилированные проростки	3	39,0	0,74	12,2	0,82	0,11
	7	55,0	1,32	48,8	2,64	0,85
	9	87,0	1,35	69,1	3,82	1,43
Зеленые проростки	8	7,0	0,44	22,6	1,43	3,21
	11	15,0	0,50	36,3	1,91	3,14
	14	14,0	0,50	52,6	2,16	4,0

Примечание. Активность ферментов выражена на 1 мг азота белков в минуту в следующих единицах: каталаза — микромолей разложенной H_2O_2 ; цитохромоксидаза — микромолей окисленного цитохрома с; пероксидаза — увеличение оптической плотности при 460 мик; фосфатаза — микромолей выделившегося *p*-нитрофенола; полифенолаза — увеличение оптической плотности при 410 мик.

Активация ферментных систем является непосредственной причиной увеличения интенсивности дыхания. При прорастании семян значительно возрастает количество фолиевой кислоты, что также непосредственно связано с усилением в семенах окислительно-восстановительных процессов. Между энергией дыхания и накоплением фолиевой кислоты существует параллелизм, что можно рассматривать как подтверждение существования тесной взаимосвязи этих процессов (Андреева, 1953).

Семенам кукурузы свойственна высокая восстановительная активность (Гельман, 1950). Наличие цитохромоксидазы в зародышах кукурузы было установлено Максвеллом (Maxwell, 1950).

Названные выше и некоторые другие ферментные системы обнаружены и в молодых проростках кукурузы — как в корнях, так и в надземных органах. Так, Джеймс (1956), ссылаясь на соответствующие источники, указывает, что в молодых корнях кукурузы обнаружены цитохромы *a*, *b*, *c*, цитохромоксидаза, дегидраза янтарной кислоты. В проростках обнаружены ферменты карбоксилирования и декарбоксилирования, что имеет важное значение в связи с местом и ролью пировиноградной кислоты в процессах дыхания.

С процессом дыхания тесно связан обмен органических кислот. О внезапном увеличении содержания органических кислот до максимума во время прорастания семян кукурузы пишет Джеймс (1956). Это увеличение, по-видимому, совпадает с возникновением у семян кукурузы временного анаэробноза, в связи с чем процессы окисления не идут до конца и накапливаются промежуточные продукты обмена; это характерно и для других семян в ранний период прорастания. Из проростков кукурузы в небольших количествах выделен кристаллический гидразон, что также свидетельствует о наличии в них органических кислот. В воздушно-сухих, а также в незрелых семенах эта реакция не обнаружена.

Некоторые стороны обмена органических кислот при прорастании семян злаков исследовали Солдатенков, Пантелеев, Мазурова (1950). Исходя из того что при переходе семени из состояния покоя к активной жизнедеятельности наблюдается резкая вспышка дыхания, усиленный распад запасных белков, синтез значительных количеств аспарагина, распад крахмала, активизация ферментов и т. д., эти авторы предположили, что должен также активизироваться и обмен органических кислот. Исследуя состав органических кислот, они обнаружили, что в семенах кукурузы преобладают монокарбоновые кислоты, превышающие количество дикарбоновых в 2—5 раз (табл. 61).

Количество органических кислот резко возрастает в проростках кукурузы, начиная с прорастания семени. По срав-

нению с семенами количество органических кислот увеличивается в проростках в 6—14 раз, причем в корнях их особенно много. Из органических кислот в вегетативных органах кукурузы в основном присутствуют яблочная и аконитовая. В листьях проростков кукурузы содержание монокарбоновых

Таблица 61

**Содержание органических кислот в семенах кукурузы
разных сортов (% на сухой вес)**

Сорта кукурузы	Всего кислот	Ди- и три-карбоновых	Монокарбоновых	Монокарб./Дикарбон
Квебек	0,914	0,328	0,586	1,79
Сахаристая	0,604	0,179	0,425	2,38
Среднеазиатская	1,185	0,187	0,988	5,33
Кремнистая	0,591	0,205	0,386	1,88
Североосетинская	0,345	0,086	0,259	3,00

кислот значительно ниже чем в корнях и составляет 0,2—0,3% сырого веса. У растений, сформировавших початки, содержание органических кислот в листьях значительно увеличивается по сравнению с молодыми проростками.

В условиях анаэробнозоза листья проростков кукурузы не образуют кислот, в то время как корни в этих условиях интенсивно их накапливают — прежде всего молочную. Листья кукурузы отличаются в этом отношении от листьев проростков пшеницы и ржи.

В связи с тем что органические кислоты являются химическим мостом между углеводным и азотистым обменом растений, дальнейшее изучение их метаболизма крайне необходимо.

СУБСТРАТЫ ДЫХАНИЯ КУКУРУЗЫ

Основным субстратом дыхания растений кукурузы являются углеводы, прежде всего редуцирующие сахара. Доказательством для такого утверждения служат следующие наблюдения, изложенные Джеймсом (1956). В молодых корнях кукурузы наличный запас углеводов постепенно истощается, особенно интенсивно в первые 2 дня жизни, когда количество сахара уменьшается до 20% первоначального количества. Одновременный учет выделенной при дыхании углекислоты и потребленного сахара показал, что между ними существует четкая положительная коррелятивная взаимосвязь. Если корни поместить в 2-процентный раствор сахарозы, содержащей 0,05% KNO_3 , в них наблюдается значительное увеличение сырого и сухого веса и возникает длительная активация процесса дыхания. По сообщению Джеймса, Гиртон исследовал

дыхание отдельных корней кукурузы и одновременно определял содержание сахаров. И в этом случае наблюдался вполне четкий параллелизм между изменением количества сахара и выделением CO_2 . Оба процесса постепенно замедлялись во времени, причем сначала замедление было более заметным (рис. 51).

Углеводы не единственный субстрат дыхания семян и растений кукурузы. Одним из доказательств этого может служить

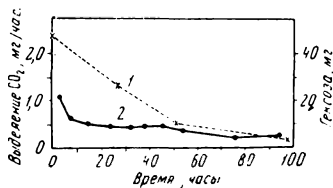


Рис. 51. Выделение CO_2 и изменение в содержании сахара у корней кукурузы (по Гиртону):

1 — общее содержание сахара в 50 корнях кукурузы (в пересчете на гексозу), 2 — выделение CO_2 корнями кукурузы на 1 г сырого веса

величина дыхательного коэффициента (ДК). Известно, что ДК равен 1 в том случае, если дыхательный субстрат имеет такую же окисленность, как углеводы, а процесс дыхания идет в аэробных условиях. Для кукурузы минимальная величина дыхательного коэффициента равна 0,73 при температуре 12—25° (Стайлс и Лич, 1933, цит. по Джеймсу, 1956). Из этого следует, что в качестве дыхательного субстрата кукуруза может

использовать соединения, менее окисленные, чем углеводы, т. е. жиры и, возможно, белки. Проведенные наблюдения показывают, что в семенах кукурузы в состоянии покоя содержание жиров несколько снижается, что является свидетельством использования запасов жира при дыхании. Если вспомнить, что наибольшее количество жира содержится в зародыше семени кукурузы, а также то, что зародыш дышит интенсивнее остальных частей семени, то вышеуказанное предположение получает еще одно важное подтверждение.

Дыхательный коэффициент характеризует не только природу дыхательного субстрата, но и условия обеспечения дышащих органов кислородом. При снижении содержания кислорода в среде до 9—10% ДК изменяется незначительно по сравнению с ДК в воздухе. При снижении кислорода до 3% ДК значительно увеличивается; это свидетельствует о том, что кислорода недостаточно и создались условия анаэробно-

ИЗМЕНЕНИЯ ДЫХАНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ ПОД ВЛИЯНИЕМ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ

Изучение дыхания вегетирующей кукурузы привело к выяснению ряда особенностей этого процесса в онтогенезе растений. Андреева и Куркова (1965) показали, что интенсив-

ность дыхания проростков кукурузы с возрастом быстро снижается, а оводненность тканей растет (табл. 62).

Таблица 62

Дыхание корней проростков кукурузы
(мкл O₂ на 100 мг сухого веса корня за 30 мин)

Возраст проростков, дни	Дыхание	Влажность, %
2	271,6	89,90
3	207,1	90,80
4	167,3	92,50
5	147,6	92,46

Установлена положительная корреляция между интенсивностью дыхания корней и окислительной активностью митохондрий. Выяснилось также, что почти вся окислительная активность митохондрий (90—92%) приходится на долю сукциноксидазной активности (табл. 63).

Таблица 63

Окислительное фосфорилирование митохондрий из корней проростков кукурузы

Возраст проростков, дни	Общее окисление, мкл O ₂	Сукциноксидазная активность, мкл O ₂	Поглощено кислорода, мкатоны	Поглощено фосфора, мкатоны	P/O
2	392,0	336,8	30,0	47,4	1,58
3	234,6	216,6	19,3	30,9	1,60
5	136,8	119,2	10,6	19,7	1,85

Из данных таблицы следует, что окислительная активность, как и дыхание, самая высокая у 2-дневных проростков. У 5-дневных она ниже в 2—3 раза. Сопряженность дыхания и фосфорилирования усиливается с возрастом растений. При повышении температуры с 25 до 40° сопряжение дыхания и фосфорилирования очень ослабляется, а при 40° эти два процесса разобщаются в связи с тем, что фосфор в этих условиях не усваивается. Чтобы ослабить такое действие температуры, применяется метод закалки семян по Генкелю (1961).

Фосфорилирование и, следовательно, образование нуклеотидов сильно подавляется в корнях кукурузы и при пониженной температуре. Нами (Титова, Андреевко, в печати) проведены наблюдения за включением фосфора в нуклеотиды и фосфорилированные сахара корней проростков кукурузы при 10 и при 25° в условиях, когда надземные органы находились при 25°C. Количество фосфора, включенного в нуклеотиды и

фосфорилированные сахара, в корнях при 10° меньше в 9—10 раз по сравнению с тем, что включается при 25°. А это значит, что важнейший процесс, определяющий энергетический эффект дыхания, — фосфорилирование сильно подавляется и процесс дыхания нарушается.

Необходимо отметить, что активность АТФ-азы митохондрий корней повышается при повышении температуры воздуха до 40° и снижается при 8—10° в зоне корней (Титова, Андреевко, 1966). При высокой температуре (45°) митохондрии кукурузы повреждаются. Это выражается в том, что они набухают, разбухают их кристы, просветляется матрикс, внутри митохондрий появляются темные сгустки. Митохондрии деформируются и на их поверхности появляются выросты, складки и разрывы внешней мембраны (Андреева, Куркова, 1965; Куркова, 1966). По-видимому, эти повреждения еще обратимы, но при температуре 50° они становятся необратимыми; это относится не только к митохондриям, но и к другим клеточным структурам. Состояние митохондрий при пониженной положительной температуре подробно не изучалось, но функция их нарушается, что выражается в ослаблении сопряженности дыхания и фосфорилирования.

Процесс дыхания, как и другие физиологические процессы растений, зависит от ряда внешних условий. Выше было сказано о роли температуры в процессах дыхания и окислительного фосфорилирования, осуществляемого в митохондриях. В дополнение к сказанному остановимся на некоторых других исследованиях, в которых изучалась зависимость дыхания кукурузы от температуры. Так же как и в случае с дыханием семян, реакция растений, находящихся в состоянии активного роста, на температуру отличается высокой чувствительностью.

Данные, имеющиеся в литературе, о влиянии температуры на процесс дыхания свидетельствуют о том, что корни и листья реагируют на температуру по-разному. Так, по данным Кушниренко (1958), интенсивность дыхания листьев кукурузы при 12—14° выше, чем при 23—24°. Возможные причины такого повышения интенсивности дыхания, по мнению Кушниренко, заключаются в том, что у теплолюбивого, мало приспособленного к пониженной температуре растения происходит расстройство дыхания. Аналогичные данные получены Коровиным (1961, табл. 64).

Интенсивность дыхания корней при пониженной температуре почвы значительно снижается (Коровин, Барская, 1962; табл. 65).

Определение Q_{10} активности каталазы и пероксидазы в этих же опытах показало, что этот показатель равен для первого фермента 1,05—1,08, а для второго — 1,22—1,66, причем Q_{10} каталазы не зависел от температуры, а для пероксидазы

Интенсивность дыхания листьев кукурузы при разной температуре почвы (мг CO₂ на 1 г свежих листьев в час)

Время исследования	Дыхание	
	15—20°	10—12°
После появления всходов	3,2	6,8
При выходе в трубку	0,7	1,3
Перед уборкой	0,8	1,6

$Q_{10} = 1,22$ относится к тому случаю, когда температура почвы была не выше 10—12°, а $Q_{10} = 1,66$ при температуре почвы 20—25°. Отсюда авторы делают правильный вывод о сниже-

Таблица 65

Интенсивность дыхания корней кукурузы в зависимости от температуры в зоне корней (фаза всходов)

Температура в зоне корней, °С	Температура, при которой проводилось определение	Интенсивность дыхания (мг O ₂ в час на 1 г сухого веса)	Интенсивность (в %) по отношению к дыханию при 20°
20—25	20	5,9	100,0
10—12	10	1,7	29,1
10—12	20	3,7	100,0
20—25	10	1,6	43,0

нии интенсивности дыхания при пониженной температуре почвы.

Высокая температура (до 42°) при кратковременном воздействии (в течение 48 ч) в сочетании с высокой относительной влажностью воздуха подавляет дыхание, но лишь на короткий срок. Подавление уже через сутки сменяется значительным повышением интенсивности дыхания, которое сохраняется на протяжении длительного времени (Петинов, Размаев, 1961; табл. 66).

Так как при обогреве уменьшения содержания углеводов не наблюдалось, то резкое снижение дыхания сразу после обогрева объясняется инактивацией ферментов. Корни кукурузы отличаются большей устойчивостью к неблагоприятному действию высокой температуры, чем листья.

В современной литературе мало сведений о зависимости интенсивности дыхания кукурузы от условий аэрации среды. Учительская это, Базырина (1950) провела определение дыхания корней в зависимости от концентрации кислорода в питательном растворе. Полученные ею данные показывают, что

изменение содержания кислорода в пределах от 8,5 до 2 мг/л питательного раствора не изменяет интенсивности дыхания корней кукурузы. Только тогда, когда содержание кислорода снижается до уровня 2 мг/л и менее, интенсивность дыхания резко падает, совершенно прекращаясь при концентрации кислорода 0,9 мг/л. При таком состоянии анаэробноза погло-

Таблица 66

Изменение интенсивности дыхания листьев кукурузы при обогреве и в процессе оправления (мл CO₂ на 1 г сырого веса)

Сроки взятия проб	Подопытные растения	Контроль
Перед обогревом	477	477
Непосредственно после прекращения 48-часового обогрева	194,5	370,5
Через 1 сут	428,0	409,5
Через 3 сут	448,5	356,5
Через 6 сут	477,0	312,0
Через 15 сут	390,0	224,0

щение корнями кукурузы минеральных элементов и воды значительно снижается.

Значительное снижение ростовых процессов у кукурузы в условиях плохой аэрации, а значит, и подавленном дыхании отмечено Ридом (Reed, 1946). И это для кукурузы, которая гораздо устойчивее к недостатку кислорода, чем другие растения (Гринева, 1960). Однако действие анаэробноза на дыхание нельзя рассматривать только в условиях кратковременного опыта. Гринева (1960) показала, что действие анаэробноза в течение 6 ч приводит к резкой вспышке дыхания, которая исчезает через 24 ч. При длительном анаэробнозе (до 42 ч) наступают необратимые нарушения физиологических функций растения, а следовательно и дыхания.

Следствием анаэробноза корней может быть активация их выделительной функции. При этом увеличивается вынос корнями таких веществ, как глюкоза, фруктоза, некоторые аминокислоты и органические кислоты цикла Кребса. Синтез этих кислот при анаэробнозе тормозится, что может служить одним из важных доказательств нарушения процесса дыхания (Гринева, 1961).

Вероятно, одной из приспособительных реакций, направленных на преодоление анаэробноза, явилось развитие в листьях растений, в том числе и кукурузы, анатомических структур, с помощью которых обеспечивается подача кислорода к корневым системам (Солдатенков, Чжао Сянь-дуан, 1961). В условиях, когда корни растений испытывают недо-

статок кислорода, листья являются своеобразными «легкими», что очень важно для поддержания нормального хода жизненных процессов. Кислород из листьев поступает через проводящую систему. Здесь мы видим еще один пример глубокой физиологической взаимосвязи органов растений.

В настоящее время имеется немало доказательств тесной взаимосвязи процесса дыхания кукурузы с водообменом. Эта взаимосвязь определяется прежде всего необходимостью расходования энергии на поглощение воды и другие процессы сложных явлений водообмена. Скорость обмена воды корнями положительно коррелирует с интенсивностью дыхания. Такая же закономерность наблюдается и для процесса передвижения воды от корней в листья (Самуилов, 1965).

Большого внимания в этой связи заслуживают исследования зависимости дыхания от условий водоснабжения растений. Установлено, что прогрессирующая почвенная и атмосферная засухи вызывают увеличение интенсивности дыхания и активности ферментов — полифенолоксидазы и пероксидазы. Это относится ко всему вегетационному периоду, вплоть до налива зерна (Петин, Малышева, 1960). Динамика изменения интенсивности дыхания у неполивной и поливной кукурузы представлена в табл. 67.

Таблица 67

**Дыхание листьев кукурузы сорта Днепротетровская
при разных условиях обеспечения водой
(мл в 1 час на 1 г сухого веса)**

Фаза развития	Дата определения	CO ₂		O ₂	
		не поливная	поливная	не поливная	поливная
Листообразование	16/VI	37,88	21,88	47,60	25,54
	27/VI	22,58	15,92	27,10	24,60
	12/VII	19,43	9,78	30,32	12,30
Выметывание метелки	17/VII	22,54	18,40	26,50	20,70
Цветение метелки	23/VII	16,38	14,28	18,30	16,90
Цветение початка	8/VIII	17,23	13,28	18,09	15,31
Налив зерна	14/VIII	14,94	13,52	16,42	14,39

При глубоком водном дефиците значительно (в 2—3 раза) снижается отток ассимилятов, что в свою очередь оказывает влияние на процесс дыхания. В этой обстановке наблюдается нарушение хода дыхания, что находит свое выражение в снижении дыхательного коэффициента. Повышенная интенсивность дыхания у неполивных растений подтверждается и другими исследованиями (Петин, Берко, 1961).

Дальнейшее развитие этих исследований привело к более глубокому пониманию сущности изменений процесса дыхания в условиях засухи. Установлено, что глубокая засуха снижает интенсивность дыхания прежде всего за счет подавления гликолитического пути дыхания, в то время как пентозофосфатный путь в этих условиях относительно усиливается. Значительно усиливается при засухе и активность дегидрогеназ (Петинов, Абраров, 1966; табл. 68). В этом случае вскрывается важное значение мультипотенциальности дыхания, т. е. возможности идти разными путями биохимических превращений для приспособления растений кукурузы к неблагоприятным условиям существования.

Таблица 68

Активность дегидрогеназы глюкозо-6-фосфата в листьях кукурузы (мкг НАДФ·Н₂ на 1 мг белка)

№ опыта	Продолжительность измерения, мин	Контроль	Засуха	Засуха/контроль
1	20	8,5	14,0	164,0
2	19	7,5	12,8	171,0
3	26	0,8	1,36	170,0
4	14	28,3	37,9	134,0

Дыхание зависит от условий минерального питания. Речь идет не только о фосфатах, играющих важную роль при энергетических преобразованиях, связанных с дыханием, но и о ряде других веществ, в частности микроэлементов. Исследованиями Жизневской (1959) показано, что такие ферменты, как полифенолоксидаза и пероксидаза, существенно изменяют свою активность под влиянием марганца и меди при внесении их в почву и при предпосевной обработке семян. При внесении марганца в почву значительно снижалась активность полифенолоксидазы и также значительно активировалась пероксидаза. При внесении меди в почву и при обработке семян кукурузы растворами ее солей перед посевом, активность полифенолоксидазы резко возрастала; активность пероксидазы при внесении меди в почву значительно снижалась, а при обработке семян несколько возрастала. Бор не оказал влияния на активность полифенолоксидазы, но активность пероксидазы повышалась под действием бора, когда растение находилось в фазе 9—10 листьев и особенно в период формирования органов размножения. Жизневская усматривает специфику действия отдельных микроэлементов на растительный организм в их различном влиянии на активность окислительных ферментов.

Влияние микроэлементов — бора, молибдена, марганца, меди и цинка — на окислительно-восстановительные процессы у кукурузы изучали Школьник и Абдурашитов (1961). Применялась предпосевная обработка семян растворами микроэлементов в концентрациях:

H_3BO_3 — 0,2 г/л; $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$ — 0,25 г/л; MnSO_4 — 0,5 г/л; CuSO_4 — 0,04 г/л; ZnSO_4 — 0,2 г/л. Кроме того, применялась внекорневая подкормка растений растворами этих же солей, концентрация которых была увеличена и составляла соответственно 0,5 г/л; 0,6 г/л; 1,0 г/л; 0,2 г/л; 0,5 г/л. Развитие растений под влиянием микроэлементов ускорялось на 5—12 дней; меньше всего под влиянием молибдена и больше всего под влиянием цинка. Дыхание в некоторых случаях усиливается, особенно накануне перехода к репродуктивной фазе развития; после окончания цветения дыхание подавляется всеми микроэлементами без исключения.

Под влиянием микроэлементов активируется аскорбиноксидаза, но к концу вегетации степень активации значительно снижается. Пероксидаза и полифенолоксидаза активируются в разные фазы развития по-разному, причем периоды активации этих ферментов чередуются с периодами значительного снижения активности.

Одним из важных факторов, влияющих на дыхание, является рН питательной среды, безотносительно имеем ли мы дело с почвой или с водным раствором солей той или иной питательной смеси. Известно, что ферменты, участвующие в процессе дыхания растений, имеют оптимумы рН для своей активности. В корнях проростков кукурузы при рН=4,0 активность окислительных ферментов (пероксидазы и каталазы), а также процесса дыхания значительно выше, чем при рН 6,0 (Андреенко, Казаринова, 1958). Дыхание листьев кукурузы, выращенной при разных рН, характеризуется иной закономерностью (Андреенко, Алехина, 1961). В этом случае листья растений, выросших на кислой среде, отличаются несколько пониженной интенсивностью дыхания или почти одинаковой с интенсивностью дыхания листьев растений, выросших на среде с рН 7,0 (табл. 69).

Данные о дыхании корней кукурузы, полученные другими исследователями (Климашевский, 1966), не согласуются с данными Андреенко и Казариновой или, точнее, не вполне согласуются для разных сортов.

При исследовании дыхания корней у сортов Белорусская и Горец ранний были получены следующие результаты (табл. 70).

Из данных табл. 70 следует, что при кислой реакции среды дыхание корней кукурузы сорта Белорусская мало изменяется по сравнению с оптимальным рН (6,5), а у сорта Горец ранний значительно снижается. Таким образом, данные

Дыхание листьев растений кукурузы, выращенных в вод

рН	В о з р а с т р а с					
	10	13	19	22	24	26
7,0	160,9	126,4	99,5	103,9	97,4	135,3
4,0	117,0	103,1	72,7	62,4	106,5	106,7
% к рН 7,0	72,7	82,4	73,1	60,1	109,4	79,6

Андреевко, Казариновой (1958) не подтверждаются. В связи с тем что последние работали с позднеспелым сортом Одесская 10, возможно, что имеющиеся противоречия объясняются тем, что дыхание определялось у разных сортов разными методами и в разном возрасте. Во всяком случае, необходимы

Т а б л и ц а 70

Дыхание корней кукурузы разных сортов при разных рН среды

Сорт	Поглощено O ₂ , мг/г сырого веса в час		Выделено CO ₂ , мг/г сырого веса в час		Дыхательный коэффициент	
	рН 6,5	рН 3,8	рН 6,5	рН 3,8	рН 6,5	рН 3,8
Белорусская .	0,236	0,260	0,220	0,201	0,93	0,77
Горец ранний .	0,252	0,096	0,212	0,148	0,84	1,54

дальнейшие исследования зависимости дыхания от такого важного фактора, как рН среды.

В последние годы появились работы, в которых сообщаются данные о зависимости дыхания от воздействия на кукурузу физиологически активных веществ.

Так, Корнеев (1962) использовал для намачивания семян кукурузы в качестве биогенных стимуляторов янтарную и никотиновую кислоты. Полученные данные свидетельствуют о том, что обработка семян обоими кислотами стимулирует процесс дыхания в первые дни после обработки, однако эффект стимуляции непродолжителен.

Несколько активизируется активность окислительных ферментов в семенах, обработанных стимуляторами, но это относится не ко всем ферментам и не на всех этапах жизни растений. Так, полифенолоксидаза в фазе шести листьев активизируется, а в фазе выметывания метелок ее активность подавляется или остается неизменной. Активность пероксидазы и каталазы под влиянием стимуляторов возрастает.

Таблица 69

ной культуре при разных рН среды ($\text{мг CO}_2/\text{л м}^2$ в час)

те́ния, дни								
29	34	39	43	48	53	57	61	63
154,5	128,3	77,1	108,6	87,3	100,6	91,0	76,9	76,0
124,9	108,1	81,4	85,3	91,6	71,9	98,1	72,9	80,2
80,8	84,3	105,6	78,5	104,9	71,8	107,8	93,0	105,1

Повышение активности окислительных ферментов отмечено у растений, опрыснутых гиббереллином (Возняковская, Нуржанов, 1965). Более подробное исследование влияния гиббереллина и рибофлавина на дыхание кукурузы и накопление макроэргического фосфата провел Артамонов (1967). Он опрыскивал растения кукурузы гиббереллином и рибофлавином. Через 48 ч после опрыскивания в листьях определялась интенсивность дыхания и количество макроэргического фосфата (табл. 71).

Таблица 71

Влияние гиббереллина и рибофлавина на интенсивность дыхания и накопление макроэргического фосфата в этиолированных и зеленых растениях кукурузы

Варианты опытов	Этиолированные растения				Зеленые растения			
	Интенсивность дыхания		Содержание фосфата (макроэргов)		Интенсивность дыхания		Содержание фосфата (макроэргов)	
	мкл O_2 в час	%	мкм	%	мкл O_2 в час	%	мкм	%
Контроль . . .	228±20	100	15,0±1,7	100	229±1,5	100	17,8±1,8	100
Гиббереллин . .	285±12	125	17,1±1,6	114	274±1,0	120	22,1±2,1	124
Гиббереллин + рибофлавин .	291±9	128	19,6±1,9	131	278±7,0	121	26,0±1,2	146

Стимулирующее влияние гиббереллина на дыхание очевидно; рибофлавин, не оказывая стимулирующего действия на процесс дыхания, влияет на процесс фосфорилирования, что проявляется в значительном увеличении дозы макроэргического фосфора.

Интенсивность дыхания изменяется при поражении кукурузы пузырчатой головней (Михалевская, 1964). Дыхание листьев больных растений даже в том случае, если эти листья

сами не поражены, снижается на 15—20% по сравнению с дыханием листьев здоровых растений (табл. 72).

Таблица 72

Интенсивность дыхания непораженных листьев больных и здоровых растений кукурузы
($\mu\text{г CO}_2$ за 1 ч на 1 г сырого и сухого веса)

№ опыта	Состояние листьев	На сырой вес		На сухой вес	
		абсолютно	относительно	абсолютно	относительно
1	Здоровые	1,12	100,0	6,52	100,0
	Больные	0,86	77,0	4,92	76,0
2	Здоровые	1,32	100,0	7,34	100,0
	Больные	0,99	75,0	5,96	81,0

Вместе с тем у пораженных тканей высокой интенсивностью дыхания отличаются участки с образовавшимися на них галлами. В этом случае интенсивность дыхания повышается до 89% по сравнению с дыханием тканей пораженного листа, но не имеющей галлов. По мере созревания хламидоспор паразита в ткани галла интенсивность дыхания этой ткани снижается.

ДЫХАНИЕ ГИБРИДНЫХ ФОРМ КУКУРУЗЫ

С точки зрения рассматриваемой нами проблемы большой интерес представляют наблюдения за процессом дыхания и непосредственно с ним связанными процессами у гибридных растений кукурузы и самоопыленных линий. Имеются данные, согласно которым интенсивность дыхания у гибридов ниже, чем у самоопыленных линий. Это имеет место на фоне более высокой интенсивности фотосинтеза и может служить одним из объяснений более высокой продуктивности гибридных растений (Рубцова, 1960). У гибридов также ниже активность окислительных ферментов — аскорбиноксидазы, полифенолоксидазы и пероксидазы, что логически следует из того, что известно о дыхании.

Попытка дать физиологическую характеристику материнских и отцовских самоопыленных линий кукурузы, при скрещивании которых образуются гетерозисные гибриды, дала возможность Рубцовой несколько уточнить приведенные выше данные. Она установила, что у растений отцовской линии дыхание более интенсивное по сравнению с материнскими растениями; это относится к листьям, стеблям и корням. Растения из отцовских линий отличаются также более высокой активностью флавиновых ферментов, полифенолоксидазы, а

также цитохромоксидазы и меньшей активностью аскорбинооксидазы, а иногда и пероксидазы по сравнению с материнскими.

* *
*

На основании всего вышеизложенного, на примере кукурузы становится совершенно очевидным вывод о важнейшей роли процесса дыхания в жизни растений. Достаточно изучены также особенности процесса дыхания кукурузы и зависимость его от многих внешних и внутренних факторов жизни. Этим определяется необходимость постоянно заботиться о создании и поддержании условий, наиболее близких к оптимальным для процесса дыхания. Такого рода заботы сводятся к обеспечению свободного доступа кислорода к корневым системам растений, постоянного снабжения растений водой, элементами минерального питания и, в частности, микроэлементами. Необходимо также защищать растения от болезней, сопровождающихся глубокими нарушениями жизненных функций, и главной из них — дыхания.

Вместе с тем недостаточная изученность многих сторон дыхательного процесса у растений кукурузы должна служить побудительным мотивом для дальнейших исследований в этой области, которые помогут разработать наиболее рациональные методы культивирования кукурузы.

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ

Минеральное питание — один из мощных факторов среды, оказывающий всестороннее влияние на жизнь растений, их продуктивность и важнейшие свойства. Многие исследователи, решая те или иные проблемы минерального питания, в качестве подопытного растения использовали кукурузу. Поэтому мы располагаем обширной научной литературой по минеральному питанию кукурузы.

Одно из ранних и очень обстоятельных исследований по минеральному питанию кукурузы провел Хорнбергер (Hornberger, 1882). Он изучил ход накопления и динамику количества элементов минерального питания на протяжении всего жизненного цикла кукурузы, а также динамику образования и накопления органических веществ этими же растениями.

Это исследование можно с полным основанием считать одним из наиболее всеобъемлющих по проблеме накопления и перемещения органических и неорганических веществ в развивающемся растении кукурузы.

Для нормального роста и развития кукурузы, как и всех растений, необходимы кислород, водород, углерод, которые растения получают из воды и углекислого газа. Кроме того, необходимы азот, фосфор, сера, калий, кальций, магний (макроэлементы); железо, марганец, бор, медь, цинк, молибден, кобальт (микроэлементы). В тканях кукурузы часто обнаруживаются также кремний, алюминий, олово, свинец, серебро, золото.

Питательные элементы находятся в почве в разных формах и состояниях: а) в растворенном состоянии; б) адсорбированными на органических и неорганических коллоидах почвы; в) в форме нерастворимых неорганических соединений; г) в виде составных частей органических соединений, остатков растений и животных или в составе живых организмов.

Доступность минеральных элементов для растений увеличивается в следующем порядке (Mulder, 1950):

$$в < г < б < а.$$

Значительная часть из указанных элементов имеется в достаточном количестве в почве, а некоторые из них необходимо давать растению в виде минеральных и органических удобрений.

Кукуруза очень отзывчива на удобрения, содержащие азот, калий, фосфор и кальций. Степень отзывчивости изменяется в зависимости от типа почвы, климатических условий, уровня агротехники и других факторов.

Потребление кукурузой элементов минерального питания происходит неравномерно на протяжении вегетационного периода.

Установлена положительная корреляция между накоплением органического вещества и потреблением элементов минерального питания растениями кукурузы (см. «Агрономическая химия», под редакцией А. Г. Шестакова, 1954); (табл. 73).

Таблица 73

Динамика накопления органического вещества и поглощения элементов минерального питания растениями кукурузы на разных фазах развития

Фазы развития	Накоплено органического вещества, % от максимального накопления	Поглощено, % от максимального содержания		
		азота	фосфора	калия
Появление метелок	23	43	23	27
Цветение	43	63	44	64
Молочная спелость	83	74	69	79
Восковая спелость	100	100	100	100

Характеристику динамики поглощения и накопления элементов минерального питания растениями кукурузы дает также Сейр (Sayer, 1957). Он определял процентное содержание макроэлементов: азота, фосфора, калия, кальция, магния в листьях кукурузы через каждые три дня. Одновременно определялся сухой вес листьев.

При этом обнаружено, что содержание азота, калия и кальция по мере созревания растений постепенно уменьшается, в то время как содержание магния увеличивается; содержание фосфора изменяется относительно мало, немного возрастая к середине вегетационного периода.

Сейр произвел расчет сухого веса растений кукурузы и накопления в них элементов минерального питания (табл. 74).

Совпадение данных Сейра с данными Шестакова (1954)

очевидно. Также очевидно, что поглощение и потребление кукурузой элементов минерального питания происходит вплоть до наступления полной зрелости семян, причем основная масса веществ потребляется во второй половине вегетации, в период образования генеративных органов.

Таблица 74

Общее накопление сухого вещества и элементов минерального питания в растениях кукурузы (кг/га; сорт Огайо К-35)

Дата	Сухой вес	Азот	Фосфор	Калий	Кальций	Магний
20/VI	133,50	3,95	0,34	5,54	0,56	0,23
29/VI	507,10	14,70	1,47	17,29	2,37	1,01
2/VII	638,40	18,87	1,92	27,12	2,94	1,24
17/VII	2 767,40	57,52	7,80	80,12	6,67	5,65
29/VII	5 348,40	94,47	15,25	112,32	9,94	9,94
1/VIII	6 306,50	108,23	17,29	118,99	10,96	11,30
16/VIII	9 393,70	136,50	24,29	127,70	13,69	12,77
31/VIII	11 762,10	160,23	29,94	120,00	11,98	13,45
3/IX	12 108,00	159,10	31,08	115,47	11,98	13,45
18/IX	13 987,30	162,83	34,13	111,20	12,10	13,90

Приведенные выше данные были подтверждены в последние годы в широко поставленных исследованиях по минеральному питанию кукурузы, проведенных в разных почвенно-климатических зонах (Афендулов, 1965, 1966; Климашевский, 1966; Гуревич, Боронина, 1965; Горшков, Кравченко, 1966; Горбунова, 1965; Васильева, 1965; Жагрин, 1963; Мельниченко, 1964; Халитов, 1965 и др.). Установлено, что накопление азота и фосфора в растениях кукурузы продолжается до фазы полной спелости включительно, в то время как накопление калия прекращается несколько раньше — в фазе молочно-восковой спелости; после этой фазы содержание калия даже несколько уменьшается

(рис. 52).

Накопление важнейших макроэлементов происходит неодинаково в разных органах кукурузы.

Калий сосредоточивается в больших количествах в стеблях, а затем в листьях и зерне; когда наступает период формирования

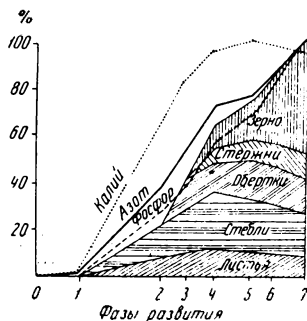


Рис. 52. Накопление сухого вещества и NPK (в процентах от общего количества) надземной частью кукурузы по фазам развития растений: 0 — всходы, 1 — 4—6-й лист, 2 — выбрасывание метелок, 3 — цветение метелок, 4 — подсыхание столбиков початков, 5 — молочно-восковая спелость, 6 — восковая спелость, 7 — полная спелость

зерна, наблюдается уменьшение калия в листьях и стеблях. Кальция больше всего содержится в листьях, а в зерне немного. Магния много в зерне.

В ходе вегетации кукурузы соотношение между азотом, фосфором и калием в надземных частях существенно изменяется, что, как правильно указывает Афендулов, необходимо иметь в виду при разработке системы удобрений кукурузы.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА ПРОЦЕСС ПОГЛОЩЕНИЯ ИЗ ПОЧВЫ РАСТЕНИЕМ КУКУРУЗЫ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Важнейшей проблемой минерального питания растений по-прежнему остается проблема поглощения питательных веществ из почвенного раствора.

Поглощение элементов минерального питания корнями кукурузы зависит от многих факторов. К главнейшим из них относятся: температура почвы и воздуха; влажность и степень аэрации почвы, а также ее структура; скорость роста и размещения корней; рН среды; взаимовлияние ионов в процессе поглощения; состав применяемых удобрений и др.

Многие важные закономерности процесса поглощения элементов минерального питания из почвы остаются еще мало изученными не только у кукурузы, но и у всех других растений. Состояние наших знаний в этой области подробно освещается во 2-м томе настоящего издания, к которому мы и отсылаем читателей, интересующихся данной проблемой. Свою задачу мы ограничим рассмотрением лишь тех вопросов, которые изучались на кукурузе и поэтому представляют интерес для понимания современного состояния проблемы минерального питания этого растения.

Влияние температуры

Зависимость поглощения элементов минерального питания корнями растений кукурузы от температуры почвы до сих пор остается слабо изученной. Это объясняется тем, что действие температуры на растительный организм в пределах биокинетической температурной зоны весьма сложно по своему характеру и зависит от многих факторов (Belehradek, 1935; Precht, Christophersen, Hensel, 1955). Правильность такого объяснения подтверждается и многочисленными данными, полученными в опытах с кукурузой. Так, Нельсон (1958) сообщает об опытах Замфиреску (песчаные культуры), согласно которым нитраты поглощаются лучше, чем аммиачный азот, при температуре ниже $+18^{\circ}$ и выше $+44^{\circ}$, а аммиачный азот лучше поглощается в пределах между 18 и 44° . По данным этого же автора, калий при $+4^{\circ}$ поглощается растениями в

9 раз медленнее, фосфор — в 8 раз, а калий — только в 2 раза медленнее, чем при +32°. Особенно сильно подавляется поглощение элементов минерального питания при сочетании низкой температуры и высокого содержания CO₂.

Кетчeson (Ketcheson, 1957) исследовал влияние температуры почвы на поглощение фосфора растениями кукурузы. Он наблюдал, что при пониженной температуре почвы (+13°) угнеталось развитие всходов кукурузы, подавлялось поглощение фосфора даже в том случае, если надземные органы находились при нормальной температуре. Недостаток фосфора в растениях можно было компенсировать повышенными дозами фосфорных удобрений, однако различия в размерах растений, растущих при разной температуре почвы, дополнительным внесением фосфора не сглаживались.

В настоящее время получены данные, согласно которым существует определенная связь между интенсивностью поглощения макро- и микроэлементов и степенью морозоустойчивости отдельных сортов и двойных гибридов кукурузы (Буйкан, 1962; табл. 75).

Таблица 75

Поглощение макро — (P³² и K⁴²) и микроэлементов (Zn⁶⁵ и Co⁶⁰) при пониженной температуре (5—7 и 10—12°) сортами и гибридами кукурузы различной морозоустойчивости (поглощение при 5—7° дано в % от поглощения при 18—20°, принятого за 100 %; поглощение при 10—12° дано в % от поглощения при 28—30°, принятого за 100 %)

Сорта и двойные гибриды	Поглощение макроэлементов				Поглощение микроэлементов			
	температура, °C				температура, °C			
	5—7	10—12	5—7	10—12	5—7	10—12	5—7	10—12
Высокоморозоустойчивые сорта								
Желтая ранняя	44	32	46	31	43	30	45	29
Варвик 303	42	31	44	29	41	29	44	28
Среднеморозоустойчивые сорта								
Оранжевая	41	30	43	28	41	29	43	28
ВНР-42	36	26	40	24	38	29	39	25
Маломорозоустойчивые сорта								
Ромынеск	35	26	40	23	36	27	39	24
Варвик 600	34	22	36	20	35	21	35	22

Зависимость между поглощением элементов минерального питания и морозоустойчивостью может быть, по мнению Буйкан, использована для ранней диагностики кукурузы на морозоустойчивость сортов, линий и двойных гибридов.

Штраусберг (1965), изучая влияние температуры воздуха и питательного раствора на усвоение фосфора (P³²) расте-

ниями кукурузы установила, что определяющее значение в процессах поглощения веществ имеет температура в зоне корней, а не температура воздуха (табл. 76).

Таблица 76

Влияние температуры питательного раствора и воздуха на усвоение фосфора растениями кукурузы

Температура, °C		Возраст растений, дни	Длительность опыта, ч	Сухой вес одного растения, мг	Усвоено фосфора P ₂ O ₅		
питательного раствора	воздуха				импульсов в минуту на 1 растение	на 1 мг сухого веса	
						имп. в мин.	относит. единиц
16—21	16—21	14—22	2,5—5,0	125,0	10 734	274	100
16—21	7			122,2	9 718	266	96
7	16—21			128,6	3 826	109	39
7	7			129,2	4 042	107	38

Дальнейшими исследованиями Штраусберг было показано, что при пониженной температуре в корнеобитаемой зоне почвы подавляется не только усвоение фосфора корнями, но и передвижение его в надземные части растений кукурузы, даже в том случае, когда температура воздуха вполне благоприятна для жизни растений.

Отрицательное действие пониженной температуры почвы на поглощение фосфора при достаточно высокой температуре воздуха можно устранить, используя внекорневые подкормки фосфором; тогда растения не так чувствительны к неблагоприятной температуре, и прирост сухой массы у них в этих условиях не очень снижается (Штраусберг, 1958).

При пониженной температуре почвы задерживается рост растений. Причина этой задержки — плохое использование растениями азотистых веществ, нарушение азотистого обмена (Дадыкин, 1955, 1956).

Исследования влияния пониженной температуры почвы на физиологические процессы растений, в том числе и кукурузы, послужили основой для разработки практических рекомендаций, направленных на преодоление отрицательного действия этого фактора.

Так, Коровин (1961) рекомендует в условиях севера менять соотношение между отдельными формами минеральных удобрений — на одну дозу азота давать три дозы фосфора и полторы дозы калия. Эти соотношения получили название «северной дозы» в связи с тем, что они оказались наиболее эффективными в условиях севера или близких к ним.

Морозостойкость кукурузы повышается под влиянием цинка, молибдена, меди. Слабее влияют на ее морозостойкость марганец и бор. Предпосевная обработка семян куку-

рузы солями алюминия оказалась эффективным средством повышения ее холодостойкости (Школьник и др., 1960).

При низкой температуре почвы наблюдается корреляция между задержкой появления всходов, прохождением фаз развития растений и снижением поступления из почвы фосфора и азота, а также их дальнейшим метаболизмом в корнях растений. При 10—12° у кукурузы сильно замедляется переход фосфора и азота запасных веществ семени в легкоусвояемые формы; с этим связано замедленное использование этих элементов проростками кукурузы. Замедляется также поглощение фосфора корнями, передвижение его в листья, а также включение в различные фосфорсодержащие органические соединения, особенно в нуклеопротеиды и кислоторастворимые фосфорные соединения (Титова, Андреенко, 1966; табл. 77). Снижение интенсивности фосфорного питания ведет к нарушению процессов аминирования и переаминирования (Коровин, Дульбинская, Глянко, 1964; Титова, Андреенко, 1966).

Таблица 77

Содержание разных групп фосфорных соединений в корнях кукурузы при разной температуре в зоне корней

№ опыта	Вариант опыта, °С	Содержание фосфора, мкг (10 корней)				
		общего	неорганического	нуклеотидного	фосфорилированных сахаров	нуклеиновых кислот
1	8—10	371,5	145,1	37,2	81,7	87,2
	24—26	1 438,3	875,4	85,5	233,8	289,3
2	8—10	457,5	228,5	28,9	65,1	72,9
	24—26	1 654,6	1 013,8	90,3	211,1	279,2
3	8—10	444,6	235,9	31,9	65,0	82,0
	24—26	1 639,0	805,4	82,0	274,0	312,1

В метаболизме фосфорных соединений корней кукурузы при пониженной температуре происходят существенные изменения, коррелирующие с процессами роста корней и надземных органов. Об этом свидетельствует сопоставление температурных коэффициентов (Q_{10}), процессов роста и накопления отдельных фракций фосфорных соединений у кукурузы.

Температурные коэффициенты теплолюбивой кукурузы и холодостойкого овса, использованного в опыте для сравнения, резко отличаются, что дает основание использовать Q_{10} различных звеньев фосфорного обмена в качестве важного диагностического признака на холодостойкости растений в раннем возрасте (Титова, Андреенко, 1966; табл. 78).

Полное совпадение Q_{10} синтеза нуклеиновых кислот и роста растений кукурузы и овса свидетельствует о положитель-

**Температурный коэффициент (Q_{10}) нарастания веса
и накопления фосфора у кукурузы и овса**

Растение	Температурный коэффициент, Q_{10}								
	Нарастание веса				Накопление фосфора				
	сырого		сухого		общего	неорганического	нуклеотидного	фосфорилированных сахаров	нуклеиновых кислот
	корни	листья	корни	листья					
Кукуруза	2,4	2,3	1,7	1,7	2,6	4,0	1,5	1,8	2,2
Овес . .	0,8	1,0	0,6	1,2	0,8	0,9	1,0	0,7	0,7

ной корреляции этих процессов. Из приведенных в таблице данных видно, что диапазон оптимальной температуры у теплолюбивой кукурузы гораздо уже, чем у растений холодостойких, например овса.

Установлена взаимосвязь между влиянием пониженной температуры и рН среды на поглощение растением нитратного и аммонийного азота. С понижением температуры усиливается поглощение аммонийного азота, а при повышении — нитратного. Соответственно изменяется и рН среды: она подкисляется при низкой температуре и подщелачивается при ее повышении (Коровин и др., 1964).

Метаболизм соединений азота в растениях кукурузы при пониженной температуре заслуживает более пристального внимания.

Уже поглощение нитратного и аммонийного азота в условиях пониженной температуры значительно снижается. У цитрусовых такое снижение отмечено Винокур (1957), у кукурузы — Коровиным (1961), у помидор, капусты, овса — Штраусберг (1965) и другими.

Чувствительность кукурузы к пониженной температуре так высока, что даже непродолжительное воздействие температурой 10° приводит к сильному подавлению поглощения соединений азота (Андреевко, Ширшова, 1965; табл. 79). Это физиологическое состояние сохраняется длительное время и после переноса растений в оптимальные температурные условия.

Последующие этапы метаболизма азота также существенно изменяются под влиянием пониженной температуры. Это касается прежде всего способности корней восстанавливать поглощенные нитраты, процессов включения азота в различные формы азотистых веществ, в том числе аминокислот и белка и т. д. (Ричардс, Хаган, Мак-Калла, 1955; Коровин, 1961; Штраусберг, 1965; Андреевко, Ширшова, 1965; Андреевко, 1967).

Поглощение азота растениями кукурузы при различных температурных режимах

Возраст растений. дни	Поглощено азота за 4 ч при следующих условиях							
	тепло → тепло 25° 25°		холод → холод 10° 10°		тепло → холод 25° 10°		холод → тепло 10° 25°	
	контроль		контроль		контроль		контроль	
	мг на 100 мг сухого веса	% к контро- лю	мг на 100 мг сухого веса	% к контро- лю	мг на 100 мг сухого веса	% к контро- лю	мг на 100 мг сухого веса	% к контро- лю
	<i>Поглощение нитратного азота</i>							
15	0,41	100,0	0,07	17,3	0,16	38,8	0,14	33,9
16	0,30	100,0	0,02	6,6	0,09	30,0	0,14	46,6
22	0,41	100,0	—	—	0,17	41,5	0,06	14,6
	<i>Поглощение аммонийного азота</i>							
16	0,211	100,0	0,047	22,3	—	—	—	—
16	0,128	100,0	0,074	58,0	0,060	47,0	0,098	76,5

Установлено, что содержание небелкового и в особенности аминокислотного азота при пониженной температуре значительно возрастает как в корнях, так и в листьях растений. Синтез белка в пересчете на одно растение при пониженной температуре резко тормозится, хотя содержание белкового азота в расчете на сухой вес остается примерно одинаковым при разной температуре.

Под влиянием пониженной температуры значительно изменяются количественные соотношения отдельных аминокислот и их содержание как в корнях, так и в листьях кукурузы (Андреевко, Ширшова, 1965). Так, если аспарагин при 25° в зоне корней почти не обнаруживается, то при 10—12° его количество достигает примерно 1500 мкг на 100 мг сухого веса корней и 850—950 мкг на 100 мг сухого веса листьев. Содержание в зоне корней глутамина, глутаминовой кислоты, аланина при 10—12° гораздо больше, чем при 25°. Это превышение составляет в некоторых случаях для глутамина до 1000%, а для глутаминовой кислоты и аланина от 200 до 400%.

Существенное влияние на питание растений отдельными элементами оказывает повышенная температура. Так, установлено, что под действием высокой температуры (42°) содержание общего фосфора в листьях кукурузы значительно увеличивается (до 89%). После прекращения обогрева указанной температурой содержание общего фосфора снижается как в корнях, так и в листьях кукурузы. Отмечена также прямая корреляция между содержанием органического фосфора и оводненностью белков. Увеличение оводненности происходит за счет увеличения коллоидно-связанной воды в связи с активацией белков, а активность белковых комплексов за-

висит от содержания фосфора, поглощение которого и включение в органические соединения снижаются при понижении температуры (Петин, Размаев, 1962).

Не менее существенные изменения в растениях кукурузы под влиянием высокой температуры происходят и в азотном обмене. Установлено, что при обогриве кукурузы (42°) в листьях активируется протеолиз, в связи с чем увеличивается содержание небелковых форм азота. Продукты протеолиза в условиях высокой влажности быстро оттекают из листьев в корни и включаются в процесс синтеза белка. В то время когда растения оправляются от перегрева, в их корнях наблюдается усиленное поглощение минеральных соединений азота, усиление синтеза аминокислот и амидов и т. д. Особенно резко возрастает содержание аланина. При действии высокой температуры меняется соотношение между свободной и связанной водой в сторону увеличения последней. После снятия действия повышенной температуры соотношение между свободной и связанной водой складывается в пользу свободной воды.

Корням свойственна большая устойчивость к перегреву, чем листьям. В корнях при перегреве не активируется процесс протеолиза; напротив на протяжении длительного времени после снятия перегрева усиливается синтез белка (Петин, Размаев, 1961, 1961а).

Зависимость потребления фосфора кукурузой от температуры различна в разных условиях влажности. По данным Трепачева (1966), при температуре 18° и обильных ежемесячных осадках в период вегетации кукурузы резко снижается интенсивность накопления фосфора и сухого вещества. При повышении температуры до 19—22° и достаточном количестве осадков темпы и интенсивность накопления фосфора и сухого вещества резко возрастают.

Кукуруза более отзывчива на фосфор в сухую погоду, причем по-разному в различные периоды развития. Если в начальный период жизни растений сухая, жаркая погода способствует усиленному потреблению фосфора, то во второй половине вегетации такая погода является причиной значительного снижения содержания фосфора в растениях и его потребления.

Пониженная температура почвы на ранних этапах онтогенеза растений отрицательно сказывается не только на поглощении азота и фосфора, но и на поглощении других зольных элементов, что и является одной из основных причин плохого роста и развития растений в этих условиях (Коровин, 1961).

Сказанного достаточно чтобы понять, какие изменения возникают в почвенном питании кукурузы при варьировании температуры, в особенности температуры корнеобитаемой зо-

пы почвы, и как эти изменения отражаются на многих физиологических процессах, связанных с дальнейшим метаболизмом азота, фосфора и некоторых других зольных элементов.

Влияние состава и количества сопутствующих ионов

Использование тех или иных элементов минерального питания зависит от состава и количества сопутствующих ионов. Так, высокое содержание в питательной среде нитратных ионов благоприятно сказывается на поглощении растениями кальция и магния, тогда как ионы аммония подавляют поглощение кальция, калия и в меньшей степени магния (Нельсон, 1958).

При повышении в питательном растворе дозы магния поглощение азота, фосфора, калия и серы подавляется, а содержание магния в самом растении увеличивается (Taylor, 1954, табл. 80).

Таблица 80

Влияние трех уровней содержания Mg в питательном растворе на содержание важнейших элементов в растениях кукурузы (‰ на сухой вес). Сорт Огайо-41

Элементы	Уровень содержания магния		
	3 мг/л	75 мг/л	300 мг/л
Азот	2,91	2,72	2,55
Фосфор	0,37	0,31	0,30
Калий	2,82	2,08	1,97
Кальций	0,61	0,76	0,56
Магний	0,10	0,44	0,66
Серя (SO ₄)	0,40	0,34	0,29

Исследования механизма поглощения ионов аммония корнями кукурузы привели к выводу об относительной независимости этого процесса от поглощения других ионов (Becking, 1956). Аналогичные данные получены при изучении процессов поглощения фосфора. При усиленном поглощении калия значительно снижается поглощение кальция и магния (Jorgk, Brandfield, Reech, 1954). При увеличении концентрации калия в питательном растворе возрастает поглощение бора, а при низком содержании в среде кальция и нитратов в тканях кукурузы обнаруживается большое количество серы.

Вынос кукурузой кальция и натрия (в мг/на сосуд) в форме хлоридов в 2—3 раза ниже, чем в форме нитратов, фосфатов или карбонатов. На поступление калия состав соли заметного влияния не оказывает.

Поглощение натрия растениями кукурузы значительно подавляется при высоких концентрациях калия в питательном

растворе; в то же время на поглощение калия избыток натрия оказывает незначительное влияние (Банге, 1959).

Поступление калия в листья кукурузы также зависит от состава сопутствующих ионов. По своему влиянию на поглощение калия анионы образуют ряд



а катионы — ряд



Нитрат-ион положительно влияет на поглощение калия, а аммонийный ион тормозит его; высокий уровень фосфорного питания способствует поглощению калия (Удовенко и др., 1964).

При недостатке фосфора в среде снижается поглощение азота и нарушаются некоторые звенья азотного обмена (Тева, Данилова, Казуто, 1964).

Кукуруза своеобразно реагирует на засоление. Если ее выращивать на среде, содержащей Na_2SO_4 (1%), то уже через сутки резко снижается тургор и скручиваются кончики листьев. Через пять дней заметно тормозится рост, снижается содержание воды и по краям листьев появляются некрозы. При этом возрастает содержание SH-групп, играющих, как известно, важную роль в каталитических системах; они участвуют в окислительно-восстановительных процессах и образовании макроэргов с тиоэфирной связью, а также в процессах деления и роста клеток. Аналогичные физиолого-биохимические изменения в растениях кукурузы происходят и в том случае, когда в среде содержится NaCl. При длительном пребывании растений в условиях засоления содержание SH-групп уменьшается (Шевякова, Лошадкин, 1965). NaCl и Na_2SO_4 как засолители почвы резко снижают поглощательную способность корней и синтез белка (Строгонов, Лалина, 1964).

Влияние аэрации

Поглощение элементов минерального питания растений в сильной степени зависит от условий аэрации. Кукуруза в этом отношении не является исключением. Так, Чанг и Лумис (Chang и Loomis, 1945), исследовавшие поглощение азота, фосфора, кальция, магния, калия и воды при разной степени аэрации питательного раствора, показали, что продувание питательного раствора углекислым газом снижает поглощение элементов минерального питания. Степень снижения различна для разных элементов. Так, поглощение азота, кальция и магния снижается гораздо меньше, чем калия и фосфора (табл. 81).

Поглощение воды и минеральных веществ из питательного раствора растениями кукурузы в зависимости от аэрации

Исследуемые элементы	Количество в исходном растворе	Поглощено воды, <i>мл</i> , элементов минерального питания, <i>мг</i>			
		контроль	покрыт маслом	продувался	
				воздухом	СО ₂
Вода, <i>мл</i>	800	33,1	32,7	38,9	28,4
Все соли, <i>мг</i>	952,3	68,3	64,2	120,2	42,2
Азот	44,1	10,2	5,5	9,6	3,7
Фосфор	29,8	1,5	1,0	4,1	0,7
Кальций	95,0	8,9	8,9	10,7	5,1
Магний	49,7	4,1	4,1	6,3	2,7
Калий	138,4	33,1	17,5	42,8	-7,8

Элементы по степени уменьшения их поглощения в зависимости от аэрации располагаются в следующий ряд:

$$K > P > N > Ca > Mg.$$

Авторы высказывают предположение, что СО₂ оказывает токсическое влияние на протоплазму, подавляя способность протоплазмы изменять внутри клетки рН и формы соединений, связывающих водород с белками.

Влияние аэрации на развитие кукурузы и поглощение ею питательных веществ изучал также Лоутон (Lawton, 1956). По его данным, зависимость поглощения отдельных веществ от степени аэрации среды можно представить следующим рядом:

$$K > Ca > Mg > N > P.$$

При усилении аэрации путем пропускания воздуха через почву с высоким содержанием влаги поглощение элементов минерального питания усиливается, составляя следующий ряд:

$$K > N > Ca > Mg > P.$$

В более поздних работах было показано, что поглощение калия корнями кукурузы, так же как и рост корней, заметно подавляются при низкой обеспеченности кислородом и высоких концентрациях углекислоты (Hammond, Allaway, Loomis, 1955).

Резко уменьшается поглощение калия растениями кукурузы при содержании кислорода (в атмосфере азота), равном 1%. При 5%-ном содержании кислорода количество поглощенного калия по сравнению с контролем существенно не изменяется. Действие СО₂ на процесс поглощения калия из

раствора изменяется в зависимости от изменений парциального давления кислорода (табл. 82).

Таблица 82

Поглощение калия и воды растениями кукурузы из раствора Хогленда при варьировании O_2 и CO_2

Варианты опыта	Действительный состав аэрирующего газа		Среднее поглощение	
	O_2 , %	CO_2 , %	K, мг	H_2O , г
0,5 % O_2	0,52	0	33,1	132
1,0 % O_2	1,04	0	34,5	167
5,0 % O_2	5,19	0	75,6	178
0,5 % O_2 ; 10 % CO_2	0,44	10,22	16,0	127
1,0 % O_2 ; 10 % CO_2	1,01	10,35	19,2	136
5,0 % O_2 ; 10 % CO_2	5,06	10,13	60,9	183
Не аэрируется	—	—	38,5	154

Влияние аэрации на поглощение питательных веществ корнями изучал Гродзинский (1964, 1965). Его данные заслуживают внимания, так как находятся в значительном противоречии с данными, полученными другими исследователями. Использовался метод питания изолированных участков корня: половина корневой системы аэрировалась, а вторая половина нет. В опытах применен R^{32} . Гродзинский получил следующие результаты: поглощение фосфора в анаэробных условиях было в 1,5—3,5 раза интенсивнее, чем в аэробных; поглощение Са, нитратов и сульфатов происходило лучше в аэробных условиях; содержание подвижных форм углеводов в корнях кукурузы было больше в анаэробных условиях. Отток продуктов фотосинтеза к аэрированным корням был выше почти в 2 раза, чем к неаэрированным; рост аэрированных корней был лучше.

Влияние pH среды

В разделе «Экологические особенности кукурузы» приведены данные, показывающие большую зависимость роста и развития кукурузы от pH среды.

Кислотность среды оказывает решающее влияние на процесс почвенного питания. Уже давно установлена зависимость поглощения анионов и катионов от pH среды. Характер этой зависимости таков, что в условиях кислой реакции среды лучше поглощаются анионы, а в среде со щелочной реакцией — катионы; это объясняется в значительной степени характером диссоциации амфотерных молекул белка при разных pH (Колосов, 1962).

Общее значение рН для жизнедеятельности растений охарактеризовано во 2-м томе настоящего издания, куда мы и отсылаем читателей; здесь мы рассмотрим лишь те вопросы, которые непосредственно относятся к растениям кукурузы, в частности, имеют значение для поглощения элементов минерального питания.

От рН среды зависит прежде всего поглощение форм азота — аммонийной и нитратной.

Аммонийный азот растения поглощают интенсивно при нейтральной или слабощелочной реакции среды; при высокой кислотности среды его поглощение значительно снижается. Диапазон значений рН, в котором достаточно хорошо поглощаются нитраты, довольно широк (Прянишников, 1953; Clark, Shive, 1934; Андреевко, Алехина, 1966, табл. 83).

Таблица 83

Количество азота, поглощенного растениями кукурузы при разных рН питательного раствора (мкг/г сырых корней за 1 ч)

рН раствора при выращивании	рН раствора во время опыта	Поглощено		Отношение $N-NH_4^+ / N-NO_3^-$
		$N-NO_3^-$	$N-NH_4^+$	
7,0	7,0	10,6	39,8	3,75
7,0	4,4	10,5	18,6	1,76
4,4	7,0	7,2	16,2	2,25
4,4	4,4	6,2	1,9	0,31

На ранних этапах развития растений кукурузы поглощение ими азота при разных рН изменяется в зависимости от наличия зерновки. На важную роль зерновки кукурузы в азотном обмене на первых этапах жизни растения указывает Данилова (1966). Роль зерновки в обеспечении растений азотом больше при нормальном содержании азота в среде и значительно меньше при сниженном содержании азота. Поглощение азота растениями с зерновками и без них зависит от рН среды (Андреевко, Алехина, 1966; табл. 84).

Установленные различия в поглощении азота при разных рН среды растениями кукурузы с зерновками и без них отражаются в дальнейшем на обмене азотистых веществ, о чем будет подробнее сказано ниже.

Кислая реакция среды настолько дезорганизует механизм поглощения азота, что одновременно с поглощением может наблюдаться и значительное выделение аммонийного азота в питательный раствор. Особенно значительный экзоосмос наблюдается при коротких экспозициях растений кукурузы на растворе с кислой (рН 4,6) реакцией питательного раствора.

Поглощение калия в кислой среде тормозится; относитель-

Поглощение азота одним растением кукурузы с зерновкой и без зерновки за двенадцать дней (мг)

Источник азота	рН=7,0		рН=4,6		
	с зерновкой	без зерновки	с зерновкой	без зерновки	
NH ₄ NO ₃ {	N—NH ₄ ⁺	3,90	2,55	1,05	0,40
	N—NO ₃ ⁻	3,80	2,95	2,95	2,70
	сумма	7,70	5,50	4,00	3,10
(NH ₄) ₂ SO ₄		5,30	3,80	1,55	1,48
KNO ₃		6,00	4,30	4,60	4,30

но влияния щелочной среды на этот процесс единого мнения нет. По данным Удовенко и др. (1964), поглощение калия в зависимости от рН среды характеризуется одновершинной кривой с максимумом при рН 7,0 и резким снижением кривой по обе стороны от этой точки (рис. 53). Кривая накопления

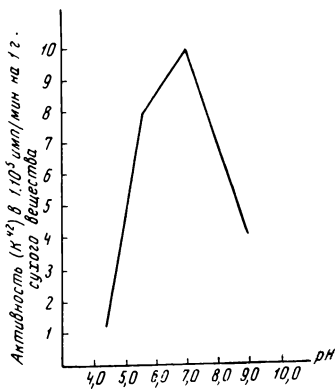


Рис. 53. Поглощение калия корнями кукурузы в зависимости от реакции среды (по Удовенко и др.)

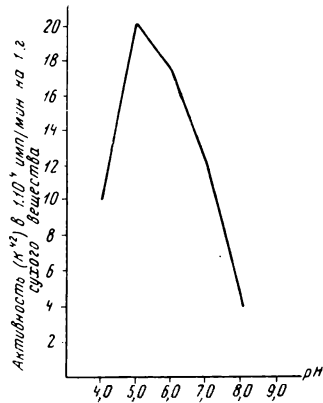


Рис. 54. Накопление калия в листьях кукурузы в зависимости от рН среды (по Удовенко и др.)

калия в листьях кукурузы в зависимости от рН тоже одновершинная, но максимум сдвинут в кислую сторону (рН 5,0), а при подщелачивании среды до рН 7,0 накопление калия в листьях очень снижается (рис. 54).

Значение фотосинтетической деятельности

Поглощение элементов минерального питания тесно связано также с фотосинтетической деятельностью листьев кукурузы. В этом случае фотосинтез является поставщиком энергии, необходимой для поглощения, передвижения и усвоения элементов минерального питания, а также первоисточником органических веществ, необходимых для включения элементов минерального питания в обмен веществ. Установлено положительное влияние света на поглощение нитратного и аммонийного азота, особенно последнего (Ничипорович, Чень Инь, 1959; табл. 85).

Таблица 85

Поглощение нитратного и аммонийного азота на свету и в темноте при наличии и в отсутствии CO_2

Продолжительность экспонирования	Поглощено NO_3^- , мг/г сырого веса корней		Поглощено NH_4^+ , мг/г сырого веса корней	
	на свету	в темноте	на свету	в темноте
3 ч с CO_2	0,109	0,049	0,0985	0,0289
3 ч без CO_2	0,082	0,081	0,0384	0,0403

Особенно сильно влияет свет и фотосинтетическая деятельность листьев на поглощение аммонийного азота, что можно объяснить, по-видимому, тем, что этот процесс, как и дальнейшее усвоение этой формы азота, происходит без дополнительных затрат энергии и материалов, которые необходимы в том случае, когда источником азота являются нитраты; восстановление их до включения в органические соединения совершенно необходимо.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОГЛОЩЕНИЯ И МЕТАБОЛИЗМА ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Поглощение элементов минерального питания идет по-разному на различных этапах жизни растений кукурузы. Так, фосфор поглощается в значительном количестве на ранних этапах жизни (около 60%); примерно около 25% этого элемента поглощается в более поздний период и только 10% — в период созревания и полного формирования урожая (Mulder, 1950).

Установлена разная отзывчивость кукурузы на исключение элементов минерального питания на разных стадиях ее развития (Заиграев, 1964).

При исключении из питательной среды азота во время световой стадии резко снижается урожай зерна и корней; в третьей стадии снижается прирост листьев.

Кривая поглощения азота в течение онтогенетического развития кукурузного растения имеет два максимума. Первый приходится на третью стадию развития и второй — на период *выметывание—цветение*.

Развитие кукурузы задерживается в случае недостатка азота на стадии яровизации и световой.

Отсутствие фосфора в питательной среде на световой стадии сильно сказывается на величине урожая — он резко снижается; темпы развития кукурузы при этом не замедляются. Поглощение фосфора в значительной степени зависит от нормальной деятельности корневых систем (Журбицкий, Хуан Вей-нань, 1959).

При отсутствии в питательной среде калия на любой стадии развития растений кукурузы сильно снижается урожай; особенно большое снижение наблюдается, когда калий отсутствует в питательной среде во время прохождения кукурузным растением световой стадии развития. На темпы развития кукурузы калий, как и фосфор, по данным Заиграева (1964), влияния не оказывает.

Важнейшей проблемой минерального питания растений является проблема участия в этом процессе корневых систем. За последние годы в этой области получено много новых данных фундаментального значения. Растения кукурузы нередко были теми объектами, на которых исследовались многие стороны питания растений вообще и почвенного питания в особенности.

Основную массу элементов минерального питания кукуруза получает через корни. Кроме того, широко применяются внекорневые подкормки азотом, фосфором и в особенности микроэлементами. Широко применяется также способ намачивания семян кукурузы в растворах микроэлементов, дающий во многих случаях большой эффект продуктивности растений и глубоко влияющий на многие физиолого-биохимические процессы в растениях кукурузы (Степанов, 1960).

В ранний период своей жизни растения обеспечиваются элементами почвенного питания зародышевыми и первичными корнями, а в последующие — стеблевыми и опорными, но зародышевые и первичные корни сохраняют свои функции до конца вегетации (Берко, 1963).

Поглощение элементов минерального питания корневой системой является первым этапом усвоения их растениями. В настоящее время экспериментально установлено, что в корнях осуществляется синтез ряда веществ, в ходе которого значительные изменения претерпевают и элементы минерального питания, поглощенные растением из почвы. Первые све-

дения о судьбе азота, поглощенного корнями кукурузы, были получены Быковым (1929). Сопоставляя количества поглощенного из питательной среды азота с количеством его в пасоке растений, он установил, что в пасоке обнаруживается лишь часть поглощенного азота; значительное количество азота связывается в корневой системе. Экспериментальная проверка этих наблюдений в дальнейшем подтвердила предположение о наличии в корнях процессов превращения как нитратной, так и аммонийной форм азота (Потапов, Соловьева, Иванченко, 1936).

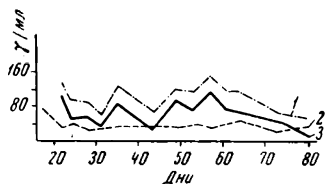


Рис. 55. Изменение концентрации фосфора в пасоке кукурузы на протяжении вегетационного периода:

1 — общий P, 2 — неорганический P, 3 — органический P

Потапов и Чех (1955), исследуя собранную с растений кукурузы пасоку, обнаружили в ней ряд аминокислот; это является прямым экспериментальным подтверждением сделанных ранее выводов о способности корней к синтезированию веществ.

В пасоке же обнаружено значительное количество фосфора, входящего в состав органических соединений, хотя в корни фосфор поступает, как правило, в виде неорганического фосфата (Потапов, Мольнар-Керестеш, 1955) (рис. 55). Включение фосфора в различные органические соединения в корнях обнаружено также Титовой и Андреевко (1966).

Глубокие изменения в корнях растений претерпевают и соединения серы. До последнего времени считали, что сера поглощается корнями в виде высшего окисла SO_4 и в таком состоянии поступает в надземные органы растений, где подвергается восстановлению и включается в органические соединения. Соответственно и функции корня сводились к поглощению сульфатов и передвижению их к местам использования. При анализе пасоки растений кукурузы в возрасте 29, 48 и 77 дней в ней обнаружены метионин, глутатион и тиамин, т. е. органические соединения, содержащие серу, весьма активные в физиологическом отношении (Потапов, Фейер, 1955).

Методом распределительной хроматографии на бумаге идентифицированы аминокислоты в корнях кукурузы. Установлено, что в корнях содержатся следующие свободные аминокислоты и амиды: аспарагин, глутамин, аланин, валин, лейцин, метионин, серин, гликокол, фенилаланин, цистин, треонин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты, аргинин, лизин, триптофан, гистидин (Андреевко, Алехина, Ширшова, 1963). Состав связанных аминокислот идентичен, так же как и состав аминокислот в листьях растений.

О том, что азот включается в аминокислоты, а затем в белок непосредственно в корневых системах, свидетельствуют эксперименты с применением стабильного изотопа N¹⁵, проведенные Андреенко и Алехиной (1966). Уже за короткое время при благоприятном рН среды значительная часть поглощенного N¹⁵ обнаруживается в составе аминокислот в корнях кукурузы (табл. 86).

Таблица 86

Поглощение N¹⁵ и включение его в аминокислоты и амиды проростков кукурузы (рН 7,0)

Физиологический показатель	Аминокислоты и амиды						
	аспарагин	глутамин	аспарагиновая кислота	глутаминовая кислота	серин	глицин	аланин
Избыток атомного N ¹⁵ , % . . .	0,47	1,02	0,56	0,25	0,55	0,23	0,89
Процент вновь включенного N ¹⁵ от всего азота аминокислоты	4,26	9,25	5,08	2,26	5,00	2,08	8,07
Количество азота, включенного в аминокислоты корней, мкг/растение	6,16	4,45	0,29	0,27	0,51	0,25	5,29

При высокой кислотности среды процесс включения N¹⁵ в аминокислоты тормозится; нарушаются также и другие звенья азотного метаболизма в корнях кукурузы.

В последние годы изучение роли корневой кукурузы и других растений в метаболизме различных элементов минерального питания расширилось. Исследуются не только целые корневые системы, но и отдельные зоны роста корней, а также ткани, клетки и субклеточные структуры (Обручева, 1962; Саламатова, 1964; Фам Динь Тхай, 1964; Потапов и др., 1966; Аль Алюси Хазим, 1966; Суманова, 1966). Получены данные, свидетельствующие о том, что наибольшей активностью поглощения и дальнейшего метаболизма минеральных элементов отличается зона корневых волосков, меньшей — зона растяжения и наименьшей — меристема. Данные Потапова, его сотрудников и учеников подтверждаются экспериментами, проведенными другими исследователями (Тимофеева, 1963).

За последние годы накоплено также много данных, свидетельствующих о том, что железо, поглощенное корнями, используется в значительной степени в метаболических процессах непосредственно в корневых системах. По-видимому, в корнях образуются такие органические акцепторы железа, которые предотвращают его осаждение и инактивацию в проводящих путях. К таким органическим акцепторам относятся вещества порфириновой природы.

Установлена способность корневых систем к зеленению и

связь этих процессов с синтезом веществ геминовой природы. Таким образом, открывается еще одна сторона деятельности корневых систем растений вообще и кукурузы в частности. Важным моментом этой функции корней является взаимосвязь ее с геминовым обменом надземных органов кукурузы (Германова, 1956; Рубин, Германова, 1956, 1958; Рубин, Гавриленко, Гужова, 1964; Гужова, 1966; Гавриленко, Фаталиева, 1966; Фаталиева, 1966).

Таким образом, поглощение элементов минерального питания — не единственный процесс, осуществляемый корнями кукурузы. В этих органах происходят глубокие преобразования поглощенных элементов минерального питания, включение их в общий метаболизм корней и, как следствие, в метаболизм всего растения в целом. Необходимо отметить, что выяснение роли корневых систем растений в жизнедеятельности целостного растительного организма — одно из крупнейших достижений современной физиологии растений.

ИСТОЧНИКИ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Существует связь между количеством поглощенных веществ и формой соединений, в которой они представлены в питательной среде. Мевнус и Дикуссар (Mevius и Dikussar, 1930) показали, что количество азота, усвоенного растениями, зависит от того, какой источник азота используется (табл. 87), а также от фазы развития растений.

Таблица 87

Усвоение проростками кукурузы азота из различных соединений

Вариант опыта	Продолжительность, дни	Форма азота (г) на сырой вес корней (г)					
		общий азот	белковый азот	небелковый азот	аммиачный азот	аминный азот	амидный азот
Исходный материал	0	0,287	0,193	0,094	0,0036	0,024	0,066
На растворе с $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	9	0,422	0,271	0,151	0,0089	0,082	0,060
	15	0,409	0,246	0,163	0,0184	0,082	0,063
На растворе с NaNO_2	9	0,326	0,226	0,102	0,0090	0,044	0,049
	15	0,350	0,230	0,120	0,0078	0,044	0,068
На растворе NaNO_3	9	0,304	0,210	0,094	0,0060	0,025	0,063
	15	0,314	0,219	0,095	0,0353	0,025	0,064

Растворы содержали указанные в таблице азотные соединения из расчета 20 мг азота на литр; рН растворов был равен 5,4. В этих условиях лучше поглощались аммиачные соединения, затем нитритные и, наконец, нитратные. При подкис-

лении среды до рН 4,5 лучше поглощались нитритные, затем аммиачные и нитратные соединения. Как будет указано ниже, эти соединения не всегда усваиваются в таком порядке, в связи с чем этот вопрос нельзя считать окончательно решенным. Чтобы гарантировать нормальное питание кукурузы азотом, необходимо вносить удобрения, содержащие нитратные, аммиачные и нитритные соли. При этом нужно иметь в виду, что молодые растения кукурузы лучше поглощают ионы аммония, а взрослые — нитратные ионы.

В связи с проблемой азотного питания кукурузы значительный интерес приобретает вопрос о возможности использования в качестве источников азота ряда органических соединений.

Бригхем (Brigham, 1917) на основании широко поставленных экспериментов пришел к выводу о возможности использования кукурузой следующих органических источников азота: аспарагина, казеина, хлопковой муки, гемоглобина, льняной муки, мочевой кислоты, пептона, гуанина, аланина, мочевины, креатина, солода, гликокола. Ряд азотных соединений — карбонат гуанидина, нитрат гуанидина, дифениламин, кофеин и бензамид — токсичны для растений кукурузы. Некоторые вещества — пептон, аланин, мочевина и др. — дают лучший эффект в нестерильной среде, в то время как аспаргин, мочевая кислота, гликокол и др. при наличии бактерий не давали большого эффекта.

Интересно наблюдение, согласно которому разные подвиды кукурузы по-разному реагируют на те или иные соединения азота. Так, гуанин токсичен для лопающейся кукурузы и не токсичен для зубовидной. Пептон лучше используется зубовидной, чем лопающейся кукурузой.

Нельсон (1958), рассматривая работы Бригхем (Brigham, 1917), высказывает сомнение, удалось ли ему сохранить в опыте стерильные условия, без чего результаты опыта не могут считаться достоверными. Вместе с тем Нельсон считает, что в поле, в условиях быстро протекающей нитрификации, химический состав вносимых азотных соединений не имеет существенного значения.

Ратнер и Ухина (1963) показали, что аминокислоты — глутаминовая кислота и гликокол — вполне доступные для кукурузы источники азотного питания. Они очень быстро дезаминируются, а образовавшиеся аминокислоты включаются в обмен не только в корнях, но и в листьях.

Питание растений фосфором происходит прежде всего за счет неорганических солей, особенно за счет хорошо растворимых фосфорсодержащих соединений. Из этих соединений наибольшее значение имеет ортофосфорная кислота, поступающая в растение или непосредственно или в органически связанной форме. Пиро- и метафосфаты переходят в водном

растворе в ортофосфат, причем этот переход ускоряется под влиянием фосфатаз микроорганизмов. Наиболее пригодные источники фосфата для питания кукурузы — фосфатные соли магния и аммония. Ортофосфат калия по своей эффективности одинаков с метафосфатами калия и кальция, но может быть и хуже их.

Растения могут поглощать пиро- и метафосфаты, фосфиты и гипофосфиты, однако фосфаты в растении очень скоро превращаются в ортоформу, а фосфиты не ассимилируются растениями, даже будучи поглощены.

Исследовался также ряд органических соединений фосфорной кислоты для выяснения вопроса, могут ли они служить источниками фосфора для высших растений. В опытах использовались глицеринфосфорная, гексозомонофосфорная, гексодифосфорная, сахарозофосфорная, фитиновая и нуклеиновая кислоты. Все они оказались пригодными в качестве источников фосфора.

При кислой реакции среды они по эффективности превосходили соли ортофосфорной кислоты, что авторы объясняют лучшей сбалансированностью этих соединений. Гидролиз этих соединений в питательном растворе можно объяснить активной деятельностью фосфатаз, выделяемых корнями растений. К этому выводу авторы пришли на основании опытов, в которых растворы, содержащие эти соединения, исследовались без растений; фосфорные соединения в этом случае оказались более устойчивыми (Bauer, 1921; Weissflog, Mengdehl, 1933).

Более подробное исследование нуклеиновых кислот как источников фосфатного питания было проведено Ратнер и Самойловой (1958). Оказалось, что в связи со слабой атакуемостью этих соединений фосфатазами они мало эффективны в качестве источника фосфатного питания. Выяснилось также, что фосфатазная активность зависит от условий минерального питания, которые должны быть оптимальными.

Доступность для кукурузы фосфора из различных фосфорных удобрений исследовали с использованием метода меченых атомов Плешков и Мухина (1957). Авторы пришли к заключению, что в первый период жизни кукуруза лучше усваивает фосфор из суперфосфата и преципитата, а в последующий период — из трехкальциевого фосфата. Наименее пригодным источником фосфора оказался гидроксилapatит. Положительное действие фосфорных удобрений сказывается не только в том, что они сами служат источниками фосфора для растений, но и в том, что они способствуют лучшему поглощению фосфора из почвы.

При внесении суперфосфата ускоряется развитие кукурузы на 8—10 дней, что имеет весьма существенное значение (Климов, Кушниренко, Ермолова, 1956).

Оптимальное для развития кукурузы соотношение фосфора и азота в удобрении 1:1 (Коровкин, Кожемякина, 1965).

Фосфор содержится в тканях в количестве 0,30—0,35% сухого веса. Особенно много фосфора содержится в семенах и прежде всего в зародыше. Фосфор способствует ускоренному прорастанию семян, развитию корневой системы, увеличению количества завязей, ускоренному созреванию семян и лучшему их наливу. При снижении содержания фосфора до 0,20% растения страдают, что выражается внешне в покраснении листьев.

Кальций, калий, магний усваиваются кукурузой из неорганических соединений. Кукуруза извлекает калий из гуматов в больших количествах, чем из глинистых почв. Это наблюдается и у других растений (Mulder, 1950).

Калий обнаружен во всех тканях растений, а кальций сосредоточивается больше всего в листьях и стеблях и лишь в небольшом количестве в семенах. Магния много в семенах, но он встречается и в других частях растений.

ОТЗЫВЧИВОСТЬ РАЗНЫХ СОРТОВ И ГРУПП КУКУРУЗЫ НА МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Состав и количество поглощаемых элементов минерального питания неодинаковы у разных сортов и групп кукурузы. Особенно отзывчива на минеральное почвенное питание гибридная кукуруза.

Систематические исследования минерального питания и других факторов жизни кукурузы различных сортов проведены Климашевским (1962, 1963, 1964, 1966, 1966а). Среди сортов, использованных в опытах, — раннеспелые (Белоярое пшено и Славгородская), среднепелые (Воронежская 76 и Спасовская), позднеспелые (Днепропетровская и Одесская 10, а в некоторые годы еще и Стерлинг).

Прежде всего изучалось влияние известкования на урожай этих сортов при таком сочетании удобрений: N — 0,15; P₂O₅ — 0,30; K₂O — 0,15 г на 1 кг почвы в почвенной культуре. О реакции растений на этот состав удобрений и известкование можно судить по данным, приведенным в табл. 88.

Для дифференциального исследования действия удобрений и известкования на разные сорта кукурузы опыт был проведен в несколько иной постановке; результаты его приведены в табл. 89.

На удобренной почве метелки и початки появлялись раньше, чем у кукурузы, выращиваемой на неудобренной почве. Известкование ускоряло цветение султанов по сравнению с растениями с неудобренных участков. Приведенные данные дают основание считать, что сорта, отличающиеся по длине вегетационного периода, по-разному реагируют на уровень ми-

Таблица 88

Отношение сортов кукурузы к известкованию почвы (зеленая масса, г на сосуд)

Сорта кукурузы	Общий вес, г $M \pm m$		Повышение веса	
	НРК	НРК+Ca	г	%
Белоярое пшено	189,6 \pm 13,8	247,0 \pm 13,9	57,4	30,2
Славгородская 4	220,5 \pm 6,3	316,8 \pm 10,0	86,3	43,6
Воронежская 76	264,8 \pm 7,3	398,0 \pm 12,0	133,2	50,3
Днепропетровская	359,3 \pm 8,2	624,1 \pm 9,5	264,8	73,6
Одесская 10	318,0 \pm 8,7	591,6 \pm 8,4	273,6	86,0

нерального питания и на известкование. Они также по-разному относятся к качественному составу удобрений: у более позднеспелых сортов кукурузы большая отзывчивость на удобрение азотом и калием, и меньшая — на удобрение фосфором по сравнению с раннеспелыми сортами.

На минеральные удобрения по-разному реагируют разные группы кукурузы. Так, на азотное удобрение более отзывчива

Таблица 89

Отношение сортов кукурузы к удобрениям (зеленая масса, г на сосуд)

Удобрение	Белоярое пше- но		Кичкасская		Одесская 10	
	г	%	г	%	г	%
Без удобрений	163,3	100,0	113,5	100,0	116,7	100,0
Ca	196,5	120,3	159,1	140,1	181,9	155,8
Ca+перегной	248,9	152,4	194,8	171,6	250,0	214,9
Перегной	230,0	140,8	150,0	132,1	149,5	128,1
НРК	402,8	246,6	265,3	233,7	261,8	224,1
НРК+Ca	459,6	281,4	377,6	297,4	389,7	333,9
НРК+Ca+перегной	479,9	293,8	385,5	339,6	520,2	445,7

кремнистая кукуруза и менее — сахарная; на фосфорные удобрения более отзывчива крахмалистая и рисовая и меньше — кремнистая и сахарная и т. д. Из сказанного следует, что среднеспоздние и позднеспелые сорта кукурузы предъявляют более высокие требования к условиям минерального питания и кислотности среды. Еще большую чувствительность к удобрениям мы обнаруживаем у гибридных форм кукурузы. Попутно заметим, что позднеспелые сорта более отзывчивы также на применение микроэлементов: бора, молибдена, марганца, меди, цинка, кобальта. Очень отличаются разные сор-

та по своей реакции на содержание в почве алюминия. Очень важно в связи с этим иметь в виду, что токсическое действие больших количеств алюминия увеличивается или уменьшается в зависимости от соотношения в питательной среде алюминия и магния. При повышении дозы магния токсическое действие алюминия значительно снижается, особенно если речь идет о позднеспелых сортах (Климашевский, 1964).

Сейр (Sayre, 1955) указывает, что в листьях некоторых инбредных линий кукурузы при одинаковых почвенных условиях может накапливаться в 2—3 раза больше элементов минерального питания по сравнению с другими сортами или линиями. Особенно высокие концентрации некоторых элементов (бор) отмечены по краям листьев к середине сезона вегетации с последующим уменьшением к концу вегетационного периода.

Климашевский совершенно прав, рассматривая внедрение в производство высокоотзывчивых на удобрения сортов как один из больших резервов интенсификации земледелия.

ВНЕКОРНЕВЫЕ ПОДКОРМКИ КУКУРУЗЫ И ИХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ

На кукурузе широко исследовались возможные пути применения внекорневых подкормок, однако удовлетворительно решения этой важной проблемы еще не найдено. Остановимся на некоторых работах последних лет, в которых отмечены положительные результаты опытов.

Иванов (1959) изучал эффект внекорневых подкормок в разных условиях обеспечения кукурузы влагой. При недостаточной влажности внекорневая подкормка эффекта не дает, а при 70% влажности наблюдается вполне отчетливый положительный эффект от подкормок NPK, P, K, N. Элементы расположены по степени уменьшения их эффекта на накопление сухого веса, на рост площади листьев, в некоторых случаях на продуктивность фотосинтеза. В этих опытах под влиянием подкормок существенно изменялся качественный состав пасоки, особенно при использовании NPK; в ней значительно увеличивалось содержание аминокислот. В противоречии с данными Иванова находятся данные Красинского (1957), в опытах которого внекорневые подкормки были эффективнее при недостатке влаги. Вместе с тем данные Иванова полностью совпадают с данными Шеревери (1959).

Эффективность подкормок 3%-ным раствором мочевины и 3%-ным раствором кислого фосфорнокислого натрия изучали Павлов и Иванов (1960). Опыты проводились на низком и высоком фоне корневого питания. При низком фоне почва не была удобрена, а на высоком фоне были внесены NH_4 , NO_3 и

$\text{K}_2\text{P}_2\text{O}_4$ из расчета 300 мг азота и 200 мг P_2O_5 на 1 кг абсолютно сухой почвы.

Внекорневая подкормка путем опрыскивания указанными выше растворами была сделана дважды в фазе выбрасывания метелок. Эффект от подкормок получен незначительный на обоих фонах питания, но на низком более заметный (табл. 90). Было выяснено, что подкормки подавляли погло-

Таблица 90

Влияние внекорневых подкормок на урожай кукурузы

Варианты опыта внекорневой подкормки	Средний вес 1-го растения, г	То же в % к контролю
<i>Высокий фон корневого питания</i>		
Контроль (опрыск. водой)	190	100
Азотные (3%-ный раствор мочевины)	203	107
Азотно-фосфорные (3%-ный раствор мочевины+3%-ный раствор NaH_2PO_4)	198	104
<i>Низкий фон корневого питания</i>		
Контроль	104	100
Азотные	115	110
Азотно-фосфорные	123	118

щение корнями азота, особенно значительно при высоком фоне корневого питания; наблюдались также изменения в углеводном обмене, что авторы связывают с использованием части углеводов в качестве акцепторов азота, поступающего через листья.

Наибольший эффект от внекорневых подкормок мочевиной наблюдается в период от цветения женских соцветий до молочной спелости зерна, когда в листьях и стеблях растений содержится много сахарозы.

По мнению Павлова (1960), эффективность внекорневых подкормок зависит от того, насколько хорошо нанесенные вещества поглощаются листом, включаются в обмен и передвигаются к другим органам, а также от того, какое влияние оказывает поглощение веществ листом на поступление веществ в растения через корни.

У растений, получивших внекорневую подкормку мочевиной (4—5%-ный раствор), усиливалось поступление через корни фосфата (на 40—50%) и примерно на столько же уменьшалось поступление азота; азот хуже поступал не только непосредственно после опрыскивания, но и в более поздний период. Наблюдалось нарушение аминокислотного и углеводов-

ного обмена; оно выражалось в том, что в пасоке растений, получивших внекорневую подкормку, снизилось содержание некоторых аминокислот, в особенности аланина и глутаминовой кислоты.

Внекорневые подкормки стимулировали синтез белка. Так, при трех опрыскиваниях мочевиной (4—5%-ным раствором из расчета 10—15 кг/га в каждую подкормку) содержание белка в листьях возрастало на 16—32%, в стеблях — на 25—41% и в зерне — на 8—12% по сравнению с растениями, опрыскивавшимися водой.

Данные, полученные в изложенной выше работе, были уточнены и в основном подтверждены в последующих работах (Павлов, Иванов, Разуваева, 1961).

Сочетание азотных подкормок с гиббереллином несколько усиливает положительный эффект подкормок; в частности, увеличиваются некоторые фракции азота в листьях и зерне (Павлов, 1963).

Внекорневые подкормки, как и систему подкормок вообще, можно использовать как весьма эффективное средство регулирования химического состава зеленой массы и семян кукурузы (Петинов, Павлов, 1960; Варварин, Ронис, 1963; табл. 91). Это особенно важно в условиях достаточного обес-

Таблица 91

Влияние опрыскивания кукурузы карбамидом на повышение в ней содержания протейна (через пять дней после опрыскивания)

Расход карбамида, кг/га	Концентрация раствора, %	Протейн в зеленой массе, %	Сбор сырого протейна при урожае 275 ц/га, кг/га	В % к контролю	Прибавка протейна на 1 кг внесенного карбамида, кг
Контроль	—	2,88	790,0	100	—
30	6,6	3,44	945,4	118	2,3
90	20,0	3,63	996,8	126	1,0
180	40,0	4,13	1134,3	143	0,86
240	53,0	4,75	1306,2	165	0,97

печения растений влагой. В этих условиях растения, получившие азот при посеве, интенсивно растут; при этом увеличивается урожай зерна, но процент белка в нем снижается. Наблюдается явление, получившее название «ростового разбавления». Устранить это явление можно внося азот дробно в течение всей вегетации. Особенно эффективны поздние подкормки, которые не дают больших прибавок урожая зерна, но значительно повышают содержание белка в нем, до полутора и более раз (Павлов, 1965).

Имеются указания на то, что азотные удобрения как при корневом, так и при некорневом питании положительно влия-

ют на содержание белка в зерне, но при этом снижается количество незаменимых аминокислот (в зерне кукурузы возрастает относительное количество зеина и тем самым ухудшается качество белка).

Качество белка улучшается, если некорневые подкормки мочевиной сочетаются с добавлением марганца. В этом случае качество белка кукурузы улучшается за счет относительного увеличения незейновых фракций. Доля зеина в белке кукурузы уменьшается при внесении фосфорных и калийных удобрений, причем общее содержание белка при этом не снижается. Внесение только калийных удобрений действует в том же направлении. Имеются также сведения о том, что при внесении калия увеличивается содержание некоторых незаменимых аминокислот в вегетативных органах кукурузы (Калинкевич, Удовенко, 1959; Павлов, 1965).

Обширные опыты по корневым подкормкам аммиачной водой и синтетической мочевиной были проведены под руководством Артохова (1966). Из этих опытов сделан ряд важных выводов, прежде всего для практики.

Во-первых, установлена целесообразность использования в черноземной зоне подкормок кукурузы аммиачной водой и синтетической мочевиной наряду с нитратом и сульфатом аммония.

Во-вторых, показано, что под влиянием аммиачной воды повышается интенсивность роста растений кукурузы, увеличивается мощность листового аппарата, продуктивность фотосинтеза, развивается мощная корневая система, проникающая глубоко в почву.

В-третьих, определены необходимые дозы аммиачной воды на каждую подкормку, время и техника проведения подкормок с помощью специальных механизмов.

Доказана нецелесообразность применения для подкормок на черноземах аммиачной воды совместно с фосфатным удобрением.

Все сказанное свидетельствует о том, что прежняя неопределенность в оценке значения некорневых и корневых подкормок растений кукурузы заменяется твердым убеждением в положительном значении этого пути минерального питания растений.

ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРОЦЕССЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ КУКУРУЗЫ

Элементы минерального питания оказывают существенное влияние на процессы обмена веществ в растениях кукурузы, в которых они принимают или непосредственное участие или входят в состав соединений, регулирующих процессы обмена. Выражением такого участия могут быть такие интегральные

процессы, как процессы развития кукурузы, в частности довольно четко выраженные сдвиги соотношения между мужским и женскими соцветиями. Минина (1936) показала, что если в ранние фазы развития кукурузы растения испытывали умеренное азотное голодание, то возникало большее количество женских соцветий по сравнению с растениями, имевшими достаточное количество азота; при калийном голодании преобладали мужские соцветия.

Важную роль играет калий при селекции кукурузы на многопочатковость (Николаева, 1955). У кукурузы многопочатковость возникает при наличии больших площадей питания для каждого растения, хорошей обеспеченности влагой в течение периода вегетации и преобладании калия в питательной смеси на ранних этапах жизни растений. При соблюдении этих условий свойство многопочатковости может усиливаться из поколения в поколение.

Известно, что явления роста и развития являются интегральным выражением всех обменных процессов, протекающих в растении. В связи с этим остановимся более подробно на изменениях обмена веществ, вызываемых изменениями условий минерального питания растений.

Проведено много опытов (полевых и вегетационных) с целью выяснения роли элементов минерального питания и их сочетания для урожая кукурузы в целом и его отдельных составных частей, а также для изучения обмена веществ хотя бы в главных его направлениях. Так, Лалшина (1964) изучала влияние повышенных доз азота и фосфора и их соотношения на урожай кукурузы, его качество и на некоторые стороны обмена веществ у этих растений. Она пришла к выводу, что кукуруза нуждается в повышенном количестве элементов минерального питания в период формирования репродуктивных органов, когда образуется около 50% общего органического вещества, создаваемого за период вегетации. Ее данные подтверждаются данными других исследователей, о которых говорилось выше, и данными о положительном влиянии азотных удобрений на увеличение протеина, причем эти изменения в разной степени касаются белков различных фракций (табл. 92).

Под влиянием удобрений сильнее всего изменялось содержание фракции водорастворимых белков, что имеет значение для улучшения качества урожая, в частности, зеленой массы, используемой на силос. Важно то, что изменения белкового обмена наблюдаются не только под влиянием общего количества, вносимых в качестве удобрений минеральных элементов, но и от соотношения между ними. В связи с этим представляют интерес данные Плешкова (1958) об изменениях азотного обмена при недостатке фосфора в первые 4 недели жизни растений кукурузы. При внесении после этого фосфо-

ра на аммиачном фоне на 4-й день обнаруживались сильно выраженные признаки интоксикации растений; на нитратном фоне такие признаки обнаруживались на 6-й день. При недостатке фосфора тормозилось новообразование белков, при одновременно интенсивно идущем синтезе амидов и аминокис-

Таблица 92

Влияние доз и соотношения азота и фосфора на фракционный состав белков в листьях и зерне кукурузы в фазе молочно-восковой спелости (N в % на абсолютно сухое вещество)

Фракции белков	Части растения	$N_2P_2K_2^*$	$N_{4,6}P_2K_2$	$N_{4,6}P_3K_2$
Общий азот	листья	2,99	3,89	3,62
	зерно	1,90	2,02	1,80
Общий водорастворимый N	листья	1,30	2,02	2,03
	зерно	0,64	0,78	0,73
Водорастворимый белковый N	листья	1,17	1,72	1,50
	зерно	0,42	0,63	0,54
Водорастворимый небелковый N	листья	0,13	0,30	0,53
	зерно	0,16	0,15	0,19
Водорастворимый азот в % от общего	листья	49,4	51,9	56,0
	зерно	33,6	38,6	40,5

* Цифровые индексы возле буквенных обозначений элементов показывают, сколько данного элемента в г внесено на 12,6 кг почвы, взятой в сосуд.

лот. После внесения фосфора синтез белка активизируется, количество белка значительно увеличивается, но возрастает также и содержание аммиака, чем и объясняется интоксикация растений.

В отсутствии фосфора, при нитратном питании, снижается скорость редукации нитратов. При внесении фосфора редукация нитратов стимулируется, что приводит к увеличению количеств аммиака и снова к интоксикации. Предел концентрации аммиака, после достижения которого начинается интоксикация: при аммонийном фоне питания 0,3—0,4 мг на 1 г сырого веса листьев; при нитратном — 0,2 мг. Интоксикация наблюдается только в том случае, когда растения обеспечены достаточным количеством азота, как в период фосфорного голодания, так и после внесения фосфора в питательную среду.

Интенсивность синтеза аминокислот и их содержание в корнях и листьях кукурузы тесно связаны с условиями азотного питания (Плешков, Шмырева, Иванко, 1958).

Изменения фракционного состава белков в зерне кукурузы наблюдаются при питании ее различными формами азота (Власюк, Нижко, 1966; табл. 93).

Таблица 93

Содержание белка различных фракций в зерне кукурузы при различных формах азотного питания (мг/г сухого веса)

Источник азота	Альбумин		Глобулин		Проламин		Глютелин		Нерастворимые		Сумма	
	мг	%	мг	%	мг	%	мг	%	мг	%	мг	%
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	0,196	14,4	0,076	5,5	0,289	21,2	0,316	23,2	0,484	35,6	1,361	100
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0,186	14,4	0,074	5,7	0,300	23,2	0,258	20,0	0,473	36,7	1,291	100
$\text{CO}(\text{NH}_2)_2$	0,160	11,5	0,092	6,6	0,338	24,4	0,261	18,8	0,536	38,7	1,387	100
$\text{CO}(\text{NH}_2)_2 + \text{Mn}$	0,167	13,2	0,086	6,8	0,276	21,9	0,252	19,9	0,482	38,2	1,263	100

При использовании растениями нитратного источника азота увеличивается количество зеина, а при использовании мочевины совместно с Mn повышается содержание глобулина.

Содержание различных аминокислот варьирует в растении в зависимости от фона азотного питания. При нитратном питании возрастает содержание дикарбоновых и ароматических аминокислот и уменьшается количество лейцина. Внесение марганца приводит к уменьшению дикарбоновых и серо-содержащих аминокислот, к увеличению лейцина и β -оксиаминокислот в составе белков кукурузы.

Ваклинова, Доман, Рубин (1958) установили, что при питании нитратным или аммиачным азотом у кукурузы изменяется обмен аминокислот, углеводов и органических кислот.

Изменение синтетической деятельности корней при аммиачном и нитратном питании кукурузы наблюдала Бекмухамедова (1961). По ее данным, при нитратном питании использование азота на синтез органических соединений замедлено, в то время как при аммиачном — такие синтезы идут довольно интенсивно (табл. 94).

Данные Поскуты (Poskuta, 1960) не совпадают с приведенными выше. По этим данным, растения кукурузы после 56-дневного азотного голодания, получив нитраты, синтезировали аминокислоты активнее, чем растения, получившие аммонийный азот. Это противоречие, видимо, объясняется разными условиями эксперимента.

Специфика минерального питания молодых растений кукурузы заключается в том, что наряду с веществами, поглощаемыми из питательной среды, окружающей корни, используются и запасы зерновки, в частности запасы азотистых

веществ. Это продолжается до полного исчерпания запасов эндосперма. Интенсивность использования запасов азотистых веществ зерновки и его масштабы в значительной степени определяются уровнем обеспечения растений азотом (Данило-

Таблица 94

Количество аминокислот в пасоке кукурузы при разном азотном питании и на разных фазах развития

Фаза развития	7—8 листьев		Цветение метелки		Начало молочной спелости	
	источник N					
	NH ₄	NO ₃	NH ₄	NO ₃	NH ₄	NO ₃
Сумма аминокислот (мг на 100 мл пасоки)	237,43	149,41	254,22	180,49	277,83	194,97
В %	100,0	62,8	100,0	71,0	100,0	70,2

ва, 1966). При повышенном содержании азота в питательной среде усиливается использование азотистых веществ эндосперма. Вместе с тем удаление эндосперма семени приводит к ослаблению поглощения азота из питательного раствора. Таким образом, наличие одного источника азота увеличивает эффективность другого, т. е. наблюдается связь между источниками азотного питания, имеющая характер синергизма. Степень участия запасного азота семени в питании проростков кукурузы зависит от условий азотного питания и возраста растений.

Азотное питание в более поздние фазы развития (после цветения) можно использовать как важный рычаг повышения содержания белков в зерне и отложения их в запас. Азот в этом случае можно вносить как в виде корневых, так и некорневых подкормок (Павлов, Колесник, 1965). При использовании N¹⁵ было установлено, что поступление азота через листья не меняет характера включения его в отдельные белковые фракции по сравнению с корневыми подкормками (табл. 95).

Наличие или отсутствие некоторых элементов минерального питания сказывается на деятельности ферментов, что также непосредственно связано с обменом веществ в растениях кукурузы. Ряд авторов (Tombesi, Antoni, Ruggieri, Fortini, 1955) изучали влияние недостатка азота, фосфора и калия на ферментативную активность, содержание глюкозы, крахмала и лимонной кислоты в тканях листьев кукурузы. Они установили, что в тканях листьев при недостатке фосфо-

ра возрастает активность каталазы. Еще более активной оказывается каталаза при недостатке калия. При недостатке

Таблица 95

Интенсивность включения N^{15} в различные белковые фракции зерна кукурузы

Фракции белка	Избыток атомного N^{15} при			
	молочной спелости зерна		полной спелости зерна	
	N^{15} дан через листья	N^{15} дан через корни	N^{15} дан через листья	N^{15} дан через корни
Спирторастворимая	1,55	2,63	1,20	2,92
Щелочерастворимая	1,24	1,80	1,06	2,28
Водорастворимая	1,46	2,72	0,92	1,90
Солеорастворимая	0,96	1,46	0,86	1,83
Нерастворимый остаток	1,30	1,90	1,02	2,20

азота активность каталазы и катехиноксидазы значительно снижается. Дефицит азота и фосфора отрицательно сказывается на активности трансаминазы. При недостатке азота в тканях кукурузы отношение содержания восстанавливающих сахаров к содержанию крахмала достигает максимума.

Установлено, что удобрения, содержащие магний, положительно влияют на качество семян кукурузы (Мазаева, 1965); при добавлении сульфата магния к полному минеральному удобрению (NPK) повышается урожай семян и изменяются их свойства, в частности возрастает их холодоустойчивость. Положительное действие магния наблюдается при возделывании кукурузы на дерновоподзолистых почвах.

При удобрении кукурузы азотом наряду с увеличением белка снижается содержание жира (Колоша, 1957). Совместное применение фосфорных и азотных удобрений способствует увеличению содержания жира. Аналогичная закономерность наблюдается при совместном применении азотных и калийных удобрений с той лишь разницей, что содержание жира в этом случае еще больше возрастает.

Увеличивает накопление жира в растении известкование дерновоподзолистой почвы. Комбинирование органического и минерального удобрений и известкования положительно действует на накопление белка и жира.

По данным Колоши, внесение фосфорно-калийных удобрений приводит к увеличению количества каротина в листьях кукурузы на 10,4% по сравнению с контролем; на участках с полным удобрением и внесением извести содержание каротина увеличивалось на 24,2%.

Состав азотсодержащих веществ зерна кукурузы существенно изменяется в зависимости от количества внесенных удобрений (Зауберлих, Чанг Ван-юн, Селмон, 1956; табл. 96).

Содержание аминокислот в семенах кукурузы (‰)

Аминокислоты	Низкий фон азотного удобрения	Высокий фон азотного удобрения
Аланин	0,71	1,21
Аргинин	0,46	0,61
Аспарагиновая	0,98	1,37
Цистин	0,14	0,22
Глутаминовая	1,15	1,77
Глицин	0,24	0,33
Гистидин	0,16	0,25
Изолейцин	0,27	0,44
Лейцин	0,71	1,43
Лизин	0,23	0,27
Метионин	0,17	0,22
Фенилаланин	0,31	0,55
Пролин	0,54	1,10
Серин	0,30	0,51
Треонин	0,38	0,53
Триптофан	0,09	0,113
Тирозин	0,28	0,47
Валин	0,57	0,81

СВЯЗЬ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ КУКУРУЗЫ С ДРУГИМИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ ПРОЦЕССАМИ

Корневое питание кукурузы тесно связано с другими физиологическими процессами — водным режимом, дыханием, фотосинтезом, ростом и развитием растений.

Исследования водного режима кукурузы на фоне варьирующего азотного питания и в разные периоды ее жизни, выявили ряд важных закономерностей (Бородулина, Кудрявцева, 1963). Азотное питание варьировалось от нормы азотных солей в питательной смеси Прянишникова до $\frac{1}{3}$ азота в этой же смеси. В том случае, когда растения испытывали только недостаток азота, а все остальные компоненты смеси Прянишникова были в норме, возникал ряд физиологических изменений, которые сохранялись в течение всего вегетационного периода и не снимались последующими азотными подкормками. Сущность этих изменений заключалась в повышенном содержании в растениях общего и белкового азота, общей и связанной воды. Такие растения были устойчивее к засухе и их початки раньше цвели. Наблюдалось вполне определенное соотношение между содержанием белкового азота в листьях и количеством в них связанной воды.

Коршунова (1958) изучала такие же взаимосвязи между почвенным питанием и водообменом в условиях Кулундской степи. Изучались изменения ряда функций при варьировании влажности и минерального питания. Установлено, что

при поливе значительно возрастает количество азота, подаваемого корневыми системами в надземные органы с пасоккой. Особенно возрастает в пасоке количество белкового азота, что является показателем высокой активности корней как органов синтеза (табл. 97).

Таблица 97

Количество различных форм азота, подаваемое корневой системой в надземные органы (мг на 1 растение за 12 ч сорт Днепронетровская)

Дата определения и фаза развития		Варианты опыта	Формы азота, мг на 1 растение			
			общий	минеральный	белковый	общий нитратн.
26/VI	Листообразование . . .	Контроль	0,387	0,219	0,168	2,13
		Полив	2,459	1,414	1,045	1,81
7/VII	Листообразование . . .	Контроль	2,640	1,918	0,722	1,92
		Полив	4,262	2,449	1,813	4,12
17/VII	Листообразование . . .	Контроль	1,166	0,792	0,374	9,63
		Полив	6,660	4,140	2,520	11,87
23/VII	Выметывание султанов	Контроль	0,288	0,166	0,122	—
		Полив	16,135	12,311	3,824	5,89
28/VII	Цветение	Контроль	0,678	0,414	0,264	1,63
		Полив	16,942	13,498	3,444	7,89
15/VIII	Налив зерна	Контроль	нет	нет	нет	—
		Полив	0,756	0,256	0,500	—

Эффективность минерального питания в зависимости от условий увлажнения изучали Дмитриенко, Дадыченко, Предко, Пшебенский (1965), установившие хорошо выраженную корреляцию между эффектом от удобрений и степенью увлажнения почв.

Применяя минеральные удобрения в сочетании с поливом, можно повысить продуктивность фотосинтеза в 2—2,5 раза, причем фотосинтетический аппарат растений в таких условиях функционирует более длительное время в течение суток и вегетационного периода; это свидетельствует о более рациональном его использовании.

Значение минерального питания как фактора регулирования водообмена растений подробно описано Алексеевым и Гусевым (1957). Их выводы в большей части применимы и к кукурузе.

Кроме уже указанных работ можно сослаться на исследования влияния на интенсивность транспирации калия, хлора и сульфат-иона, проведенное Роголевым (1958). Транспирация растений кукурузы, не получившей в составе удобрений

ний калия, значительно интенсивнее по сравнению с растениями, получившими калий. Проницаемость корневой системы для воды при недостатке калия увеличивается. В этом же направлении влияет, по-видимому, и сульфат-ион. Значительно тормозится процесс транспирации при наличии в среде хлора, вносимого в составе калийной соли.

Многие важные стороны связи минерального питания с водообменом у кукурузы раскрываются в значительном числе работ последних лет (Петин, Павлова, 1961; Петин, Берко, 1961; Володарский, Сыкало, 1963; Палладина, Жабицкий, 1965; Гончаренко, 1966; Устенко, Дудченко, 1966 и др.).

Исследовался также процесс поглощения кукурузой элементов минерального питания при сухове. Установлено (Андреева, 1964), что при сухове поглощение минеральных веществ и воды увеличивается. Особенно сильно возрастает поглощение фосфора (в 4—5 раз) и меньше — калия (примерно в 2 раза). Эти изменения связаны с глубокими изменениями обмена веществ, наблюдающимися при сухове.

Все эти исследования однозначно подтверждают неразрывную взаимосвязь водного и минерального питания растений; управление этой связью дает возможность с наибольшей эффективностью использовать как водные, так и минеральные ресурсы и создавать высокий урожай.

Подробно исследовал влияние минерального питания на важнейшие физиолого-биохимические процессы у кукурузы Землянухин (1960). Он установил, что на разных фонах минерального удобрения в растении меняется соотношение между свободной и связанной водой, причем азотные удобрения несколько увеличивают оводненность листьев, а фосфорные, наоборот, несколько уменьшают (табл. 98).

Таблица 98

Содержание свободной и связанной воды в листьях кукурузы на разных фонах минерального питания (°/о)

Вариант опыта	29/VI; 4-й лист		18/VIII; 10-й лист	
	свободная вода	связанная вода	свободная вода	связанная вода
О	69,60	12,20	58,65	10,65
N	69,55	16,05	57,85	12,55
P	64,25	18,55	53,40	15,20
NP	67,85	14,75	56,70	13,10

Удобрения положительно влияют на содержание хлорофилла — его количество возрастает от 1,023% на сухой вес в контроле без удобрений до 1,275% на фоне азотного питания и несколько меньше на фоне фосфорного (1,186%) и азот-

но-фосфорного (1,208%). На удобренных делянках дыхание растений идет несколько активнее, несколько активнее пероксидаза, каталаза и полифенолоксидаза; меняются также соотношения между разными формами сахаров в направлении некоторого увеличения сахарозы. Количество жиров у растений на изучавшихся в опыте фонах удобрения не изменялось. Урожай зерна и, следовательно, сбор белка был наивысшим на азотно-фосфорном удобрении.

КОРНЕВЫЕ ВЫДЕЛЕНИЯ И ИХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ

Теперь уже можно считать установленным, что поступление веществ через корни происходит одновременно с выделением веществ — неорганических и органических — в окружающую среду. Выделение веществ корневыми системами может стимулироваться при неблагоприятных условиях жизни растений — анаэробнозе, кислой реакции среды и др. Корневые выделения могут влиять на поступление минеральных веществ непосредственно или стимулировать жизнедеятельность микроорганизмов в прикорневой зоне, что тоже может способствовать улучшению или ухудшению процесса поглощения веществ. В составе корневых выделений обнаружены сахара, органические кислоты, ферменты, аминокислоты, токсины, витамины, неорганические ионы, растактивирующие и другие вещества. Из этого следует, что выделение веществ корнями — сложный процесс, свойственный живым клеткам (Кремнина, Пронин, 1965).

Гринева (1961) обнаружила в корневых выделениях кукурузы, в анаэробных условиях, сахара, органические и аминокислоты. Среди сахаров — глюкоза и фруктоза. В составе аминокислот — аланин, пролин, глутаминовая кислота, серин, треонин, аспарагиновая кислота и гистидин. Органические кислоты представлены в выделениях щавелевой, яблочной, лимонной, янтарной и фумаровой кислотами. Синтез этих кислот при анаэробнозе тормозится. Таким образом, корни кукурузы выделяют вещества, которые могут служить отличным источником питания для микроорганизмов почвы.

Корневые выделения служат также важным средством взаимосвязи отдельных растений при их совместном произрастании (Иванов, 1962). При выращивании кукурузы совместно с кормовыми бобами обнаружен взаимный обмен корневыми выделениями между компонентами смеси. Заслуживает внимания факт усиленного использования корневых выделений кукурузы клубеньковыми бактериями бобовых. Однако в связи с незначительным количеством выделений вряд ли можно предполагать, что они имеют большое трофическое значение, хотя некоторые исследователи и настаивают на этом (Власюк, Садуллаев, 1966).

Взаимовлияние кукурузы и кормовых бобов через газообразные выделения надземных органов незначительно и существенного значения, по-видимому, не имеет (Иванов, Якобсон, Фоменко, 1963, 1964).

Наблюдения, проведенные в разное время, показали, что на поверхности кончиков корней образуется слизистый чехол, являющийся, по-видимому, продуктом жизнедеятельности корней. Физиологическое назначение этих слизистых выделений пока неясно, но есть некоторые основания связывать их с поглотительной функцией корней. Так, Самцевич (1965) считает, что такого рода слизистые чехлы (по расчетам автора, кукуруза продуцирует за вегетационный период до 125 ц/га этой слизи) тормозят поступление питательных веществ в корни растения. Они токсичны и по химическому составу близки к гемицеллюлозам. Положительная функция этих слизистых образований, по мнению Самцевича, сводится к увлажнению почвы, по которой корни продвигаются в процессе роста, усреднению реакции прикорневого слоя почвы, оструктуриванию прилегающих к корням почвенных слоев, увеличению контакта между корнями, в частности между корневыми волосками и почвенными частицами. Точка зрения Самцевич не является общепринятой.

МЕТАБОЛИТЫ МИКРОБОВ ПОЧВЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ КУКУРУЗЫ

В тесной связи с проблемой корневых выделений и их физиологической роли находится вопрос о микробных метаболитах и их роли в общем обмене растений вообще и кукурузы в частности. Всем известно, что микроорганизмы являются неотъемлемой частью внешней среды растений. Связи растения с микробными организмами устанавливаются с момента набухания семян, когда продукты жизнедеятельности микробов проникают в семена и могут служить агентом, стимулирующим ростовые процессы проростков, начинающих активную жизнь. Микробные метаболиты — это сложный комплекс веществ, в том числе и физиологически активных. В числе последних можно указать на витамины, ауксины, гиббереллины.

Возняковская и Нуржанов (1965) показали, что микробные метаболиты в сочетании с гиббереллинами, а также взятые отдельно оказывают заметное действие на физиологические процессы в растениях кукурузы, активизируя некоторые ферментные системы, особенно инвертазу, положительно влияя на содержание хлорофилла и т. д. По некоторым данным, кукуруза под влиянием гиббереллина лучше ассимилирует элементы минерального питания — азот, фосфор, калий (Денисова и Лупинович, 1961).

Проблема трофических связей кукурузы с микроорганиз-

мами почвы, которую в разное время решали Шмук (1927), Демиденко (1928), Мешков (1947) и другие, как показывают исследования последних лет, все еще не решена и требует к себе большого внимания, так как, бесспорно, играет важную роль в жизни этого растения.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ

Еще Мазе (Maze, 1914) установил, что для нормального развития кукурузы необходимы марганец и цинк. Несколько раньше Агюлон (Aguhlon, 1910) установил необходимость бора. Эти результаты неоднократно подтверждались исследованиями зарубежных и отечественных ученых. Были открыты причины некоторых заболеваний кукурузы. Так, Барнет и Уорнер (Barnette, Warner, 1935) показали, что своеобразное заболевание — хлороз кукурузы, называемый часто «белая почка», — излечивается серноокислым цинком. У растений кукурузы наблюдаются три типа хлороза, возникающие по разным причинам. Так, хлороз типа *A* появляется в связи с недостатком магния, типа *B* — в связи с избытком натрия и, наконец, типа *B* — в связи с недостатком марганца. Характерными чертами хлороза типа *A* является наличие длинных хлоротичных полос, тянущихся по всему листу от основания до верхушки. Края таких полос имеют неправильные очертания. Листья кукурузы, больной хлорозом типа *B*, имеют такие же полосы, но они располагаются строго между жилками листа и поэтому имеют совершенно ровные края. Хлороз типа *B*, возникающий в связи с недостатком марганца, выражается вначале в виде появления отдельных хлоротичных пятен на листьях; эти пятна по мере роста растений и усиления марганцевого голодания сливаются в полосы, причем в средней части эти полосы нередко буреют, а ткани листа на этих участках разрушаются и отмирают.

При недостатке цинка у кукурузы возникает болезнь побеления верхушки. Начало этой болезни выражается в том, что нормально развивающиеся листья вдруг темнеют, приобретают характерный металлический блеск, покрываются налетом солей в результате испарения гутационной воды, обильно выделяющейся у таких растений. Через 3—5 дней наступает гибель растений. Эта болезнь встречается у кукурузы, растущей на выпаханых, давно возделываемых почвах, или на вновь осваиваемых малопродуктивных землях. Заболевание иногда бывает настолько тяжелым, что кукуруза совершенно не дает урожая. Излечить болезнь можно применением минеральных удобрений, содержащих серноокислый цинк из расчета 20 кг/га. Установлено, что после внесения в почву серноокислого цинка хлоротичные растения приобретают нормальную зеленую окраску, начинают хорошо расти и дают

урожаем зерна больший, чем при внесении любой другой удобри- тельной смеси, не содержащей цинка. Благоприятное дей- ствие на излечение этой болезни оказывает внесение навоза, компоста из листьев, птичьего помета, в золе которых имеет- ся цинк.

Кроме указанной болезни недостаток цинка в почве вы- зывает у растений кукурузы уже вскоре после появления всходов явления желтой полосатости листьев, переходящей в дальнейшем в межжилочный хлороз, с появлением характе- рных полос белой и желтой окраски. Верхушки, края и влага- лица старых листьев приобретают пурпурную окраску. Боль- ные растения имеют меньшие размеры, чем здоровые.

При недостатке цинка изменяется ход поглощения эле- ментов минерального питания и количественные соотношения между ними (Viets, Boawn, Grawford, Nelson, 1953). Так, у растений кукурузы, страдающих от недостатка цинка, наблю- дается повышенное содержание калия и фосфора в нижних листьях. При опрыскивании листьев 0,5% -ным раствором сер- нокислового цинка в сочетании с азотным удобрением, увели- чивалось содержание цинка в листьях растений и повышался урожай кукурузы до уровня растений, получивших все необ- ходимое в нормальном количестве.

Положительное влияние микроэлементов на урожай зерна кукурузы в Ставрополье экспериментально показал Сивцев (1956). В течение двух лет были получены значительные при- бавки урожая от применения микроэлементов в качестве удобрений (табл. 99).

Таблица 99
Влияние микроэлементов на урожай кукурузы

Вариант опыта	Урожай куку- рузы, ц/га в початках (среднее за 2 года)
Контроль	54,7
Внесен Mn	58,4
Внесен Mo	58,0
Внесен B	60,8
Внесен Zn	60,3

О положительном влиянии обработки семян кукурузы растворами солей микроэлементов на урожай свидетельству- ют опыты Добролюбского (1958). Семена замачивали в тече- ние 24 ч в растворах солей следующих концентраций: $ZnSO_4$ или $MnSO_4$ — 0,03—0,05%; H_3BO_3 — 0,005—0,002%; $CuSO_4$ — 0,001—0,01%; $CaSO_4$ — 0,0005—0,002%.

Затем семена высушивались до нормального увлажнения. Урожай початков в результате такой обработки повысился в

некоторых случаях до 13 ц/га. Отмечено также повышение холодостойкости растений.

Микроэлементам как важному фактору воздействия на растительный организм в последние годы уделяется все возрастающее внимание. Это справедливо и по отношению к растениям кукурузы, которая нередко была объектом полевых и лабораторных исследований.

Немалое значение для эффективного использования микроэлементов имеет правильный способ их применения. Березницкая (1959) провела сравнительное изучение влияния на урожай кукурузы трех способов применения таких микроэлементов, как медь, кобальт и бор. Применялось: 1) внесение микроэлементов в почву из расчета 5 мг/кг почвы; 2) намачивание семян в растворах солей указанных микроэлементов (концентрация 10—20 мг/л); 3) обкатывание семян в солях микроэлементов, смешанных с тонкоразмолотым песком.

Наибольшее повышение урожая кукурузы отмечено в опытах с медью, особенно при внесении ее в почву. Намачивание семян и обкатывание были менее эффективны.

Для такой культуры, как пшеница, все три способа применения микроэлементов оказались одинаково эффективными.

Школьник и Абдурашитов (1958) обрабатывали семена кукурузы микроэлементами: бором, марганцем, цинком, медью, молибденом и использовали эти элементы для некорневой подкормки. Было обнаружено положительное действие всех указанных микроэлементов на накопление сахаров в початках в целом и их отдельных частях, уменьшение растворимых углеводов в листьях и стеблях. Возможно, что последнее связано с более быстрым оттоком углеводов в формирующиеся початки.

Несколько позже Школьник и Абдурашитов (1961) установили, что намачивание семян в растворах: H_3BO_3 — 0,2 г/л; $(NH_4)_2MoO_4$ — 0,25 г/л; $MnSO_4$ — 0,5 г/л; $CuSO_4$ — 0,04 г/л; $ZnSO_4$ — 0,2 г/л — в течение 24 ч, а также две некорневые подкормки: в фазе 6 листьев и в фазе выбрасывания метелок — заметно влияют на ряд физиологических функций растений кукурузы.

Прежде всего ускоряется развитие растений на 5—12 дней (максимально — под влиянием цинка и минимально — молибдена). Заметно подавляется дыхание после фазы цветения. До этой фазы в некоторых случаях дыхание усиливалось.

Значительные изменения наблюдаются в активности ферментов — пероксидазы, полифенолоксидазы и аскорбиноксидазы. Увеличивается содержание аскорбиновой кислоты во все фазы развития кукурузы с максимумом при переходе к репродуктивному развитию. Таким образом, установлено вполне определенное влияние микроэлементов на окислительно-восстановительные процессы и через них на темпы разви-

тия растений кукурузы. При добавлении бора к питательной смеси у кукурузы значительно возрастает активность ауксинов и фермента ауксиноксидазы. Изменяется также соотношение свободных и связанных ауксинов (Школьник, Крупникова, Дмитриева, 1964).

Разностороннее влияние микроэлементов (меди, бора, марганца, цинка, молибдена) на биохимические особенности и продуктивность кукурузы подтверждается и исследованиями Жизневской (1959). Она отмечает высокую отзывчивость на внесение меди кукурузы, возделываемой на торфяных почвах Латвийской ССР. Урожай кукурузы в этом случае повышается на 50—70%, а початков даже на 87%.

Развитие кукурузы и образование початков при этом ускоряется. При возделывании кукурузы на дерново-подзолистых почвах внесение меди также положительно влияет на урожай, но несколько слабее. Наиболее эффективным является внесение меди непосредственно в почву, затем обработка семян растворами и, наконец, некорневые подкормки растений кукурузы.

Бор дает положительный эффект на торфяных почвах — повышается урожай, ускоряется созревание початков, возрастает зеленая масса кукурузы. Однако по сравнению с медью бор менее эффективен, так же как марганец и цинк.

В опытах с молибденом определенного эффекта не обнаружено.

Физиолого-биохимические процессы в растениях кукурузы под воздействием микроэлементов значительно нарушаются. Активизируются окислительные ферменты, возрастает содержание зеленых пигментов и т. д. Данные, полученные Жизневской, были подтверждены в части, касающейся меди, исследованиями Пэйве, Жизневской, Крауя (1961).

На черноземно-луговой почве изучалось влияние марганца и бора на фоне органического удобрения на урожай и развитие кукурузы (Власюк, Карась, 1965). На фоне удобрения навозом 20 т/га, марганец в количестве 5 кг/га благоприятно влиял на урожай. Бор положительно влияет на поступление марганца в растения, особенно в зерно кукурузы.

Применение молибдена и магния, но только в пределах определенных доз, усиливает активность фермента нитратредуктазы. Повышенные дозы не только не стимулируют активность фермента и рост кукурузы, но даже отрицательно влияют на них (Старцева, 1964; Мохова, Дудник, 1964).

На основании сказанного о значении микроэлементов в жизни растений кукурузы можно сделать вывод о том, что использование их является очень большим и важным резервом повышения урожая кукурузы, улучшения его качества. Чтобы этот резерв был использован, необходимо дальнейшее, более тщательное и подробное изучение методов использова-

ния микроэлементов, их специфического влияния на растения и разработка на этой основе наиболее эффективных агротехнических рекомендаций.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ АГРОТЕХНИКИ УДОБРЕНИЙ КУКУРУЗЫ

Эффективность использования элементов минерального питания кукурузы немало зависит от правильного применения удобрений, в виде которых эти элементы вносятся в почву. Рассмотренные нами материалы по физиологии почвенного питания могут использоваться как научная физиологическая основа применения удобрений под кукурузу. Первое требование, вытекающее из этих данных, заключается в том, что кукурузе необходимо минеральное питание на протяжении всей жизни. Следовательно способы применения удобрений должны включать не только предпосевное внесение органических и минеральных веществ, но и систему корневых и корневых подкормок в наиболее важные периоды жизни растений. При этом следует учитывать, что некоторые важные элементы, например фосфор, попадая в почву в виде легкодоступных растению соединений, постепенно превращаются в трудноусвояемые, малодоступные формы.

Сочетание минеральных удобрений с органическими оказывает положительное влияние на использование кукурузой элементов минерального питания. В связи с этим представляют значительный интерес результаты опытов Гулякина и Смирнова (1956), применивших меченый фосфор для решения вопроса о наиболее эффективных способах внесения удобрений (табл. 100).

Таблица 100

Влияние доз перегноя на поступление в растения кукурузы фосфора суперфосфата (тыс. импульсов в 1 мин на растение)

Дозы удобрений (ц/га) и способы их заделки	Дата определения					
	27/VI	2/VII	7/VII	17/VII	27/VIII	30/VIII
3 ц суперфосфата под культиватор	0,018	0,076	—	0,57	2,94	28,14
3 ц суперфосфата и 3 ц перегноя под культиватор	0,023	0,079	0,24	0,79	4,13	—
3 ц суперфосфата и 50 ц перегноя под культиватор	0,032	0,014	0,19	0,63	3,74	33,92
3 ц суперфосфата и 3 ц перегноя в лунки	1,39	4,20	6,04	16,32	27,19	181,07
3 ц суперфосфата и 50 ц перегноя в лунки	1,34	3,58	10,67	21,93	31,76	132,23

Из приведенных данных видно, что при внесении в почву перегноя фосфор суперфосфата лучше используется кукурузой.

зой, особенно при внесении обоих компонентов в лунки. Важно отметить, что эффективность невысоких доз перегноя (3 ц/га) при внесении в лунки не уступает высоким (50 ц/га), а иногда и выше их.

Пугачев (1961) изучал эффективность минеральных удобрений при внесении их: а) в смеси с семенами при посеве; б) сбоку от семян; в) при посеве в лунки смеси органических и минеральных удобрений; г) сложных и концентрированных удобрений в смеси с семенами.

Он наблюдал отрицательное действие удобрений, внесенных при посеве с семенами, на всхожесть семян. Особенно сильно снижалась полевая всхожесть и энергия прорастания семян при применении азотных удобрений, и несколько слабее — калийных. При повышении доз обоих видов удобрений их отрицательное действие на семена усиливалось. Фосфорное удобрение (суперфосфат) несколько тормозило появление всходов, но всхожесть семян под их влиянием изменялась мало.

При внесении удобрений сбоку от семян на глубину 5—7 см полевая всхожесть семян была лучшей, чем при внесении вместе с семенами. При внесении вместе с семенами сложных удобрений (аммофос), указанные выше отрицательные явления не наблюдались. Эффективность сложных удобрений подтверждает своими исследованиями Туртуряну (1965). На предкавказских карбонатных черноземах Пугачев получил при использовании высоких доз удобрений существенные прибавки урожая початков (от 4 до 18 ц/га) по сравнению с неудобренными участками; этим доказана несостоятельность утверждений, что удобрения на этих почвах не эффективны.

Показано также, что удобрения являются важным фактором регулирования химического состава растений.

Почвенное питание кукурузы, возделываемой на дерново-подзолистых и других почвах, характеризуется своими особенностями (Афендулов, 1966; Климашевский, 1966, 1966а и др.). В связи с тем что в указанных работах вопросы применения удобрений (способы, дозировки, сочетания отдельных форм удобрений для разных сортов и др.) рассмотрены подробно и всесторонне, а также в связи с крайне ограниченным объемом книги, мы на этих вопросах останавливаться не будем, а интересующихся ими отсылаем к указанным источникам.

В последние годы настойчиво изучается возможность создания комплексных, сложных удобрений, но определенных выводов в этой области, в частности, применительно к кукурузе еще нет (Блюм, 1966; Афендулов, 1966 и др.).

Краткая характеристика проблемы минерального питания растений кукурузы, данная нами, далеко не исчерпывает всех

материалов, появившихся в этой области за последние 5—10 лет. Мы стремились к тому, чтобы в сжатом виде показать всю сложность взаимодействия растений с условиями их культивирования, в частности, с почвенными условиями, определяющими процесс минерального питания, а также с другими внешними и внутренними факторами. Необходимо дальнейшее исследование значения отдельных элементов в жизни растений, закономерностей их поступления и превращения в растительном организме, в данном случае в организме кукурузы, а также исследование взаимосвязей с микроорганизмами, играющими важную роль в процессе взаимодействия растений с почвенными условиями. Все эти и многие другие вопросы, с разной степенью подробности рассмотренные нами, имеют важное значение для разработки теории и практики почвенного питания кукурузы, а значит, практики ее культуры в тех масштабах, которые характерны для нашей страны.

ФИЗИОЛОГИЯ ВОДООБМЕНА РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ

Учение о водообмене растений включает обширный круг проблем: добывания и расходования воды растениями, передвижения воды по проводящим путям, обмена внешней воды с водой, находящейся в организме, приспособления растений к длительному недостатку или избытку воды и устойчивости к этим неблагоприятным условиям и др.

ДОБЫВАНИЕ ВОДЫ РАСТЕНИЯМИ

Для того чтобы растение нормально росло и развивалось, его ткани должны быть полностью насыщены водой. Достигнуть этого нелегко потому, что значительная часть растений находится в воздушной среде, имеющей постоянно некоторый дефицит влаги, что вызывает непрерывную потерю воды растениями и в связи с этим — необходимость ее пополнения.

Процесс добывания воды начинается с момента посева семян в почву и вступления их в сложные взаимоотношения с этой средой обитания.

Прорастание семени — первый процесс, являющийся наглядным выражением активных связей организма с водой. Вода, стимулируя прорастание семени, стимулирует в нем тем самым процессы дыхания, превращения запасных веществ, активизирует ферментные системы и физиологически активные вещества. Одновременно с нарастанием интенсивности всех указанных выше процессов происходит заметное увеличение содержания воды в организме, перешедшем к активной жизни.

Необходимо сказать, что, несмотря на явную необходимость воды для прорастания семян, остаются все еще мало изученными пути поглощения и распределения воды в семени, не определены с достаточной точностью количества воды, необходимые для его прорастания.

Между воздушно-сухой почвой и воздушно-сухими семе-

нами устанавливается динамическое равновесие в отношении содержания воды, определяемое действием водоудерживающих сил, достигающих уровня 1000 атм в каждом из объектов. При некотором увеличении влажности почвы семена начинают поглощать воду до установления равновесия на другом уровне величин водоудерживающих сил. При увеличении влажности воздушно-сухой почвы на 3,5%, ее водоудерживающая сила снижается до 375 атм, в связи с чем для семени открывается возможность поглотить некоторое количество воды. При увеличении влажности воздушно-сухой почвы на 6% ее водоудерживающая сила снижается до уровня 130 атм, а на 11% — до 22,4 атм. При влажности почвы 13,3% ее водоудерживающая сила равна лишь 4 атм. Проверка этих величин на различных типах почв дала аналогичные результаты. Исключение составлял лишь песок, что, однако, не меняет оценки общих закономерностей, объясняющих динамику поглощения воды семенами.

Стайлс (Stiles, 1948) в своем исследовании приводит данные, полученные рядом авторов, о количестве воды, поглощаемой семенами разных видов растений, о наименьшем предельном уровне влаги в почве, еще доступной семенам, о факторах, влияющих на поглощение воды, из которых на первом месте стоит температура. Стайлс (Stiles, 1948) установил, что скорость поглощения воды разными частями семени неодинакова (табл. 101); он считает, что органом, транспортирующим воду из внешней среды внутрь семени, является семенная кожура. Поглощение воды семенной кожурой, по мнению этого исследователя, происходит пассивно, на основе процесса набухания, и зависит от гигроскопических особенностей тканей кожуры.

Таблица 101

Поглощение воды прорастающими семенами кукурузы

Время от начала прорастания, часы	Все семя		Части семени			
	грамм воды на одно семя	процентное содержание воды на сухой вес	зародыш	семядоля	эндосперм	околоплодник
0	0,0575	12,98	10,52	9,27	13,80	9,67
24	0,3185	64,36	187,12	143,88	46,20	155,43
48	0,3577	76,76	576,08	148,39	49,71	145,09
72	0,5608	132,54	905,29	205,45	50,77	142,34
96	0,8383	228,57	1 092,74	242,31	86,08	194,01

Что касается эндосперма, то он служит прежде всего резервуаром для запасов воды в семени. Сила, определяющая поглощение воды эндоспермом, зависит от его коллоидальной, гидрофильной природы, следовательно, от его средств к воде.

Зародыш — главная часть семени и именно к нему поступает относительно большее количество воды, содержание которой в нем во много раз превышает содержание воды в остальных частях семени.

Некоторые особенности поглощения воды семенами кукурузы были исследованы Ермиловым (1960). Он обнаружил, что семена кукурузы с зародышем и без зародыша поглощают воду с разной скоростью и в разном количестве. В его опытах, через 92 ч после начала набухания, семя с зародышем поглотило 165,6 мг воды, что составило 64,8% к абсолютно сухому весу семени; семя без зародыша поглотило лишь 117,5 мг воды, или 51,7% от сухого веса семени. Отсюда следует, что наличие зародыша значительно увеличивает поглощение воды семенами. Ускорение поглощения воды семенами с зародышем совпадает с переходом последнего к активной жизнедеятельности.

Ермилов показал также, что поглощение воды семенами зависит от температуры (табл. 102).

Таблица 102

Поглощение воды отдельными частями семян кукурузы при разной температуре (°/о к абсолютно сухому весу)

Часы от начала набухания	Все семя		Эндосперм		Щиток		Зародыш	
	22°	7°	22°	7°	22°	7°	22°	7°
0	12,7	12,7	12,9	12,9	10,4	10,4	9,6	9,6
3	23,4	—	18,6	—	27,8	—	10,1	—
6	—	18,7	—	20,5	—	18,8	—	24,5
7	31,1	—	26,8	—	49,1	—	43,6	—
24	52,4	41,6	42,6	37,6	120,1	70,7	126,7	83,3
46	63,9	—	43,1	—	142,9	—	511,2	—
48	—	45,6	—	39,2	—	91,0	—	144,0

На основании анализа приведенных данных можно высказать предположение, что процесс поглощения воды семенами кукурузы делится на 2 фазы:

а) начальная, когда вода поглощается главным образом за счет набухания; б) завершающая, когда вода поступает в семя в связи с активной деятельностью зародыша. Резкое снижение поглощения воды при температуре 7° связано, по видимому, с тем, что при этой температуре не происходит передвижения веществ из эндосперма в щиток и зародыш, что тормозит пробуждение зародыша к активной жизни, а это, в свою очередь, снижает скорость поступления воды, как об этом упоминалось выше.

Скорость поглощения воды семенами кукурузы в зависимости от температуры не укладывается в рамки закономерностей, свойственных химическим процессам. Так, по данным К. Шулл и С. Шулл (С. Shull и S. Shull, 1924), скорость по-

глощения воды семенами при повышении температуры от 5 до 55° увеличивалась в 8 раз, а согласно представлениям о Q_{10} для химических процессов, она должна была бы увеличиться в 32 раза.

Температурный коэффициент (Q_{10}) поглощения воды семенами кукурузы в пределах температуры от +5 до +50° оказался равным 1,537.

Установлено, что имеются различия в содержании воды, необходимым для прорастания семян разных сортов кукурузы, хотя общие закономерности поглощения воды отдельными частями семени одинаковы для всех ее сортов.

Прорастание семени является выражением того, что точка роста зародыша перешла в состояние активной жизнедеятельности. При этом происходит деление клеток, сопровождающееся увеличением количества протоплазмы. Вслед за делением клеток идет их растяжение и дальше — дифференцировка, т. е. образование специализированных тканей. Все эти процессы, следующие друг за другом, зависят прежде всего от нормального обеспечения точки роста водой и могут ускоряться или замедляться под воздействием факторов внешней среды.

Процесс прорастания семян кукурузы, как и семян многих других растений, в нормальных условиях завершается формированием растений со всеми свойственными ему органами и функциями. Функция обеспечения растений водой неразрывно связана с развитием корневой системы и ее нормальной жизнедеятельностью.

Поглощение воды растениями в значительной мере зависит от осмотических явлений и связанных с ними реальных осмотических сил, свойственных растительному организму в целом и его корневой системе.

Известно, что поглощение воды определяется в конечном счете взаимодействием корневой системы (поглощающей и выталкивающей воду в проводящие сосуды стебля) с листьями, испаряющими воду и благодаря этому присасывающими новые ее количества из проводящих сосудов. Вода, находящаяся в проводящей системе в виде сплошных водных тяжей, обладающих громадными силами сцепления между молекулами, поднимается вверх под действием сил присасывания, развиваемых испаряющими органами. Таким образом, создается своеобразная система, в которой синхронно действуют нагнетающие силы корней и присасывающие силы листьев, чем и обеспечивается постоянный поток больших количеств воды, проходящей через растения кукурузы в течение вегетационного периода¹.

¹ Следует сказать, что поглощение и расходование воды растением не укладывается полностью в эту схему. За последнее время установлено, что добывание воды растениями зависит от многих факторов и яв-

Различные типы корней, входящие в мощно развитую корневую систему кукурузы, по-разному поглощают воду в зависимости и от особенностей строения и от возраста.

Первичные зародышевые корни поглощают воду на всем протяжении жизни растений кукурузы, однако во второй половине вегетации преимущественную роль в обеспечении растений водой играют узловые корни (Волынкин, 1961). Это важное наблюдение в основном было подтверждено в экспериментах Берко (1963).

В фазе выметывания султанов, очень критической в жизни кукурузы, корневая система состоит преимущественно из узловых корней и от их функциональной деятельности, в частности, от возможности получить и поглотить достаточное количество воды зависит величина урожая кукурузы.

Влияние осмотических сил субстрата на поступление воды в корневую систему кукурузы изучалось Хейуорд и Спурр (Hayward и Spurr, 1943). В опытах по поглощению воды использовались три раствора, величина осмотического давления которых была равна 0,8; 2,8; 4,8 *атм*. Скорость поглощения воды определялась на разном удалении от кончика корня с помощью потометров. Примененная методика позволяла учитывать скорость поступления воды за короткие промежутки времени на малых участках корня. В одном из вариантов опыта растения готовились постепенно (закалялись) путем предварительного выдерживания на растворах, осмотическое давление которых повышалось ежедневно на 0,5 *атм* до уровня 2,8 или 4,8 *атм*. В результате было установлено, что увеличение осмотического давления субстрата уменьшает скорость поступления воды в корни растений, а закалка смягчает влияние возрастающего осмотического давления субстрата на скорость поступления воды (табл. 103).

Кроме указанных опытов был проведен опыт по изучению влияния удаления надземных частей кукурузы (декапитация) на скорость поступления воды в корни растений. Оказалось, что декапитированные растения поглощают воду со скоростью меньшей нередко в 2—3 раза по сравнению с целыми. Особенно значительное снижение скорости поступления воды в этих опытах наблюдалось при осмотическом давлении раствора 0,8 *атм*. Тем самым были подтверждены данные, полученные в других исследованиях, согласно которым поступление воды в корни, отделенные от надземных органов, заметно уменьшается за счет исключения сил сосания листьев, возни-

ляется сложным физиологическим процессом, в котором наряду с осмотическими явлениями важную роль играют внутренние активные факторы, природа которых недостаточно ясна; очевидно, они самым непосредственным образом связаны с общей физиологической деятельностью организма, в частности с окислительно-восстановительными процессами, и в первую очередь с процессом дыхания.

Средняя скорость поступления воды в незакаленные и закаленные корни кукурузы при разном осмотическом давлении

Расстояние от кончика корня, см	Вариант и осмотическое давление								
	контроль: (0,8 атм), поступление воды $\text{мм}^3/\text{мм}^2/\text{час}$	осмотическое давление = 2,8 атм				осмотическое давление = 4,8 атм			
		незакаленные корни		закаленные корни		незакаленные корни		закаленные корни	
		поступление воды, $\text{мм}^3/\text{мм}^2/\text{ч}$	% уменьшения от контроля	поступление воды, $\text{мм}^3/\text{мм}^2/\text{ч}$	% уменьшения от контроля	поступление воды, $\text{мм}^3/\text{мм}^2/\text{ч}$	% уменьшения от контроля	поступление воды, $\text{мм}^3/\text{мм}^2/\text{ч}$	% уменьшения от контроля
10 . .	0,249	0,075	70	0,102	59	0,030	88	0,065	74
6 . .	0,211	0,086	59	0,123	42	0,023	89	0,066	69
2 . .	0,038	0,010	74	0,024	37	0,003	92	0,024	37

кающих вследствие транспирации (табл. 104). При большем удалении от кончика корня к зонам, где уже происходит разрушение эпидермальных клеток, их старение и лигнификация, скорость поступления воды уменьшается.

Хейуорд и Спурр (Hayward и Sprigg, 1944) изучали также влияние различных концентраций органических и неорганиче-

Таблица 104

Влияние декапитации на поступление воды в корни растений кукурузы

Вариант и осмотическое давление субстрата	Поступление воды ($\text{мм}^3/\text{мм}^2/\text{ч}$) на разных расстояниях от кончика корня						Среднее для расстояний 10 и 6 см от кончика корня	
	10 см		6 см		2 см			
	целые растения	декапитированные	целые растения	декапитированные	целые растения	декапитированные	целые растения	декапитированные
Контроль, 0,8 атм	0,249	0,052	0,211	0,061	0,038	0,022	0,229	0,057
2,8 атм	0,075	0,034	0,086	0,063	0,010	0,020	0,081	0,044
4,8 атм	0,030	0,014	0,023	0,010	0,003	0,010	0,027	0,012

Данные, приведенные в табл. 103 и 107, дают основание считать, что наиболее интенсивно поглощают воду части корня, удаленные от его кончика на 10 и 6 см, т. е. уже полностью сформировавшиеся с окончательно дифференцированными тканями.

ских веществ на поступление воды в корни кукурузы. Установлено, что поступление воды в растение зависит от характера обмена веществ в корнях (в частности, от резерва углеводов), а также от возрастных различий корневых систем. Дополнительно к сказанному выше установлено, что осмотическое давление опытного раствора — 6,8 атм — явилось при-

чиной полного прекращения поступления воды в корни кукурузы, а в некоторых случаях даже наблюдалось выделение значительных количеств воды из корней в раствор.

Розене и Уолтхолл (Rosene и Walthall, 1949), используя микропотометры для измерения скорости поглощения воды отдельными корневыми волосками, установили, что корневые волоски кукурузы, при расчете на одинаковую поверхность, поглощают воду со скоростью, превышающей в 3—6 раз скорость поглощения воды корневыми волосками ячменя, овса, пшеницы.

Большой теоретический и практический интерес представляет вопрос о предельном уровне почвенной влаги, при котором еще возможно поглощение воды растением и его рост. По наблюдениям Девиса (Davis, 1941), растения кукурузы прекращают рост, если процентное содержание влаги в почве ниже 9,5; при содержании влаги 6,7% наблюдается завядание растений. Следовательно, кукуруза прекращает рост при наличии в почве 3% доступной растением влаги.

Поглощение воды корнями кукурузы идет быстрее из почвы, находящейся в непосредственной близости от растения, и эти участки почвы скорее высыхиваются, в то время как более далекие участки ее иссушаются медленнее.

На глубоко проницаемой, хорошо дренированной почве корни кукурузы могут использовать влагу, находящуюся на глубине 150 и более сантиметров (Рассел и Даниелсон, 1957).

Интенсивность поглощения воды корнями кукурузы зависит также от аэрации, обеспечения их необходимым количеством кислорода. Это значит, что лучшими для культивирования кукурузы являются почвы с хорошей воздухопроницаемостью, не заплывающие, с низким уровнем грунтовых вод.

Активация процесса поглощения воды наблюдается при сухове; при этом одновременно увеличивается расходование воды, что защищает листья кукурузы от перегрева и высыхания (Андреева, 1964).

Большое влияние на процесс активного поглощения воды корнями кукурузы оказывает минеральное питание растений.

Петинов и Павлов (1961) установили, что под влиянием азотной подкормки поглощение воды корнями кукурузы заметно усиливается. Это усиление особенно значительно в том случае, когда подкормки даются по низкому фону азотного питания. Такое влияние азотной подкормки не связано с изменением водного режима листьев кукурузы: усиление поглощения воды корнями наблюдается и в том случае, когда дается растениям после удаления (срезания) их надземной части.

Активацию поглощения воды кукурузой с помощью минеральных удобрений необходимо рассматривать как активный физиологический процесс, так как одновременно повышается интенсивность дыхания корней, что также объясняется погло-

шением ионов. Поглощение воды особенно усиливается в том случае, если подкормка дается в виде нитратного азота. Действие аммиачного азота оказывается гораздо более слабым. Еще более слабым оказывается влияние фосфорных подкормок. Как и в случае азотных, фосфорные подкормки заметнее усиливают поглощение воды, если они даются по фону, в отношении фосфора, фону почвенного питания.

Как уже было сказано, процесс поглощения воды корнями определяется не только осмотическими закономерностями, но зависит и от целого ряда других причин. В последние годы, благодаря использованию в экспериментах тяжелой воды (D_2O) удалось показать, что вся вода, содержащаяся в тканях растений, может обмениваться с водой окружающей среды — почвы и воздуха (Самуилов, Ефремов, 1962). Такой водообмен осуществляется корнями и надземными органами растения. Какова его роль в общих процессах водообмена растений пока полностью не выяснено. Важно то, что эти наблюдения вызывают необходимость внимательно откорректировать установившиеся представления о процессах водообмена растений.

Тесную зависимость поглощения воды и окислительно-восстановительных процессов, в частности, дыхания, а также азотного метаболизма установили в своих исследованиях Петин и Гринева (1962), Гринева (1964). Было показано, что поглощение воды корнями кукурузы резко подавляется в атмосфере CO . Одновременно подавляется и транспирация. На свету эффект воздействия CO несколько ослабляется. Из этих наблюдений был сделан вывод о том, что ингибирование железо- и медьсодержащих оксидаз снижает водопоглощительную активность корней растений. Однако этот вывод необходимо еще уточнить, так как ряд фактов требует очень внимательного анализа и дополнительного объяснения. К числу таких фактов относится то, что при ингибировании цитохромоксидазы — важнейшего звена в системе ферментов дыхания — поглощение воды корнями кукурузы не изменяется. Дифенол-протокатеховая кислота влияет на поглощение воды угнетающе, но интенсивность дыхания при этом почти не изменяется. Все это свидетельствует о том, что зависимость поглощения воды от метаболических процессов, протекающих в растениях кукурузы, весьма сложна. Это справедливо не только по отношению к метаболическим процессам, происходящим с углеводами, но и к процессам белкового обмена.

РАСХОДОВАНИЕ ВОДЫ РАСТЕНИЯМИ

Процесс расходования воды осуществляется через листья с их сильно развитой сосудистой системой, устьичным аппа-

ра́том и системой межклетников, пронизывающей ткань мезофилла листа, в особенности губчатую паренхиму.

Устьища у растений кукурузы расположены на нижней и верхней стороне листа. Количество их значительно и составляет примерно 16—17 тыс. на 1 см² площади листа на обеих его сторонах. На одном среднем растении кукурузы насчитывается свыше 100 млн. устьиц. Несмотря на большое количество устьиц, они занимают лишь около 1% всей листовой поверхности. В условиях длительной засухи устьичный аппарат растений кукурузы значительно повреждается, и работа его не нормализуется после восстановления оптимальных условий водоснабжения и восстановления тургора листьев. Возможно, что повреждение устьичного аппарата делает кукурузу более чувствительной к недостатку воды в разные периоды своего развития (Главер, 1959).

Количество воды, расходуемой растениями кукурузы, очень велико. Принято считать, что одно растение кукурузы средних размеров за вегетационный период испаряет около 200 кг воды. Если считать, что средняя густота стояния кукурузы составляет около 40 тыс. растений на 1 га, то в течение вегетационного периода с площади посева, равной одному гектару, будет испаряться около 8 млн. кг воды, или 8000 т, т. е. около одного кубометра на каждый квадратный метр площади посева. Конечно, это возможно лишь при весьма благоприятных условиях обеспечения водой, которые в полевых условиях встречаются довольно редко. Однако указанные расчеты дают представление об оптимальных условиях водоснабжения и в известной степени характеризуют потребность растений кукурузы в воде.

Водный режим растений кукурузы изучал весьма основательно Максимов (1952) с сотрудниками. Его данные о суточном ходе испарения воды растениями кукурузы представлены в табл. 105.

Таблица 105

Суточный ход испарения воды у кукурузы

Дата определений	Часы суток							
	5—7	7—9	9—11	11—13	13—15	15—17	17—19	19—5
8/VII	—	54	78	100	93	58	20	2
9/VII	31	—	87	100	101	52	—	—

Примечание. За 100 принята транспирация в полуденные часы (между 11—13 ч); по этой величине рассчитаны относительные величины транспирации в другие часы суток.—С. А.

Дневной ход транспирации растений кукурузы существенно изменяется в условиях полива. В этом случае максимум транспирации сдвигается на более поздние часы (13—15), в то время как у неполиваемых растений этот максимум наблюдается между 9—11 или реже между 11—13 ч.

Различия между транспирацией поливаемых и неполиваемых растений выступают еще более резко при жаркой погоде.

Сопоставление дневного хода транспирации у поливаемых и неполиваемых растений кукурузы с состоянием устьичного аппарата показывает, что при большом содержании воды устьица растений дольше находятся в открытом состоянии в течение дня; это повышает продуктивность фотосинтеза, а следовательно, приводит к значительно большему накоплению сухого вещества в растении.

Процесс транспирации у кукурузы зависит от многих условий.

При недостатке калия в питательной среде транспирация сильно возрастает (Рогалев, 1958). По-видимому, это связано со снижением водоудерживающих сил в тканях транспирирующих органов. Особенно сильно возрастает транспирация кукурузы в условиях калийного голодания в период быстрого нарастания вегетативных органов.

Если в питательной среде находится хлор, то транспирация сильно тормозится. Причину этого торможения Рогалев не объясняет.

Существенно изменяется процесс транспирации под влиянием подкормок азотом (Петин и Павлов, 1961). Выше были изложены данные, согласно которым подкормки азотом усиливают поглощение воды корнями кукурузы. Одновременно с усиленным поглощением воды возрастает и интенсивность транспирации (табл. 106).

Таблица 106

Транспирация растений кукурузы (мл на одно растение за сутки)

Вариант опыта	Даты опытов	
	5-6/VIII	7-8/VIII
Целые растения; без подкормки . .	128,0	120,8
Целые растения; подкормка азотом	152,2	155,8
Растения без корней; без подкормки	69,8	45,2
Растения без корней; подкормка азотом	52,5	30,0

Петин и Павлов объясняют полученные данные различной реакцией корней и листьев на азотную подкормку — корни при этом активнее поглощают воду, а листья снижают

транспирацию. Более вероятным объяснением является то, что растения, лишённые корней, были лишены и постоянного притока воды, что привело к нарушению всего водообмена листьев и, в частности, транспирации.

Приведенные данные (табл. 106) показывают, что расходование воды растениями определяется не только водным режимом листьев, но и активной деятельностью корневых систем, связанной с поглощением воды и минеральных веществ и метаболизацией последних.

Температуры почвы и воздуха положительно коррелируют с интенсивностью расходования воды растением (Коровин и Новицкая, 1962). Влияние температуры на транспирацию различных сортов кукурузы в период цветения изучал Гадар (1956). Сравнивались один из сортов и гибрид кукурузы, отличавшийся более мощным развитием и более поздними сроками созревания. Установлена положительная корреляция между транспирацией и возрастом температуры. Более крутой подъем интенсивности транспирации в зависимости от температуры наблюдался у растений исследуемого сорта. Гибрид расходовал воду менее интенсивно, особенно при температуре, близкой к 40°. При температуре ниже 16° интенсивность транспирации была незначительной и различий между сортом и гибридом не наблюдалось. Гадар пришел к выводу, что транспирация практически не связана с фенологическими фазами развития растений. Он считает также, что гибриды более экономно расходуют воду, чем и объясняется их большая устойчивость к засухе.

О том, насколько экономно растения расходуют воду, нередко судят по величине транспирационного коэффициента.

Определения этой физиологической характеристики водного обмена растений у кукурузы дают основание для вывода о более экономном расходовании воды кукурузой по сравнению с другими злаками (табл. 107). Результаты наблюдений, приведенные в таблице, были получены вегетационным методом, а затем подтверждены в полевом опыте.

Отклонения от приведенных величин транспирационных коэффициентов бывают значительными в зависимости от времени года, климатических условий и других факторов, но соотношение этих величин, полученных для разных культур, в основном сохраняется таким, каким оно представлено в табл. 107, составленной по данным, взятым из работ Максимова и Александрова.

Удобрение является мощным фактором, определяющим в значительной степени экономность использования воды растениями. При внесении удобрений транспирационные коэффициенты, существенно различающиеся у растений, произрастающих на почвах не плодородных и очень плодородных, становятся совершенно одинаковы (табл. 108).

Транспирационные коэффициенты у различных растений

Название растений	Вес урожая, г	Потреблено воды, кг	Транспирационный коэффициент
Кукуруза имеретинская	287	74,5	1:260
Пшеница яровая	57	24,2	1:436
Хлопчатник	187	74,7	1:465
Подсолнечник	62	35,1	1:569
Люцерна	74	49,1	1:664

Таблица 108

Влияние условий минерального питания на транспирационный коэффициент кукурузы

Почва	Транспирационный коэффициент	
	без удобрений	с удобрением
Бедная	550±16	350±3
Среднеплодородная	478±11	341±4
Очень плодородная	392±6	347±6

Таким образом, опыт показывает, что величина транспирационного коэффициента лишь в очень относительной степени может характеризовать потребность кукурузы в воде и ее засухоустойчивость.

СВОЙСТВА И СОСТОЯНИЕ ВОДЫ В КЛЕТКАХ РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ

Вода, находящаяся в организме растения, вступает в сложное взаимодействие со структурами клетки, прежде всего с протоплазменными структурами, составляя их неразрывную часть.

Степень взаимосвязи воды с живыми структурами определяет ее свойства, ее различное состояние. На этом основании различают несколько форм воды в организме. Соотношения между этими формами при изменении условий жизни растений могут существенно изменяться. Исследования этой стороны водообмена особенно интенсивно ведутся в последние годы. Водообмен кукурузы также исследовался с этих позиций; в результате этих исследований накоплен интересный и

разносторонний материал, значительно расширяющий представления о физиологии водообмена кукурузного растения.

Динамичным функциональным свойством клеток растительного организма является их водоудерживающая способность (Петров, 1962), зависящая от многих физиологических, биохимических и анатомо-морфологических особенностей растения. К ним прежде всего относятся проницаемость протоплазмы и активность воды в клетке; эта активность зависит от соотношения свободной и связанной воды (Петин, 1959), направления и интенсивности биохимических процессов и, наконец, от анатомо-морфологической структуры листа.

Водоудерживающая сила листьев кукурузы может существенно изменяться на протяжении суток. Изменения зависят от конкретного сочетания метеорологических факторов, условий минерального питания, интенсивности транспирации, наличия тургорогенных веществ и т. д.

В зависимости от яруса листьев, возраста растений и роста их водоудерживающая сила листьев также будет неодинаковой. Петров с сотрудниками наблюдали резкое снижение ее в критические периоды жизни кукурузы, когда происходит формирование репродуктивных органов. В течение суток водоудерживающая сила сильно колеблется от относительно низкой ночью и в ранние утренние часы до максимальной в 13 ч дня. В случае засухи ночное снижение водоудерживающей силы наступает позже и более постепенно. В связи с колебаниями водоудерживающей силы листа значительно изменяются важные функции этого органа, в частности фотосинтез, рост, развитие (зацветание), связанное с ростом частей цветка.

Водоудерживающая сила у засухоустойчивых растений больше, чем у незасухоустойчивых. Она возрастает значительно в условиях недостатка воды и при связанном с ним завядании растений (Хараян, 1965).

Возрастные изменения водообмена в растениях кукурузы изучали Бородулина, Кудрявцева, Тан Ти (1962) и Бородулина и Кудрявцева (1963). Исходя из того что сосущая сила — один из наиболее чувствительных показателей водообеспечения и активности воды в растении, определялась величина сосущей силы в разные периоды жизни кукурузы, а также содержание свободной и связанной воды и соотношение между ними. Динамика изменений всех этих показателей на протяжении вегетационного периода и в зависимости от азотного питания отражена на рис. 56 и 57. Можно видеть, что количество связанной воды увеличивается в период цветения и резко падает (до 25—40% всей воды) во время созревания початков.

При недостатке азота в питательной среде количество связанной воды увеличивается. Возможно, что это увеличение

объясняется большей гидрофильностью биокolloидов, лучше представленных в условиях недостатка азотного питания.

Некоторые основания для такого вывода дают данные табл. 109.

Бородулина и Кудрявцева считают, что недостаток азот-

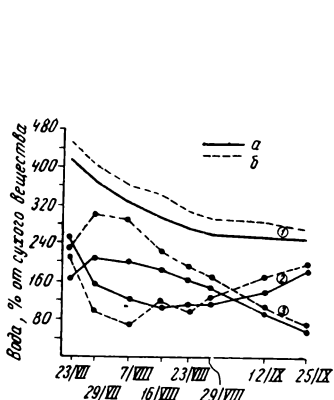


Рис. 56. Содержание воды в листьях кукурузы:

1 — общая вода; 2 — свободная вода; 3 — связанная вода; (а — вариант 1 N; б — вариант 1/3 N)

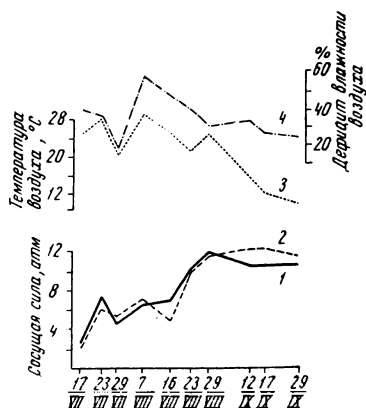


Рис. 57. Сосущая сила листьев кукурузы, температура воздуха и дефицит влажности воздуха.

1 — вариант 1N; 2 — вариант 1/3 N; 3 — температура воздуха; 4 — дефицит влажности воздуха

ного питания, испытанный кукурузой на ранних этапах вегетации, вызывает ряд физиологических изменений, сохраняющихся до конца вегетации. У таких растений больше общей и связанной воды, а также более высокое содержание общего

Таблица 109

Содержание разных форм воды и азота в листьях кукурузы при различных условиях азотного питания (г на 100 г сухого веса)

Вариант опыта	Подкормка	Вода			Азот	
		общая	свободная	связанная	общий	белковый
1N	нет	250,7±2,3	149,7±1,2	101,0±1,1	2,60±0,05	2,30±0,04
	внесена	294,3±2,1	158,3±1,0	136,0±1,5	2,72±0,08	2,50±0,07
1/3N	нет	285,4±1,2	177,4±1,1	108,0±0,8	2,93±0,00	2,44±0,01
	внесена	292,2±0,5	153,3±1,0	138,9±1,0	3,02±0,06	2,66±0,05

и белкового азота. Выражена сопряженность содержания связанной воды с содержанием белкового азота в листьях кукурузы.

Связи водного режима и азотного обмена растений кукурузы при высокой температуре изучали Петин и Размаев (1961). Подопытные растения кукурузы в течение 6 сут закалялись при температуре 38—42° и затем 48 ч прогревались при 42°. Контрольные растения указанным воздействиям не подвергались. Под влиянием высокой температуры в листьях кукурузы происходит протеолиз, и количество белкового азота значительно снижается, особенно в первые сутки после прекращения обогрева. В дальнейшем это снижение становится меньше и уже на 6-е сут после прекращения обогрева, белкового азота в листьях подопытных растений заметно больше, чем в контрольных (45,1 мг на 1 г сухого веса при 40,2 мг в контроле). Такая же закономерность наблюдается и в корнях, хотя в них протеолиз выражен гораздо слабее. В связи с изменениями азотного обмена существенно меняется и водообмен, что находит свое выражение в динамике разных форм воды в растениях.

Из данных, приведенных в табл. 110, следует, что после

Таблица 110

Динамика содержания разных форм воды в листьях кукурузы при действии высокой температуры и в последующий период (мг на 1 г сырого вещества)

Время взятия проб	Свободная вода		Связанная вода		Осмотически связанная вода		Коллоидно-связанная вода	
	опыт	конт-роль	опыт	конт-роль	опыт	конт-роль	опыт	конт-роль
Перед обогревом . . .	—	676	—	198	—	74	—	124
Сразу же после обогрева	561	633	341	233	107	91	234	143
Через 1 сут после обогрева	564	608	321	290	98	94	223	196
Через 3 сут после обогрева	614	570	281	314	92	84	189	231
Через 6 сут после обогрева	684	507	195	358	85	75	110	283
Через 15 сут после обогрева	754	485	138	414	61	103	77	337

обогрева значительно увеличивается количество связанной воды (за счет коллоидно-связанной). Соответственно уменьшается содержание свободной воды, которое впоследствии восстанавливается.

Азотное питание — не единственный фактор, влияющий на водообмен растений кукурузы. Существенное влияние на со-

держание и соотношение разных форм воды оказывает калий (Шукина, 1965). При внесении калия наблюдается стимуляция процессов роста и накопления биомассы; значительно возрастает при этом содержание связанной воды на фоне почти стабильного содержания общей воды.

Повышенное содержание связанной воды сохраняется в период действия засухи (табл. 111).

Таблица 111

Содержание связанной воды в листьях кукурузы при засухе с 19/VI по 4/VII на разных фонах калийного питания (% на сырую навеску)

Вариант опыта	До засухи (19/VI)	Засуха (29/VI)	Засуха (4/VII)	После засухи (20/VII)	Среднее за вегетацию
I—К (контроль)	52,09	50,57	56,11	46,98	51,42
II+K (0,12 г)	59,45	56,99	66,77	47,29	57,62
III+K (0,25 г)	51,34	51,69	61,18	45,53	52,93
IV—К (семена закаливались)	47,83	49,17	67,53	48,97	53,37

Значительные изменения основных характеристик водообмена наблюдаются при выращивании кукурузы в условиях короткого дня (Петин, Иванов, 1957). Короткий (10-часовой) день неблагоприятен для роста кукурузы: высота растений кукурузы разных сортов, выращиваемых при коротком дне, уменьшается примерно на 20—40%. В то же время короткий день ускоряет развитие растений и благоприятен для формирования початков.

Изменения водного режима растений кукурузы в условиях короткого дня выражаются в увеличении сосущей силы клеток, повышении осмотического давления, а также количества связанной воды. При коротком дне уменьшается как общее содержание воды, так и количество свободной воды, что, по-видимому, и является главной причиной подавления ростовых процессов у растений кукурузы.

Соотношение между связанной и свободной водой в растительном организме — показатель очень лабильный. Дождь и роса могут очень существенно изменять общее содержание воды в листьях растений и соотношение между ее отдельными фракциями (Мифтахутдинова, 1961). Увеличивается количество свободной воды и соответственно уменьшается количество связанной, главным образом за счет коллоидно-связанной воды. Эти изменения наблюдаются даже в том случае, когда содержание общей воды остается постоянным.

Из сказанного выше можно представить себе, как влияют некоторые факторы жизни кукурузы на водообмен, проте-

кающий внутри клетки, на процессы взаимодействия воды с белковыми структурами. Очень важным является вопрос о влиянии различных условий водного режима на физиологические процессы растений кукурузы, на ритм ее развития. Под влиянием засухи замедляется развитие женских соцветий, в связи с чем увеличивается разрыв между формированием мужских и женских соцветий; в результате большое количество растений оказывается с недоразвитыми початками, стерильными цветками, вследствие чего снижается урожай зерна. В ряде поколений кукуруза может адаптироваться к засухе; при этом темп развития убыстряется по сравнению с имевшимся до воздействия засухой. Происходящие изменения ритмов развития закрепляются наследственно.

Засухоустойчивость кукурузы определяется способностью сохранить широкий диапазон указанных изменений в ритме развития (Щербаков, 1961).

При засухе подавляются поглотительная деятельность корневой системы, развитие активной поглощающей поверхности; снижается количество пасоки, подаваемой корнями. В том случае, если в засушливый период растения кукурузы поливаются, пасока у них в фазе выметывания метелок и в период формирования зерна (т. е. в наиболее ответственный период для урожая) выделяется особенно активно. Без полива вынос пасоки в репродуктивной фазе сильно снижается (Берко, 1963). При недостатке воды обмен веществ кукурузы, прежде всего ее корневой системы, нарушается, что можно видеть на примере наблюдений над азотным обменом (табл. 112).

Из данных, приведенных в табл. 112, следует, что при не-

Таблица 112

Содержание различных форм азота в корнях кукурузы при разном обеспечении влагой (мг на сухой вес корней одного растения)

Дата взятия проб	Влажность, % от полной	Фаза развития растений	Азот			
			общий	белковый	небелковый	нитратный
7/VII	35	Листообразование	43,9	18,5	25,4	3,87
	70		63,9	42,6	21,3	4,0
19/VII	35	Выметывание мужских соцветий	53,6	32,0	21,6	8,89
	70		91,7	66,0	25,7	2,20
1/VIII	35	Формирование зерна	77,3	24,9	52,4	7,52
	70		163,2	138,3	24,9	2,14

достатке воды поглощение азота и его дальнейший метаболизм в корнях кукурузы очень сильно подавляется; это сказывается не только на росте корневой системы, но и на формировании листового аппарата, а следовательно и на фотосинтезе.

Подтверждением сказанному могут служить данные, представленные в табл. 113 (Петин, Берко, 1965).

Таблица 113

Высота растений и площадь листьев кукурузы сорта Воронежская 76 при разных условиях обеспечения водой

Фаза развития	Влажность почвы в % от полной влажности	Высота растений, см	Площадь листьев одного растения, см ²
Пятый лист	70	117	452
	35	56	128
Цветение мужских соцветий	70	183	2712
	35	87	640

Петин и Берко провели анализ изменений аминокислотного обмена при разных условиях обеспеченности кукурузы водой. Установлено, что в фазы выметывания метелок и формирования зерна вынос аминокислот и амидов с пасокой растений при 70% влажности был в 3—4 раза выше по сравнению с выносом у растений при влажности почвы 35%. Эти различия в выносе аминокислот при разных уровнях влажности почвы, хотя и менее отчетливо выраженные, наблюдались на протяжении всей вегетации. Имеются значительные различия не только в количестве, но и в наборе аминокислот.

При переходе растений к этапу формирования репродуктивных органов содержание аминокислот в пасоке, корнях и листьях кукурузы значительно снижается, особенно при высокой влажности почвы.

О тесной связи водообмена с азотным питанием свидетельствуют также данные, полученные другими исследователями (Володарский и Сыкало, 1963; Палладина, Жабицкий, 1965; Павлов, 1965 и др.).

Из этих данных следует, что азотное удобрение может дать высокий эффект только при наличии агротехнических мероприятий, направленных в первую очередь на накопление и сбережение влаги. Урожай белка с единицы площади заметно возрастает при оптимальной влажности почвы, причем качество его улучшается за счет относительного увеличения незеленой фракции.

Продуктивность листового аппарата кукурузы при орошении гораздо выше, чем без него. Она (продуктивность) положительно коррелирует с приростом сухого вещества в надземных органах и ростом растений (Петин, Коршунова, 1958). Заслуживает внимание то обстоятельство, что содержание воды в листьях кукурузы при орошении повышается; это улучшает их функциональную деятельность (табл. 114).

Таблица 114

Влияние орошения на оводненность тканей листьев кукурузы

Фаза развития растений	Количество общей воды в листьях кукурузы, %	
	неполивная	поливная
Листообразование	83,5	85,0
Выметывание метелок	79,3	80,1
Цветение	72,0	79,4
Налив початка	72,8	75,8

ОТНОШЕНИЕ КУКУРУЗЫ К ВОДЕ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ЖИЗНИ

Чувствительность кукурузы к условиям водоснабжения в онтогенезе неодинакова. При недостатке влаги в период от посева до всходов урожай зерна и вегетативной массы снижается (Володарский, Зиневич, 1960). Это снижение объясняется неравномерностью всходов и их изреженностью, повышенным расходом сухого вещества на дыхание и т. д.

Наибольшее снижение урожая зерна кукурузы наблюдается при недостатке влаги в период от выметывания до цветения. Это связано с необратимым подавлением ростовых процессов, со снижением синтетической деятельности растений и ухудшением условий оплодотворения.

Особенно чувствительна кукуруза к недостатку влаги в том случае, когда до фазы выметывания метелок она получает много влаги, а после выметывания и до конца вегетации растет в условиях засухи. Зерно при этом оказывается недостаточно выполненным, абсолютный вес его снижается, а общий урожай значительно уменьшается.

Повысить засухоустойчивость кукурузы можно предпосевным закалыванием ее по методу П. А. Генкеля, умеренным азотным питанием и рациональными приемами агротехники.

В засушливых районах Заволжья оптимальная влажность почвы, возделываемой под кукурузу в условиях орошаемого земледелия, должна поддерживаться в следующих пределах:

- а) от всходов до появления пасынков — 65—70 %;

б) от появления пасынков до выметывания метелок — 70—75 %;

в) от выметывания метелок до конца цветения — 75—80 %;

г) в период налива до молочной спелости — 70—75 %.

В сочетании с азотными подкормками такие условия водоснабжения обеспечивают высокую продуктивность растенной кукурузы (Петинов, 1962).

Положительный эффект от обильного водоснабжения растений может быть получен только при оптимальном сочетании условий влажности и температуры. При 18° и обильных осадках во время вегетации интенсивность накопления сухого вещества кукурузой снижается (Трепачев, 1966). При температуре 19—22° и достаточном количестве осадков накопление кукурузой сухого вещества и фосфора резко усиливается.

В условиях орошения повышается эффективность действия как минеральных удобрений, так и навоза, вносимых под кукурузу.

Так, на юге Украины при внесении 15 т навоза на 1 га урожай зерна кукурузы на поливном участке повысился на 12,5 ц/га, а без полива только на 3,6 ц/га. Каждый центнер минеральных удобрений увеличивает урожай зерна кукурузы в условиях орошения на 3 ц/га, а без орошения — лишь на 0,7—1,5 ц/га (Дмитренко, Дидыченко, Предко, Пшибельский, 1965).

ВОЗМОЖНОСТИ ДИАГНОСТИРОВАНИЯ УРОВНЯ ВОДОБЕСПЕЧЕННОСТИ РАСТЕНИЯ КУКУРУЗЫ

Эффективность использования влаги растениями кукурузы и ее наиболее экономное расходование в районах, где наблюдается дефицит влаги, зависят от знания всех закономерностей водообмена, одним из элементов которого является умение правильно определять время поливов и норм расходования воды. Установлено, что существует положительная корреляция между концентрацией клеточного сока и влажностью почвы. Наличие такой корреляции дает возможность устанавливать сроки и нормы полива кукурузы в производственных условиях (Родионов, 1962). Таким методом можно создать дифференцированные условия водного режима в зависимости от того, какие элементы и какой величины урожая интересуют производство.

К аналогичному выводу о возможности использования такого показателя, как концентрация клеточного сока, для определения сроков полива пришли Горюнов и Петрунин (1966). В широко поставленных опытах в условиях полива и без полива были изучены водно-физические свойства почвы, а также определен вес зеленой и воздушно-сухой массы, ин-

тенсивность транспирации и концентрация клеточного сока кукурузы. В результате установлена положительная корреляция между концентрацией клеточного сока, транспирацией, плачем растений и водным режимом почвы, что и предлагается использовать для характеристики потребности в воде при орошении кукурузы.

Таким образом, для кукурузы можно использовать в целях диагностики один из методов, рекомендуемых и для других культур. Вероятно для этой цели можно было бы использовать и такие показатели, как сосущая сила листьев (Шардаков, 1956; Петин, 1954), осмотическое давление клеточного сока (Петин, 1957), степень открытости устьиц (Васильева, 1956), плач растений (Филиппова, 1956). Несомненно, что для уверенной рекомендации каждого из указанных методов необходимо предварительно провести исследование их на кукурузе и выработать конкретные рекомендации их использования.

Наряду с разработкой методики установления сроков и норм полива важно также найти точные методы диагностики кукурузы на засухоустойчивость, что особенно важно для работы по выведению новых сортов. Имеются сообщения о том, что засухоустойчивость связана со способностью растений кукурузы выдерживать воздействие высокой температурой. Хантер, Лод, Бронсон (Hunter, Laude, Brunson, 1936) считают возможным судить о засухоустойчивости того или иного сорта кукурузы по степени повреждения растений в возрасте 14 дней воздействием температуры около $+60^{\circ}$ в течение 6,5 ч.

Недостаток влаги в почве может оказывать сильное влияние на наследственные свойства кукурузного растения.

У Бензина (1912) имеется указание на то, что зубовидная кукуруза при недостатке влаги в условиях короткого вегетационного периода превращается в кремнистую.

* *
*

Выше изложены в самой общей форме основные закономерности водного режима растений кукурузы, тесно связанные с ее продуктивностью. Исследования последних лет внесли много нового в понимание процессов водообмена. Начинают обозначаться некоторые контуры теории водообмена кукурузы, биологических основ использования воды в условиях орошаемого земледелия. Это относится к установлению периодов в жизни растений, наиболее чувствительных к недостатку воды, определению наиболее оптимальных сочетаний снабжения водой с другими факторами — температурой, минеральным удобрением, углеводным обменом, превращениями азотистых веществ и др. Предложены методы диагно-

стирования засухоустойчивости растений и наиболее рациональных сроков и норм полива.

Вместе с тем очевидно, что проблема водного режима кукурузы остается все еще крайне слабо изученной. Между тем широкое внедрение кукурузы в ряде районов, не отличающихся избытком влажности, ставит перед физиологами неотложную задачу всестороннего и глубокого исследования ее водобмена, а в связи с этим — проблемы засухоустойчивости и путей ее повышения. Эта последняя задача может быть решена лишь на основе глубокого проникновения в сущность физиологических процессов, протекающих в растениях кукурузы.

ФИЗИОЛОГИЯ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ И ФОРМИРОВАНИЯ ЗЕРНА КУКУРУЗЫ

Биология цветения кукурузы изучена недостаточно полно. Между тем актуальность детального изучения вопроса о продолжительности жизнеспособного состояния генеративных органов кукурузы у различных гибридных форм и сортов, отличающихся по скороспелости, а также многих других вопросов, связанных с опылением, особенно очевидна в связи с проблемой выведения гибридных форм кукурузы.

СРОКИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ МЕТЕЛКИ И ПОЧАТКА

Сроки заложения мужских и женских соцветий и их полного формирования неодинаковы у каждого конкретного сорта (Козубенко, 1961). Неодновременно происходит зацветание женских цветков в початке и мужских в метелке. В связи с тем что зацветание цветков в початке происходит в разное время и начинается с нижних цветков, наблюдается неодновременное опыление и сплодотворение завязей в разных частях початка. В мужских соцветиях ход цветения цветков по осям метелки одинаков в своей последовательности для всех сортов кукурузы — сначала зацветают цветки на главной оси метелки и уже потом цветки боковых ветвей. Скорость цветения специфична для разных сортов и зависит от условий погоды во время цветения (Устинова, 1962).

Цветение мужских соцветий начинается с момента полного выхода метелки из трубки, когда приоткрываются первые цветки на главной оси. На другой день, а иногда через 2—3 дня наступает полное цветение цветков в средней части главной оси метелки. Иногда одновременно со средними зацветают и цветки верхней части оси. Цветки нижней части оси цветут через 2—3 дня после начала цветения первых цветков главной оси. Одновременно с ними зацветают цветки

средней части боковых ветвей (осей) метелки, расположенных ближе к верхушке метелки или на середине ее. Цветки нижних боковых осей зацветают позже других, первыми на них также зацветают цветки, расположенные ближе к средней части. Весь указанный выше процесс длится при солнечной теплой погоде 4—5 дней, а при неблагоприятных погодных условиях до 8 дней. Эти сроки типичны для очень скороспелого сорта Чишминская 1. Для сортов с большей продолжительностью вегетационного периода цветение несколько растягивается, но разница не очень велика и равна примерно 1 сут.

В момент цветения главной оси метелки из обертки початка начинают появляться первые рыльца. Полный выход рылец из обертки наблюдается на 2—4-й день после начала их появления; иногда этот процесс замедляется и длится даже до момента полного завершения цветения метелки. Следовательно, между выходом мужских и женских соцветий существует интервал, неодинаковый для разных сортов; продолжительность этого интервала 3—11 дней.

Дифференциация конуса нарастания початка кукурузы зависит от сорта и погодных условий и происходит у скороспелого сорта Чишминская 1 через 1—1,5 месяца после появления всходов, а у сортов позднеспелых — через 2—2,5 месяца после всходов.

Формирование конуса нарастания початка происходит довольно быстро за счет вытягивания конуса в длину, прежде всего за счет растяжения существующих клеток и затем за счет образования новых. Процесс растяжения сопровождается усиленным заложением колосковых чешуй и цветочных бугорков по всей длине конуса нарастания. Структурные элементы початка формируются в нижней части конуса нарастания раньше, чем в верхней, чем и объясняется уменьшение величины колосковых бугорков и цветков в направлении снизу вверх. В связи с указанной закономерностью формирование нижних и верхних цветков початка заканчивается неодновременно. Если в нижней части цветков бывает уже полностью сформирован, а в средней формирование его происходит довольно быстро, то в верхней части початка цветки находятся только на первых этапах формирования. О физиологическом состоянии разных частей початка можно судить по величине рН изоэлектрической точки клеток в отдельных зонах. Так, если в верхних частях початка рН ИЭТ равен 3,2—3,6, что свойственно более молодым тканям, то в нижней части початка клетки колосковых бугорков имеют рН ИЭТ около 3,8—4,2, что характерно для более старых сформировавшихся тканей. Для клеток цветочных бугорков средней части початка величина рН ИЭТ занимает промежуточное положение. Определение физиологического состояния от-

дельных компонентов клетки из разных частей початка позволяет предполагать, что разные части початка физиологически разнокачественны, причем наиболее зрелые цветки находятся внизу, затем идут средние и, наконец, верхние. В таком же порядке выходят из обертки рыльца цветков початка: первые, как наиболее зрелые, выходят рыльца нижних цветков, затем средних и позже всех верхних цветков. Такой порядок выхода рылец из обертки початка объясняется еще и тем, что длина столбиков у пестика на разных участках початка неодинакова (табл. 115).

Таблица 115

Длина столбиков (см) у пестиков на разных частях початка в разные фазы развития у двух сортов кукурузы (по Устиновой, 1962)

Сорт	Фазы развития	Участок початка		
		верх	сере- дня	низ
Чишминская 1	Рыльца в обертке	3,45	10,91	13,30
	Начало выхода рылец из обертки . .	7,85	17,07	16,23
	Полный выход рылец	12,00	24,70	21,50
Броунконтти	Рыльца в обертке	3,62	6,50	6,40
	Начало выхода рылец из обертки . .	7,70	18,76	18,57
	Полный выход рылец	16,01	29,31	25,90

В связи с таким порядком выхода рылец первыми опыляются нижние цветки, потом средние, а в конце цветения верхние. Этим объясняется разнокачественность семян в початке, которая очень сказывается на урожае при посеве семенами, предварительно не откалиброванными и не отобранными.

Заслуживает также пристального внимания развитие отдельных элементов мужских и женских цветков кукурузы, в частности, тычиночных нитей и пыльцы в мужском цветке и пестика в женском. Рост тычиночной нити в мужских цветках идет очень быстро. За 30—60 мин длина нити увеличивается в 3—3,5 раза (табл. 116). Данные о величине тычиночных ни-

Таблица 116

Длина тычиночных нитей в цветке кукурузы сорта Грушевская (ММ)

В закрытых цветках	В момент открытия цветочных чешуй	Во время растрескивания пыльников	Через час после открытия цветка
2,1—2,2	4,0—4,5	6,0—7,0	6,0—7,0

тей, приведенные выше, относятся к одному из пыльников. У двух других вытягивание тычиночных нитей происходит

медленнее и длится около полутора часов. В связи с этим раскрытие пыльников происходит в разное время: вначале раскрывается тот пыльник, который вытянулся и сформировался первым, а за ним остальные два.

Удлинение тычиночных нитей происходит за счет растяжения клеток в длину. Особенно сильно растягиваются паренхимные клетки средней части тычинки, в то время как

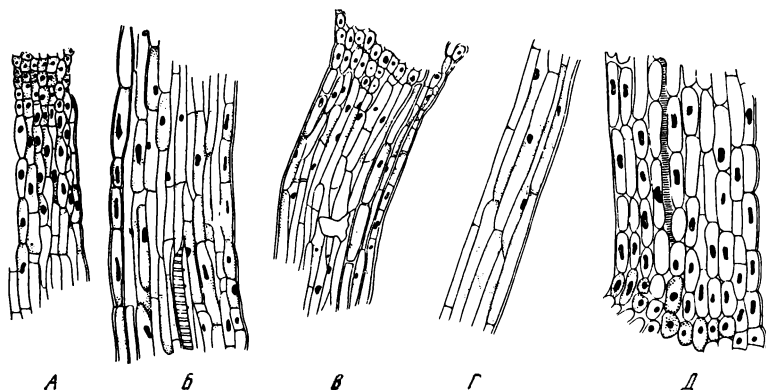


Рис. 58. Развитие тычиночной нити кукурузы.

А — клетки верхней части тычиночной нити до вытягивания; Б — клетки средней тычиночной нити до вытягивания; В — клетки верхней части тычиночной нити после вытягивания; Г — клетки средней тычиночной нити после вытягивания; Д — клетки нижней части тычиночной нити после вытягивания ($\times 280$)

клетки верхней и нижней частей растягиваются сравнительно мало и остаются относительно мелкими (рис. 58). Вытягивание происходит так быстро и так сильно, что возникают разрывы между клетками, разрываются проводящие сосуды, что приводит к нарушению подачи пластических веществ и обуславливает быстрое подсыхание тычиночной нити и пыльника после высыпания пыльцы. Пыльник не растрескивается до вытягивания тычиночной нити.

ПРОЦЕСС ОПЫЛЕНИЯ И ЗАВИСИМОСТЬ ЕГО ОТ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ

Одна метелка кукурузы может давать около 14 млн. пыльцевых зерен. Это означает, что мужские цветки производят пыльцу в громадном избытке, даже принимая во внимание необходимость добавочного опыления женских цветков. Вероятно, это связано с тем, что пыльца у кукурузы очень чувствительна к неблагоприятным внешним условиям. Имеются данные, согласно которым в жаркие дни пыльца остается жизнеспособной лишь в течение нескольких часов, а при хо-

лодной и влажной погоде — в течение нескольких суток. При очень высокой температуре и сухости воздуха большая часть пыльцы гибнет еще до раскрытия пыльников, а остальная — через час после их раскрытия. По этому вопросу имеются серьезные противоречия, в связи с чем остановимся на нем несколько подробнее.

Долговечность пыльцы кукурузы исследовали Мелвин и Невелл (Melvin и Newell, 1948). Женские соцветия с молодыми столбиками они опыляли пыльцой, собранной непосредственно с метелок, и пыльцой, хранившейся при разных условиях влажности и температуры. Метелки, с которых непосредственно брали пыльцу, заранее отделяли от растений, помещали в контейнер и хранили необходимое количество дней при температуре 45° и относительной влажности воздуха 90%. Пыльцу хранили в обычных лабораторных стаканах при следующих различных условиях температуры и относительной влажности воздуха:

I.	Температура 45°С;	относительная влажность 90%
II.	» 45°С;	» » 30%
III.	» 25°С;	» » 40%
IV.	» 25°С;	» » 70%

Результаты проведенных опытов выборочно даны в табл. 117.

Таблица 117

Среднее число зерен на один початок кукурузы при опылении пыльцой, хранившейся на метелках и в лабораторных стаканах при 45° и 90% относительной влажности

Средний возраст пыльцы в днях	Пыльца из метелок		Пыльца из лабораторных стаканов	
	собрано початков	зерен на початке	собрано початков	зерен на початке
1	5	571	4	759
2	5	719	5	736
3	4	455	4	231
4	4	538	3	106
5	4	637	5	175
6	5	271	5	185
7	4	413	4	20
8	5	201	4	5
9	5	99	5	0

Из приведенных данных следует, что пыльца, хранившаяся на метелках, оказалась более жизнеспособной, чем пыльца, хранившаяся в лабораторных стаканах. После 2 дней хранения жизнеспособность пыльцы резко снижалась. Совер-

шенно нежизнеспособной оказалась пыльца, хранившаяся при температуре 25 и 45° и относительной влажности 30 и 70%. При воздействии на пыльцу прямого солнечного света при температуре 35° она сохраняла жизнеспособность 3 ч, а в тени при температуре 28—29° — около 30 ч.

Устинова (1962), указывая на противоречивость сведений о продолжительности сохранения жизнеспособности пыльцы, приводит данные из сводки Дорошенко (1928), согласно которым пыльца кукурузы в сухой атмосфере сохраняет жизнеспособность только на протяжении 2 ч, а во влажной — до 2 сут. Согласно данным Псаревой (1954), пыльца кукурузы теряет жизнеспособность через 2—2,5 сут, причем ее качество резко ухудшается уже через 12—24 ч, о чем можно судить по значительному уменьшению количества завязавшихся семян у цветков, опыленных пылью, хранившейся в течение этого времени.

В опытах Устиновой зрелые рыльца опыляли пылью, которую хранили 1, 2, 3 и 5 сут в различных условиях. Часть пыльники хранили в пробирках с ватными пробками в эксикаторе над CaCl₂ или на открытом воздухе в лаборатории. Температура в лаборатории менялась в пределах 19—24°, а относительная влажность воздуха — от 56 до 90%. Контролем служила свежесобранная пыльца. Качество пыльцы оценивали по результатам опыления большим количеством пыльцы. Результаты опытов представлены в табл. 118.

Таблица 118

Количество завязавшихся семян кукурузы (% от опыленных цветков) при опылении пылью разного возраста

Название сорта	Контроль	Естественное опыление	Длительность хранения пыльцы в эксикаторе, сут			
			1	2	3	5
Безенчукская 41	86,6	67,8	57,4	53,9	38,5	7,1
Чишминская 1	84,8	—	83,3	26,5	20,9	12,4
Потомство Безенчукской 41 от опыления пылью двух сортов (Стерлинг + Днепропетровская) . . .	90,9	55,0	84,5	64,7	67,4	40,2
Потомство Чишминской 1 от опыления пылью 2 сортов (Стерлинг + Безенчукская 41)	77,2	54,6	84,5	59,0	30,3	2,0

Из полученных результатов следует, что часть пыльцы в течение длительного времени сохраняет свою жизнеспособность, а также, что гибридная пыльца более жизнеспособна, чем пыльца исходного сорта. Следовательно, жизнеспособность гибридной пыльцы снижается гораздо медленнее, чем

жизнеспособность пыльцы, полученной из растений определенного сорта.

Общий вывод из приведенных данных заключается в том, что для опыления можно использовать не только свежесобранную пыльцу, но и пыльцу, хранившуюся до 5 сут в лабораторных условиях. Длительность хранения сказывается на качестве пыльцы и опыления, однако и при хранении пыльцы в течение 5 сут определенное количество завязей на початке будет получено.

Успех опыления зависит не только от качества пыльцы, но и от правильного выбора момента опыления. Так как большинство раскрывшихся мужских цветков открывается от 8 до 11 ч сбор пыльцы и дополнительное опыление кукурузы лучше проводить между 8 и 12 ч дня, когда процесс цветения мужских цветков идет наиболее интенсивно (Кулешов, 1955).

Женских соцветий, или початков, у громадного большинства форм образуется по одному на растении, но нередки случаи формирования двух и даже нескольких зрелых початков на одном стебле кукурузы. Дифференциация початков у кукурузы начинается со времени вступления растений в фазу 8 листьев (Кулешов, 1955). Зачатки початков возникают в пазухах листьев на всех узлах главного стебля, но развиваются только початки, расположенные на 8 и 9 узлах.

Рис. 59. Столбик пестика с двухлопастным рыльцем (слева); Завязь и рыльце в увеличенном виде (справа)

В каждом початке развивается обычно около 800—1000 женских цветков. Пестик каждого цветка состоит из завязи (завязь кукурузы верхняя, сидячая, одногнездная), столбика, представляющего собой длинную шелковистую нить, и рыльца, состоящего из двух лопастей (рис. 59).

Женское соцветие может оплодотворяться на протяжении 10—15 дней, а каждый отдельный цветок — в течение 20—24 ч. Полферов, Кузьмичев и Кулешов (1955) исследовали развитие и созревание зерен в пределах початка кукурузы. Ссылаясь на Киссельбаха, они сообщают, что столбики жен-

ских цветков становятся восприимчивыми к оплодотворяющей пыльце еще до выхода их наружу из-под кроющих листьев, но оплодотворение обычно происходит лишь после выхода рылец. В связи с отмечавшейся выше одновременностью выхода рылец из разных частей соцветия, и опыление происходит в разное время.

Возможность оплодотворения пестиков еще до выхода рылец из обертки исследовала Устинова (1962). За 5—7 дней до выхода рылец нижней и средней части початка на них наносилась пыльца. Она довольно хорошо росла на незрелом рыльце, давала жизнеспособные пыльцевые трубки, которые достигали завязи и семязпочки. Но завязывание происходило не во всех цветках, в связи с тем что не во всех пестиках к этому времени полностью сформировался зародышевый мешок. Из-за незрелости зародышевого мешка исключалась возможность двойного оплодотворения.

В колосках кукурузы имеются 2 цветка, но развивается из них только один. По данным Устиновой, способность рылец к оплодотворению сохраняется при благоприятных погодных условиях (17—20°) в течение 20—25 дней.

При недостатке света и пониженной температуре иногда возникают аномалии в развитии мужских и женских цветков, отрицательные последствия которых могут быть устранены дополнительным искусственным опылением и использованием для посева гибридных семян (Раиси и Стасиум, 1956).

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ОБМЕН ВЕЩЕСТВ В МУЖСКИХ И ЖЕНСКИХ ЦВЕТКАХ

Во время формирования мужских и женских цветков активизируется обмен веществ, наблюдается образование различных физиологически активных соединений, играющих значительную роль в процессах оплодотворения. Бритиков (1954) исследовал физиолого-биохимические изменения, происходящие при прорастании пыльцы и росте пыльцевых трубок в тканях пестиков. Им установлены значительные различия в содержании углеводов и азота у пыльцы и рылец кукурузы (табл. 119).

Установлены также значительные различия в активности ферментов рылец и пыльцы, а также в распределении дисахаридов и небелкового азота в разных частях столбиков кукурузы (табл. 120 и 121).

Данные, приведенные в табл. 120 и 121, свидетельствуют о наличии градиента концентрации в распределении веществ в пестиках кукурузы, готовых к опылению. Наличие такого градиента наблюдается и в содержании соединений, имеющих в своем составе сульфгидрильные группы. Реакция на сульфгидрильные соединения очень четко выражена в семя-

почках, гораздо слабее — у основания столбика и совершенно не обнаруживается в рыльце. Цитохромоксидаза, наоборот, оказалась наиболее активной в верхней части столбика.

Пыльца кукурузы весьма чувствительна к реакции среды.

Таблица 119

Содержание углеводов и азота в пыльце и рыльцах кукурузы сорта Стерлинг (% к абсолютно сухому весу)

Исследуемое вещество	В пыльце	В рыльцах
Азот общий	3,45	2,75
Азот небелковый	0,79	0,17
Азот белковый	2,66	2,58
Углеводы	29,91	41,15
Моносахара	11,05	34,15
Дисахара	следы	0,17
Крахмал	18,91	6,39

В искусственных условиях она хорошо прорастает лишь в кислой среде (рН=5,0); в нейтральных и щелочных средах пыльца не прорастает.

Таблица 120

Сравнительная активность амилаз и протеаз в пыльце и пестиках кукурузы

Фермент	Активность фермента		
	пыльца	рыльца	завязи
α-амилаза	156	30	18
Протеаза	18	24	11

Таблица 121

Распределение дисахаридов и небелкового азота в столбиках кукурузы (% к абсолютно сухому весу)

Части столбиков	Дисахариды	Азот небелковый
Верхняя треть	0,17	0,17
Средняя треть	1,66	0,48
Нижняя треть	3,30	0,64

Известно, как велико значение фосфорной кислоты в обмене веществ живой клетки. Фосфорная кислота входит в состав многих ферментов, участвует в дыхании, брожении и других окислительно-восстановительных процессах. Используя метод меченых атомов, Бритиков показал, что опыление является непосредственной причиной перераспределения фосфора в пестиках и большей их полярности по содержанию этого элемента (табл. 122).

Таблица 122

Влияние опыления на распределение изотопа фосфора в пестиках кукурузы (число импульсов в 1 мин на 1 г сухого вещества)

Часть пестика	Контроль (до опыта)	Опыление	
		в абсолютном выражении	% к конт- ролю
Верхняя треть столбика . .	263	465	177
Средняя треть столбика . .	181	311	171
Нижняя треть столбика . .	161	209	130
Завязь треть столбика . . .	280	457	173
Сумма	885	1472	
Коэффициент полярности столбика	$\frac{263}{161} = 1,68$	$\frac{465}{209} = 2,22$	

Значительное изменение в распределении фосфора в пестике вызывается также обработкой растений гетероауксином. При этом количество фосфора в пестике увеличивается, но коэффициент полярности остается неизменным, таким же, как у неоплодотворенных и необработанных пестиков. Аналогично гетероауксину действует свежая водная вытяжка из пыльцы кукурузы, что дало основание Бритикову сделать вывод о том, что пыльца влияет на пестик еще до своего прорастания, а процесс прорастания интенсифицирует в пестике обмен фосфора и других веществ.

Нильсен, Грюммер, Лунден (Nielsen, Grömmer, Lunden), исследуя химический состав пыльцы кукурузы, обнаружили следующие аминокислоты: аланин, аргинин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты, цистин, глицин, гистидин, лейцин, изолейцин, лизин, метионин, фенилаланин, пролин, серич. треонин, триптофан, тирозин, валин, оксипролин и γ -амино-масляную кислоту. Они обнаружили также витамины, рибофлавин, никотиновую и пантотеновую кислоты, пиридоксин,

биотин, инозит. Особенно много в пыльце кукурузы никотиновой кислоты (40,7 мкг/г сухого вещества).

Двенадцать аминокислот и амидов обнаружил в пыльце кукурузы Фукасава (Fukasawa, 1954). Кроме того, он нашел различия в содержании некоторых аминокислот у стерильной и фертильной пыльцы кукурузы. Так, в пыльниках нормальных растений содержится больше пролина и меньше аспарагина, чем у стерильных растений.

Кубарев (1965) обнаружил значительные различия в содержании нуклеиновых кислот в мужских и женских соцветиях кукурузы (табл. 123).

Таблица 123

Содержание нуклеиновых кислот в мужских и женских соцветиях кукурузы в момент цветения (мг на 1 г сухого вещества)

Соцветие	Фосфор РНК	Фосфор ДНК	Сумма нуклеиновых кислот	РНК/ДНК	Минеральный кислоторастворимый фосфор, мг/г сухого вещества
Початок	0,985	0,218	1,203	4,518	3,46
Метелка	0,194	0,151	0,345	1,284	2,08

Из данных табл. 123 следует, что у початков более высокая сумма нуклеиновых кислот и отношение РНК:ДНК. Кубарев пришел к выводу, что сумма нуклеиновых кислот и отношение РНК:ДНК являются отчетливым критерием пола у кукурузы. Он отметил, что при старении и голодании организмов в их потомстве преобладает мужской пол. То же наблюдается и при процессе этиоляции. Сумма и соотношение РНК:ДНК при старении, голодании и этиоляции уменьшаются, что характерно для мужского пола.

Интересны наблюдения Кубарева относительно возможностей сдвинуть процесс сексуализации кукурузы в сторону преобладающего формирования мужских или женских соцветий с помощью различных химических агентов. Так, бор, магний, гетероауксин, 2,4ДУ, повышенное содержание CO₂ в атмосфере, женские половые гормоны смещают сексуализацию в направлении образования женских генеративных органов, а марганец, медь и мужские половые гормоны — в направлении образования мужских генеративных органов.

В соответствии с этим при воздействии указанных факторов изменяется сумма нуклеиновых кислот и отношение РНК:ДНК таким образом, как это типично для женских или мужских генеративных органов.

Для характеристики состояния генеративных органов рас-

тений широко используется такой интегральный физиологический показатель, как окислительно-восстановительный потенциал (E_h). Установлено, что клетки генеративных органов мужского пола характеризуются более высокой окислительно-восстановительной активностью по сравнению с клетками женского гаметофита. Окислительно-восстановительный потенциал и активность ферментов пыльцевых клеток выше, чем у клеток зародышевого мешка. Эта закономерность может служить ориентиром при подборе пар для скрещивания с целью получить потомство с повышенной жизненностью (Мауриня, 1965).

Окислительно-восстановительный потенциал клеток можно регулировать, варьируя некоторые факторы жизни растений (азотное и калийное питание, углеводный обмен, обработку растений окислителями или восстановителями и т. д.). Тем самым можно достигнуть смещения сексуализации растений в сторону мужского или женского пола. Мауриня снижала активность окислительно-восстановительных процессов, варьируя азотное питание (оно давалось дробно перед посевом и в виде трех подкормок в течение вегетации) в условиях увеличенной влажности почвы и сниженной интенсивности света (вариант А). Усиление окислительно-восстановительной активности достигалось варьированием калийного питания в условиях сниженной влажности почвы и высокой интенсивности света (вариант Б). У растений, выращенных в таких условиях, наблюдались различия в развитии метелок и початков, а также величины E_h пыльцы. Опыление пыльцой с более высоким E_h давало заметный гетерозисный эффект по урожаю зеленой массы и початков в том случае, когда в качестве материнских растений использовались растения со сниженным E_h . В том случае, когда в качестве материнского использовались растения с высоким E_h , а пыльцу для опыления брали с низким E_h , гетерозисный эффект не проявлялся (табл. 124).

Следует отметить, что контрольные растения получали всю дозу минерального удобрения перед посевом и опылялись пыльцой растений этого же варианта.

При выращивании растений кукурузы на юге нашей страны в условиях высокой интенсивности света и некоторого дефицита влаги более выражена мужская сексуализация. Сдвиг в сторону женской сексуализации наблюдается при выращивании растений в западных районах страны при некотором избытке влаги и невысокой интенсивности светового потока. При определении E_h у пыльцы «южной» и «западной» обнаружено значительное увеличение этого показателя у первой по сравнению со второй (табл. 125) (Мауриня, 1965).

Опыление «южной» пыльцой растений, росших в условиях Латвийской ССР, дало большой эффект. Урожай зеленой

Таблица 124

Зависимость урожая кукурузы (сорт Минусинка) от условий выращивания родительских растений и выбора отцовских и материнских форм

Вариант	Высота растений		Вес зеленой массы		Вес початков	
	см	%	г	%	г	%

1960 г.

Контроль	108,8±9,8	100	165	100	63	100
A♀ × B♂	137,3±9,1	126	317	192	108	172
B♀ × A♂	79,3±7,3	73	110	67	36	58

1962 г.

Контроль	93,6±2,6	100	196±4,9	100	25±1,8	100
A♀ × B♂	121,2±4,5	129	406±6,1	211	62±4,2	248

Таблица 125

Ен пыльцы кукурузы, выращенной в разных географических районах (мв)

Сорта и гибриды	Латвийская ССР		Молдавская ССР	
	средн.	макс.	средн.	макс.
Воронежская 76	120	145	165	215
Буковинский 3	102	130	195	245
Мелексбергер 28	108	140	160	245
Воронежская 80	75	110	165	215

массы и початков кукурузы в этом случае оказался значительно выше, чем у растений, опыленных «западной» пылью.

Мауриня исследовала некоторые возможные пути смещения окислительно-восстановительного потенциала и сдвига сексуализации растений в желательном направлении. Были использованы химические соединения — окислители или восстановители, которыми обрабатывались растения после появления зачатков пыльников в средней части метелки. В качестве окислителя был взят 0,01%-ный раствор $KMnO_4$, а в качестве восстановителя 0,1%-ный раствор гидрохинона. Обработка растений заключалась в 4-кратном опрыскивании их

указанными растворами с интервалом между опрыскиваниями в 3 дня. Контрольные растения опрыскивались водой. Результаты опытов приведены в табл. 126. Опыление пылью

Таблица 126

Ен пыльцы в зависимости от обработки растений окислителями или восстановителями (мг)

Сорта и гибриды	Вариант опыта	Ен	
		средн.	макс.
Воронежская 76	контроль	104	113
	гидрохинон	145	203
	КМпО ₄	29	58
Воронежская 80	контроль	58	87
	гидрохинон	116	145
	КМпО ₄	50	70
Буковинский 3	контроль	70	116
	гидрохинон	122	157
Мелексбергер 28	контроль	70	100
	гидрохинон	100	160
	КМпО ₄	57	87

растений, обработанных гидрохиноном, оказалось и в этом случае эффективным в отношении продуктивности растений, что полностью согласуется с вышеизложенными материалами.

Гистохимические исследования генеративных органов кукурузы, включающие большой набор показателей, провели Голынская, Григоренко, Михалко и Стеценко (1965). Они обнаружили в пыльце крахмал, сахара, аминокислоты, каротин, а также показали высокую активность каталазы и соединений с SH-группой. Величина рН для пыльцы колеблется в пределах 5,0—6,0. Наличие указанных веществ и ферментов характерно и для гибридов и для их исходных форм.

В рыльцах и столбиках пестика крахмал не обнаружен. Сульфгидрильные группы обнаруживаются во всех частях пестика, каротин — в рыльцах и столбиках. В рыльцах и столбиках содержится много антоцианов. Во всех частях пестика активна каталаза. Величина рН рылец и столбиков колеблется в пределах 4,5—6,0. В пестике много сахаров, представленных в основном глюкозой, сахарозой и фруктозой.

Кроме указанных веществ генеративные органы содержат много аминокислот. В пыльце много пролина, аланина, сери-

на и глицина, в завязи обнаружены в большом количестве аланин, глутамин, аспарагиновая кислота, аспарагин, серин, валин и меньше по сравнению с пыльцой пролина; в рыльцах — аланин, аспарагин, серин; пролин отсутствует или содержится в небольших количествах. Большинство из указанных аминокислот относится к числу тех соединений, которые тесно связаны с углеводным и жировым обменом, а также с обменом нуклеиновых кислот и нуклеотидов.

Все указанные физиолого-биохимические различия репродуктивных органов имеют большое значение для понимания явлений гетерозиса. Значительное различие отмечено в содержании аминокислот и физиологически активных веществ у стерильных и фертильных форм пыльцы. Это очень важно, так как проблема мужской стерильности у растений кукурузы представляет большой теоретический и практический интерес.

Организация производства гибридных семян кукурузы строится сейчас на использовании явления мужской стерильности. Это позволяет гораздо быстрее и экономнее вести работу по гибридизации кукурузы, организовать производство гибридных семян.

МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ КУЛЬТУРЫ КУКУРУЗЫ

Изучение мужской стерильности кукурузы началось в Советском Союзе в 1931 г. М. И. Хаджиновым. В пятидесятые годы серией исследований Галеева (1956, 1957, 1959) и Хаджинова (1959) эти исследования были продолжены. Явление мужской стерильности представляет значительный интерес потому, что урожайность семян у форм кукурузы, обладающих этим свойством, более высокая по сравнению с обычными сортами.

Можно получить формы с мужской стерильностью, воздействуя на растения химическими агентами. Так Нельсон и Росмен (Nelson и Rossmann, 1958) получили стерильные формы, обрабатывая молодые растения гиббереллиновой кислотой. Такой эффект возможен, если время для обработки выбрано удачно и она проведена не позже того периода, когда размер метелки не превышает 2,5 см и в ней происходит интенсивная закладка и формирование колосков, цветочных бугорков и спорогенной ткани в пыльниках. Обработка гиббереллином зрелой метелки может дать лишь частичный эффект стерильности.

Различают две формы мужской стерильности. Одна из них обусловлена нарушениями в ходе мейоза, другая же зависит от свойств цитоплазмы материнского растения, поэтому названа цитоплазматической мужской стерильностью (Усгинова, 1962). Чтобы получить формы, обладающие мужской

стерильностью, при скрещивании в качестве материнского растения нужно брать растения, обладающие этим свойством, только в таком случае можно получить стерильную пыльцу.

Пыльники стерильных и фертильных форм неодинаковы по величине — у первых они в 4—5 раз меньше, чем у вторых. Установлены также значительные различия в содержании разных веществ: в стерильной пыльце мало или вообще нет крахмала, имеются различия в содержании аминокислот (аланина в стерильных формах больше, а пролина нет совсем) и т. д. Некоторые авторы склонны считать различия в содержании аминокислот одной из главных причин стерильности (Nelson, Rossman, 1958).

Устинова (1962) своими исследованиями подтвердила правильность этих выводов и пришла к заключению, что стерильность пыльцы кукурузы является следствием обеднения цитоплазмы крахмалом и аминокислотами, в связи с чем происходит дегенерация цитоплазмы как следствие полного отмирания всего содержимого пыльцевого зерна.

РОЛЬ ПЫЛЬЦЫ ДРУГИХ РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ В ПРОЦЕССЕ ОПЫЛЕНИЯ

Приведенная выше краткая характеристика генеративных органов кукурузы необходима для лучшего понимания процесса ее оплодотворения. Долгое время считалось, что большинство женских цветков опыляется перекрестно и лишь небольшая часть (1—5%) — пылью своего растения. Основанием для такого представления служило то, что при искусственном опылении под пергаментным изолятором семена завязывались плохо, а потомство, полученное от таких самоопыленных семян, было неполноценным.

Коварский и его сотрудники (1955, 1955а, 1956) показали, что между принудительным самоопылением под пергаментным изолятором и естественным самоопылением в присутствии пыльцы с других растений большая разница. Было показано, что пыльца других растений — своеобразный «ментор» для пыльцы данного растения. При наличии такой «пыльцы-ментора» количество семян, завязавшихся от самоопыляющихся цветков, резко увеличивается (до 49,7%). Потомство, выращенное из семян, полученных от растений, оплодотворяющихся с участием «пыльцы-ментора», по продуктивности не отличается от исходных форм, а иногда даже превышает их. У разных сортов кукурузы наблюдается резко выраженная избирательность по отношению к «пыльце-ментору».

Наблюдения Коварского подтверждаются другими исследователями. Так, Мовсесян (1954) на основании своих экспериментов приходит к выводу, что оплодотворение наступает

раньше, и эмбриогенез кукурузы протекает быстрее при опылении смесью пыльцы — своей и растений другого сорта.

Влияние способов опыления на продуктивность кукурузы изучала Псарева (1954). Для опыта было взято 1500 растений сорта Воронежская 76, одинаковых по развитию и имеющих примерно одинаковую площадь питания. Из этих растений 500 были оставлены свободно цветущими, а у 1000 мужские и женские соцветия были изолированы с помощью пергаментных мешков. 500 растений из числа изолированных были искусственно опылены собственной пыльцой, а остальные 500 — смесью пыльцы других растений того же сорта. Полученные результаты приведены в табл. 127.

Таблица 127

Число и вес зерен в початке кукурузы при разном способе опыления (средние данные на 500 растений)

Вариант опыта	Число зерен в початке	Вес зерен початка, г
Изолированные растения, искусственно опыленные собственной пыльцой	142	32,5
Изолированные растения, искусственно опыленные смесью пыльцы других растений того же сорта	472	98,6
Открыто цветущие растения (контроль) . .	485	92,7

Приведенные данные, а также результаты опытов Шагиной (1959) свидетельствуют об эффективности опыления смесью пыльцы. При таком опылении продуктивность растений увеличивается не только в первом, но и во втором поколениях. По-видимому, в естественной обстановке самоопыление кукурузы в присутствии чужой пыльцы — явление широко распространенное.

ВЛИЯНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ НА ПРОЦЕСС ОПЫЛЕНИЯ

Выше говорилось о том, какую роль в образовании стерильных форм кукурузы может сыграть обработка мужских цветков гиббереллином. Представляет значительный интерес попытка использовать при оплодотворении физиологически активные вещества с целью оказать воздействие на продуктивность растений, особенно на ослабление депрессии самоопыленных линий (Шинкович, 1964). В качестве физиологически активных веществ использовались: индолилуксусная кислота, аскорбиновая кислота (витамин С), биотин, тиамин

(В₁), пиридоксин (витамин В₆), инозит, пантотеновая кислота, никотиновая кислота (витамин РР).

Физиологически активные вещества за 2 ч до опыления наносились на рыльца путем опрыскивания их водными растворами этих веществ, взятыми в определенной концентрации в количестве 5 мл на каждый початок. Опыление производилось собственной пылью в смеси с пылью подсолнечника в соотношении 1:1. Эта смесь наносилась за 2 ч до самоопыления. Контролем служило обычное самоопыление и самоопыление в сочетании с опрыскиванием рылец початков дистиллированной водой. Результаты опытов двух вегетационных сезонов противоречивы. В 1961 г. все растения, обработанные физиологически активными веществами, повысили продуктивность (на 13% в случае использования индолилуксусной кислоты и на 58% при применении витамина С). В 1962 г. у всех обработанных растений продуктивность была ниже и составила от 61 до 84% от контроля. Такой противоречивый результат свидетельствует о том, что использование физиологических активных веществ требует тщательного изучения, особенно разработки очень точных условий их применения.

Оплодотворение растений — главный этап на пути получения гибридных семян, обладающих гораздо более высокой продуктивностью, чем линии, полученные путем самоопыления. Этим определяется важность приемов регулирования сроков появления репродуктивных органов, сближения или удлинения времени возникновения и созревания мужских и женских соцветий. Еще более важной задачей является изучение физиологии форм с мужской стерильностью, что очень важно для наиболее рационального производства высокопродуктивных гибридных семян кукурузы.

Опыт по регулированию сроков образования пыльцы и рылец с использованием стимуляторов роста был проведен Гаусман и Дунган (Gausmann и Dungan, 1954). Они установили, что нафтилуксусная кислота замедляет образование пыльников и рылец, в то время как индолилуксусная кислота заметно ускоряет эти процессы. Эффективность этих препаратов существенно изменяется в зависимости от времени действия стимуляторов роста. Чайлахян (1956) показал, что можно заметно ускорить время цветения кукурузы с помощью витаминов: тиамина, никотиновой кислоты, а также таких веществ, как борная кислота, тиомочевина и перманганат калия.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗЕРНА КУКУРУЗЫ

После оплодотворения начинается постепенное формирование семян кукурузы. Кузьмичев (1955) в соответствии с работами Кулешова делит период от образования зачатков

зерна кукурузы до его созревания на три этапа или фазы.

1. Формирование зерна — от оплодотворения до молочной спелости. Этот этап длится 20—25 дней, на протяжении которых накапливается 30—35% всего сухого вещества зерна.

2. Налив зерна — от начала молочной спелости до начала восковой спелости. На протяжении этого этапа, который длится 25—30 дней, накапливается 65—70% сухого вещества зерна. Зародыш достигает своих окончательных размеров и веса. Полностью определяется окраска зерна, свойственная данному сорту.

3. Созревание зерна — от начала восковой до полной спелости. Прироста сухого вещества в этот период, по данным Кузьмичева, не происходит, зерновка теряет воду и ссыхается. Указание Кузьмичева о прекращении прироста вещества на третьем этапе не подтверждается данными других исследователей, в частности, обстоятельно проведенными опытами Конарева, Курамшина и Нептунской (1960) (табл. 128).

Таблица 128

Накопление сухого вещества в зародыше и эндосперме на разных этапах развития зерна кукурузы сорта Чижминская I

Этапы развития зерна	Зародыш		Эндосперм		Сухое вещество зародыша в % к весу зерна
	мг на 100 зерен к концу этапа	% к весу зародыша зрелого зерна	мг на 100 зерен к концу этапа	% к весу эндосперма зрелого зерна	
Формирование	38	2	2 708	18	1,4
Налив	1 767	91	11 337	57	15,6
Созревание	1 895	7	15 105	25	11,2

Данные табл. 128 представляют большой интерес, так как дают представление о динамике развития зародыша и эндосперма зерна. Зародыш, составляющий на первом этапе лишь 2% своего максимального веса, стремительно увеличивался и на втором этапе уже был почти полностью сформирован. Количество сухого вещества в зародыше выросло за это время в 45 раз, в то время как в эндосперме — лишь в 3 раза. Можно предположить, что формирование зародыша значительно опережает формирование эндосперма, чем, по-видимому, и объясняется возможность использования незрелых зерен в качестве семенного материала (Кузьмичев, Кулешов, 1955; Смирнов, Павлов, 1964; Пикус, Яковенко, 1960; Кизилова, 1960).

Большую часть сухого вещества, накапливающегося в развивающемся зерне кукурузы, составляют углеводы и среди них крахмал, накопление которого наблюдается до полного

созревания зерна. Крахмал составляет несколько больше половины всего сухого вещества зерна, количество его может довольно значительно меняться в зависимости от сорта.

В процессе развития зерна значительные изменения происходят и в содержании азотистых веществ. Азот поступает в зерно до конца его созревания, но с разной интенсивностью в зависимости от этапа развития зерна. На этапе формирования семян азота поступает примерно 25% от его общего содержания в зерне, на следующем этапе (налив) — около 56% и остальное количество — при созревании. Количество азота в зародыше к концу налива очень сильно увеличивается и составляет около $\frac{1}{5}$ от всего количества азота в зерне. К концу созревания резко снижается содержание небелкового азота, а количество азота белковой фракции неуклонно возрастает (Hay, Earley, De Turk, 1953; Конарев, Курамшин, Нептунская, 1960; Павлов, 1963).

До конца созревания зерна кукурузы в нем накапливается фосфор, но соотношение между отдельными фракциями фосфорных соединений значительно изменяется на разных этапах (табл. 129).

Таблица 129

Накопление фосфорных соединений и нуклеиновых кислот в зерне кукурузы на разных этапах развития (% от количества фосфора в зрелом зерне)

Этапы развития зерна	Дни после опыления	Фосфор общий	Фосфор кислото-растворимый		Фосфор липон/ов	Нуклеиновые кислоты
			неорганический	органический		
Формирование зерна	1—13	19,7	59,5	7,5	38,2	58,3
Налив	14—23	38,9	23,3	36,6	23,0	41,7
Созревание . .	24—33	41,4	17,2	55,9	38,8	0

Процесс накопления отдельных групп веществ в ходе формирования, налива и созревания зерна кукурузы может существенно изменяться в зависимости от ряда факторов: сроков сева, уровня минерального питания, водообеспечения и др. (Кизилова, Овчаров, 1965). По-разному идет этот процесс у гибридов и самоопыленных линий (Мацков, Манзюк, 1961; Мацков, Манзюк, Закревская, 1965).

Изменение активности ферментов зерна кукурузы в процессе его созревания изучал Голик (1954, 1956). Он установил, что по мере созревания зерен в них постепенно снижается активность α - и β -амилазы и липазы. В созревших зерновках эти ферменты вообще не были обнаружены. Наличие в

зерновках активных ферментов, особенно липазы, затрудняет хранение зерна. Возможно, что меньшая стойкость при хранении зерна кукурузы, убранной в ранние сроки, объясняется достаточно высокой активностью липазы, свойственной таким семенам. Активность дегидраз и интенсивность дыхания по мере созревания зерна также значительно снижаются и к моменту полной технической спелости находятся на весьма низком уровне.

Уже в период формирования зерновок кукурузы в них синтезируется ряд веществ, стимулирующих ростовые процессы. По данным Нетъен и Боше (Netien и Beauchesne, 1954), в вытяжке из незрелых зерен кукурузы содержится значительное количество ауксинов и ряд других ростовых веществ, по химическому составу относящихся к аминокислотам.

Интересны результаты опыта Хинсварк, Хоф, Витвер и Шелл (Hinsvark, Houff, Wittwer, Sell, 1954), определявших динамику изменения концентрации индолилуксусной кислоты и ее эфиров в развивающихся зернах кукурузы; полученные ими данные совпадают с данными Нетъен и Боше (Netien и Beauchesne, 1954). Концентрация индолилуксусной кислоты была наивысшей к середине молочной спелости зерна, затем количество ее постепенно уменьшалось, вплоть до полного исчезновения в зрелом зерне. Аналогично изменяется и содержание эфиров индолилуксусной кислоты.

Все эти физиологические процессы, происходящие во время формирования зерновок кукурузы, существенно изменяются в зависимости от климатических условий района или года; они могут также усиливаться или ослабляться отбором, как это показано в табл. 130 в отношении содержания жира и белка.

Таблица 130

**Влияние отбора в 50 поколениях на содержание жира и белка
в зерновках кукурузы**

Годы	Поколения	Процент жира		Процент белка	
		высокомасличные	низкомасличные	высокобелковые	низкобелковые
1896	0	4,70		10,92	
1901	5	6,24	3,45	13,78	9,63
1906	10	7,38	2,67	14,26	8,65
1911	15	7,52	2,06	13,79	7,90
1916	20	8,51	2,07	15,66	8,68
1921	25	9,94	1,71	16,66	9,14
1926	30	10,21	1,44	18,16	6,50
1931	35	11,80	1,23	20,14	7,12
1936	40	10,16	1,24	22,92	7,99
1941	45	13,73	1,02	17,76	5,79
1945	50	15,36	1,01	19,45	4,91

Клименко (1954) установил, что количество растворимых соединений азота в зерновках изменяется в зависимости от климатических условий, характерных для данного года, в более широких пределах, чем это свойственно отдельным сортам.

Иными словами, климатические влияния иногда перекрывают сортовые различия кукурузы по такому показателю, как содержание растворимых соединений азота в зерновках. В семенах содержится также значительное количество сахаров и органических кислот (Солдатенков и др., 1965).

Ход формирования зерновки в разных частях початка изучал Белл (Bell, 1954). Им установлено, что формирование зерновок происходит в основном одинаково в разных частях початка, но размеры зерновок не везде одинаковы. На 8-й день после оплодотворения формируется булавовидный проэмбрио; на 10-й — дифференцируется щиток и намечается верхушка стебля будущего зародыша семени; на 12-й — появляется первый лист. Длина зародыша к этому моменту достигает 207 мк. На 14-й день имеется 2 листа, длина зародыша достигает 207—247 мк; на 16-й день зародыш имеет 3 листа, а на 30-й — 5 листьев.

Калинина (1964), изучая формирование зерновки кукурузы (зародыша и эндосперма), выделила несколько ступеней в ходе процесса, характеризующихся морфологическими и физиологическими отличиями. Всего намечено 9 ступеней от двухклеточного проэмбрио (1-я ступень) до полного формирования 5-го зародышевого листа (9-я ступень).

* *
*

Практическая значимость рассмотренных выше физиологических особенностей оплодотворения и формирования зерна кукурузы очевидна. Создание высокопродуктивных гибридных форм кукурузы, использование в этих целях такого важного явления, как мужская стерильность, возможность регулирования пола и времени созревания генеративных органов, выявление роли чужеродной пыльцы в процессе оплодотворения и другие вопросы имеют первостепенное практическое значение и большой теоретический интерес. В связи с этим дальнейшее изучение и всесторонний учет уже имеющихся материалов по этим проблемам является неотложной и актуальной задачей частной и общей физиологии растений.

УСТОЙЧИВОСТЬ КУКУРУЗЫ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ ЖИЗНИ И ЗАБОЛЕВАНИЯМ

Растения кукурузы на протяжении своего жизненного цикла испытывают воздействие различных условий, действующих или благоприятно, или неблагоприятно на жизненные функции организма и на его продуктивность. Способность переносить неблагоприятные условия жизни зависит от многих факторов, и прежде всего от того, в каких условиях формировалось растение, его вид или сорт, а также от глубины или длительности влияния отдельных факторов или их сочетаний.

Известно, что основными факторами, от которых зависит нормальное развитие и рост растений, а также их продуктивность, являются температура, условия водообеспеченности растений, световой режим, почвенные условия, засоление, кислотность почвы, степень чувствительности к различным болезням и способность переносить их с наименьшими потерями. Общие проблемы устойчивости растений к неблагоприятным условиям жизни и болезням рассмотрены в 3-м томе настоящего издания, к которому мы и отсылаем читателей. Здесь будут рассмотрены лишь материалы по физиологии устойчивости растений кукурузы и предлагаемым путям ее повышения.

ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РАСТЕНИЯ КУКУРУЗЫ; ПУТИ ПОВЫШЕНИЯ ХОЛОДОСТОЙКОСТИ

Кукуруза относится к теплолюбивым растениям, т. е. таким, которые при охлаждении до температуры близкой к 0°, погибают или у них возникают видимые повреждения: задерживается рост, значительно снижается продуктивность. Такая температура для кукурузы, как и для других теплолюбивых растений, находится в пределах от 0 до 7° (Генкель, Кушнirenко, 1966).

Внешние признаки страдания кукурузы при воздействии

пониженной температуры сводятся к следующему. Прежде всего повреждаются кончики наиболее старых листьев и они подвядают. Затем отмирает небольшой участок стебля и верхней части первого узла, что, возможно, сочетается с нарушением связи надземных органов с корневой системой, так как при переносе в благоприятные условия температуры такие растения быстро погибают от высыхания. Наблюдаются также повреждения корней и значительные изменения их анатомо-морфологических особенностей. При пониженной температуре у кукурузы быстрее других органов отмирают стебли, а наиболее устойчивы в этих условиях корни.

У кукурузы, выращиваемой на холодной почве (8—10°), в ранние фазы развития задерживалось накопление сухого вещества — углеводов, аскорбиновой кислоты, снижалась оводненность тканей, интенсивность дыхания, фотосинтеза, значительно изменялась деятельность ферментов, поглощение элементов минерального питания и воды (Андреенко, Титова, 1959; Новицкая, Сычева, 1960; Андреенко, Ширшова, 1963; Андреенко, 1966; Титова, Андреенко, 1966 и др.). У холодостойких растений подобные нарушения физиологических процессов менее выражены или совсем не наблюдаются.

При 0° ночью и 5° днем кукуруза совсем не росла и через 3—4 недели погибла (Гулидова, Микулович, 1964; табл. 131).

Таблица 131

Суточный прирост и средний вес одного 10-дневного растения кукурузы при разной температуре

Условия выращивания	Суточный прирост				Вес одного растения	
	мг		‰		листья	корни
	листья	корни	листья	корни		
25°С (контроль)	135	31	100	100	1495	315
10°С	27	14	20	45	608*	206*
0—5°С	0	0	—	—	68	69

* Первые три дня растения находились при 25°.

Рост кукурузы подавляется не только при пониженной температуре, но и при высокой, что убедительно показал Легенбауер (Lehenbauer, 1914) (рис. 60). Из этих и других опытов следует, что температурная биокинетическая зона для кукурузы находится в пределах 8—46° с оптимумом около 30—32°.

На пониженную температуру разные сорта кукурузы реагируют неодинаково. Более устойчивы к ней скороспелые сорта. Высокой чувствительностью к низкой температуре от-

личаются позднеспелые сорта (Климашевский, 1960; Проценко, Мишустина, 1962). В связи с неодинаковой реакцией различных сортов и гибридов кукурузы на пониженную температуру проводится широкое исследование по отбору наиболее холодостойких сортов и гибридов, что особенно важно для районов с суровыми климатическими условиями весны.

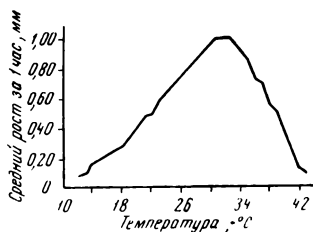


Рис. 60. Рост надземных частей проростков кукурузы в течение 9 ч при различных температурах

Различия сортов кукурузы, отличающихся по степени холодостойкости, в их реакции на пониженную температуру наблюдаются уже в период набухания и прорастания семян. В этом можно убедиться при сопоставлении растений холодостойкого сорта Днепровский 33А и менее холодостойкого Одесская 10 (рис. 61; табл. 132) (Проценко, Мишустина, 1962).

Нетрудно видеть, что скорость перехода растений к активной жизнедеятельности, так же как и скорость поглощения воды, а значит и набухания зерновок, выше у более холодостойкого растения Днепровский 33А. Это общая закономер-

Таблица 132

Влияние температуры и влажности почвы на поглощение воды зерновками кукурузы

Гибрид или сорт	Влажность почвы, % от полной влагоемкости	Количество воды, % поглощаемой в течение 8 дней при температуре почвы			
		6°	8°	10°	контроль
Одесская 10	40	8,2	10,2	18,3	22,1
	60	10,4	12,1	14,1	29,3
	80	12,3	14,1	20,0	30,9
Днепровский 33 А	40	7,9	12,5	18,1	25,2
	60	11,9	13,3	20,6	27,4
	80	12,8	15,5	24,1	29,7

ность характерна для более холодостойких растений. Вероятно, с ней связана способность зерновок таких растений наклеиваться уже при температуре 6° и даже медленно расти при 7—8°, что не наблюдается у растений сортов менее холодостойких.

Отрицательное влияние пониженной температуры почвы на зерновку кукурузы усугубляется еще и тем, что они могут поражаться плесневыми грибами; значительная часть семян при этом гибнет, полевая всхожесть снижается и посевы из-

реживаются. Чтобы ослабить вред, наносимый плесневыми грибами, применяют предпосевную обработку семян различными веществами, уничтожающими грибы (Незговоров, Ибрагимов, Соловьев, 1961; Незговоров, 1963; Незговоров, Соловьев, 1965).

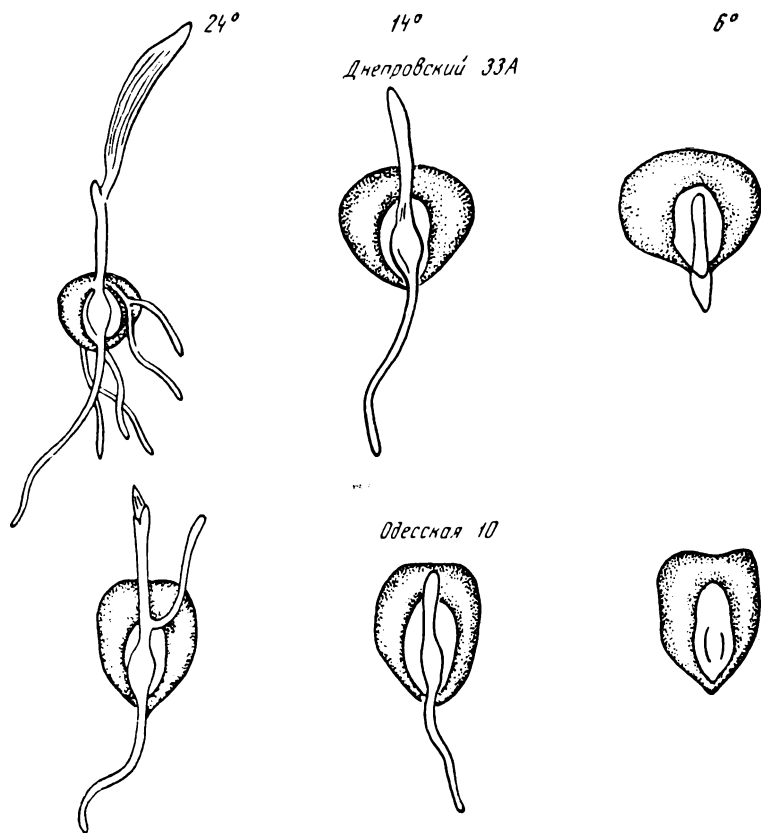


Рис. 61. Состояние зерновок кукурузы Днепро́вской 33 А и Одесской 10 после 30-дневного набухания при разной температуре

Чувствительность зерновок кукурузы к пониженной температуре зависит от ее действия на зародыш. В семенах нехолодостойких сортов зародыш не прорастает при пониженной температуре даже в том случае, если им поглощено некоторое количество воды. В таких семенах при пониженной температуре замедляется процесс преобразования запасных веществ — крахмала, белков, жиров — в формы, усвояемые зародышем, что затрудняет его переход в активное состояние.

Указанные различия в реакции зерновок на пониженную

температуру предлагается использовать для ранней диагностики сортов и гибридов кукурузы на холодостойкость. Для холодостойких растений при пониженной температуре характерно более интенсивное поглощение воды и набухание семян, повышенная активность ферментных систем, особенно гидролитических, и как следствие более быстрое пробуждение зародыша и переход его к активному росту (Проценко, Мишустина, 1962).

При достаточной влажности почвы всхожесть зерновок и темпы роста проростков зависят в основном от температуры почвы (табл. 133).

Таблица 133

Влияние температуры почвы на всхожесть семян кукурузы

Средняя температура почвы, °С	12,3	12,8	13,4	14,3	15,4	16,1	17,0	18,1	19,1	21,1
Число дней от посева до всходов	20	18	16	14	12	11	10	9	8	7

Зависимость всхожести семян кукурузы от температуры имеет решающее значение при выборе сроков сева. По этому вопросу накоплено много экспериментальных данных, согласно которым посев кукурузы лучше всего проводить тогда, когда температура почвы на глубине заделки семян достигнет 10—12°. В том случае, когда сев производится в почву, прогретую до 8—9°, глубина заделки семян должна быть не больше 4—5 см (Балюра, 1959; Томашевский, 1959). Чтобы снизить отрицательное влияние температуры, т. е. чтобы повысить холодостойкость молодых проростков кукурузы, Белаш (1960) рекомендует промораживать семена кукурузы перед посевом при температуре (—3) — (—4°С), а Ермилов (1959) предлагает вносить вместе с семенами небольшое количество азотных удобрений. По данным Проценко и Мишустинной (1962) для холодостойких районированных сортов кукурузы температура почвы на глубине заделки семян должна колебаться в пределах 6—8°, а для менее холодостойких среднепоздних и позднеспелых сортов — быть не ниже 8—10°.

При более детальном изучении процессов роста кончиков корня молодых проростков кукурузы в почве, охлажденной до 12°, установлено, что замедляется интенсивность клеточного деления и роста кончика корня в длину; наряду с этим усиливается накопление нуклеиновых кислот и белка (Ангелова, 1964).

Холодостойкость растений и содержание свободной и связанной воды положительно коррелируют (табл. 134; Корвин, Новицкая, 1962).

Содержание связанной и свободной воды (%) у кукурузы и ячменя в зависимости от температуры почвы

Фазы развития растений	Содержание воды при температуре почвы 15—20°			Содержание воды при температуре почвы 10—12°*		
	общей	свободной	связанной	общей	свободной	связанной
	<i>Кукуруза</i>					
Три листа . . .	87	11,6	75,4	82	9,3	72,7
Пять листьев .	82	21,6	60,4	82	19,3	62,7
Шесть листьев .	79	27,4	51,6	78	20,4	57,6
Метелка . . .	79	26,8	52,2	78	20,1	57,9
	<i>Ячмень</i>					
Три листа . . .	82	21,9	60,1	82	22,5	59,5
Трубкавание . .	80	25,3	54,7	81	19,8	61,2
Цветение . . .	80	25,3	54,7	80	28,5	51,5

* Для ячменя температура почвы 6—10°.

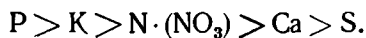
Из данных таблицы следует, что у теплолюбивой кукурузы с понижением температуры почвы содержание свободной воды уменьшалось, а связанной увеличивалось. У холодостойкого ячменя эти соотношения хотя и аналогичны, но выражены значительно слабее.

Установлена тесная взаимосвязь между холодостойкостью растений и процессом минерального питания. При пониженных положительных температурах нарушается азотный и фосфорный обмен. Сильно тормозится поглощение элементов минерального питания, причем тем сильнее, чем меньше холодостойкость растения. От температуры почвы зависит передвижение питательных веществ в надземные органы (Коровин, 1961; Штраусберг, 1965; Андреевко, Ширшова, 1965; Генкель, Кушниренко, 1966; Титова, Андреевко, 1966).

Степень затрудненности поглощения разных элементов минерального питания различна. Так, при 3—6° элементы располагаются по степени затрудненности поглощения в следующий ряд:



при температуре почвы 10—12° этот ряд несколько видоизменяется и имеет такой вид:



Есть все основания предполагать, что нарушение ростовых процессов при пониженной температуре почвы зависит и от нарушений минерального питания растений кукурузы.

Степень холодостойкости растений имеет большое значение для устойчивости фотосинтетической функции растений. Это вполне справедливо и для растений кукурузы. Установлено, что при пониженной температуре почвы в листьях кукурузы снижается содержание хлорофилла (Андрееенко, Титова, 1957), снижается интенсивность фотосинтеза и накапливаются, особенно в корнях, подвижные сахара (Андрееенко, Керечки, 1966).

В пигментной системе и пластидах кукурузы при снижении температуры наблюдаются значительные изменения, вплоть до разрушения (заметного даже визуально), что, вероятно, и является непосредственной причиной снижения интенсивности и продуктивности фотосинтеза или даже полного его подавления. Широко поставленные опыты Проценко и Мишустинной (1962) дали возможность выявить изменения пластидного аппарата кукурузы при пониженной температуре, скорость зеленения формирующихся листьев, снижение содержания хлорофилла и различия в этом отношении холодостойких и менее холодостойких сортов.

Пониженная температура в зоне корней очень сильно подавляет процесс дыхания (Андрееенко, Титова, 1959; табл. 135).

Таблица 135

Интенсивность дыхания корней кукурузы сорта Одесская 10 в возрасте 18 дней при разной температуре почвы в зоне корней

Вариант опыта	Температура при выращивании растений, °С	Интенсивность дыхания, мг O ₂ на 1 г сырого веса в час	Температура при определении дыхания, °С	Интенсивность дыхания, мг O ₂ на 1 г сырого веса в час
I	18—20	1,075	8—10	0,31
II	10—12	0,448	20	0,79
I/II (°/°)		240,0		39,2

В корнях и в листьях при пониженной температуре значительно снижается активность пероксидазы (рис. 62). Однако имеющиеся в литературе данные по этому вопросу противоречивы.

Расстройства дыхания сопровождаются глубокими изменениями процессов фосфорного обмена, образования нуклеотидов и фосфорилированных сахаров, что вполне закономерно, если учитывать тесную связь окислительных процессов и фосфорилирования при дыхании (Титова и Андрееенко, 1966; табл. 136).

Изменения фосфорного обмена выступают особенно отчетливо в опытах с применением радиоактивного фосфора (P³²).

Содержание различных групп фосфорных соединений в корнях кукурузы при разной температуре почвы в зоне корней (*мкг* на 10 корней)

Вариант опыта	Содержание фосфора				
	общего	неорганического	нуклеотидного	фосфорилированных сахаров	нуклеиновых кислот
I. 24—26°	1438,3	875,4	85,5	233,8	289,3
II. 8—10°	371,5	145,1	37,2	81,7	87,2
II/I (°/°)	25,8	16,4	43,5	35,0	30,3

В этих опытах проведено сравнительно-физиологическое исследование теплолюбивой кукурузы и холодостойкого овса. Изучалось поглощение P^{32} и включение его в разные группы фосфорных соединений. Произведены расчеты температурных коэффициентов каждого процесса. Результаты представлены в табл. 137.

Таблица 137

Поглощение фосфора и включение его в различные фосфорные соединения в корнях кукурузы и овса, выращенных при разной температуре почвы в зоне корней (по Титовой, Андреенко, в печати)

Формы фосфора	Поглощение P^{32} и включение его в фосфорные соединения, <i>имп/мин</i> на 100 г сырого веса					
	кукуруза			овес		
	25°	10°	Q_{10}	25°	10°	Q_{10}
Общий	4738,1	1064,7	3,0	4985,9	2500,0	1,4
Неорганический	2287,3	582,0	2,6	2638,3	1728,2	1,1
Нуклеотиды	312,3	34,2	6,1	318,1	85,2	2,5
Фосфорилированные сахара	504,9	43,1	7,8	427,1	98,3	2,7
Нуклеиновые кислоты	110,1	41,9	1,7	70,7	36,2	1,3

Можно с полным основанием утверждать, что наиболее уязвимыми звеньями фосфорного обмена являются процессы образования нуклеотидов и фосфорилированных сахаров. Степень подавления этих процессов резко различна для теплолюбивой кукурузы и холодостойкого овса, о чем свидетельствуют величины Q_{10} для этих культур. По-видимому, можно использовать эти показатели для ранней и быстрой диагностики степени холодостойкости растений, особенно при селекции кукурузы на холодостойкость.

Полученные нами данные находятся в полном соответствии со взглядами, развиваемыми Жолкевичем (1963), об из-

менении эффективности дыхания при неблагоприятных для растения условиях (обезвоживание, охлаждение).

Жолкевич показал, что по мере нарастания напряженности неблагоприятного фактора, в процессе дыхания можно отметить две фазы. Сначала оно усиливается, а затем, при

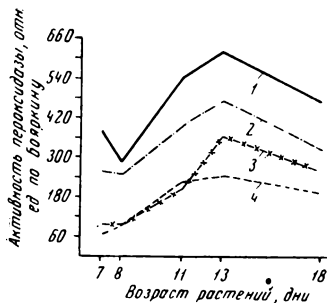


Рис. 62. Активность пероксидазы в корнях и листьях проростков кукурузы:

1 — в корнях при 18—20°; 2 — в корнях при 10—12°; 3 — в листьях при 18—20°; 4 — в листьях при 10—12°

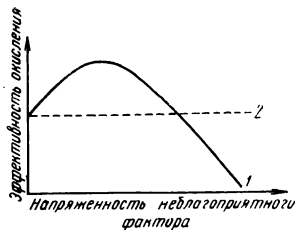


Рис. 63. Схема зависимости эффективности дыхания от напряженности неблагоприятных факторов:

1 — обезвоживание или охлаждение; 2 — контроль

более сильном воздействии неблагоприятного фактора, подавляется, что характерно и для других процессов под влиянием охлаждения (рис. 63).

Холодостойкость кукурузы — явление динамичное, изменяющееся в процессе индивидуального развития. На первых этапах жизни растений кукурузы их холодостойкость выше. В этот период адаптация к неблагоприятной температуре выражается в длительном использовании пластических веществ зерновки, медленном приросте надземной части и довольно интенсивном росте корней, замедленном зеленении и т. д. На более поздних этапах жизни, когда по мере потепления усиливается рост растений и полностью используются накапливающиеся пластические вещества, холодостойкость всех сортов и гибридов кукурузы резко снижается, что не приносит растениям никакого вреда, так как резкого снижения температуры в этот период не наблюдается. Незначительное повышение холодостойкости происходит в период формирования и созревания початков кукурузы. У некоторых сортов, имеющих высокую холодостойкость, початки могут дозревать даже при -4° , но эти исключения не свойственны большинству сортов и гибридов (Проценко, Мишустина, 1962).

В качестве мер по повышению холодостойкости кукурузы предлагается использовать закаливание холодом набухших и наклюнувшихся семян по методу, предложенному для куку-

рузы Генкелем, Сарычевой и Ситниковой (1955). Закаленные растения оказались жизнеспособными и более устойчивыми к неблагоприятному воздействию пониженной температуры.

Закаливание семян, по Генкелю, Сарычевой и Ситниковой (1955), сводилось к тому, что набухшие семена кукурузы выдерживались при постоянной температуре (от 0 до -1°) в течение трех недель. В другом опыте закаливание проводилось переменной температурой в течение 12 ч при $0-1^{\circ}\text{C}$, а потом в течение такого же времени при $18-20^{\circ}$. Полевая всхожесть семян, закаленных переменной температурой, повысилась на 11%. Была получена существенная прибавка урожая: от 30,1% у растений, закаленных постоянной температурой, до 65,8% у растений, закаленных переменной температурой.

Аналогичные данные по закаливанию кукурузы постоянной и переменной температурой были получены и другими исследователями (Кодымский, 1955; Корнилов, 1957; Елкина, 1960; Кушниренко, 1962).

Однако несмотря на полученные положительные результаты от предпосевного закаливания, этот вопрос нельзя считать окончательно решенным. Все еще мало конкретных сведений о действии обработанных холодом семян на устойчивость растений к пониженной температуре и заморозкам. Подходов для решения этой проблемы все еще немного и они недостаточно обоснованы. Одним из них является определение степени гибели клеток при промораживании листьев растений. Оказалось, что у закаленных растений количество погибших клеток у листьев, замороженных при (-3°) в течение 2 ч, несколько меньше, чем у незакаленных. Степень устойчивости к промораживанию различна у отдельных сортов и зависит также от фазы развития растений (Генкель, Кушниренко, 1966).

Одним из возможных способов повышения холодостойкости растений является обработка семян кукурузы растворами микроэлементов. Эффективными в этом отношении оказались цинк, молибден, медь и алюминий; более слабое действие наблюдается при применении марганца и бора (Школьник, Абдурашитов, Боженко, 1960). Попытки найти новые подходы для создания более холодостойких и скороспелых линий кукурузы при ее селекции предприняты Бошковым (1965).

ОТНОШЕНИЕ КУКУРУЗЫ К ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ; ЖАРОСТОЙКОСТЬ И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ

Существует и другая сторона температурного влияния на кукурузу, а именно ее отношение к высокой температуре, называемое иначе жаростойкостью. Особенно важное значение проблема жаростойкости растений приобретает в поливном и

богарном земледелии. Гибель растений при высокой температуре происходит в связи с отравлением их продуктами протеолиза и другими глубокими нарушениями обмена веществ (Петин, Размаев, 1961). При высокой относительной влажности воздуха происходит достаточно быстрый отток продуктов протеолиза и листьев в корни и включение их здесь в белковый синтез, что ослабляет вредное действие высокой температуры.

При расстройствах процесса дыхания устойчивость тканей листа к перегреву резко снижается, что объясняется торможением процессов синтеза, которые рассматриваются как важный фактор в цепи сопротивления растений неблагоприятному действию жары. В связи со сказанным о дыхании становится ясной роль окислительного фосфорилирования в устойчивости кукурузы к высокой температуре (Петин, Молотковский, 1960).

Жароустойчивость растений кукурузы тесно связана с засухоустойчивостью. Одним из путей диагностирования степени засухоустойчивости является установление возможной продолжительности воздействия на растения высокой температурой (55° С) (Недялков, 1963). Чем дольше будут выдерживать растения такую температуру без повреждений, тем выше их засухоустойчивость. Такой критерий засухоустойчивости особенно ценен при проведении селекционной работы по выведению засухоустойчивых гибридов. Однако следует учитывать, что в разные периоды жизни растений они неодинаково реагируют на высокую температуру.

Возможным путем повышения устойчивости растений к жаре и засухе является воздействие химическими агентами на растения в разных фазах развития. При этом используются такие соединения, как витамин С, комплекс витаминов группы В, рибозиды, аденин, никотиновая кислота. Выбор этих веществ объясняется тем, что все они являются активными метаболитами растений, синтез которых может нарушаться при неблагоприятном сочетании температурных условий и условий увлажнения. Именно это имели в виду Сатарова и Чернявская (1966), используя некоторые из указанных веществ в своих экспериментах по повышению засухо- и жароустойчивости растений. Ими установлено, что обработка растений кукурузы аденином и цитозином в разные периоды жизни приводит к повышению содержания РНК, белка, к более интенсивному включению N¹⁵ в белки точек роста, зерна и листьев. При обработке аденином и цитозином улучшаются условия быстрого восстановления сбалансированного обмена, нарушенного высокой температурой или сухоувеем.

Повышение устойчивости кукурузы к недостатку влаги в почве и воздухе возможно также путем закаливания растений по методу Генкеля (1946), умеренного снабжения водой в оп-

ределенные периоды жизни растений (фаза 7—8 листьев), умеренного азотистого питания и др. (Володарский, Зиневич, 1960). Все это должно проводиться дополнительно к агротехническим мерам, направленным на накопление влаги в почве.

СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ КУКУРУЗЫ

Засоленность почв является одним из важных факторов в жизни растений. Установлено, что разные растения обладают различной чувствительностью к засолению. Кукуруза относится к группе несолеустойчивых растений (Матухин, 1963). У нее под влиянием засоления резко тормозится рост, особенно при сульфатном засолении, меняется соотношение сухого вещества между надземными органами и корнями в пользу последних, подавляется поглощение элементов минерального питания (Лапина, 1967). Степень солеустойчивости кукурузы может изменяться в зависимости от района возделывания и, возможно, от сортовых особенностей. В качестве меры, направленной на повышение солеустойчивости, рекомендуется предпосевная обработка семян путем намачивания их в растворах питательных солей и микроэлементов, в гипертонических растворах, а также в грунтовых водах. Положительно может сказаться обработка семян витаминами и другими физиологически активными веществами. Можно использовать также внекорневое питание растений, воспитание их длительное время на засоленной почве и, наконец, скрещивание разных по солеустойчивости сортов (Матухин, 1963).

НЕКОТОРЫЕ БОЛЕЗНИ КУКУРУЗЫ И МЕРЫ БОРЬБЫ С НИМИ

Кукуруза поражается различными заболеваниями, часть из которых вызывают фитопатогенные грибы — таких большинство, а часть бактерии и вирусы. Кроме того, кукурузе свойственны физиологические заболевания, связанные с отклонениями в питании и неблагоприятными условиями внешней среды.

Распространение болезней и интенсивность поражения ими растений кукурузы зависят от многих причин, в том числе от наличия возбудителей болезни и их активности, а также от сочетания факторов внешней среды. Вред, причиняемый болезнями, весьма ощутим, иногда потери достигают 20% общего урожая.

В разные периоды жизни кукуруза поражается разными паразитами. Так, во время прорастания и в ранний период роста ее поражают грибы рода *Pythium*, которые вызывают загнивание семян и поражают корни. Особенно патогенны эти грибы при пониженной температуре почвы. К болезням, поражающим семена, относятся также болезни, вызываемые раз-

ными видами грибов из рода *Fusarium*. Мезокотиль поражается грибом *Diplodia Zeae* (Schw.) Lew., а проростки — грибами из рода *Penicillium*. При поражении грибом *Penicillium oxalicum* Currie et Thom. наблюдается пожелтение листьев, увядание и засыхание всходов. Сильнее всего эта болезнь поражает растения в условиях засушливой теплой погоды или при избытке азотных удобрений. Заболевание кукурузы могут вызвать грибы из рода *Aspergillus* и *Nigrospora*, а также ряд других грибов, имеющих меньшее значение. К числу последних можно отнести грибы из рода *Helminthosporium* и *Trichoderma*.

К заболеваниям более позднего периода вегетации кукурузы относятся пузырчатая головня, возбудителем которой являются грибы из рода *Ustilago*. Эта болезнь распространена во всех районах возделывания кукурузы. Потери урожая при поражении пузырчатой головней могут достигать 25%, а количество пораженных растений иногда составляет 30%.

При заболевании пузырчатой головней происходят значительные морфологические изменения пораженных органов — образуются галлы, опухоли или вздутия (рис. 64). Возникновение галлов и опухолей происходит за счет патологически активного деления клеток растения-хозяина (Воронков, 1967). Различные сорта и гибриды кукурузы поражаются пузырчатой головней в разной степени в зависимости от районов возделывания (Кузнецов, 1963; Грушка, 1965). Это объясняется различиями климатических и других условий внешней среды, а также разным составом рас возбудителя.

Наиболее важное значение для развития пузырчатой головни имеет температура. Прорастание спор гриба происходит в пределах 8—38°, но оптимальной можно считать температуру от 20 до 34°. Возбудитель болезни поражает в основном молодые меристематические ткани с достаточными запасами влаги. Заражению способствуют различные повреждения растущих органов, связанные, например, с градобитием, повреждениями при культивации или насекомыми.

Установлены определенные различия в поражаемости пузырчатой головней разных органов кукурузы (Михалевская, 1964), что связано, по-видимому, с разными сроками их роста и заложения. Прежде всего галлы появляются на листьях, затем на нижних и средних узлах стебля, на метелках, на верхних узлах стебля и, наконец, на початках.

У заболевших пузырчатой головней растений отмечаются серьезные физиолого-биохимические изменения. Усиливается дыхание, особенно в тканях, в которых образовались галлы. При отсутствии галлов в тканях заболевших растений повышение интенсивности дыхания не отмечается, иногда она даже несколько снижена.

Заражение пузырчатой головней сопровождается значи-

тельными изменениями ауксинового обмена (Воронков, 1967). В инфицированных листьях и особенно в тканях опухолей накапливается значительное количество индолилуксусной кис-

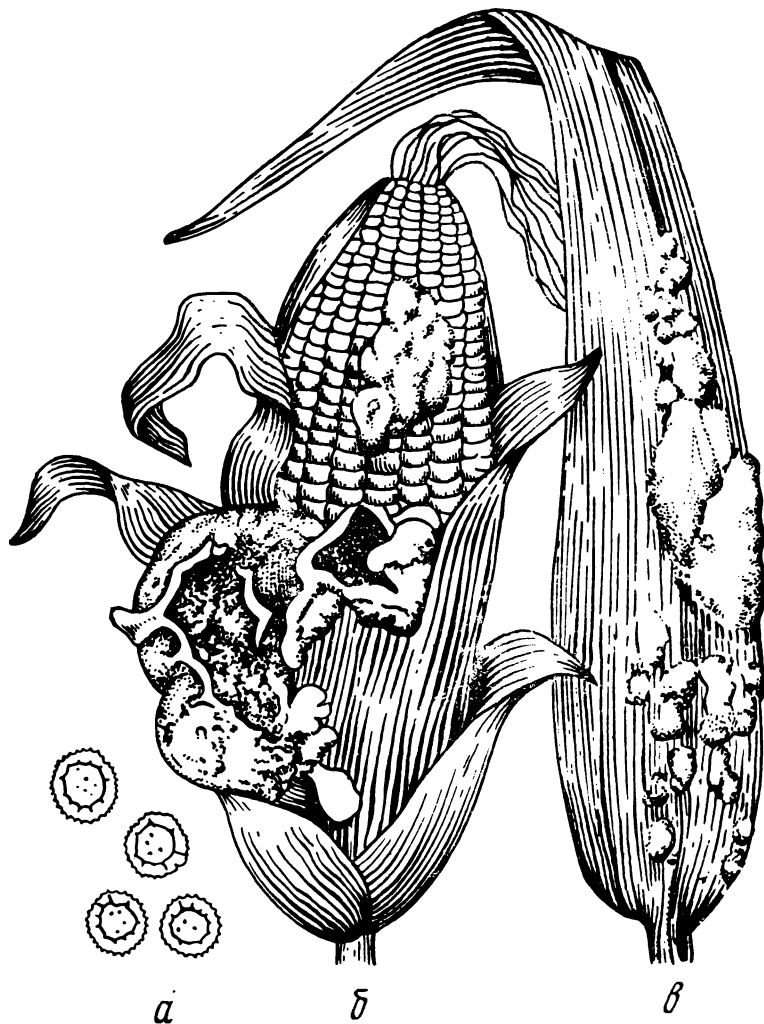


Рис. 64. Пузырчатая головня кукурузы:
а — споры; б — пораженный початок; в — пораженный лист

лоты. Существенно изменяется активность ферментов, в частности ауксиноксидаз.

Борьба с пузырчатой головней очень трудна, так как споры гриба долго сохраняются в почве и могут заражать растения на протяжении всего периода вегетации. Основным спо-

собом борьбы является протравливание семян перед посевом такими препаратами, как ТМТД, гранозан, церезан и др. Способствуют преодолению болезни высокая агротехника, а также введение в культуру сортов и гибридов, устойчивых к этому заболеванию. В связи с последним обстоятельством особое значение приобретает селекция кукурузы.

Серьезные поражения кукурузы вызывает гриб *Sorosporium* из того же рода *Ustilago*, являющийся причиной заболевания, получившего название пыльная головня. Эта болезнь приурочена к периоду цветения и созревания. Она выражается в том, что весь початок превращается в черную сухую массу спор. Метелки поражаются не полностью. Пораженные растения оказываются полностью бесплодными.

Развитию пыльной головни способствует высокая температура (28—30°). Заражение происходит в период от прорастания семян до появления всходов. Источником заражения являются споры, способные длительное время сохраняться в почве. В связи с этим монокультура кукурузы может способствовать распространению болезней, особенно на бедных почвах.

Меры борьбы включают протравливание семян фунгицидами (НИУИФ-2, абавит, агрозан), а также строгое соблюдение всех правил агротехники, правильный севооборот, ранний сев, сжигание больных растений. Необходимо также усилить селекцию для отбора устойчивых сортов. Эта важная мера борьбы с болезнью применяется еще недостаточно.

Очень опасным и распространенным заболеванием кукурузы является диплодиоз, вызываемый грибом *Diplodia zeae* (Schw.) Lew. Проявляется болезнь в трухлявости початка, загнивании и трухлявости стеблей и корней и ряде других признаков. Прежде других поражаются придаточные корни, затем болезнь распространяется на стебли, настоящие корни и листья, на которых появляются пурпурные пятна, постепенно буреющие и приводящие к отмиранию листьев. Потери урожая от этой болезни часто достигают 25%. Источником распространения заболевания являются неубранные пожнивные остатки и зараженные семена. Способствовать болезни может ненормально высокое накопление железа и алюминия, бедность почвы фосфатом и калием, избыточное содержание в почве азота. При высоком содержании углеводов в стебле растения устойчивость к заражению диплодиозом повышается. Распространение болезни наблюдается и при хранении початков в хранилищах.

Меры борьбы: селекция сортов и гибридов кукурузы на устойчивость к диплодиозу, протравливание семян и строгое выполнение правил агротехники.

В период цветения может происходить заражение початка фузариозом, возбудителем которого является гриб *Gibberella*

saubinetti. При поражении фузариозом молодых растений они очень быстро, уже в фазе 2—3 листьев, погибают. Распространению болезни способствует влажная, холодная погода.

Кроме указанных встречаются такие болезни, как нигроспороз, вызываемый грибом *Nigrospora oryzae*, антракноз, возбудителем которого является гриб *Colletotrichum graminicolum*, гниль стеблей и корней (рис. 65), ризоктониоз стеблей.

Всего грибных заболеваний кукурузы известно около 30, а кроме того, более 10 болезней вирусного и бактериального происхождения. Необходимо указать еще на группу болезней листьев, среди которых на первом месте находится ржавчина (обыкновенная, южная и тропическая), северный гельминтоспориоз (Лекомцева, 1963), пятнистость листьев, южный гельминтоспориоз и др.

К болезням зерна относится фузариоз зерна, черная гниль, плесневение зерна и др.

Кроме указанных существует еще группа непаразитарных заболеваний. К ним относятся болезни, вызванные недостатком или избытком питательных веществ. Так, при недостатке азота нижние листья кукурузы приобретают светло-зеленую окраску и потом желтеют. При длительном недостатке азота листья могут отмирать. При избытке азота происходит разрастание зеленой массы в ущерб зерну, снижается сопротивляемость растений к заболеваниям.

При недостатке фосфора наблюдается слабый рост растений; при остром недостатке фосфора отмирают верхушки и края листьев.

При недостатке калия растения бывают ломкими, легко полегают, восприимчивы к холоду и поранениям. Наличие на растениях увядших початков является признаком недостатка калия и избытка азота в почве.

Многие болезни возникают у кукурузы при недостатке или избытке микроэлементов.

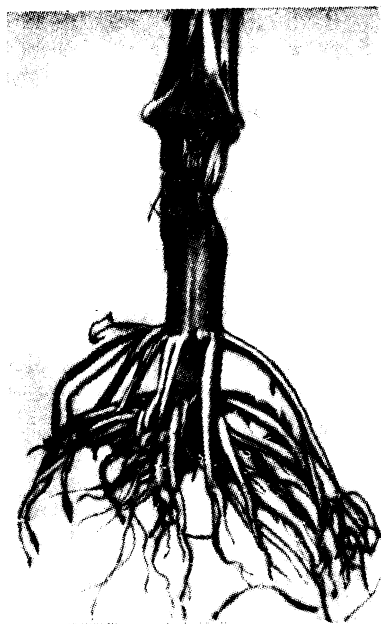


Рис. 65. Гниль стеблей, вызываемая грибом *Pithium*

По всему миру распространены вирусные болезни кукурузы, в частности полосатость кукурузы; переносчиком вируса полосатости является цикадка *Calligypona pellucida* Fabr. Заболевание это может наносить значительный ущерб урожаям кукурузы. В целях борьбы с этим заболеванием необходимо строго соблюдать правила агротехники, в частности уничтожать сорняки, на которых живут распространители болезни.

В южных районах возделывания распространена крапчатость кукурузы, вирус которой переносится тлями. К вирусным же заболеваниям относится штриховатость кукурузы, мозаика, карликовость и другие болезни.

Большая группа заболеваний кукурузы вызывается бактериями. К бактериальным болезням кукурузы относится бактериальное увядание, бактериальная гниль стеблей, бактериоз листьев и стеблей, бурая бактериальная пятнистость листьев. Все они отличаются специфическими особенностями и борьба с ними требует соблюдения агротехнических рекомендаций и усиления селекционных работ.

Довольно подробная сводка всех болезней кукурузы имеет в монографии Грушка (1965).

Все сказанное выше дает общее представление о большой проблеме патологических явлений в росте и развитии кукурузы.

ЛИТЕРАТУРА

- Авакян А. А. Агробиол., 1955, 2. Авдонин Н. С. Вопросы земледелия на кислых почвах. М., Сельхозгиз, 1957. Агрономическая химия. М., Сельхозгиз, 1954. Алексеев А. М., Гусев Н. А. Влияние минерального питания на водный режим растений. М., Изд-во АН СССР, 1957. Алексина Н. Д., Андреевко С. С. Научн. докл. высш. шк., сер. биол. науки, 1966, 4. Аль-Алюси Х. Автореф. канд. дис. М., 1966. Андреева Н. А. Биохим., 1953, 18. 6. Андреева И. Н. Физиол. раст., 1964, 11, 1. Андреева И. Н., Куркова Е. Б. Физиол. раст., 1965, 12, 2. Андреевко С. С. Кукуруза, 1959, 11; Научн. докл. высш. шк., сер. биол. науки, 1961, 4; Агробиол., 1962, 5(137); ДАН СССР, 1962, 147, 5; Кукуруза, 1964, 10; 1967, 1. Андреевко С. С., Алексина Н. Д. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол. и почв., 1961, 1; Научн. докл. высш. шк., сер. биол. науки, 1962, 4; 1966, 2; Сельскохозяй. биол., 1966, 4; Физиол. раст., 1967, 14, 1. Андреевко С. С., Алексина Н. Д., Ширшова Е. Д. Научн. докл. высш. шк., сер. биол. науки, 1963, 4. Андреевко С. С., Кадар Д. Научн. докл. высш. шк., сер. биол. науки, 1958, 4. Андреевко С. С., Казаринова Л. А. Научн. докл. высш. шк., сер. биол. науки, 1958, 1. Андреевко С. С., Керчки Б. ДАН СССР, 1966, 167, 4. Андреевко С. С., Куперман Ф. М. Физиология кукурузы. Изд-во МГУ, 1959. Андреевко С. С., Потапов Н. Г., Косуллина Л. Г. ДАН СССР, 1964, 155, 4. Андреевко С. С., Прозоровская Н. Н. Научн. докл. высш. шк., сер. биол. науки, 1960, 4. Андреевко С. С., Титова З. В. ДАН СССР, 1957, 116, 1; Научн. докл. высш. шк., сер. биол. науки, 1959, 2; Первая годичн. научн. отчетн. конф., биолого-почв. ф-та МГУ, тез. докл. М., 1964. Андреевко С. С., Ширшова Е. Д. Научн. докл. высш. шк., сер. биол. науки, 1965, 4. Апрелева М. С. Зап. Харьковский. с.-х. ин-та, 1955, 11(48). Артамолов В. И. Автореф. канд. дисс. М., 1967. Артюхов И. К. Агробиол.,

1966, 1. Афанасьев Г. В. Сб. раб. по кукурузе. Рефер. докл. ТСХА, 1957, 2. Афанасьев Г. В., Буркин В. Е. Докл. ТСХА, 1956, 25. Афендулов К. П. Минеральное питание и удобрение кукурузы. Киев, «Урожай», 1966. Афендулов К. П., Подуражный П. К. Агрохим., 1965, 10. Ашур Н. И. Автореф. канд. дисс. М., 1964. Базырина Е. Н. Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., 1950, 70, 3. Балит А., Ковач Г. Сб. «Гетерозис». Минск, 1961. Балит А., Фьюредь Я. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Балюра В. И. Биологические особенности и селекция кукурузы в районах нечерноземной полосы. М., Сельхозгиз, 1955; Кукуруза, 1959, 3; 1961, 11. Барановский П. М., Семенова Д. И. Объед. науч. сесс. по пробл. гетерозиса. Тез. докл., 1966. Бекмухамедов Н. Б. Физиол. раст., 1961, 8, 1. Белаш Т. И. Агробиол., 1960, 3. Бензин В. М. Культура кукурузы. СПб., 1912. Березницкая Н. И. Тр. Харьковск. с.-х. ин-та, 1959, 19(56). Берко Н. Ф. Физиол. раст., 1963, 10, 1; 6. Блюм Б. Г. Агрохим., 1966, 1. Бородулина Ф. З., Кудрявцева Н. В. Сб. «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». Изд-во АН СССР, 1963. Бородулина Ф. З., Кудрявцева Н. В., Тан Ти. Научн. докл. высш. шк., сер. биол., науки, 1962, 3. Бошков Е. Т. Автореф. канд. дисс Ульяновск, 1965. Бритиков Е. А. Тр. Ин-та физиол. раст., 1954, 8, 2. Буйкан Д. Физиол. раст., 1962, 9, 2. Быков И. М. Изв. Биол. НИИ при Пермском ун-те, 1929, 6. Ваклинова С. Г. Автореф. канд. дисс. М., 1958. Ваклинова С. Г., Доман Н. Г., Рубин Б. А. Физиол. раст., 1958, 5, 6. Варварин Б. Г., Ронис В. Е. Вестн. с.-х. наук, 1963, 11. Вареник И. П. Природа, 1955, 7. Васильева Е. М. Физиол. раст., 1960, 7, 4. Васильева Н. Г. Сб. «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР». Изд-во АН СССР, 1956. Васильева Л. В. Агрохим., 1965, 6. Вильямс В. Р. Собр. соч., т. VII. М., Сельхозгиз, 1951. Винокур Р. Л. Физиол. раст., 1957, 4, 3. Власюк П. А., Карась М. Н. Агрохим., 1965, 1. Власюк П. А., Нижко В. Ф. Агрохим., 1966, 2. Власюк П. А., Садуллаев М. А. Агрохим., 1966, 3. Возняковская Ю. М., Нуржанов У. С. Физиол. раст., 1965, 12, 4. Володарский Н. И., Зиневич Л. В. Физиол. раст., 1960, 7, 2. Володарский Н. И., Пугач М. Ф. Физиол. раст., 1962, 9, 2. Володарский Н. И., Саутич З. М. Кукуруза, 1958, 10. Володарский Н. И., Сыкало Н. Г. Вестн. с.-х. науки, 1963, 9. Волюнкин А. А. Физиол. раст., 1961, 8, 3. Воронков Л. А. Автореф. канд. дисс. М., 1967. Воскресенская Н. П. ДАН СССР, 1950, 72, 1; Фотосинтез и спектральный состав света. М., «Наука», 1965. Гавриленко В. Ф., Фаталиева С. М. Сельскохозяйств. биол., 1966, 6. Гадар М. Сб. иностран. информ. по сельск. хоз-ву, 1956, 2. Галеев Г. С. Селект. и семеноводство, 1956, 1; Кукуруза, 1957, 12; 1959, 2. Гельман Н. С. Усп. совр. биол., 1950, 29, 3. Генкель П. А. Тр. ин-та физиол. раст., 1946, 5, 1; Сб. «Биол. основы повышения посевных качеств семян с.-х. раст.». М., «Наука», 1964. Генкель П. А., Кушниренко С. В. Холодостойкость растений и термические способы ее повышения. М., «Наука», 1966. Генкель П. А., Сарычева А. П., Ситникова О. А. Физиол. раст., 1955, 2, 5. Германова В. Ф. Автореф. канд. дисс. М., 1956. Голик М. Г. Тр. Всес. научно-иссл. ин-та зерна, 1954, 27; Физиолого-биохимические основы хранения кукурузы. М., Изд-во АН СССР, 1955; Сб. «Биохимия зерна», М., 1956. Голынская Е. Л., Григоренко Т. М., Михалко С. Н., Стеценко Н. М., Физиол. раст., 1965, 12, 3. Гончаренко Д. Ф. Агрохим., 1966, 5. Горбунова Л. П. Агрохим., 1965, 7. Горшков П. А., Кравченко С. Н. Агрохим., 1966, 6. Горюнов Н. С., Петрунин В. М., Физиол. раст., 1966, 13, 2. Грамматикати О. Г. Кукуруза, 1957. Гринев Г. М. Физиол. раст., 1960, 7, 6; 1961, 8, 6; 1964, 11, 3. Гродзинский А. М. Теоретические основы регулирования минерального питания растений. Тез. докл. М., «Наука», 1964; Агрохим., 1965, 10. Грушка Я. Монография о кукурузе. М., «Колос», 1965. Гужова Н. В. Автореф.

канд. дисс., М., 1966. Гулидова И. В., Микулович Т. П. *Агрохим.*, 1964, 6. Гулякин И. В., Смирнов П. И. *Докл. ТСХА*, 1956, 25. Гуревич С. М., Боронин И. И. *Агрохим.*, 1965, 1. Дадыкин В. П. *Вестн. АН СССР*, 1955, 7. Дадыкин В. П., Игумнова З. С. *Физиол. раст.*, 1956, 3, 3. Данилова Н. С. *Агрохим.*, 1965, 6; *Физиол. раст.*, 1966, 13, 1. Дарвин Ч. *Собр. соч.*, т. IV, 1951. Демиденко Т. *Научно-агроном. журн.*, 1927, 3; 1928, 7—8. Денисова А. З., Лупинович И. С. *Физиол. раст.*, 1961, 8, 4. Джеймс В. *Дыхание растений*. М., ИЛ, 1956. Диакону П. *Кукуруза*, 1961, 4, 11. Дмитренко П. А., Дидыченко А. П., Предко И. Г., Пшебельский В. В. *Агрохим.*, 1965, 2. Добролюбский О. К. *Природа*, 1958, 2. Добрынин Г. М. *ДАН СССР*, 1958, 119, 4. Долженков С. Ф. *Земледелие*, 1954, 5. Доровская И. Ф. *Сб. «Морфогенез растений»*, 1. Изд-во МГУ, 1961; *Физиол. раст.*, 1962, 9, 5. Доровская И. Ф., Коновалов Ф. Я. *Тр. Северо-Осет. с.-х. ин-та*, 1960, 21. Дроздов Н. А. *Тр. Пушкинск. с.-х. ин-та*, 1949, 19. Елькина Е. Л. *Сб. «Физиол. устойчивости раст.»*. М., Изд-во АН СССР, 1960. Ермилов Г. Б. *Физиол. раст.*, 1959, 6, 3; 1960, 7, 1; 1962, 9, 4. Жагрин Б. С. *Вестн. с.-х. науки*, 1963, 11. Жизневская Г. Я. *Сб. «Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине»*. Рига, 1959. Жолкевич В. Н. *Изв. АН СССР*, сер. биол., 1963, 4. Жуковский П. М. *Культурные растения и их сородичи*. М., «Колос», 1964. Журбицкий З. И., Хуан Вей-нань. *Физиол. раст.*, 1959, 6, 6. Журбицкий З. И., Шидловская И. Л. *Теоретические основы регулирования минерального питания растений*. Тез. докл. М., «Наука», 1964. Заиграев С. А. *Агрохим.*, 1964, 4; *Теоретические основы регулирования минерального питания растений*. Тез. докл. М., «Наука», 1964. Заплатин П. И. Автореф. канд. дисс., М., 1964. Зауберлих Х., Чанг Ван-юн, Селмон В. *Сельское хозяйство за рубежом*, 1956, 1. Землянухин А. А. *Физиол. раст.*, 1960, 7, 1. Иванов В. П. *Физиол. раст.*, 1958, 5, 3; 1959, 6, 3; 1962, 9, 2. Иванов В. П., Якобсон Г. А., Фоменко Б. С. *Физиол. раст.*, 1963, 10, 4; 1964, 11, 4. Калинин Л. В., Автореф. канд. дисс. М., 1964. Капитанова Т. А. *Научн. докл. высш. шк.*, сер. биол., науки, 1959, 1. Керефов К. Н., Куперман Ф. М., Шауцуков З. X. *Уч. зап. Каб.-Балк. ун-та*, 1962; *Тр. Каб.-Балк. гос. с.-х. опытн. станции*, 1965, 1. Керефова М. К. *Сельск. хоз-во Сев. Кавказа*, 1959, 11; *Развитие и рост кукурузы в условиях вертикальной зональности КБАССР*. Нальчик, 1961. Кизилова Е. Г. *Физиол. раст.*, 1960, 7, 5. Кизилова Е. Г., Овчаров К. Е. *Физиол. раст.*, 1965, 12, 4. Климашевский Э. Л. *Тр. Уральск. н.-и. ин-та сельск. хоз-ва*, 1960, 2; *ДАН СССР*, 1960, 134, 4; *Зап. Свердл. отд. Всес. бот. о-ва*, 1962, 2; *Физиол. раст.*, 1963, 10, 6; *Сб. «Ученые сельск. хоз-ву Дальнего Востока»*. Владивосток, 1965; *Агрохим.*, 1966, 4; *Физиологические особенности корневого питания разных сортов кукурузы в нечерноземной полосе*. М., «Наука», 1966. Климашевский Э. Л., Писецкая Н. Ф. *Агрохим.*, 1964, 8. Клименко В. Г. *Уч. зап. Кишиневского ун-та*, 1954, 13. Климов Я. И., Кушниренко Ю. Д., Ермилова А. Н. *Земледелие*, 1956, 1. Коварский А. Е. *Новое в селекции и гибридизации кукурузы*. Кишинев, 1956; *Объед. научн. сессия по пробл. гетерозиса*. Тез. докл., 1966. Коварский А. Е., Гуляева Е. М. *Тр. Кишиневского с.-х. ин-та*, 1955, 3. Коварский А. Е., Пукалов Б. П., Наконечная З. И. *Сб. работ по изучению кукурузы в Молдавии*. М., «Сов. наука», 1955. Кодымский И. А. *Агробиол.*, 1955, 5. Кожухов И. В. *Докл. ВАСХНИЛ*, 1939, 20. Козубенко В. Е. *Селекция и семеноводство*, 1938, 1; *Землед.*, 1954, 8; 1955, 12; *Сб. «Морфогенез растений»*. Изд-во МГУ, 1961; *Селекция кукурузы*. М., «Колос», 1965. Колесников С. М. *Сб. «Биология оплодотворения и гетерозис культурных растений»*. 1962. Колосов И. И. *Поглотительная деятельность корневых систем растений*. М., Изд-во АН СССР, 1962. Колоша О. И. *Вестн. с.-х. науки*, 1957, 1. Конарев В. Г., Курашдин Г. С., Нептунская С. В., Перуанский Ю. В., Сахаутдинова С. М.,

Елсакова Т. Н., Чеклин И. Ф., Закиров С. З. Сб. «Биохимия и физиология формирования урожая кукурузы», Уфа, 1960. Конарев В. Г., Хангильдин В. Х., Курамшин Г. С. Сб. «Биохимия и физиология формирования урожая кукурузы», Уфа, 1960. Корнеев П. К. Физиол. раст., 1962, 9, 5. Корнилов А. А. ДАН СССР, 1957, 114, 5. Коровин А. И. Температура почвы и растение на севере. Петрозаводск, 1961. Коровин А. И., Барская Т. А. Физиол. раст., 1962, 9, 4. Коровин А. И., Дульбинская Д. А., Глянько А. К. Теоретические основы минерального питания растений. Тез. докл. М. «Наука», 1964. Коровин А. И., Новицкая Ю. Е. Физиол. раст., 1962, 9, 2. Коровкина А. В., Кожемякина Г. А. Вестн. с.-х. науки, 1965, 4. Кособоков Г. И. Агробиол., 1961. Кособоков Г. И. Автореф. канд. дисс. 1962. Коршунова К. М. Автореф. канд. дисс. М., 1958. Красинский Н. П. Природа, 1957, 1. Кремнина А. Н., Пронин В. А. Физиол. раст., 1965, 12, 5. Кубарев П. И. Физиол. раст., 1965, 12, 6. Кудрявцева А. А. Научно-агрономический журн., 1924, 1. Кузнецов Л. В. Автореф. канд. дисс. М., 1963. Кузьмичев В. П. Зап. Харьковск. с.-х. ин-та, 1955, 1955а, 11. Кузьмичев В. П., Кулешов Н. Н. Зап. Харьковск. с.-х. ин-та, 1955, 11. Кулешов Н. Н. Тр. по прикл. бот. генет. и селекции, 1917, 10, 5; Южно-Русск. с.-х. газета, Харьков, 1918; Сб. «Достижения и перспективы в области прикладной бот., генет., селекции». Л., 1929; Зап. Харьковск. с.-х. ин-та, 1955, 1955а, 11. Кулешов Н. Н., Новиненко А. И., Новодранов И. П. Бюлл. Укр. научно-иссл. ин-та, растениеводства, селекции и генетики. Харьков, 1957. Куперман Ф. М. В кн.: «Основные этапы развития и роста злаков». Изд-во МГУ, 1955; Биология в школе, 1957, 3; Кукуруза. 1958, 10; 1960, 10; в кн.: «Морфология кукурузы». Изд-во МГУ, 1962. Куперман Ф. М., Баранов С. А. Кукуруза, 1958, 1. Куперман Ф. М., Керефова М. К., Лучков П. Г. Морфофизиологический анализ гетерозиса у гибридов кукурузы. Нальчик, 1964. Куперман Ф. М., Лучшев А. А., Шульгин А. М. Изв. АН СССР, сер. биол., 1956, 4. Куперман Ф. М., Марьяхина И. Я., Байсугорова А. Кукуруза, 1959, 6. Куркова Е. Б. Автореф. канд. дисс., 1966. Кушниренко С. Ф. Физиол. раст., 1958, 5, 3; Автореф. канд. дисс. М., 1962. Лапшина А. Н. Агробиол., 1964, 2. Ласло Г. Симп. по селекции и агротехнике кукурузы. Мартовнашар, 1963. Лебедева Г. Ф. Первая годичн. научн. конф. Тез. докл. Изд-во МГУ, 1964. Лекомцева С. Н. Автореф. канд. дисс. М., 1964. Линд А. Э. Природа, 1950, 10. Лищенко Ф. И. Вестн. с.-х. науки, 1957, 1. Лучков П. Г. Тез. докл. III Всес. научн. конф. молодых ученых-биологов. Изд-во МГУ, 1961. Лучшев А. А. Тр. фенологического совещания. Л., 1962. Любимый В. М. Сб. «Морфогенез растений», 1, 1961. Люкова Л. А., Дудник В. Н. Теоретические основы регулирования минерального питания растений. Тез. докл. «Наука», 1964. Мазаева М. М. Земледелие, 1955, 12; Агрехим., 1961, 1. Максимов Н. А. Избр. работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. М., Изд-во АН СССР, 1952. Манзюк С. Г., Закревская Л. Е. Объединенная научная сессия по проблемам гетерозиса. Тез. докл. 1966. Матухин Г. Р. Физиология приспособления культурных растений к засолению почв. Изд-во Ростовск. гос. ун-та, 1963. Мауриня Х. А. Тр. Латв. с.-х. акад., 1957, 7; 1958, 6; Автореф. докт. дисс. Рига, 1965. Мацков Ф. Ф., Манзюк С. Г. Вестн. с.-х. наук УССР, 1958, 5; Тр. Укр. н.-и. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 1959, 4; Физиол. раст., 1961, 8, 1. Мацков Ф. Ф., Манзюк С. Г., Закревская Л. Е. Физиол. раст., 1965, 12, 6. Мацков Ф. Ф., Овечкин С. К. Сб. «Оплодотворение и гетерозис с.-х. растений». Харьков, 1952. Мешков Н. В. Изв. АН СССР, сер. биол., 1945, 2. Мельниченко В. Ф. Агрехим., 1964, 4. Методические указания, 34. М., Гидрометиздат, 1959. Минина Е. Г. Бюлл. ВАСХНИЛ, 1936, 9. Мифтахутдинова Ф. Г. Физиол. раст., 1961, 8, 2. Михалевская О. Б. Агробиол., 1964, 6; Физиол. раст., 1964, 11, 4. Мовсесян С. Н. Изв. АН

АрмССР, сер. биол. и с.-х. науки, 1954, 10. Молотковский Г. Х., Костышин С. С. Кукуруза, 1963, 9. Морозова Е. Д. Тр. Кишиневск. с.-х. ин-та, 1955, 7; Сб. работ по изучению кукурузы в Молдавии. М., «Сов. наука», 1955а. Мусийко А. С. Изв. АН СССР, сер. биол., 1955, 5; Докл. ВАСХНИЛ, 1957, 1; Агробиол., 1957, 4; Объед. научн. сессия по проблемам гетерозиса. Тез. докл., 1966. Мусийко А. С., Ключко П. Ф. Кукуруза, 1963, 7. Незговоров Л. А. Физиол. раст., 1963, 10, 1. Незговоров Л. А., Ибрагимов Ш. И., Соловьев А. К. Физиол. раст., 1961, 8, 3. Незговоров Л. А., Соловьев А. К. Физиол. раст., 1965, 12, 6. Нельсон Л. Сельское хозяйство за рубежом, 1958, 1. Николаева Н. Г. Сб. работ по изучению кукурузы в Молдавии. М., «Сов. наука», 1955. Ничипорович А. А. Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). М., Изд-во АН СССР, 1955; Физиол. раст., 1961, 8, 5; Сб. «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений». М., Изд-во АН СССР, 1963. Ничипорович А. А., Власова М. П. Физиол. раст., 1961, 8, 1. Ничипорович А. А., Чень Инь. Физиол. раст., 1959, 6, 5. Обручева Н. В. Автореф. канд. дисс., М., 1962. Овечкин С. К., Симочкина Н. Я., Дмитриева А. Н. и др. Сб. «Оплодотворение и гетерозис с.-х. растений». Харьков, 1959. Озерный М. Е. Достижения науки и передовой опыт в сельском хозяйстве, 1955, 10. Осипова О. П., Ашур Н. И. Физиол. раст., 1964, 11, 3; 1965, 12, 2. Павлов А. Н. Физиол. раст., 1960, 7, 3; ДАН СССР, 1962, 143, 1; Физиол. раст., 1963, 10, 2; 10, 5; Агротехн., 1965, 6; Павлов А. Н., Иванов В. П. Физиол. раст., 1960, 7, 5. Павлов А. Н., Иванов В. И., Разуваева В. И. Физиол. раст., 1961, 8, 5. Павлов А. Н., Колесник Т. И. Физиол. раст., 1965, 12, 2. Палилова А. Н. Тез. докл. объединенной научн. сессии по проблемам гетерозиса, 1966. Палладина Т. А., Жабицкий П. Ф. Агротехн., 1965, 10. Пейве Я. В., Жизневска Г. Я., Крауя А. Е. Физиол. раст., 1961, 8, 4. Петербургский А. В., Сидорова Н. К. Изв. ТСХА, 1957, 3. Петин Н. С. Физиол. раст., 1954, 1, 1; Сб. Биологические основы орошаемого земледелия. М., Изд-во АН СССР, 1957; Физиология орошаемой пшеницы. М., Изд-во АН СССР, 1959; Природа, 1962, 1. Петин Н. С., Абраров А. А. Физиол. раст., 1966, 13, 3. Петин Н. С., Берко Н. Ф. Физиол. раст., 1961, 8, 1; 1965, 12, 1. Петин Н. С., Гринева Г. М. Физиол. раст., 1962, 9, 2. Петин Н. С., Иванов В. П. Физиол. раст., 1957, 4, 2. Петин Н. С., Коршунова К. М. Физиол. раст., 1958, 5, 2. Петин Н. С., Малышева К. М. Физиол. раст., 1960, 7, 5. Петин Н. С., Молотковский Ю. Г. Физиол. раст., 1960, 7, 6. Петин Н. С., Павлов А. Н. Изв. АН СССР, сер. биол., 1961, 6. Петин Н. С., Размаев И. И. Изв. АН СССР, сер. биол., 1961, 4; 1962, 1; Физиол. раст., 1961, 8, 2; 8, 4. Петров А. П. Тр. О-ва естествоисп. при КГУ, 1962, 122, 6. Пикус Г. П., Яковенко В. А. Вестн. с.-х. науки Укр. акад. с.-х. наук, 1960, 1. Плешков Б. П. Физиол. раст., 1958; 5. 2. Плешков Б. П., Мухина Г. П. Изв. ТСХА, 1957, 3 (16). Плешков Б. П., Шмырева Т. В., Иванко Ш. Доклады ТСХА, 1958, 34. Полферов Б. В., Кузьмичев В. П., Кулешов Н. Н. Записки Харьковск. с.-х. ин-та, 1955, 11. Потапов Н. Г., Соловьева О., Иванченко И. Тр. комиссии по ирригации, 8. М., Изд-во АН СССР, 1936. Потапов Н. Г., Фам Динь, Тхай, Аль-Алюси Хазим. С.-х. биология, 1966, 2. Потапов Н. Г., Фейер Д. Вестн. Моск. ун-та, 1955, 12. Прилипко Л. И. Изв. АН АзССР, 1946, 1, 3. Прозина М. Н. Морфология кукурузы. Изд-во МГУ, 1962. Проценко Д. Ф., Мишустина П. С. Холодостойкость кукурузы. Киев, 1962. Царева М. М. Агробиол., 1954, 4. Пугачев В. В. Автореф. канд. дисс. М., 1961. Прянишников Д. Н. Избр. соч., 2, М., 1953. Райки Шондор. Ир. симп. по кукурузе. Мартовашар, 1963. Рассел М., Даниелсон Р. Сельское хозяйство за рубежом, 1957, 6. Ратнер Е. И., Самойлова С. А. Физиол. раст., 1958, 5, 3. Ратнер Е. И., Ухина С. Ф. Физиол. раст., 1963, 10, 4. Ричардс С. Д., Хаган Р. М.,

Мак-Калла Т. М. В кн.: «Физические условия почв и растения». М., ИЛ, 1955. Роголев И. Е. Физиол. раст., 1958, 5, 6. Родионов В. С. Физиол. раст., 1962, 9, 1. Ротмистров Б. Г. Сов. агрономия, 1939, 8. Рубин Б. А., Гавриленко В. Ф., Гужова Н. В. ДАН СССР, 1964, 156, 4. Рубин Б. А., Германова В. Ф. ДАН СССР, 1956, 107, 5; Усп. совр. биол., 1958, 65, 3. Рубцова М. С. Физиол. раст., 1960, 7, 6; 1964, 11, 3. Руденко А. И. Определение фаз развития с.-х. растений. Изд-во МОИП, 1950. Рустамбеков С. С. Сб. «Морфогенез растений». 1. Изд-во МГУ, 1961. Рустамбеков С. С., Куперман Ф. М. Научн. докл. высш. шк., сер. биол. науки, 1961, 4. Саламов А. Б. Селекция и семеноводство кукурузы. Сельхозгиз, М., 1954; Некоторые вопросы биологии кукурузы. Орджоникидзе, 1955. Самуилов Ф. Д. Физиол. раст., 1965, 12, 2. Самуилов Ф. Д., Ефремов Ю. Я. Физиол. раст., 1962, 9, 4. Самцевич С. А. Физиол. раст., 1965, 12, 5. Сапожникова С. А., Ми-Мель, Смирнова В. А. Тр. н.-и. ин-та агроклиматол. 2. Гидрометиздат, М., 1957. Сейр Дж. Д. Из кн.: «Кукуруза и ее улучшение». М., ИЛ, 1957. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Советская наука», 1953. Сивцев М. В. Земледелие, 1956, 3. Силин А. Г., Фалькова Т. В. Физиол. раст., 1960, 7, 5. Скоропанов С. Г. Земледелие, 1956, 3. Смирнов А. М., Павлов А. Н. Физиол. раст., 1964, 11, 2. Соколов Б. П. Земледелие, 1954, 4; Гибриды кукурузы. М., Сельхозгиз, 1955; Объединенная научная сессия по проблемам гетерозиса. Тез. докл., 1966. Солдатенков С. В., Мирякубова М. Г., Мазурова Т. А., Калугина Е. В. Физиол. раст., 1965, 12, 3. Солдатенков С. В., Пантелеев А. Н., Мазурова Т. А. Тр. Ленингр. О-ва естествоиспытателей, 1950, 70, 3. Солдатенков С. В., Чжао Сян-дунан. Физиол. раст., 1961, 8, 4. Стайков Г., Станчева П. Исследование некоторых химических и физиологических показателей гибридной кукурузы. 1959. Старцева А. В. Теоретические основы регулирования минерального питания растений. Тез. докл. М., «Наука», 1964. Степанов В. Н. Советская агрономия, 1948, 4. Степанов Е. А. Физиол. раст., 1960, 7, 2. Стрекова В. Ю. Физиол. раст., 1960, 7, 2; 1961, 8, 2. Строгонова Л. Е. Сб. «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений». Изд-во АН СССР, М., 1963. Строгонов Б. П., Лалина Л. П. Физиол. раст., 1964, 11, 4. Суманова В. Е. Автореф. канд. дисс. М., 1966. Титова З. В., Андреев С. С. Теоретические основы регулирования минерального питания растений. М., «Наука», 1964; С.-х. биол., 1966, 1, 6. Тимофеева А. А. Физиол. раст., 1963, 10, 6. Томашевский Д. Ф. Кукуруза, 1959, 9. Трепачев Е. П. Агрехим., 1966, 2. Третьяков Н. Н. Кукуруза, 1960, 11. Туева О. Ф., Данилова Н. С., Казуто О. Н. Сб. Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений. М., «Наука», 1964. Туртуряну Н. А. Агрехим., 1965, 7. Удовенко Г. В., Иванов Н. П., Ложкина Н. Н., Урбанович Т. А. Физиол. раст., 1964, 11, 4. Удовенко Г. В., Минько И. Ф. Физиол. раст., 1966, 13, 2. Уоллес Г., Брессман Е. Кукуруза и ее возделывание. М., ИЛ, 1955. Устенко Г. П. Сб. «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений». М., Изд-во АН СССР, 1963. Устенко Ю. И., Дудченко Л. М. Агрехим., 1966, 3. Устинова Е. И. Сб. «Морфология кукурузы». Изд-во МГУ, 1962, 1962а. Фам Динь Тхай. Автореф. канд. дисс. М., 1964. Фаталиева С. М. Автореф. канд. дисс. М., 1966. Федоров А. А. Бот. журн., 1951, 4. Федоров П. С. Тр. Киргизск. н.-и. ин-та земледелия, 1960, 3; Автореф. докт. дисс., 1965. Федоров П. С., Трифонова Е. Н. Кукуруза, 1960, 1. Филиппова Л. А. ДАН СССР, 1956, 106, 1. Хаджинов М. И. Кукуруза, 1959, 4. Халитов А. Х. Агрехим., 1965, 6. Хараньян Н. Н. Физиол. раст., 1965, 12, 1. Чавдаров Г. А. Автореф. дисс. Болгария, 1966. Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 1956, 3, 4. Червоненко Т. А. Тр. Укр. н.-и. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 4. Харьков, 1959. Черноморский С. А., Мухина В. А. Бот. журн., 1961, 46, 5.

Чжу Чжи Инь. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961. Чирков Ю. И. Сб. «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений». М. Изд-во АН СССР, 1963; Автореф. докт. дисс. 1966. Чрелашвили М. Н. Тр. Ботан. ин-та АН СССР, 1941, 5. 15. Шаин С. С., Мотова А. В. В кн.: «Методами Мичурина». М., Сельхозгиз, 1956. Шаин С. С. и др. Свет и развитие растений. М., Сельхозгиз, 1963. Шардаков В. С. Определение сроков полива хлопчатника по величине сосушей силы листьев. Ташкент, Изд-во АН УзССР, 1956. Шевякова Н. И., Лошадкина А. П. Физиол. раст., 1965, 12, 2. Шелл Дж. Сб. Гибридная кукуруза. М., ИЛ, 1956. Шеметайте Л. Б. II Всес. конф. по фотосинтезу. Тез. докл. 1957. Шереверя Н. И. Физиол. раст., 1959, 6, 1. Шинкович М. Автореф. канд. дисс. 1964. Школьник М. Я., Абдурашитов С. А. Физиол. раст., 1958, 5, 5; 1961, 8, 4. Школьник М. Я., Абдурашитов С. А., Боженко В. П. Физиол. раст., 1960, 7, 5. Школьник М. Я., Крупникова Т. А., Дмитриева Н. Н. Физиол. раст., 1964, 11, 2. Шагина М. А. Тр. Укр.-и. ин-та растениеводства, генетики и селекции, 1959, 4. Шмук А. А. Научно-агроном. журн., 1927, 3. Штраусберг Д. В. Питание растений при пониженных температурах. М., «Наука», 1965; Физиол. раст., 1958, 5, 3. Шульгин И. А. Солнечная радиация и растение. М., Гидрометиздат, 1967. Шульгин И. А., Выслоух В. А., Куперман Ф. М., Щербина И. П. Физиол. раст., 1961, 8, 6. Шульгин И. А., Куперман Ф. М., Щербина И. П. Физиол. раст., 1962, 9, 3. Шульгин И. А., Куперман Ф. М. Вестн. с.-х. науки, 1964, 5. Шульгин И. А., Мерцалов А. И. В кн.: «Экспериментальный морфогенез», 1. Изд-во МГУ, 1963. Щелокова З. И. Объединенная научная сессия по проблемам гетерозиса. Тез. Докл. 1966. Щербakov Б. И. Физиол. раст., 1961, 8, 2. Щербина И. К. Сб. «О питании растений». М., Сельхозгиз, 1955. Шукина А. И. Физиол. раст., 1965, 12, 6. Agulhon H. C. R. Acad. Sci., 1910, 150. Andrews F. M., Beal C. C. Bull. Torrey Bot. Club., 1919, 46. Ангелова Ст. Известия на ин-та по физиол. на растенията, 1964. Ashby E. Ann. Bot., 1930, 44. Balint A. Acta agron. Acad. sci. Hung., 1961, 11, 1—2. Ballint A., Balla L., Kovacs G. Országos atomenergia bizottság izotóp alkalm. szakbeiaottségának kiadv., 1962, 3, 3. Bange G. G. J. Plant and Soil, 1959, 11, 1. Bankowska H. Postepy Nauk roln., 1963, 10, 6. Barette R. M., Warner J. D. Soil. Sci., 1935, 39. Bauer F. C. Soil Sci., 1921, 12. Beal C. C. Proc. Indiana Acad. Sci., 1918. Becking J. H. Acta Bot. neerl., 1956, 5, 1. Belehradek J. Protoplasma-Monographien, 1935, 8. Bell Max E. Iowa State Coll. J. Sci., 1954, 29, 1. Breazeale E. L., McGeorge W. T. Soil Sci., 1953, 76, 5. Bodea C., Laszlo T. Rev. roumaine biochim., 1964, 1, 3. Bodea C., Osianu D., Calulea J. Studii si cercetari biochim. acad. RPR, 1963, 6, 4. Brigham R. O. Soil Sci., 1917, 3. Chang N. T., Loomis W. E. Plant Physiol., 1945, 20, 2. Chapman H. W., Glaason L. S., Loomis W. E. Plant Physiol., 1954, 29, 6. Cerny F. Sbornik z konferenze. Praha, 1966. Clark H. E., Shive I. W. Soil Sci., 1934, 48, 4. Cupina T. Arhiva za poljoprivredne nauke, 1965, 18, 60. Davis C. H. Bot. Gaz., 1940, 101, 4. Drezgic P., Markovic Sbornika radova Instituta Nott Sad, 1963. Dumanobuh. Збрадова Польпривредноч. фак. Ун-т Београда, 1959, 272—284. Erickson R. O. Amer. Naturalist, 1959, 93, 871. Frank S., Kenney A. L. Plant Physiol., 1955, 30, 5. Fukasawa H. J. Genetics, 1954, 29, 4. Gausman H. W., Dungan G. H. Bot. Gaz., 1954, 116, 1. Göring L., Hoffmann P. Biolog. Zentralbl., 1966, 85, 3. Grebensčikov L. Z. Pflanzen, 1962, 47. Glower J. Agric. Sci., 1959, 53, 3. Haskins F. A. Plant Physiol., 1955, 30, 1. Hay R. E., Earley E. B., De Turk E. E. Plant Physiol., 1953, 28, 4. Hayward H. E., Spurr W. B. Botan. Gaz., 1943, 105, 2; 1944, 106, 2. Hinsvark O. N., Houff W. H., Wittwer S. H., Sell H. M. Plant Physiol., 1954, 29, 1. Hornberger R. Landwirtsch. Jahrb., 1882, 11. Horner E. S., McCloud D. E., Woffard I. M. Proc. Soil and Crop Sci. Soc. Florida, 1959, 19. Hun-

ter J. W., Laude H. H., Brunson A. M. J. Am. Soc. Agron., 1936, 28. Johnston G. Manifestations of teosinte and «tripsacum» intragression in corn belt maize. Cambridge, 1966. Kay R. E., Phinney B. Plant Physiol., 1956, 31, 3. Ketcheson J. W. Canad. J. of Soil Sci., 1957, 37, 1. Kiesselbach T. A., Weining R. M. J. Am. Soc. Agron., 1935, 27, 7. Киряков К. В. кн.: «Международно научно съвещание по гетерозиса», София, 1961. Киряков К., Васов В. Научни трудове с.-с. ан-т. Пловдив, 1964. Коеджиков Х. Коренова система на Варевницата. София, 1966. Kosky V. M. Arch. of Biochem., 1950, 29, 2. Lawton K. Soil Soc. Amer. Proc., 1946, 10. Lehenbauer P. A. Physiol. Research, 1914, 1. Leng E. R. Crops and Soils, 1951, 10. Lonnguist G. H., Gardner C. O. Crop. Sci., 1961, 1, 3. Mangelsdorf P. S. Ann. Missouri Bot. Gard., 1948, 35. Марух М. М. Сборник радова, 1960. Maršálek L. Sb. vysoke školy Zemld. Brno, 1958, 3; 1960, 2. Maxwell R. E. Plant Physiol. 1950, 25, 3. Maže P. Ann. Inst. Pasteur., 1914, 28. Melvin D. J., Newell L. C. J. Am. Soc. Agron., 1948, 40, 3. Mevius, Dikussar. Jahrb. wiss. Bot., 1930, 73. Moll R. H. South. Corn. Impr. Conf. Report. 19th conf. 23, 1964. Moschini E. Ann. Fac. Agrar. Univ. Pisa, 1955, 16. Mothes K. Abhandl. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin Kl. Chem. Geol. u. Biol., 1955 (1956), 5. Mulder E. G. Ann. Rev. of Plant Physiol., 1950, 1. Недяков Н. С. Известия на института по растениевъдство, 1963, 17. Nelson P. M., Rossman E. G. Science, 1958, 127, 83. Netien J., Beauchesne G. Anneé biol., 1954, 30, 7—10. Nielsen N., Grömmner J., Lunden R. Acta Chem. Scand., 1955, 9, 7. Nozzolini V. Maydica, 1963, 8, 1. Paddick M. E. Iowa State College Res. Bull., 1944, 331. Pavličić I., Trifunovic V. Sci. agricultural research., 1966, 19, 66. Poskuta J. Bull. Acad. Polonaise Sci., 1960, 8, 12. Precht H., Christophersen J., Hensel H. Temperature und Leben. Springer-Verlag, 1955. Raicu P. Rev. biol. Bucuresti, 1960, 5. Raicu P., Cracium T. Natura (Romin.), 1956, 8, 3. Ragai H., Loomis W. E. Plant Physiol., 1954, 29, 1. Reed W. E., Thesis Ph. D. Cornell Univ., 1946. Robbins W. J. Bull. Torrey Bot. Club, 1940, 67. Rosene H. F., Walthall A. M. Bot. Gaz., 1949, 3. Saric M. Savremena polioopr., 1961, 10; Scientific agricultural research, 1963, 16, 54. Sarkissian J. V. Ref. Plant Breed. Abstr., 1964, 34, 2. Sarkissian J. V., Kessinger M. A., Harris W. Amer. J. Bot., 1963, 50; Proc. nat. Acad. Sci. USA, 1964, 51. Shull C. A., Shull S. P. Bot. Gaz., 1924, 77. Sinkovics M. Növénytermelés, 1962, 11, 1. Стайков Г., Станчева П. Научне трудове, 6, 1959, София. Stiles I. E. Plant Physiol., 1948, 23. Sturtevant E. L. U. S. Dept. Agr. off. st. bull., 1899, 57. Taylor G. A. Plant Physiol., 1954, 29, 1. Tombesi L., Antoni A., Ruggieri G., Fortini S. Ann. sperim. agrar., 1955, 9, 4. Томов Н. Растениевъдни науки, 1964, 1, 1. Verduin J., Loomis W. E. Iowa State Coll. J. Sci., 1944, 19. Viets F. G., Boawn L. C., Crawford C. L., Nelson C. E. Agron. J. 1953, 45, 11. Wasew W. A. Biol. Rundschau, 1965, 2, 6. Weihing R. M. J. Amer. Soc. Agron., 1935, 27, 7. Weissflog J., Mengdehl H. Planta, 1933, 19. Willis W. O., Larson, W. E., Kirkham D. Agron. J., 1957, 49, 6. York E. T., Bradfield R., Peech M. Soil Sci., 1954, 77, 1.

КРАТКОЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАСТЕНИЙ РИСА

Европейцам рис стал известен в V в. до н. э. Греческие ученые Софокл, Страбон и Аристотель в своих трудах упоминали о рисе как о культурном растении: «...рис сеется в период дождей, но нуждается в орошении и сажании, питаясь замкнутыми водами» (Ген, 1872). Таким образом, больше 2000 лет назад рис выращивался на обвалованных участках, где можно было поддерживать слой воды. Значительно позднее, в XVI и XVII вв. дано первое ботаническое описание культурного риса (Mathioli, 1571; Bauhinus, 1620).

Современное положение риса в систематике было оформлено Линнеем (Linnaeus) в XVIII в. в его знаменитом труде *Systema nature...* (1735), а затем в *Species plantarum...* (1753).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ

В настоящее время рис относят к трибе *Oryzaceae* L. и роду *Oryza* L. Триба *Oryzaceae* имеет метелку с одноцветковыми колосками и зерновку с маленьким зародышем.

Крахмальные зерна у представителей этой трибы сложные, хромосомы маленькие, в числе кратном 12, первый зеленый лист без пластинки. По ряду признаков триба очень древняя. *Oryza* L., один из 15 родов трибы включает в себя рис посевной. В 1930 г. род *Oryza* L. включал в себя около 70 видов. В дальнейшем представители рода были пересмотрены, синонимы устранены и количество видов уменьшилось до 20; они были распределены на четыре секции, в зависимости от строения колосовых и цветочных чешуй (Рожевиц, 1931). Затем эта классификация изменилась и дополнилась (Рожевиц, 1937), вследствие чего количество видов увеличи-

лось до 23. К настоящему времени этот список видов вновь изменился в результате ряда исследований (Chatterjee, 1949; Parteres, 1956, Chang, 1963, Russo, 1967).

Однако можно думать, что видовой состав рода окончательно не установлен; возможно, что новый пересмотр видов установит другие родственные связи.

При возделывании риса используются два основных вида. *O. sativa*, который введен в культуру на юго-востоке Азии, и *O. glaberrima*, который выращивается в западной Африке. Остальные виды остаются дикими.

Рассмотрим подробно особенности двух культурных видов риса.

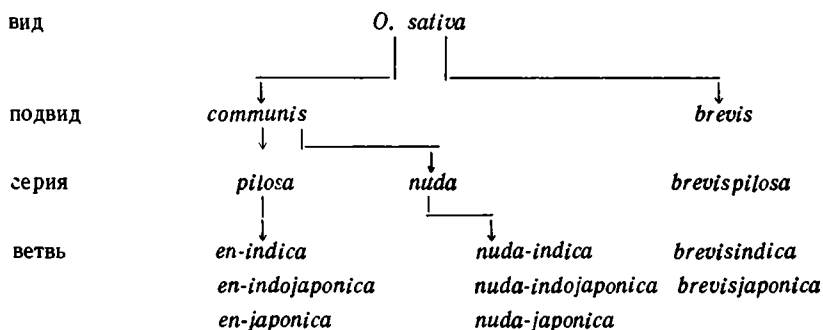
O. glaberrima не боится разливов рек. Это однолетнее растение с прямостоячим стеблем; в нижней части, погруженной в воду, имеется мощная вентиляционная система; кустится слабо. Листья состоят из влагалища, короткого язычка и пластинки. Ушки с обламывающимися выступами, охватывающими стебель. Влагалища открытые и длиннее междоузлий, пластинки линейно-ланцетные и длиннозаостренные. Соцветие метельчатое с почти не ветвящимися веточками. Ось метелки трехгранная и голая. Колоски сильно сжатые с боков и твердокожистые. Цветковые чешуи очень твердые; тычинок 6 с короткими пыльниками. Рыльца темно-фиолетовые.

O. sativa — однолетнее растение с прямостоячим стеблем; сильно кустится и нередко ветвится. Узлы сближены у основания. Листья влагалищные, пластинки линейно-ланцетные с ребристым жилкованием, края листовой пластинки пильчато-заостренные. Влагалище в верхней части соломины открытое и короче междоузлий. На границе пластинки и влагалища имеется пленчатый язычок. Главный корень один, а придаточных тем больше, чем сильнее кущение. Соцветие — метелка; ось метелки ребристая, веточки прикреплены одиночно или мутовками. Колоски одноцветковые, остистые или безостые, обычно с выступающими ребрами. Цветок состоит из нижней и верхней твердокожистых цветковых чешуй, шести тычинок и продолговатой завязи. Плод — сжатая с боков и вытянутая в длину зерновка, на которой видны отпечатки желобков чешуй. Зародыш занимает около $\frac{1}{4}$ объема зерновки и составляет 2—5% ее веса. В эпибласте зародыша нет проводящих пучков, что является признаком гигрофитной природы растения. Растение самоопыляющееся. Культивируется на всех континентах.

В состав вида *O. sativa* входят многочисленные формы, что привело к необходимости деления его на два подвида: 1) *brevis* и 2) *communis* (Гущин, 1938). Первый подвида распространен в Японии, Корее, Индокитае и Индостане; он состоит из 13 разновидностей, которые представлены небольшим

числом сортов. Второй подвид культивируется во всех зонах рисосеяния.

Это подразделение впоследствии было усложнено (Parteges, 1950; Russo, 1967) и теперь представлено в следующем виде:



Ветви включают в себя около 150 разновидностей; основная масса сортов (около $\frac{2}{3}$) относится к японской ветви.

Сорта, возделываемые в нашей стране, относятся преимущественно к японской ветви. Перечень этих сортов приводится в табл. 138.

Сорта риса, созданные на основе научной селекции, стали вытеснять местные сорта народной селекции. В последние годы количество местных сортов резко снизилось не только в отдельных районах рисосеяния, но и в целом по странам. В нашей стране в 1961 году сорта научной селекции занимали 92,2% всей площади рисосеяния. Наиболее распространенными сортами были Дубовский 129 и Краснодарский 424: они занимали почти 45% рисовых полей (Козьмина, 1963). В Японии на 3 млн. га занятых рисом культивируются около 10 сортов (Takane Matsuo, 1959). В Италии на 150 000 га высевается 10 сортов, из которых Americano 1600 занимает почти половину площади (Buffa, Corbetta, 1958).

В тех странах, где селекционеры еще не распространили чистые линии, количество сортов народной селекции остается большим. Например, в Индии, Китае, Вьетнаме, Бирме лишь в отдельных провинциях высеваются чистолинейные сорта, а основная площадь рисосеяния занята многочисленными местными сортами. Несмотря на прекрасный уход за полями урожая риса в этих странах весьма низкие. Это обстоятельство свидетельствует о том, что главным фактором повышения урожая является растение, сорт.

Разновидности и сорта риса, культивируемые в СССР
(Каталог, 1965)

Разновидность	Сорта
	<i>Японская ветвь</i>
<i>Italica</i> Alef.	Краснодарский 424; УзРОС 269; АзРОС 637; Дальневосточный; Амбарбу белый; Кубань 9; УзРОС 275; Краснодарский 3352; УзРОС 13—77
<i>Zerawschanica</i> Brsches.	Кубань 3; Приморский 6; Каратальский 86—79; Дунган-шалы местный; ВРОС 213; Красноармейский 313; ВРОС 5123; ВРОС 5133
<i>Erythroceros</i> Körn.	Дубовский 129; Ходжа Ахмат местный; Челябин; Сары-Кылчик; Темир местный; Кыргыз; Кылчик местный
<i>Vulgaris</i> Körn.	Узбекский 2; Арпа-шалы местный; Ак-Кылчик местный; Приморский 7
<i>Subvulgaris</i> Brsches.	Донской 2; УзРОС 7; Уш-Тобинский; УзРОС 7—13
<i>Dichroa</i> Bat.	Сантахезский 52; ВРОС 3716; Кендзо местный
<i>Subdichroa</i> Kara-Murza	Алакульский
<i>Cinnamonea</i> Bat.	Кыргызы местный; Амбарбу красный
<i>Janthoceros</i> Körn.	Кара-Кылчик
<i>Amaura</i> Alef.	Акула
<i>Rubra</i> Körn.	Кыргызы местный; Среднеазиатский
	<i>Индийская ветвь</i>
<i>Gilanica</i> Gust.	Садри масалинский

ОКУЛЬТУРИВАНИЕ РИСА

В формировании *O. sativa* принимали участие два вида: 1) *O. fatua* Koen., Trinius (= *O. sativa* L. *fatua spontanea* Roschev.; *O. sativa* var. *fatua* Prain. (Рожевиц, 1931) и 2) *O. perennis* Moench. (= *O. longistaminata* Chev. Roehr.; *O. branthii* Chev. (Sampath, Narasinga, 1951)). Эти представители дикой флоры, распространенные в Африке, Америке и Азии, имеют такое же число хромосом 24, как и *O. sativa*. Они мало отличаются от введенного в культуру вида по морфологическим, физиологическим и генетическим признакам. Произрастают на заболоченных местах и по берегам водоемов. В экологическом смысле не отличаются от своих потомков, поэтому являются сорняками в посевах культурного риса.

В условиях влажных тропиков растения медленно изменяют свои свойства. Однако рис посевной имеет очень большое

число разновидностей, форм и сортов. Это обстоятельство можно объяснить двумя причинами. Во-первых, разнообразием самих диких предков риса, а во-вторых, тем, что кочующие племена, внедрявшие в свое время культуру риса, переместились на островах и полуострове Индокитая.

Можно считать, что возделывание риса началось не раньше второго тысячелетия до н. э.; это значит, что рис — более молодая культура, чем просо, ячмень и даже пшеница, которые начали культивироваться в 4—3 тысячелетия до н. э. Рис начали возделывать не в одной, а нескольких географических точках; такими точками были территория восточного побережья полуострова Индокитай, юго-восток современного Китая, Индонезия и территория нижнего течения Ганга и Брампутры.

Возделывание риса велось в зонах муссонного климата, где дождливая половина года сменяется засушливым периодом. Выращивание риса геснейшим образом связано с особенностями этого климата.

Принимая во внимание то обстоятельство, что виды рода *Oryza* L. представлены гигрофитами, нужно считать, что основным местом произрастания культурного риса были затопляемые водой низины и болота. Предки и ближайшие родичи культурного риса произрастали в ежегодно высыхающих неглубоких водоемах. Семена риса созревали к началу сухого периода года. Осыпаясь, они попадали на высохшую почву. В сухой период года поверхностные слои почвы сильно просыхали и семена теряли воду. В таком, почти обезвоженном состоянии они сохранялись в течение всего засушливого периода. Способность семян риса выносить сильное высушивание и сравнительно быстрая потеря всхожести при содержании в них 15—17% влаги приобрелись именно в условиях муссонного климата. С наступлением дождливой половины года семена прорастали сразу же при увлажнении почвы. Такое положение привело к тому, что прорастание семян риса происходит в незатопленной почве в условиях достаточной аэрации. Кислород для их прорастания необходим в такой же мере, как и для суходольных растений. Способность прорастать в воде также приобреталась под влиянием муссонных осадков, заливавших места произрастания риса. Ко времени окончания прорастания количество муссонных осадков увеличивается все больше и больше, и к моменту начала кущения низины заливаются водой. В состоянии затопления растения находятся весь период усиленного выпадения осадков, в течение которого проходят фазы кущения, выхода в трубку, цветения и достижения молочной спелости. В дальнейшем, с уменьшением осадков, почва временно заливается местами и мелких водоемов выходит из-под слоя воды и становится только влажной. Молочная спелость и последующие периоды

созревания метелки происходят в то время, когда почва постепенно обедняется водой. Таким образом, физиологическая необходимость в затопленной почве возникла под действием внешней среды, в которой муссонные дожди играли преобладающую роль.

СОВРЕМЕННЫЕ УСЛОВИЯ ВЫРАЩИВАНИЯ РИСА

В настоящее время рис выращивается на полях, залитых водой. Слой воды регулируется по-разному в зависимости от источников орошения. Основная мировая площадь, занятая рисом, орошается муссонными дождями; в этих районах сло-

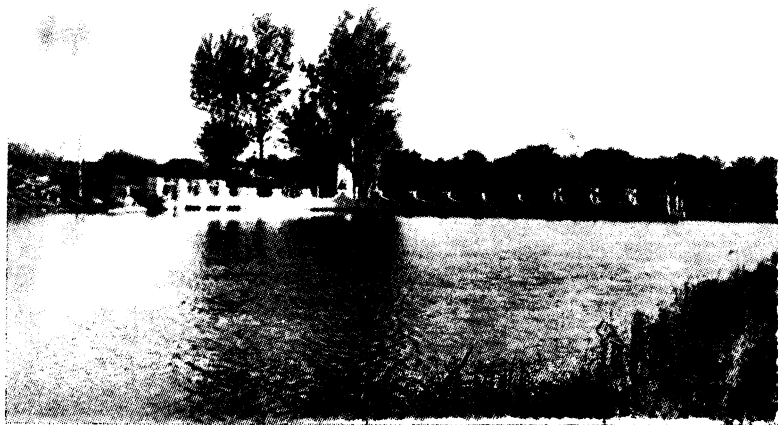


Рис. 66. Головное сооружение для орошения риса

во «орошение» заменено термином «отвод воды». Такой прием позволяет регулировать слой воды на рисовом поле сбросом воды из одного участка, на котором хорошо задержалась дождевая вода, на другой; этот прием применяется как на террасированных склонах, так и в долинах. В странах юго-востока Азии так орошается почти 80—90% риса. На остальной площади рис выращивается при помощи оросительных систем; здесь вода на поля подается из каналов, обычно расположенных выше посевов риса, и передвигается она самотеком.

На Кубани вода попадает из реки к головному сооружению и затем распределяется по каналам (рис. 66). Чтобы удобнее поддерживать слой воды на нужном уровне, рисовое

поле делится на небольшие участки — чеки, ограниченные земляными валиками; такие валики могут быть постоянными или временными. Временные земляные валики создаются каждую весну. Внутри чека почва выравнивается так, чтобы можно было поддерживать на нем слой воды одинаковой вы-

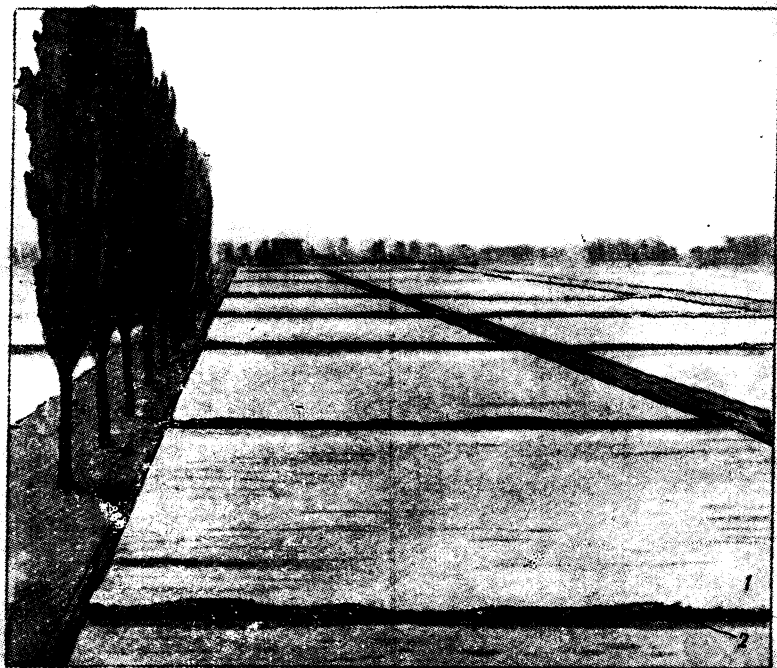


Рис. 67. Рисовая поливная карта:

1 — чек, 2 — валик

соты. Из таких чеков состоит карта площадью 20—30 га, общий вид которой представлен на рис. 67.

Вспашка, выравнивание поверхности, посев и уборка производится машинами внутри каждого чека.

Посев риса в поле на таких картах практикуется на сравнительно малой площади; в нашей стране рис высевается сеялками посуху и затем подается вода для залива чека; в США чеки предварительно заливаются, посев производится самолетами. Во многих странах применяется метод высаживания риса в поле из питомников. Необходимость применения этого способа возникла в связи с тем, что в поле очень трудно по-

лучить посев риса оптимальной густоты. Общий вид риса, произрастающего на залитых водой чеках, представлен на рис. 68.



Рис. 68. Рис на затопленном чеке; виден слой воды

ФАЗЫ ВЕГЕТАЦИИ И ОРГАНОГЕНЕЗ

У риса различают следующие фенологические фазы вегетации: прорастание, всходы, кущение, трубкование, цветение и созревание. Растения на этих фазах отличаются друг от друга как морфологическими, так и физиологическими признаками.

Маджирова и Куперман (1955); Маджирова (1956) различают у риса 12 этапов органогенеза.

В связи с тем что восьмой и девятый этап органогенеза у риса слиты, мы делим органогенез этого растения на 11 этапов.

Первый этап характеризуется тем, что на его протяжении из зародышей образуются молодые растения—всходы, способные к самостоятельной жизни. Основными органами растения на этом этапе являются конус нарастания и два-три листа, возникающие в этот период вегетации. У основания конуса нарастания имеется листовый валик (рис. 69).

У созревшего зерна риса ниже конуса нарастания располагаются 2—3 листа. Вслед за валиком следует лист с пластинкой, место прикрепления которого иногда не обнаруживается на стебле из-за его слабой дифференциации в этот пе-

риод. Следующий за ним лист не имеет пластинки и окрашен в зеленый цвет. Самый наружный лист, называемый колеоптилем, тоже не имеет пластинки. На протяжении первого этапа органогенеза первые три листа достигают предельной величины, а в конусе нарастания закладываются 2—3 новых листа с пластинкой. Эти листья прикрывают конус нараста-

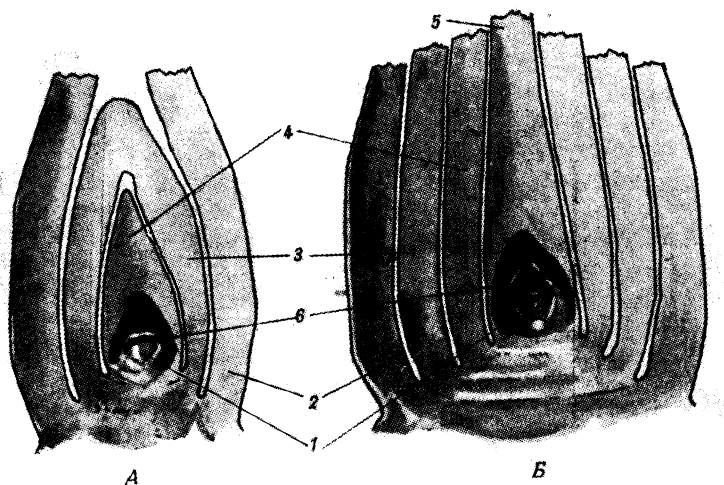


Рис. 69. Конус нарастания зародыша (А) и всхода (Б).
 1 — конус нарастания, 2 — колеоптиль, 3 — лист без пластинки, 4 — первый лист с пластинкой, 5 — второй лист с пластинкой, 6 — листовая валик

ния, который достигает длины около 0,06 мм. Образованием этих листьев и увеличенного конуса нарастания заканчивается первый этап органогенеза. Этот этап полностью совпадает с фазой прорастания.

Второй этап органогенеза начинается разрастанием пазушных почек и корнеродной ткани в стебле и заканчивается прекращением листообразования.

Пазушные почки закладываются в тот период, когда все ткани главного побега находятся в меристематическом состоянии. Пазушные почки возникают из меристемы основания влагалища и близлежащей ткани стебля и закладываются у всех листьев. Таким образом, пазушные почки есть продукт жизнедеятельности листа и стебля; они возникают по мере образования новых листьев на главном стебле. Первая пазушная почка появляется в пазухе колеоптиля, вторая — в пазухе листа без пластинки и т. д.

На протяжении второго этапа органогенеза пазушные почки обнаруживаются невооруженным глазом в пазухах всех листьев, за исключением самого верхнего. В табл. 139 приводится длина пазушных почек (боковых побегов) на втором и третьем этапах органогенеза.

Таблица 139

Длина пазушных почек (мм)

Число листьев у растения	Длина пазушной почки листа						
	первого	второго	третьего	четвертого	пятого	шестого	седьмого
	<i>Второй этап органогенеза</i>						
2	0,5	0	—	—	—	—	—
3	0,5	0,5	0	—	—	—	—
4	2,0	3,0	0,5	0	—	—	—
5	2,0	33,0	3,0	0,5	0	—	—
6	2,0	65,0	28,0	6,0	0,5	0	—
	<i>Третий этап органогенеза</i>						
7	2,0	105	68	19	3	0,5	0

Придаточные корни образуются в той части стебля, где прикрепляются листья; они расположены по всей окружности стебля. У колеоптиля и листа без пластинки возникает один ярус придаточных корней, у листьев, расположенных выше — два яруса: один из них образуется под местом прикрепления листа, а другой в нижней части междоузлия (рис. 70).

Листья, расположенные по длине стебля, заметно различаются по морфологическим, анатомическим и физиологическим признакам; это связано с изменениями, происходящими в конусе нарастания. К концу второго этапа органогенеза в конусе нарастания главного стебля закладываются самые верхние листья, которые будут обслуживать метелку. Заложение этих листьев происходит очень рано, при появлении на свет пятого и шестого листа. У сортов с длиной вегетационного периода 100—120 дней конус нарастания с этого момента прекращает свои вегетативные функции.

Второй этап органогенеза не совпадает с фазой вегетации: он охватывает фазу всходов и почти половину фазы кушения. Ведущими органами на этом этапе являются придаточные корни, пазушные почки и листья.

Третий этап органогенеза начинается усиленным разрастанием конуса нарастания и заканчивается обособлением оси зачаточной метелки и бугорков ее веточек (рис. 71).

На протяжении этого этапа в конусе нарастания происходят новые процессы. Клетки, находившиеся в меристеме в состоянии покоя, переходят в активное состояние. Они начинают интенсивно делиться и образуют отдельные участки превращающиеся в дальнейшем в конусы нарастания.

На третьем этапе органогенеза закладываются основы урожая зерна риса. Дело в том, что обособление новых тканей в бугорки приводит к возникновению в конусе нарастания новых конусов; однако это не значит, что все они обязательно превратятся в веточки. У сортов с коротким вегетационным периодом не все покоящиеся клетки успевают оформиться в ткани. Чем длительнее третий этап органогенеза, тем больше образуется веточек и тем более продуктивной становится метелка. Продолжительностью этого этапа органогенеза определяется длина вегетационного периода риса.

Четвертый этап органогенеза характеризуется резко выраженным ростом зачатков веточек и их ветвлением, т. е. появлением веточек второго и следующих порядков. Заканчивается этот этап появлением колосковых бугорков на всех веточках. Возникновению веточек второго и следующих порядков предшествует обособление новых

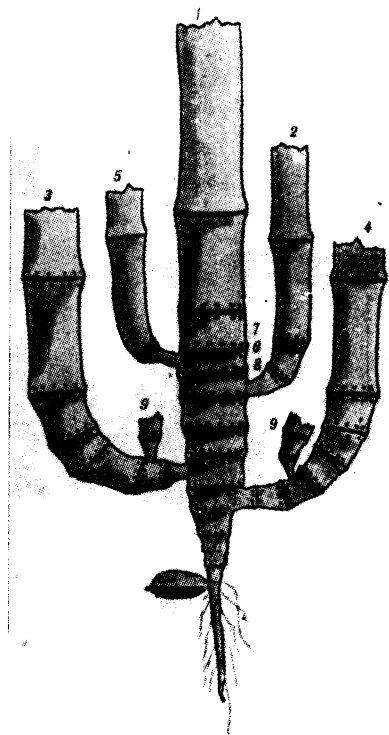


Рис. 70. Схема узла кушения:

- 1 — главный побег, 2 — боковой побег из пазухи 4-го листа, 3 — боковой побег из пазухи 5-го листа, 4 — боковой побег из пазухи 8-го листа, 5 — боковой побег из пазухи 9-го листа, 6 — боковой побег второго порядка, 7 — пазушный ярус корней, 8 — подлистовой ярус корней, 9 — место прикрепления листа

конусов нарастания. Чем больше размеры дифференцированного конуса, тем больше возникает колосковых бугорков. Оптимальные условия для образования наибольшего числа веточек те же, что и для дифференциации: умеренная температура, наличие в почве азотных удобрений, интенсивный фотосинтез и достаточное количество воды. Ухудшение условий ведет к тому, что метелка получается неразветвленной.

Веточки на метелке разного возраста; более старые находятся на верхушке, а самые молодые — у основания. Поэтому первые колосковые бугорки возникают в верхней части метелки.

Пятый этап органогенеза — это период формирования цветка; начинается он дифференциацией колосковых бугорков.

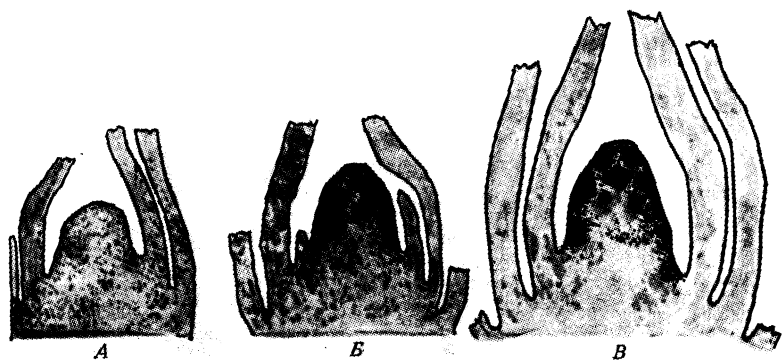


Рис. 71. Конус нарастания на третьем этапе органогенеза.

А — образовано 5—6 листьев; Б — образовано 7 листьев; В — образовано 8—9 листьев

ков, а заканчивается образованием органов цветка. Колоски риса одноцветковые; при дифференциации в начале обособляются в виде валиков две колосковые чешуи, а затем над ними — две цветковые. Чешуи закладываются сначала в верхней части метелки, затем в средней и, наконец, в нижней. На веточках они тоже возникают одновременно и в том же порядке. Внутри цветковых чешуй по периферии дифференцируются бугорки 6 тычинок, а в центре — пестик. Рядом с пестиком расположены лодикулы.

Поперечный срез колоска риса представлен на рис. 72.

К концу пятого этапа органогенеза цветок полностью дифференцируется. Последним в цветке возникает бугорок пестика, в котором закладывается семяпочка. При переходе к шестому этапу органогенеза пестик и семяпочка становятся готовыми к образованию спорогенных тканей. Нить пестика не имеет механических тканей и удерживается в вертикальном положении при помощи тургора; в ней различают эпидермис с тонкой кутикулой, мезофилл, состоящий из тонкостенных клеток, и сосудистый пучок. Пыльнич почти не различается.

Шестой этап органогенеза — это формирование генеративной ткани в пыльниках и пестике.

В процессе формирования у пыльника образуется 4 гнезда. Эти гнезда состоят из крупных клеток, которые служат

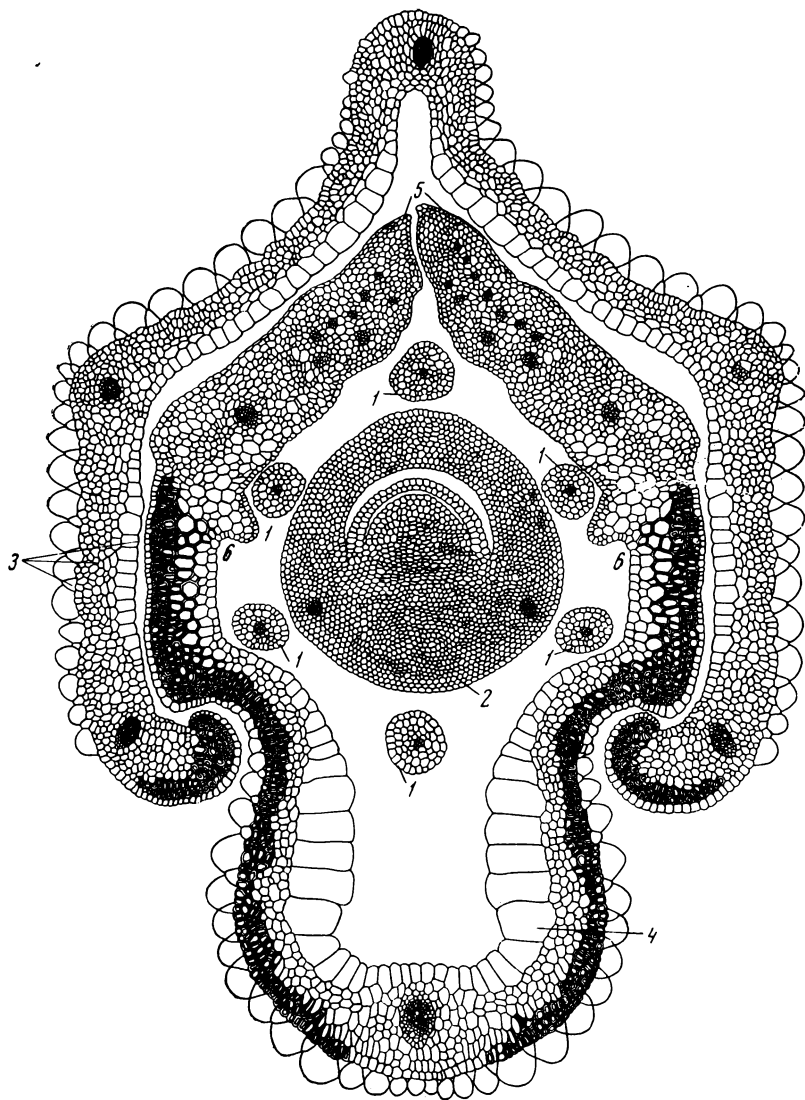


Рис. 72. Поперечный срез колоска риса:

1 — тычинки, 2 — пестик, 3 — наружная чешуя, 4 — внутренняя чешуя, 5 — лодicules
6 — место срастания лодicules

для образования пыльцы. При образовании пыльцы в результате двух последних делений (мейозис) возникают клетки с половинным числом хромосом; они дают начало мужским половым клеткам (тетрадам). Образование тетрад идет последовательно. В гнездах тетрады лежат обособленно; после того как они сформировались, оболочка, окружающая тетраду,

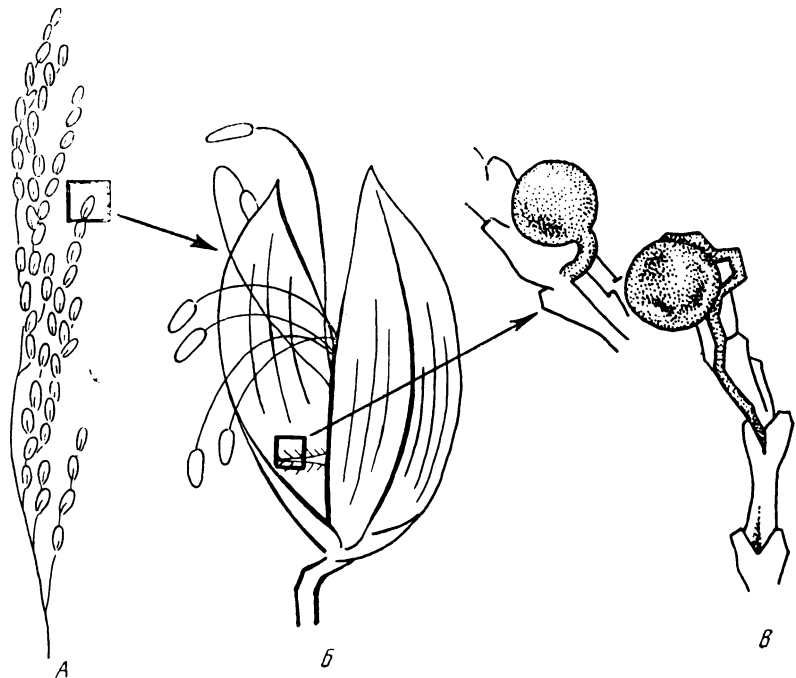


Рис. 73. Цветение и опыление риса.

А — метелка; Б — раскрытие колоска и опыление; В — прорастание пыльцы на рыльце

разрушается, а пылинки освобождаются с появлением на них своих оболочек. Затем происходит первое деление ядра пылинки. Сформированная пылинка содержит в себе генеративное и вегетативное ядра и большой запас белков, жира и крахмала.

Пестик у риса образован двумя плодолистиками; он состоит из заметно вздутой завязи, столбика и рыльца с двумя лопастями. Внутри завязи образуется бугорок, из которого обособляется семяпочка, состоящая из нуцеллуса и обрастающего его покрова, образующего пыльцевход.

Седьмой этап органогенеза характеризуется интенсивным ростом органов метелки. Ростовые процессы как в оси метелки, так и в соломинке начались на предыдущих этапах органогенеза, но они тормозились заложением осей соцветия всех

порядков, пыльника, пестика, лодикулей и тычиночных нитей. На этом этапе все органы цветка увеличиваются в длину в 3--5 раз.

Восьмой этап органогенеза — это цветение, опыление и оплодотворение. Цветение — это раскрытие цветочных чешуй, рост тычиночных нитей, выход пыльников из чешуй и оплодотворение. Раскрытие цветка происходит в течение часа. Обычно метелка цветет с 10 до 14 ч. В связи с тем что метелка имеет колоски разного возраста, цветение одной метелки длится несколько дней. После раскрытия чешуй тычиночные нити быстро растут и выносят пыльцевые мешки за пределы цветка. Через длинную щель пыльника высевается круглая и гладкая пыльца. Попадая на перьеобразную лопасть рыльца, она быстро прорастает. Этот процесс показан на рис. 73.

Пыльцевая трубка растет в перьях рыльца в сторону завязи; по мере ее роста вегетативное и генеративное ядро перемещаются в кончик трубочки, который подходит к семязпочке и проникает в пыльцевход. Здесь генеративное ядро пыльцы образует два ядра, а вегетативное ядро рассасывается. Под действием кончика трубки оболочка зародышевого мешка растворяется, и оба ядра попадают в плазму мешка. Одно из ядер сливается с ядром зародышевого мешка, а другое с ядром яйцеклетки. При этом вспомогательные ядра заканчивают свое существование, и яйцеклетка превращается в предзародыш. Второй спермий сливается с полярными ядрами и превращается в эндосперм (Яковлев, 1950).

Девятый этап органогенеза начинается с появления предзародыша и заканчивается образованием зародыша и зачатка эндосперма (рис. 74).

Дифференциация предзародыша начинается через 4 дня после оплодотворения. В верхней части предзародыша появляется длинное углубление между двумя бугорками, которые представляют собой зачатки семядолей. Один из бугорков разрастается и превращается в щиток. После этого вокруг точки роста возникает валик колеоптиля, второго органа зародыша. Колеоптиль окружен тканью щитка, которая возникает после заложения почечки и корешка.

Десятый этап органогенеза начинается с момента образования ядра эндосперма. На протяжении первых двух недель после оплодотворения ядро делилось очень медленно. Первичное ядро эндосперма образуется независимо от того, когда проявится активность полярных ядер. Второе генеративное ядро ускоряет слияние этих ядер и способствует делению ядра эндосперма. По мере роста эндосперма антиподы разрушаются, что сопровождается образованием клеток эндосперма, возникающих вначале вблизи яйцеклетки, затем по периферии и, наконец, в остальных участках эндосперма. С появлением оболочек плазма вакуолизируется, а эндоспермальная

ткань перерождается в ткань запасящую. Образование этой ткани сопровождается появлением в клетках крахмальных зерен. Снаружи эндосперм имеет слой клеток, содержащих активные ядра и плазму. Этот слой клеток носит название алейронового слоя и проводит питательные вещества в эндосперм.

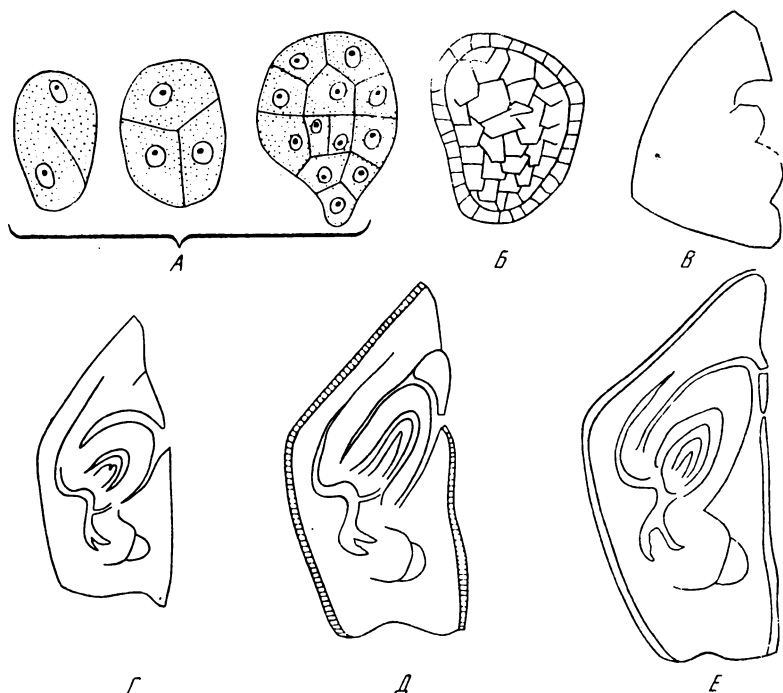


Рис. 74. Рост зародыша риса.

А — деление клеток в первые сутки после оплодотворения; Б — образование предзародыша на 2-е и 3-и сутки после оплодотворения; В — зародыш в возрасте 4 суток; Г — зародыш в возрасте 8 суток; Д — зародыш в возрасте 16 суток; Е — зародыш в возрасте 30 суток

Вблизи зародыша алейроновый слой состоит из многих слоев клеток.

Другой путь поступления питательных веществ — через клетки плодовой оболочки и семенной кожуры. Вначале в них обнаруживается 7—10 рядов клеток, среди них имеются клетки с зелеными пластидами. К тому времени, как зерно достигает молочной спелости, число рядов этих клеток уменьшается. К моменту достижения мучнистой спелости остается только один ряд клеток; при полной спелости можно наблюдать только следы клеток, слипшихся в одну оболочку. Из плодовой оболочки питательные вещества передвигаются в эндосперм через семенную кожуру, которая соприкасается с алейроном и функционирует дольше, чем плодовая.

Одиннадцатый этап органогенеза — полное созревание, при котором эндосперм и зародыш теряют воду. После накопления пластических и минеральных веществ зерновка становится зрелой. Зародыш располагается у основания эндосперма, верхняя свободная часть щитка изогнута под прямым углом к оси зерновки. Почечка примыкает к основанию щитка и

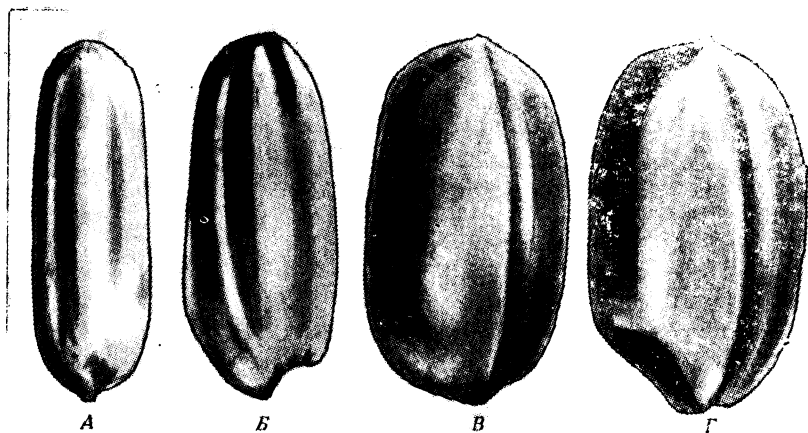


Рис. 75. Четыре степени спелости зерновки риса.

А — молочная спелость; Б — хрящеватая; В — мучнистая; Г — полная спелость

окружена эпибластом; главный корень размещается под прямым углом к почечке. Особенностью зародыша риса является искривление оси зародыша.

Последние три этапа проходят в фазе созревания, которая длится 33—35 дней; это самая продолжительная фаза у сортов с длиной вегетационного периода 100—120 дней. На протяжении созревания различают 4 степени спелости; общий вид зерновок в молочной, хрящеватой, мучнистой и полной спелости представлен на рис. 75.

Связь этапов органогенеза и фаз вегетации у среднеспелых сортов риса представлена схематично на рис. 76.

Ознакомление с этапами органогенеза показывает, что они дают возможность детальнее ознакомиться с развитием растения, чем фазы вегетации. Однако не все этапы органогенеза связаны с построением урожая. При возделывании риса большее внимание чаще уделяется растению на первом и втором этапах органогенеза. В разных районах рисосеяния ведущим этапом может быть свой. Например, в районе озера Ханка иногда возникает сильная пустозерность. Это явление можно предупредить, тщательно ухаживая за растениями во время













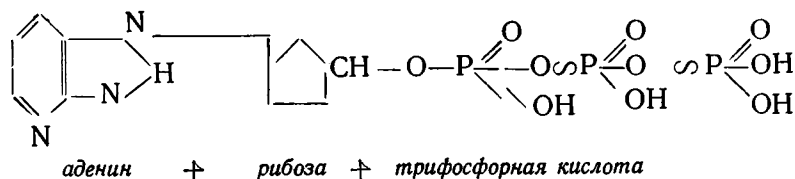
<i>Фазы вегетации</i>	<i>Органы</i>	<i>Стапы органа-генеза</i>	<i>Число листьев</i>	<i>Дней</i>	
<i>Прорастание</i>	<i>Колрус вегетативный</i>		I	1	0
	<i>Листья низовые</i>				
	<i>Корень главный</i>				
<i>Всходы</i>	<i>Корень вегетативный</i>		II	2	10
	<i>Листья средние</i>				
	<i>Корни придаточные</i>				
	<i>Почки пазушные</i>				
<i>Куцение</i>	<i>Колрус вегетативный</i>		III	3	20
	<i>Листья верхние</i>				
	<i>бок. побеги</i>				
	<i>Колрус генеративный</i>				
	<i>”</i>				
<i>”</i>					
<i>Зачаток метелки</i>			4	45	
<i>Трубнование</i>	<i>Веточки</i>		IV	5	70
	<i>Колоски</i>				
	<i>Цветки</i>				
	<i>Пыльца</i>				
	<i>Завязь</i>				
<i>Цветение</i>		VII	6	77	
<i>Созревание</i>	<i>Зачаток зародыша</i>		VIII	7	110
	<i>Зародыш</i>				
	<i>Эндосперм</i>				
	<i>Спелость: молочная</i>				
	<i>Спелость: зрящеватая</i>				
<i>Спелость: мучнистая</i>					
<i>Спелость: полная</i>					

Рис. 76. Связь фаз вегетации с органообразованием у риса

формирования генеративной ткани. На Дону и на Украине особое внимание следует уделять растениям в период полного созревания.

относятся глюкозо-6-фосфат, фруктозо-6-фосфат, глюкозо-1-фосфат и другие. Помимо эфиров остаток фосфорной кислоты присоединяется к карбонильной группе органических кислот и к ранее присоединенной фосфорной кислоте. В последнем случае образуются полифосфорные соединения типа аденозинтрифосфата (АТФ), отличающиеся, как известно, наличием макроэргических связей.



Превращение органических кислот не всегда идет так, как указано в цикле Кребса, ибо процесс дыхания у риса происходит в разных условиях и является источником энергии для разных процессов (превращение веществ, рост, усвоение минеральных элементов и т. п.).

Разновидностью этого цикла может быть, например, цикл гликолевой кислоты.

Исследования Тиба (Tiba, 1953), проведенные в этом направлении, показали, что оксидаза гликолевой кислоты у риса обладает высокой активностью в листьях и стеблях и весьма слабой — в корнях. Сравнение активности оксидазы гликолевой кислоты в корнях растений риса с активностью оксидазы в корнях суходольных злаков показало, что у суходольных злаков (ячмень) активность оксидазы очень слабая или отсутствует совсем. Считается, что оксидаза гликолевой кислоты специфична для риса и связана с окислительной активностью физиологически активных участков его корней.

Оксидаза гликолевой кислоты сосредоточена в клеточном ядре и ее активность возрастает с увеличением размеров ядер. Раньше считалось, что центром дыхания является ядро; в настоящее время установлено, что окислительные ферменты, принимающие участие в процессе дыхания, сосредоточены преимущественно в митохондриях и частично в супернатанте, который получается после десятиминутного центрифугирования гомогената проростков при 10 т·об/мин.

У проростков риса дыхание катализируется цитохромными компонентами; одновременно существует и пероксидазная активность, физиологическая функция которой изучена слабо.

Установлено присутствие в прорастающих семенах риса цитохром-, полифенол- и аскорбиноксидаз. Изолимонная, α -кетоглутаровая, фумаровая и яблочные кислоты стимули-

руют аэробное дыхание, которое не восстанавливается ни пи- ровиноградной, ни янтарной кислотами, что свидетельствует о наличии цитохромоксидазы и сукцинооксидазы.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗЕРНОВОК РИСА

Углеводы. Углеводы составляют основную массу зерновки. Они представлены разными формами; простые углеводы — в основном сахарозой и глюкозой, а сложные — крахмалом, клетчаткой и гемицеллюлозой.

Крахмал является главным запасным веществом, которое используется при образовании новых клеток и тканей зародыша. Он же является и тем продуктом в питании человека, ради которого рис и введен в культуру. Зерновка риса содержит больше крахмала, чем зерновки других злаков.

В шелушенном рисе содержится от 67 до 87% крахмала, что зависит от сортовых различий и районов произрастания растений. Крахмал находится не только в крахмалистой паренхиме, но и в других местах зерновки (зародыш, покровная ткань и даже цветковая чешуя).

В зерновке крахмал отложен в виде сложных зерен размером 2—10 *мк*, которые состоят из обособленных зернышек, склеенных в единое целое. Оболочки зерен состоят из веществ, окрашивающихся йодом в фиолетовый и сине-фиолетовый цвет, и составляют большую часть крахмального зерна. Внутренняя часть крахмального зерна окрашивается йодом в синий цвет (Княгиничев, 1945).

Крахмал риса состоит из нескольких полисахаридов; основную часть его составляют амилоза и амилопектин, причем амилоза составлена из 500—600 молекул глюкоз, а амилопектин только из 20—30 (Kurosawa, 1959). При хранении риса объем крахмальных зерен не меняется. В то же время изменяется прочность связей в молекулах полисахаридов, вследствие чего в первый год хранения риса крахмал зерновок более прочный и труднее переваривается (Sahasrabudhe и др., 1935).

Амилазы катализуют гидролиз амилозы и амилопектина; амилопектин катализуется быстрее. Расщепление происходит неравномерно и в конечном счете часть того и другого полисахарида не гидролизуется. В крахмальном зернышке после действия амилазы остается «нерастворимый» крахмал; при прорастании часть этого крахмала используется. Такой крахмал окрашивается йодом в синий цвет и состоит из молекул, содержащих 50—100 молекул глюкозы. Детальное строение этого крахмала остается неизвестным.

Таким образом, амилоза, амилопектин и промежуточные полисахариды не остаются обособленными в запасномместилище. По-видимому, они участвуют в создании полимеров,

которые состоят из полисахаридов и химических соединений, не относящихся к углеводам. К числу таких соединений относятся белки (оризепин и пролин) и жирные кислоты, широко представленные в крахмалистой паренхиме. Вступая в реакцию с полисахаридами, белки и жирные кислоты образуют гликопептиды и гликолипиды. Наличием этих полимеров можно объяснить неравномерность гидролиза рисового крахмала.

Изучение функций такого рода смешанных полимеров является первоочередной задачей при исследовании процессов, происходящих в прорастающих семенах риса.

Крахмал зерновки имеет прочную связь с белками. При этом возникает биополимер с прочными ковалентными связями. Ковалентные связи разрушаются действием щелочи, что приводит к освобождению крахмала. Эти же полимеры могут быть разрушены ультразвуком (Fukui и др., 1964).

Соотношение амилозы и амилопектина не является постоянным; короткозерные сорта содержат 14—16% амилозы, а длиннозерные — 16—25%.

В широко распространенных наших сортах содержится 25—30% амилозы (Саркисова, 1966). Некоторые исследователи считают, что количество амилозы зависит от способа выделения ее из рисового крахмала (Yukitomo, 1931).

Клетчатка зерновки состоит из α -, β - и γ -целлюлоз; все эти целлюлозы содержат солевые элементы.

Растворимые углеводы представлены преимущественно сахарозой и глюкозой; причем сахарозы в 10 раз больше, чем редуцирующих сахаров. Видимо, сахароза выполняет функции запасного вещества. Фруктоза, рафиноза и мальтоза обнаруживаются только методом хроматографии, т. е., вероятно, играют роль промежуточных соединений и в запас не откладываются.

Белки. Азотистые соединения по количеству занимают второе место среди запасных веществ рисовой зерновки. Они представлены простыми и сложными соединениями: к числу первых относятся аминокислоты, амиды кислот, глутатион и др.; сложные соединения представлены полипептидами: альбуминами, глобулинами, проламинами и оризенинами.

Основная масса азотистых соединений — белки, являющиеся запасными веществами. На долю оризенинов приходится около 70% белков; второе место занимают глобулины (15%), затем проламины (10%) и, наконец, альбумины (5%). Эти белки распределяются по зерновке таким образом, что они в массе своей разобщены: глобулины находятся в алейроновом слое, составляя в нем 30%; в зародыше содержатся альбумины (25%), а в крахмалистой паренхиме находятся оризенины и проламины, составляя около 8% всего ее веса. По другим данным, соотношение этих белков иное (80 : 8 : 8 : 4).

Всего в крахмалистой паренхиме содержится 80% всех белков зерновки (Blume и др., 1961).

Аминокислотный состав белков риса настолько близок, что классифицировать их по этому признаку нельзя. Оризенин состоит из следующих аминокислот: треонин, фенилаланин, метионин, лейцин, изолейцин, триптофан, валин, лизин, аргинин, цистин, аланин, тирозин, пролин, аспарагиновая кислота, глютаминовая кислота, серин, глицин. По одним данным, наибольшее количество азота приходится на долю глютаминовой кислоты и лейцина, а по другим — на долю аспарагиновой кислоты и цистина. Видимо, противоречивость этих данных связана, с одной стороны, с неточностями при выделении фракции оризенина, а с другой стороны, с различными сроками хранения риса, подвергавшегося анализу. Установлено, что фракции оризенина различаются по гистидину, лизину, аргинину, по общему азоту и фосфору. То же различие наблюдалось при исследовании проламинов и глобулинов. Все это указывает на неточность классификации белков по признаку растворимости.

Небелковые азотистые соединения представлены растворимыми и нерастворимыми формами; причем последние составляют 60—80% этих соединений и состоят из меланинов, продуктов сахаро-аминной реакции и других веществ. Растворимые соединения сосредоточены преимущественно в зародыше и обязательны для его жизнедеятельности. Они составляют 20—40% небелкового азота в зародыше и алейроновом слое. Наличие аспарагина и глутамина связано с жизнедеятельностью зародыша; эти соединения возникают из соответствующих аминокислот. Глютатион также содержится в тканях, отличающихся наибольшей жизнедеятельностью.

Липиды. Липиды откладываются в запас в зерновках риса и представлены жирами, фосфатидами и восками.

Жиры накапливаются в разных количествах; содержатся они, в зависимости от районов произрастания риса, в количествах порядка 0,8—2,5%, т. е. в 3—5 раз меньших, чем белки. Сосредоточены жиры преимущественно в зародыше; в эндосперме встречаются в виде следов. Рисовое масло является смесью глицеридов ненасыщенных кислот олеиновой (45%) и линолевой (28%), а также насыщенных кислот — пальмитиновой (17%), стеариновой (2,6%), лигноцерииновой (0,9%), арахидиновой (0,5%), миристиновой (0,1%). Кроме того, в рисовом масле содержится неомыляемый остаток (4%), который можно характеризовать следующим образом: удельный вес — 0,9059, рефракция — 1,4662, йодное число — 99,3, кислотное число — 42,1 (Cruz, 1932).

Известно, что амилоза соединяется с жирными кислотами и в какой-то части представлена полимером. При выделении петролейным эфиром в рисовом крахмале были обнаружены

жиры и кислоты; глицерина обнаружить не удалось. Из 5 кг крахмала выделили около 15 г жирных кислот. Эта смесь была составлена из пальмитиновой, олеиновой и линолевой кислот в соотношениях 36 : 35 : 29 (Lehman, 1929).

Кислоты по-разному связаны с крахмалом: одни экстрагируются эфиром легко, другие — только после слабого гидролиза крахмала. Состав этих соединений тоже разный, например, смесь кислот после гидролиза содержит больше пальмитиновой кислоты. Применение новейших аналитических методов привело к открытию других жирных кислот в крахмале эндосперма риса: одни из них представлены малыми количествами (стеариновая, миристиновая, линолевая), а другие (лигноцериновая, арахидоновая, богеновая) встречаются только в виде следов. При хранении количество жирных кислот в крахмале увеличивается в результате распада глицеридов. Поэтому содержание жирных кислот зависит не только от сортовых различий и условий произрастания, но и от условий хранения риса.

Наряду с жирами зерновка риса содержит воска, т. е. сложные эфиры жирных кислот и спиртов — мирицилового и цетилового. Очищенный воск представляет собой смесь эфира тетракозановой кислоты и мирицилового спирта. Неомыляемые вещества воска включают в себя цериловый, мирициловый и батацириловый спирты. Обнаружены и высокомолекулярные циклические спирты — стеролы, например фитостерол с температурой плавления 136° (Wenton и др., 1932).

Наконец, к липидам относятся эфиры глицерина с фосфорной кислотой — фосфатиды; количество их невелико. Около 20% всех фосфатидов у риса составляет лецитин.

Органические формы фосфора представлены в основном фитином (Suzuki и др., 1907). Он тесно связан с белками. При денатурации падает растворимость белков и фосфорных органических соединений (Saio и др., 1962). К числу органических форм фосфора относятся также нуклеиновые кислоты и эфиры сахаров. При хранении содержание растворимого органического фосфора уменьшается вследствие гидролитического расщепления неустойчивых соединений (Федорова, 1966). Часть органического фосфора входит в состав витаминов.

Минеральные элементы составляют небольшую часть зерновки: содержание их колеблется в пределах 1—2%. В крупе тех же сортов содержание минеральных элементов падает до 0,3—1,0%. Таким образом, основная масса золы приходится на зародыше и периферию зерновки; об этом было известно еще в прошлом столетии (König, 1889).

Содержание в зерновке, зародыше и крупе отдельных минеральных элементов представлено в табл. 140.

Содержание минеральных элементов (% на сухой вес)

Минеральные элементы	Зерновка	Зародыш	Крупа
Кремний	0,3	0,3	0,08
Калий	0,3	2,0	0,07
Сера	0,07	—	—
Натрий	0,1	0,2	0,03
Фосфор	0,8	5,0	0,40
Кальций	0,07	0,3	0,04
Магний	0,2	1,1	0,04

Помимо макроэлементов, в зерновке обнаружены микроэлементы: железо, алюминий, марганец, медь, цинк, мышьяк, никель и кобальт.

Органические кислоты содержатся в относительно малых количествах. В большой концентрации зерновки содержат лимонную и щавелевую кислоты; в несколько меньшей — малоновую, янтарную и фумаровую.

Кроме этих кислот встречаются в очень малых количествах α -кетоглютаровая, уксусная и другие. Количество всех этих кислот увеличивается в 2—5 раз при хранении в условиях повышенной температуры и влажности (Hauston и др., 1963).

Витамины и ферменты в большинстве своем сосредоточены в зародыше, алейроновом слое и в периферической части крахмалистой паренхимы, т. е. в тканях высокой физиологической активности. Это видно из данных табл. 141.

Таблица 141

Содержание витаминов в зерновке риса
(на 1 г сухого веса)

Части зерновки	B ₁	B ₂	РР, %
	мг		
Околоплодник и алейроновый слой	33—35	35	80
Зародыш	10—12	10	15
Щиток	44—50	47	4
Эндосперм	6—9	4	8

Все эти витамины входят в состав ферментов. Витамин В₁, образуя эфир с фосфорной кислотой, соединяется с белком и превращается в декарбоксилазу, расщепляющую пирроиноградную кислоту. Витамин РР входит в состав кофермента НАД и НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфаг); витамин В₂ (ФМН), соединяясь с белком, образует флавиновую дегидрогеназу.

Кроме этих витаминов, в зерновке риса обнаружены пантотеновая кислота, входящая в состав кофермента А; фолиевая кислота, которая в восстановленном виде входит в состав кофермента многих ферментов; пиридоксин (В₆), который входит в состав ферментов, катализирующих превращения аминокислот, и, наконец, биотин (Н), который находится в активной группе ферментов, отнимающих и присоединяющих СО₂ к жирным кислотам.

Ферменты в зерне риса представлены относительно малым количеством, в связи с тем, что они не откладываются в запас. Для их образования резервируются исходные вещества в виде белков и витаминов. Готовые ферменты, как правило, блокированы рыхло связанными тормозителями.

Из числа ферментов, обнаруженных в хранящейся зерновке, можно назвать амилазы α и β , сахаразу, мальтазу, липазу, протеазу, цитохромоксидазу и дегидрогеназу.

α -амилаза, разжижающая или декстриногенамилаза, сконцентрирована в зародыше и отчасти в алейроновом слое; разрушается при температуре 60°; активна в интервале рН от 4,8 до 6,2.

β -амилаза, сахарофицирующая амилаза, сосредоточена там же, где α -амилаза; разрушается при более низких температурах; активна в интервале рН от 5,0 до 6,6. В связи с тем что α - и β -амилазы переходят в разные растворители (вода, раствор поваренной соли), они активны в разных интервалах рН. Возможно, что они представлены смесью белков с различной каталитической активностью.

Сахаразы (β -фруктофуранозидазы) проявляет тем меньшую активность, чем меньше воды в зерновке; специфична к фруктозе и катализирует фруктозильные группы. Ее действие тормозится солями серебра в количестве 7—8 ионов на молекулу фермента.

Мальтаза (α -глюкозидаза) также размещается в периферических органах зерновки. Оптимальная температура 45°; активна при рН 5,2.

Липаза размещена в зародыше и периферических органах зерновки; активна при рН 8; проявляет свое действие при повышении влажности зерна, образуя свободные жирные кислоты и глицерин.

Ферменты дыхания всегда присутствуют в зерне; доказательством этому служит постоянное наличие органических кислот, участвующих в цикле Кребса.

Окислительные ферменты представлены системой цитохромоксидазы. Способность риса выдерживать низкие концентрации кислорода связана с активностью металлсодержащих систем, которые могут связывать кислород, присутствующий в окружающей среде в малых количествах. Физиологическая

приспособленность риса в этом отношении ясно выражена (Опарин и др., 1951).

Ростовые вещества риса изучены слабее витаминов. Известно только, что в зерновке риса содержится ауксин.

Таков химический состав зерновок риса. Мобилизация всех этих веществ происходит при увеличении содержания воды и повышении температуры за счет энергии, которая возникает в процессе дыхания.

МОБИЛИЗАЦИЯ ЗАПАСНЫХ ВЕЩЕСТВ ПРИ ПРОРАСТАНИИ ЗЕРНА

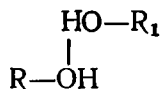
Все вещества, входящие в состав зерновки риса, неразрывно связаны с жизнедеятельностью прорастающих семян. Поэтому при возникновении условий, благоприятных для прорастания, происходят различного рода превращения, в результате которых запасные вещества исчезают, а зародыш превращается в молодое растение. По весу сухого вещества молодое растение почти вдвое меньше семени, из которого возникло. Образование всхода — молодого растения — произошло в результате мобилизации запасных веществ и их превращений.

Связь набухания семени с дыханием

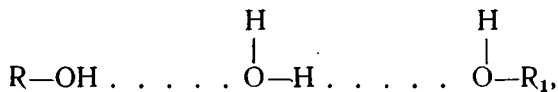
Семена, попадая в условия влажного субстрата, всасывают воду сначала с помощью плодовой оболочки, а затем с помощью верхнего слоя клеток семенной кожуры, которая несколько приостанавливает движение воды и направляет ее в алейроновый слой, к которому примыкает зародыш, и в периферический слой крахмалистой паренхимы. В крахмалистых клетках, мелких и неправильных по форме, идет усиленное поглощение воды; при разбухании крахмала в покровах зерновки образуются трещины.

Условия, в которых прорастают зерновки, влияют на типы поглощения воды; она может поглощаться преимущественно с брюшка, со спинки, с крайней части верхушки зерновки.

В семенах, содержащих менее 15% воды, крахмал, отложенный в запас, связан гидроксильными группами.



и поэтому неспособен вступать в реакции. При влажности семян больше 15% возникают новые, менее прочные образования крахмала, обогащенные водой



которые способны подвергаться превращениям под действием гидrolитических каталитических систем.

Белки семени при обогащении водой тоже становятся более подвижными. При содержании воды меньше 15% поверхность простых белков покрывается только мономолекулярным слоем воды. Она размещается как между молекулами, так и внутри их и связана полярными группами белка так, что воздушные полости остаются незаполненными. Вода весьма

прочно удерживается пептидными связями ($\text{—}\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}\text{—NH—}$) полипептидов, такими силами, которых достаточно, чтобы семя могло всасывать даже парообразную воду. При 10% влажности семян вода впитывается с силой 50—70 атм. При таком содержании воды гидролиза белков практически не происходит. С увеличением влажности семян до 15—20% белки способны в небольшой степени гидролизироваться. При таком количестве воды зародыш еще не способен расти, так как химические реакции в запасных вместилищах идут медленно. Связь набухания семян риса с поглощением ими кислорода иллюстрируется (рис. 77).

В первые часы прорастания вода поглощается при набухании зерна; при влажности 16—18% в поглощении воды начинает принимать участие и дыхание.

При содержании воды, превышающем 20%, повышается активность протеолитических и окислительных процессов. Катализируется распад запасных белков; это можно обнаружить по изменению аминокислотного состава зерна. Однако выделяемая в этих условиях энергия недостаточна для синтеза веществ, вызывающих рост зародыша; это становится возможным только при дальнейшем увеличении содержания воды в семенах, когда мобилизация высокомолекулярных веществ происходит в течение нескольких часов. Такое ускорение роста связано с действием ферментов, которое зависит в первую очередь от температуры.

Вначале всасывают воду белки и полисахариды. При этом вода всасывается сначала в конце зерновки, противоположном зародышу, затем там, где алейроновый слой примыкает к зародышу, и, наконец, всей поверхностью зерновки. Видимо, проникновение воды связано с числом слоев клеток алейронового слоя. Внутри крахмалистой паренхимы вода перемещается при участии крахмала и оризенина.

Рисовый крахмал по своему составу отличается от крахмала, выделенного из других культур, тем, что содержит только 13% воды, в то время как пшеничный — 16%, а картофельный — 20%. Этим, возможно, объясняется тот факт, что семена риса наклеваются при меньшем содержании

влаги. При оптимальной температуре ход всасывания воды до полного набухания — равномерный.

В первые часы вода всасывается чешуями, а затем белками алейронового слоя и только после этого центральной частью зерновки. К этому времени зародыш начинает использовать высокомолекулярные углеводы; их гидролиз ведет к образованию редуцирующих сахаров, которые также участвуют во всасывании воды. В период всасывания воды, вплоть до наклеывания, растворимые углеводы, используемые для дыхания, подвергаются сильным изменениям (рис. 78).

К моменту полного набухания содержание моносахаров уменьшается; еще раньше исчезает сахароза. Эти запасные вещества используются почти полностью. Затем, в результате гидролиза, моносахара накапливаются в большом количестве.

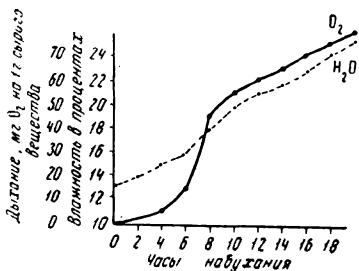


Рис. 77. Связь набухания семян риса с их дыханием

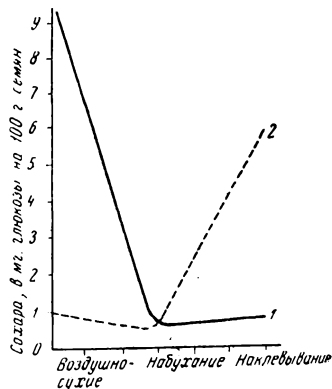


Рис. 78. Изменение количества растворимых углеводов при набухании семян риса:
1 — сахароза, 2 — глюкоза

ве, сахарозы при этом образуется немного. Процесс гидролиза настолько интенсивен, что глюкоза неполностью используется в процессе разрастания зародыша. Это дает возможность продуктам гидролиза после частичного перехода глюкозы во фруктозу превращаться в сахарозу. Глюкоза, временно находящаяся в избытке, превращается в сахарозу, а не в мальтозу, которую иногда можно обнаружить при прорастании в момент наклеывания.

Присутствие растворимых углеводов в семенах имеет важное биологическое значение. При прорастании семян в анаэробных условиях эти углеводы способствуют разрастанию зародыша до наклеывания, удлинению его. Большая часть углеводов используется в ходе химических реакций, происходящих в семени до полного набухания и наклеывания.

ния. Основная часть углеводов расходуется как строительный материал, меньшая часть используется для выработки энергии, за счет которой происходит мобилизация запасов и разрастание зародыша. При этом увеличивается объем клеток, а не их число. Для эмбрионального деления нужны значительно большие затраты энергии чем та, которая расходуется в период наклевывания. Рост зародыша и формирование новых тканей могут происходить только при избыточном количестве растворимых углеводов и достаточном притоке кислорода. Наличие таких углеводов при малоактивных сахарообразующих ферментах обеспечивает начало прорастания в условиях слабой аэрации. Наиболее слабыми нужно считать семена в тот момент, когда они почти нацело расходуют запасные растворимые углеводы и вооружены малым набором ферментов. Это чаще всего бывает при наклевывании. При прорастании семян под водой, когда семена наклеваются, но дальнейшего роста зародыша не происходит, они могут гибнуть в силу того, что высокомолекулярные соединения, и в частности крахмал, не мобилизованы, а растворимые углеводы почти полностью израсходованы. При недостатке кислорода восстанавливающие сахара, которые активируются при дыхании, образуются в незначительном количестве и не могут поддержать интенсивного дыхания (Takahashi, 1954). Большая часть этих семян, если их поместить затем в условия хорошей аэрации, может продолжать начавшийся рост. Из этого следует, что рис, который содержит в семенах достаточное количество растворимых углеводов, приспособлен к условиям затопления.

В процессе прорастания принимают участие гидролитические и окислительные ферменты. До наклевывания происходит лишь переход этих ферментов в активное состояние, поскольку они блокированы тормозителями. Рыхлосвязанные ферменты отмываются поступающей водой, а прочносвязанные ОВ-потенциалом, либо активными протеазами.

При анаэробном декарбоксилировании пировиноградной кислоты поглощается большое количество кислорода; активность декарбоксилазы угнетается *N*-хлормеркурбензоатом и моноиодуксусной кислотой. Наряду с этим ферментом в семенах обнаружены дегидрогеназы глютаминовой и янтарной кислот, а из оксидаз системы цитохром — цитохромоксидазы, которые у риса значительно активнее, чем, например, у пшеницы.

Влияние внешних условий на дыхание семян

Дыхание прорастающих семян тесно связано с температурой и идет в интервале от 9 до 46° (рис. 79). За пределами этих температур нарушается согласованность действия фер-

ментов, и дыхание теряет значение для прорастания. Длительность пребывания семян при температурах, не допускающих прорастания, заметно отражается на жизнеспособности зародыша. Пребывание набухших семян в течение 5, 10, 15, 20, 25, 30 дней при 6—7° приводит к снижению всхожести соответственно до 88, 70, 61, 42, 34, 11%. Причины потери всхожести

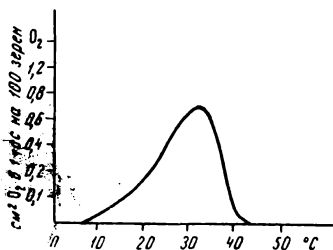


Рис. 79. Интенсивность прорастания семян при разных температурах

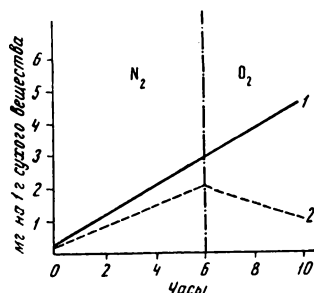


Рис. 80. Влияние кислорода на дыхание семян риса: 1 — CO_2 , 2 — спирт

сти связаны с ослаблением дыхательного процесса. Особенно страдают в этих условиях незрелые семена: в возрасте молочной спелости всходит лишь 10% семян, в восковой — 50%, в то время как семена полной спелости дают 98% всходов. Для уточнения причин гибели семян при низкой температуре необходимы специальные исследования.

Содержание воды в семенах изменяет их устойчивость к температуре. При температуре 40° семена 10%-ной влажности почти полностью сохраняют всхожесть на протяжении полугода; при 12%-ной влажности они сохраняют всхожесть почти 3 месяца и, наконец, при 14%-ной влажности гибнут через месяц.

Влажность среды, в которой происходит прорастание, также отражается на всхожести. В субстрате, насыщенном водой, семена прорастают при 36° на 4-е сутки, при влажности 70% и той же температуре — на 2-е сутки. При 20° в условиях насыщения водой семена прорастают на 13-е сутки, при влажности 70% — на 8-е сутки.

Семена риса, находящиеся в покое, выдерживают нагревание в течение часа до 90—98°. Это значит, что температура оказывает влияние на дыхание, которое в этом состоянии зародыша почти не проявляется.

Наличие кислорода является одним из важнейших условий прорастания. Наблюдения за дыханием и активностью ферментов в семенах, прорастающих в воде и на влажном субстрате, показали, что интенсивность дыхания заметно ниже при прорастании в воде в том случае, если семена с само-

го начала прорастания были погружены в воду. К моменту появления колеоптиля семена в воде дышат почти в 5 раз слабее, чем в воздухе. Такое торможение дыхания сопровождается целым рядом явлений. В частности, активность каталазы, связанной с окислениями, резко снижается. Окислительные ферменты в прорастающих семенах риса представлены цитохромоксидазой.

В воде угнетается действие не только окислительных ферментов, но и гидролитических, в частности сахаразы. Таким образом, при прорастании в воде нарушается не только дыхание (энергетическая база прорастания), но и превращение химических веществ. В результате нарушения согласованности течения реакций в организме неизбежно накапливаются промежуточные продукты, которые отравляют его и тем самым снижают его жизнедеятельность.

Угнетению активности ферментов и нарушению превращения веществ предшествует изменение характера дыхания, о чем можно судить по величине дыхательного коэффициента. Особенно заметно он увеличивается во время набухания семян, когда нужда в кислороде резко нарастает.

Основная масса энергии дыхания в период всасывания воды расходуется на химические процессы. Недостаток кислорода очень быстро приводит к неполному окислению сахаров и накоплению спирта (рис. 80).

Спиртовое брожение обнаруживается в семенах риса только при прорастании. В связи с этим изменяется выделение зародышем углекислоты. В результате дыхательный коэффициент возрастает вдвое и даже больше. При наличии в семенах запасных веществ в виде крахмала повышение дыхательного коэффициента указывает на угнетение процессов, связанных с прорастанием.

При прорастании семян риса в воде последняя обедняется кислородом. Если воду, в которой прорастают семена, искусственно обогащать воздухом, то семена прорастают без заметного увеличения дыхательного коэффициента. Однако и в этих условиях прорастание угнетается, о чем свидетельствуют его темпы: в воде длительность прорастания даже при обогащении O_2 относительно увеличена.

Таким образом, вода из-за недостатка кислорода представляет собой неблагоприятную среду для прорастания семян риса. Прорастание в воде замедляется, колеоптиль удлиняется в ущерб почечке и корешку. Эти явления могут наблюдаться и при искусственном проращивании семян на фильтровальной бумаге при определенном кислородном режиме.

На разрастание колеоптиля оказывает влияние ауксин, который находится в разных местах зерновки. Большая часть ауксина сосредоточена в эндосперме. Преимущественный рост

колеоптиля в воде связан с тем, что в нем меньше разрушается ауксин, содержание которого в эндосперме в процессе прорастания зародыша уменьшается. Такое постепенное потребление ауксина прекращается, если зародыш отделяется от эндосперма.

Результаты наблюдений за действием ауксина при прорастании (Sircar, Das, 1955) представлены в табл. 142.

Таблица 142

Связь роста колеоптиля и корешка риса с эндоспермом

Зародыш и эндосперм	Длина, мм			
	в воде		в воздухе	
	колеоптиль	корешок	колеоптиль	корешок
Целый	34	0,1	7,0	58
3/4	35	0,4	7,2	70
1/2	51	1,5	7,4	61
1/4	18	0	6,0	37

У зародыша с $1/4$ эндосперма колеоптиль и корешок удлиняются очень слабо, ибо он использует только свой ауксин и не использует ауксин алейронового слоя. Добавка индолилуксусной кислоты в этих условиях не ускоряет роста корешка. Вероятно, остановка роста в этом случае связана с избытком ауксина.

Рост колеоптиля связан со способностью колеоптильной ткани разрушать ауксин и с угнетением дыхания (Yamada, 1954). Для выяснения путей передвижения ауксина в зерновке и его синтеза нужны новые исследования.

Недостаток кислорода при прорастании в воде изменяет скорость и направление передвижения ростовых веществ; от этого колеоптиль усиленно разрастается, а корень не трогается в рост. Другой причиной этого может быть нарушение превращений углеводов. При разрастании корешка в зародыше имеется большое количество редуцирующих сахаров. В анаэробных условиях эти сахара превращаются в сахарозу и даже в крахмал, поэтому колеоптиль растет интенсивнее корешка (Takahashi, 1955). Подобного рода связь ростовых веществ с растворимыми углеводами обнаружена и у листьев риса в фазе всходов.

Прорастание, при котором наблюдается усиленное разрастание колеоптиля без признаков роста корешка, представляет собой приспособление риса к анаэробным условиям, что исключительно важно для этой культуры. Колеоптиль, удлиняясь, находит среду, содержащую кислород; при соприкосновении его с такой средой кислород диффундирует через

воздушные полости колеоптиля к почечке, восстанавливает окислительные процессы, вследствие чего начинается рост коreshка и следующих за колеоптилем листьев.

Разрастание колеоптиля служит сигналом для применения агроприемов на чеках, где происходит прорастание. Результатом этих агроприемов должно быть обогащение среды кислородом.

Выше уже говорилось о том, что все физиолого-биохимические процессы, происходящие в прорастающем растении, в той или иной мере связаны с дыханием. Оно является ведущим физиологическим процессом при прорастании. От условий дыхания зависит получение всходов. Задача эта трудная и поэтому, как правило, всходы часто получают в питомниках и только после этого высаживают в поле. У других культур снабжение прорастающих семян кислородом не представляет трудностей, так как почва не заливается водой.

После прорастания, на следующих фазах вегетации риса кислород вырабатывается самим растением в процессе фотосинтеза, и рис не нуждается в кислороде окружающей среды.

Проращивание семян риса в производстве

В результате изучения физиологии прорастания семян появилась возможность теоретически обосновать отдельные приемы агротехники и совершенствовать получение всходов.

В производстве изреживание всходов — явление весьма распространенное и поэтому уже давно предлагались приемы, дающие возможность повышать густоту стояния (Бородин, 1946; Ерыгин, 1950). Обследование рисовых полей Кубани показало, что изреживание происходит в фазе прорастания и что густота стояния риса к моменту уборки колеблется в интервале 38—328 растений на 1 м² (Ерыгин и др., 1956). Проверка этих результатов, проведенная в 1963 г. на полях лучшего на Кубани Красноармейского рисосовхоза и рисовой опытной станции, показала, что густота стояния растений остается на весьма низком уровне. Оптимальной густотой стояния на Кубани считается 250—300 растений на 1 м². В производстве она фактически составляет только 100 растений (табл. 143).

Как показали исследования, первое, что надо сделать в поле для хорошего прорастания семян — это создать условия для процесса их дыхания.

Чтобы обеспечить доступ кислорода, семена при посеве нужно заделывать в почву не глубже чем на 2 см.

Для семян надо создать в поле соответствующее ложе; это первый агроприем для получения густых всходов. Почва в чеке готовится так, чтобы можно было заделать семена на глубину около 2 см. Для этого после всякого рода обработок

почвы поверхность чека выравнивается, а комочки земли измельчаются; лучше, если поверхностный слой почвы превращается в пыль грейдером или другими сходными орудиями. При таких условиях семена легко заделываются на глубину 0,5—2,0 см при ограничителях на дисках сеялки. На чеках с большими комьями почвы заделать семена на такую глубину невозможно и поэтому при последующем затопле-

Таблица 143

Влияние густоты стояния риса на урожай
(по данным ст. агронома совхоза Н. С. Тур)

Число растений на 1 м ²	Учетная площадь, га	Урожай амбарный, ц/га	Место учета
50	24	27	Красноармейский рисосовхоз
70	23	37	9-е отделение
85	50	49	» »
100	34	51	» »
115	17	52	» »
240	39	74	7-е отделение
117	20	67	Кубанская рисовая опытная станция

нии получить оптимальную густоту всходов нельзя. Семена, посеянные на плохо подготовленной почве, должны прорастать при увлажнительных поливах.

При культивировании риса необходимо использовать продуктивные сорта и высококачественные семена. Всхожесть семян характеризует их жизнеспособность, т. е. способность переносить неблагоприятные условия. К посеву допускаются семена со всхожестью 95, 90 и 85%. Если такие семена прорастают при затоплении в оптимальных условиях в лаборатории, то они дают соответственно 80, 70 и 60% всходов. В полевых условиях всхожесть их уменьшается соответственно до 40, 30 и 20%; это значит, что на 1 м² будет расти 200—100 растений.

Одной из причин низкой жизнеспособности рисового зародыша является трещиноватость эндосперма; только из-за этого всхожесть снижается почти на 20%. Чем ниже температура, тем сильнее влияет трещиноватость на прорастание. Не менее важную роль играет степень зрелости и крупность семян в пределах одного и того же сорта.

Очень большое значение имеют сроки посева риса. Для сорта Дубовский 129 и Краснодарский 424 лучшей температурой воздуха для начала сева считается 17°. Эта температура является средней; она определяется при ежедневном измерении температуры в течение 10 дней. На Кубани такая температура чаще всего наблюдается в период с 5 по 20 мая. При более прохладной погоде можно высевать семена только

высшего качества со всхожестью 95% или специально подготовленные (обработанные 25%-ным сульфатом аммония, пророщенные или прогретые до 30—35°). Предварительная обработка семян повышает жизнеспособность зародыша, его конус легко закладывает новые листья, а всходы становятся более устойчивыми против неблагоприятных условий.

Сеять в более поздние сроки не рекомендуется, так как при этом создаются неблагоприятные условия не только для роста листьев зародыша и заложения новых листьев, но и для дальнейшей вегетации: при позднем посеве заложение метелки происходит в период высоких июльских температур и продуктивность метелки снижается.

Рис можно выращивать и при укороченном затоплении, при котором слой воды отсутствует в начале и конце вегетации. Посев в этом случае производится сеялками с заделкой на глубину 4—6 см. Вслед за посевом производится укатывание, которое способствует лучшему использованию запасов влаги. При меньшей влажности почвы семена заделываются на глубину 5—7 см. Из этой глубины рис легко прорастает (рис. 81).

На иссушенной почве следует применять увлажнительные поливы.

Рисовые старопашки всегда засорены просянками; присутствие их задерживает вегетацию риса после прорастания. Избавляться от просянки нужно сразу после посева риса. Если в хозяйстве имеются химикаты избирательного действия, то борьба с просянками не представляет труда.

После обработки просянок химикатами создается слой воды, который поддерживается на протяжении всех последующих фаз вегетации риса.

Сброс слоя воды производится с наступлением восковой спелости.

Улучшить условия для прорастания риса на засоренных просянкой полях можно, применяя постоянное затопление, предложенное П. К. Бржезицким, агрономом Тиховского рисосовхоза. Этот способ состоит в следующем: сразу после посева в чеках создается слой воды в 15—20 см; вода впитывается, а почва просыхает 1—2 дня, после чего она снова заливается слоем воды, превышающим высоту просянок. Схема этого первоначального водного режима приводится на рис. 82.

Теоретическое обоснование этого затопления разработано Кубанской рисовой станцией и состоит в следующем (Алешин, 1959). Зародыш риса после набухания растет без кислорода до того момента, пока почечка не прорвет семянную кожуру и окоплодник. В этом случае слой воды, создающий анаэробную среду, не вредит зародышу риса до момента наклевывания, но тормозит прорастание семян просянок, находящихся в почве. При раннем посеве такое состояние длит-

ся около 3—5 дней. После наклевывания семенам необходим кислород для роста почечки и корешка; доступ кислорода обеспечивается сбросом с чека слоя воды. Если при сбросе на отдельных местах чека осталась вода, то ее следует срочно



Рис. 81. Влияние глубины заделки семян риса на их прорастание.
 А — заделка на 1 см; Б — заделка на 2 см; В — заделка на 4 см; Г — заделка на 8 см; Д — заделка на 10 см

удалить. Почва просыхает и быстро снабжается кислородом воздуха. За 1—2 дня зародыш риса разрастается и образует всход, а семена просянки только наклюнутся. Чтобы затор-

мозить дальнейшее прорастание просянок, чек снова заливается водой. В результате рис обгоняет просянку в прорастании. Такой первоначальный водный режим приводит к получению густых всходов.

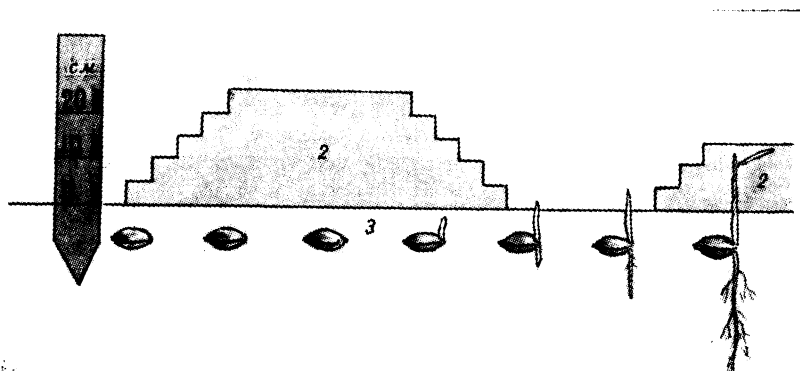


Рис. 82. Первоначальный водный режим почвы, рекомендуемый для борьбы с просянками.

1 — рейка, 2 — слой воды, 3 — почва, в которую заделаны семена

Борьба с изреживанием не заканчивается получением густых всходов. Сразу после появления всходов возникает новое препятствие: всходы при глубоком затоплении частично гибнут, особенно в том случае, когда молодые растения затоплены глубоким слоем воды. В этот момент ведущим физиологическим процессом становится рост растения.

РОСТ РАСТЕНИЙ РИСА

Разрастание органов зародыша тесно связано с дыханием, в результате которого мобилизуются запасные вещества зерновки и синтезируются исходные материалы для увеличения объема конуса нарастания, листьев и главного корня. Эти ростовые процессы происходят за счет запасных веществ эндосперма. Лишь с момента появления первого зеленого листа молодое растение переходит к самостоятельной жизни; материальная база и энергия для дыхания создаются теперь в процессе фотосинтеза и корневого питания.

Рост, т. е. необратимое увеличение объема органов, имеет три стадии: эмбриональную, растяжения и дифференциации. Эти стадии роста обнаруживаются как при верхушечном росте, наблюдающемся у корня и стебля, так и при росте основанием у листа и междоузлия. Эти стадии хорошо различаются, так как каждая из них характеризуется разными признаками.

Эмбриональная стадия — это начало роста; здесь увеличение объема органа обусловлено увеличением количества клеток. Каждая клетка по достижении определенного размера делится на две дочерних; вновь возникшие клетки повторяют такое же деление. Увеличение объема при таком росте сравнительно небольшое в силу того, что общее количество меристематических клеток в растущей части органа остается почти одинаковым.

Стадия растяжения характеризуется увеличением размеров вакуолей и оболочек, вследствие чего объем клеток становится значительно большим. Растяжение — основной фактор, определяющий рост растения.

Заканчивается рост *стадией дифференциации*: на этой стадии объем органа практически не увеличивается, так как клетки почти не изменяются в размерах. Наблюдается утолщение оболочек клеток некоторых тканей.

ВСХОДЫ

После появления первого листа с пластинкой молодые растения растут по-разному в зависимости от условий произрастания. При глубоком затоплении листья растут преимущественно в длину, причем сильно разрастается влагалище и в меньшей мере пластинка листа. Листья разных ярусов разрастаются неодинаково: верхние достигают большей длины, чем нижние. Например, при погружении в воду длина первого листа увеличивается в 2 раза, второго в 3—4, а третьего в 5—6 раз. Способность листьев удлиняться при затоплении, когда создаются неблагоприятные условия для их жизнедеятельности, представляет собой приспособительный признак. Листовые влагалища удлиняются (Ионова, 1944) и молодые растения риса выносят ассимилирующие органы в воздушную среду.

Эта особенность проявляется независимо от того, когда создается затопление — в начале или в конце фазы всходов (рис. 83).

На основании данных, представленных на рис. 83, можно сказать, что высота всходов при затоплении быстро нарастает за счет удлинения листьев, которые на протяжении всей фазы всходов остаются более длинными, чем листья растений, растущих на увлажненной почве. При этом у разных сортов риса листья удлиняются в разной степени, т. е. сорта по-разному приспособлены к условиям затопления.

Наблюдения за нижними четырьмя листьями растений в условиях затопления показали, что наличие слоя воды приводит к быстрому разрастанию листа в первые же сутки. В дальнейшем высота всходов быстро увеличивается благодаря появлению новых листьев.

Ткань листа при затоплении претерпевает некоторые изменения. Сильнее всего изменяются клетки эпидермиса, так как они непосредственно соприкасаются с окружающей средой. Результаты измерений анатомических элементов листовой пластинки и влагалища показали, что эти органы заметно ксерофильны и слабо приспособлены к условиям затоп-

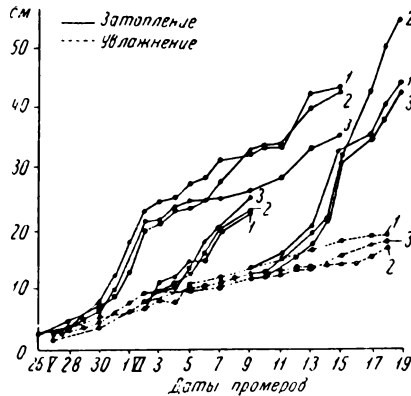


Рис. 83. Влияние затопления на высоту молодых растений:
1 — сорт Амаура; 2 — сорт Краснодарский 3352, 3 — сорт Кендзо

ления. Для иллюстрации приводим данные по измерению эпидермальных клеток листа (табл. 144).

Наиболее сильные изменения наблюдались у первых двух листьев, которые на протяжении всей своей жизни находились в воде. Удлинение листовой пластинки сопровождалось изменением извилистости стенок эпидермальных клеток. Продольные стенки клеток эпидермиса были чрезвычайно извилистыми у листьев тех всходов, которые росли на увлажненной почве. В воде извилистость уменьшалась, а в отдельных клетках полностью исчезала вследствие удлинения клеток эпидермиса. Продольные клетки эпидермиса занимают наибольшую поверхность листовой пластинки, их рост определяет удлинение пластинки и влагилица листа.

Таблица 144

Влияние затопления на размер эпидермальных клеток листьев риса (длина × ширину, мк)

Ярус листьев снизу	Листовая пластинка		Влагалище	
	увлажнение	затопление	увлажнение	затопление
Первый	115 × 10	70 × 12	113 × 10	73 × 11
Второй	102 × 9	61 × 13	100 × 12	94 × 14
Третий	78 × 11	55 × 13	87 × 13	59 × 13
Четвертый	77 × 10	54 × 13	79 × 14	65 × 14
Пятый	69 × 13	52 × 13	—	—

Извилистость стенок клеток эпидермиса отмечается уже у первого листа; у каждого следующего листа она выражается все сильнее.

Боковые и внутренние стенки клеток состоят из клетчатки; наружная стенка сильно кутинизирована и является местом отложения кремния. Продольные клетки имеют прямоугольную форму и сильно вытянуты по длине пластинки. Отношение их длины к ширине колеблется в широких пределах (от 1 : 4 до 1 : 12). Изменяется это отношение под действием слоя воды; при этом удлинение клеток часто происходит за счет расправления стенок.

Устьичные клетки находятся на обеих сторонах листовой пластинки.

Устьица состоят из двух замыкающих гантелевидных клеток, к каждой из которых примыкает по одной конусовидной клетке. У замыкающих клеток тонкие стенки находятся на концах. На нижней стороне листовой пластинки, более или менее ровной, устьица расположены рядами под ассимиляционной тканью; на верхней — по бокам чередующихся крупных и мелких выростов и часто прикрыты волосками. Устьичные клетки тянутся вдоль обеих боковых сторон листовой жилки по два ряда, имея под собой воздушную полость. Ко-

личество устьиц на нижней стороне листа составляет около 15 000 на 1 см². Однако это весьма условная величина, так как количество их варьирует у разных листьев. Например, у пластинки первого листа насчитывается около 10 000 устьиц, а у пластинки пятого — 18 000. Изменение числа устьиц происходит за счет изменения их размеров, густоты размещения в ряду и сближения рядов при распрямлении боковых стенок эпидермиса.

Размеры устьичных клеток, в отличие от эпидермальных, почти не изменяются под действием затопления. Но эти клетки заметно уменьшаются в размере с повышением яруса прикрепления листа. Устьица первого листа в условиях увлажнения почти на 11% больше размером, чем устьица второго листа. При затоплении разница может достигать 15% (табл. 145).

Таблица 145
Влияние затопления на размеры устьиц
(длина × ширину, мк)

Ярус листьев	Увлажнение	Затопление
Первый	30 × 13	31 × 13
Второй	26 × 14	26 × 13
Третий	25 × 14	26 × 16
Четвертый	23 × 15	24 × 17

Число устьиц на единицу поверхности листовой пластинки и влагалища при затоплении заметно снижается, что объясняется разрастанием листьев в этих условиях. На листовой пластинке первых четырех листьев насчитывается 17 200 устьиц на 1 см² при увлажнении и 13 000 на 1 см² при затоплении; у влагалища — соответственно 52 100 и 8800 на 1 см².

В покровной ткани помимо устьиц и эпидермальных клеток имеются пузырьвидные клетки. Они расположены на верхней поверхности пластинки, где составляют продольные сомкнутые полосы. Каждая полоса состоит из одного слоя клеток, число которых не превышает пяти. Под ними в мезофиле находится водоносная или ассимиляционная ткань. Пузыревидные клетки меньше, чем клетки мезофилла; по форме, на поперечном срезе, они напоминают расширенный книзу мешочек. Оболочка их состоит из клетчатки.

В полосе размер средних пузырьвидных клеток всегда больше, чем размер боковых клеток; в то же время средние клетки больше других изменяются в объеме под действием внешней среды и места прикрепления листа. При помощи пузырьвидных клеток пластинка листа может продольно скручиваться при недостатке воды. Скручивание пластинки про-

исходит при весьма незначительной потере воды, т. е. в самом начале возникновения водного дефицита в листовой пластинке.

Число и густота залегания полос пузыревидных клеток на листовой пластинке находится в зависимости от условий произрастания и места прикрепления листа в узле кущения. Количество полос на всей ширине пластинки у первых двух листьев колеблется от 10 до 20; у вышележащих листьев насчитывается больше 20 полос.

Проводящие пучки расположены в выростах листовой пластинки и образуют жилки. Самый большой проводящий пучок располагается в средней жилке листа. Проводящие пучки меньших размеров расположены в жилках средней величины, по одному такому пучку имеют и края листовой пластинки. Малые проводящие пучки находятся в малых жилках, которые весьма слабо утолщают листовую пластинку. Проводящие пучки окружены плотно примыкающими к ним обкладочными клетками (рис. 84). Через эти клетки вода из пучка поступает в хлорофиллоносную ткань, а продукты фотосинтеза — в проводящие пучки.

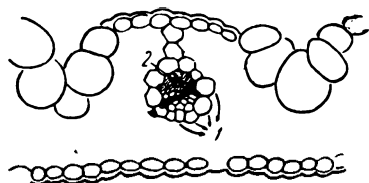


Рис. 84. Проводящий пучок листа риса:
1 — обкладочные клетки пучка, 2 — ксилема

В проводящем пучке хорошо различается ксилема, которая обращена в сторону эпидермиса верхней части пластинки листа, и флоэма, обращенная к нижней стороне листа.

Ксилема в средней жилке имеет два крупных пористых (сетчатых) сосуда, окруженных мелкими сосудами; здесь же под обкладочными клетками часто можно заметить небольшие полости. Диаметр крупных сосудов заметно изменяется в зависимости от высоты прикрепления листа: у третьего листа он в 2—3 раза крупнее, чем у первого.

На мелких сосудах обычно образуются кольчатые утолщения. Такие сосуды быстро заканчивают свой рост; величина их примерно одинакова у всех листьев.

Ксилема заканчивается мелкими сосудами с кольчатыми утолщениями; замыкает пучок одиночный сосуд. Окончание сосудов окружено паренхимой, передающей воду в хлорофиллоносную ткань.

Флоэма составлена из ситовидных трубок, отделяется от ксилемы клетками механической ткани. Толщина флоэмы уменьшается в верхней части листовой пластинки в результате уменьшения числа сосудов. Окончания ситовидных трубок становятся мелкими, а размеры обкладочных клеток увеличиваются. Клетки-спутники вырабатывают ферменты и

проводят к сиговидной трубке вещества, синтезируемые в хлорофиллоносной ткани.

Под действием затопления число проводящих пучков в листе меняется. Это изменение касается малых сосудистых пучков, число которых уменьшается во всех листьях (табл. 146).

В зависимости от водного режима почвы заметно меняются размеры крупных и мелких сосудов ксилемы. Эти изменения показаны в табл. 147.

Таблица 146

Число сосудистых пучков листовой пластинки при разных условиях произрастания растений

Ярус листьев	Сосудистые пучки			
	большие		малые	
	увлажне- ние	затопление	увлажне- ние	затопление
Первый	4,8	3,0	12,6	9,0
Второй	5,0	4,9	20,6	12,2
Третий	5,0	5,0	21,0	14,0
Четвертый	4,2	5,0	20,8	14,0
Пятый	6,0	5,0	25,2	23,0

Таблица 147

Влияние затопления на размеры сосудов ксилемы при разных условиях произрастания растений (МК)

Пучки	Ярус листьев	Крупные сосуды		Мелкие сосуды	
		увлажне- ние	затопление	увлажне- ние	затопление
Крупных жилок	Первый	107	90	19	15
	Второй	352	172	59	56
	Третий	366	342	51	59
	Пятый	531	662	73	61
Мелких жилок	Первый	91	55	0	7
	Второй	126	97	23	19
	Третий	136	63	33	36
	Пятый	143	277	24	33

Как видно из приведенных данных, затопление оказало влияние на размеры сосудов только у тех листьев, которые находились в воде (первый и второй). При этом заметно уменьшились размеры крупных сосудов; на размер мелких сосудов затопление почти не повлияло.

Хлорофиллоносная ткань пластинки листа пред-

ставляет собой основную массу мезофилла. Она занимает пространство между верхним и нижним эпидермисом не сплошь; слой ее становится тоньше там, где проходят полосы пузыревидных клеток, а в жилках листовой пластинки она прерывается пучками проводящих сосудов. Таким образом, клетки ассимиляционной ткани располагаются полосами по длине пластинки листа, причем толщина полосы рядом с пучком малой жилки почти в 2—3 раза больше, чем под полосой пузыревидных клеток. Стенки клеток хлорофиллоносной ткани образуют складки, которые делят внутренность клетки на несколько частей. Форма и плотность смыкания клеток меняются в зависимости от условий внешней среды; в разных условиях произрастания растений меняется соотношение роста эпидермиса и мезофилла листа. В том случае, когда рост эпидермиса прекращается, а внутренние ткани продолжают расти, что происходит в условиях увлажнения, клетки мезофилла примыкают друг к другу чрезвычайно плотно, оболочки клеток искривляются и образуют складки; по своей форме эти клетки напоминают ассимиляционные клетки хвойных. Если клетки хлорофиллоносной ткани не испытывают затруднений при росте и заканчивают его одновременно с эпидермисом (условия затопления), то извилистость стенок настолько уменьшается, что складки исчезают.

Измерения толщины ассимиляционной ткани показали, что под действием затопления она становится тоньше у всех пяти листьев. Толщина ассимиляционных тканей в самом тонком участке листовой пластинки в условиях увлажнения составила в среднем 0,29 мм, а при затоплении 0,24 мм; в наиболее толстом слое пластинки листа эта величина составила соответственно 0,61 и 0,43 мм.

Механическая ткань листа образует отдельные полосы, которые тянутся вдоль листовой пластинки. Клетки механической ткани имеют удлинненную форму. На поперечном срезе листа полосы механической ткани расположены в виде буквы Т: в месте прикрепления к эпидермису располагается широкая полоса механической ткани, в направлении проводящего пучка она сужается до узкой полоски. Такое распределение полос механической ткани не зависит от внешних условий. Их местонахождение определяется действием физических сил на пластинку листа: на верхнюю сторону листа действует растяжение от свисания, а на нижнюю — давление листовой пластинки. Условия внешней среды влияют на мощность полос: количество, толщину и длину клеток.

Таким образом, анатомическое строение листьев свидетельствует о том, что под действием слоя воды рост происходит только путем растяжения. Это значит, что приспособленность листьев к затоплению ограничивается ростом в длину, а не специальной анатомической перестройкой организма.

Глубокие изменения, происходящие в листьях, расположенных выше по стеблю, происходят под влиянием света, температуры, положения листа на стебле, снабжения водой и многих других факторов.

Всходы, растущие при затоплении и на влажной почве, не прекращают роста ни днем ни ночью. Однако приросты в длину неодинаковы в первые сутки по сравнению с последующими; это связано с появлением нового листа. В то время когда предыдущий лист заканчивает рост, а последующий еще не начинает расти приросты в длину характеризуются малыми величинами; например, в течение дня второй лист удлиняется в пределах 1 см, а в течение ночи на 0,5 см; у третьего листа эти величины составляют соответственно 4 и 2 см.

Температура воды заметно сказывается на росте всходов. При затоплении их водой с температурой 20—25° усиливается рост и наблюдается гибель 4—8% всходов; при температуре 30° затопление приостанавливает рост, и всходы гибнут на 60—70%. Учет веса растений показал, что с повышением температуры воды вес растений уменьшается. Под слоем воды на протяжении фазы всходов ослабляется накопление сухого вещества.

Нет никакого сомнения в том, что удлинение листьев происходит под действием гетероауксина, который мало разрушается при затоплении водой и уменьшении интенсивности дыхания (Jamata, 1954). При падении содержания кислорода от 20 до 3% рост листьев усиливается. Усиление роста отмечается даже через несколько минут после снижения концентрации кислорода. Это происходит оттого, что при недостатке кислорода ослабевает окислительный распад и концентрация гетероауксина повышается в растениях в фазе растяжения. Ускорение роста происходит под действием физико-химических изменений в структуре плазмы: происходит разрыв мономолекулярных мостиков и боковых цепей, изогнутые молекулы белка расправляются, что приводит к увеличению гидрофильных и ионизируемых групп; такая диссоциация вызывает биохимическую активность клеточных структур и увеличение объема клетки.

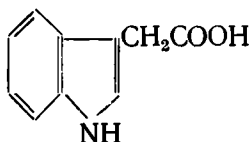
В условиях достаточного освещения оксидаза гетероауксина активируется ультрафиолетовыми (УФ) лучами, вследствие чего ростовое вещество разрушается и сильного роста листьев не наблюдается.

Эта оксидазная система представляет собой комплекс ферментов: флавопротенин образует H_2O_2 , а пероксидаза окисляет ею гетероауксин. Восприимчивость к свету обусловлена флавопротеином; ингибиторами его считаются комплексы с Cu^{++} , Cu^+ , Fe^{++} , Mn^{++} , которые разрушаются УФ светом.

Торможение роста может вызываться и другими причина-

ми, например активно действуют такие производные гетероауксина, как индолилуксусатфосфат, индолилуксусат КоА и др. При избытке гетероауксин не успевает превращаться в соответствующие производные и это вызывает торможение роста. Испытание гетероауксина, α -нафтилуксусной кислоты и 2, 3, 5-тригидроксибензойной кислоты путем опрыскивания ими растений в течение вегетации показало, что они действовали по-разному (Misra, Sahu, 1957).

Гетероауксин представляет собой β -индолилуксусную кислоту и имеет следующую формулу:



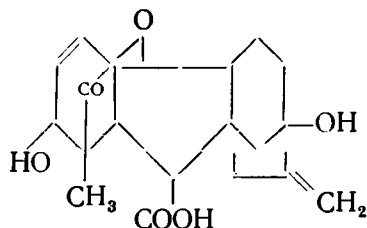
Его молекулярная структура обладает той особенностью, что пятичленное кольцо имеет двойную связь, а группа COOH отделена от кольца одним атомом углерода. Почти все ростовые вещества обладают таким химическим строением.

Благодаря этой двойной связи активными являются многие соединения в том числе гистидин и этилен; у этих соединений двойная связь менее активна.

Гетероауксин может инактивироваться, когда теряет эту двойную связь.

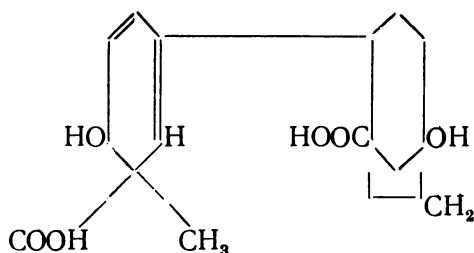
Действию ростовых веществ на рост риса уделялось сравнительно мало внимания. Однако делались попытки повышать урожай, применяя намачивание семян в растворах ростовых веществ или внесение их в питательные смеси и даже в почву рисового поля. Заметных положительных результатов от этого на рисе не замечалось (Rampral и др., 1959).

В последнее время большое внимание уделялось изучению действия гибберелловой кислоты (ГК₃), имеющей формулу



Активная гибберелловая кислота относится к ациклическим карбоновым кислотам, содержащим фенантреновое ядро: место присоединения лактона $\left(\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ -\text{O}-\text{C}- \end{array} \right)$ к кольцу

достоверно не установлено. Неактивная ГК такой группировки не имеет:



ГК связана своим действием с ауксином; она снимает тормозящее действие света, и растение растет на свету так же быстро, как и в темноте. Это значит, что ГК предохраняет ауксин от разрушения путем угнетения ауксин-оксидазы; следовательно, у растений рост регулируется системой *ауксин + ингибитор ауксина*, вещества с физиологическими возможностями ГК, т. е. ее лактоном. Считается также, что ГК участвует в процессе превращения триптофана в гетероауксин. ГК обладает высокой физиологической активностью. Она превышает активность пероксидазы и снижает ее у аскорбиноксидазы, каталазы, β -гликозидазы, фосфатазы и других ферментов. Под действием ГК изменяется структура белков, снижается содержание сахарозы и увеличивается содержание целлюлозы и гемицеллюлозы. В результате под действием ГК вес листьев и их длина увеличиваются. Сухой вес листьев при этом не повышается; если это увеличение происходит, то только вследствие накопления целлюлозы, при одновременном снижении количества общего и белкового азота.

Зависимость роста влагалища и пластинки листа от ГК представлена в табл. 148.

Таблица 148

Длина листьев риса при обработке гибберелловой кислотой (с.м)

Куда внесена ГК	Исследуемый лист	Влагалище		Пластинка листа	
		конт-роль	опыт	конт-роль	опыт
Влагалище 3-го и 4-го листьев	третий	9,2	9,9	11,1	13,8
	четвертый	10,2	18,1	23,3	24,5
	пятый	12,0	22,2	26,3	35,6
Влагалище 4-го и 5-го листьев	пятый	13,3	27,5	27,1	21,9
	шестой	14,9	27,4	31,0	53,0
	седьмой	15,6	23,5	32,5	55,8

Данные табл. 148 показывают, что ГК заметно стимулирует рост. Однако удлинение листьев не сопровождается разрастанием ни пазушных почек, ни придаточных корней.

В растениях риса ГК обнаруживается только при заболевании, вызываемым грибом *Giberella fujikuroi* Saw. Пораженные растения отличаются от здоровых крупными размерами надземных органов, что отражено в различных названиях: на Филиппинах — «большой рис», в Японии — «чрезмерный саженец», в Гвинее — «рис с человека». Корни таких растений содержат наименьшее количество ГК. В здоровых растениях гибберелловая кислота отсутствует (Subba Rao, 1957). Исходя из этого можно считать, что ГК не является ростовым веществом и не может заменить ни ауксин, ни гетероауксин; она может регулировать рост риса, действуя на оксидазы гетероауксина. ГК не увеличивает урожай вследствие того, что под действием ГК уменьшается число колосков на метелке и угнетается кущение (Ерыгин и др., 1961). Таким образом, ГК угнетает рост органов, определяющих урожай.

Рост листьев не заканчивается в фазе всходов; в этот период вегетации, во-первых, разрастаются листья, заложенные еще в зародыше, и, во-вторых, закладываются листья среднего яруса.

Рост придаточных корней начинается после появления первого зеленого листа; на стебле они растут ярусами. Распределение и количество корней находится в зависимости от водного режима почвы; их при затоплении почти в 2 раза больше, чем при увлажнении (Быков, 1961). Придаточные корни размещаются в почве по-разному: при затоплении наибольшее количество корней входит в почву под углом, меньшее число направлено вертикально вниз и небольшое количество корней растет горизонтально. На влажной почве больше половины корней растет вертикально и мало — горизонтально. Это объясняется недостатком воды в пахотном слое и необходимостью добывать ее из более глубоких слоев почвы (табл. 149).

Таблица 149
Влияние водного режима почвы на корни риса

Водный режим	% корней в фазе трубкавания			Число придаточных корней		
	горизонтальных	под углом	вертикальных	кущение	трубкавание	созревание
Затопление	20	46	34	44	91	125
Увлажнение	7	30	63	22	82	91

Внешний вид корней, образующихся у растений, произрастающих в разных условиях, также чрезвычайно различен. При затоплении придаточные корни имеют малое количество боковых корешков, а корневые волоски почти отсутствуют. Во влажной почве они густо покрыты боковыми корешками четырех-шести порядков; эти многочисленные окончания снабжены корневыми волосками. По-видимому, корни во влажной почве лучше снабжаются углеводами и другими соединениями в связи с чем возникает возможность создавать мощную корневую систему, состоящую из многочисленных боковых корешков и корневых волосков. Разрастание корней создает возможность в большей степени использовать почвенную влагу и доступные формы минеральных элементов. Снабжение растений этими веществами может иметь место только в том случае, если корни осваивают новые участки почвы. Это основной путь усвоения ими веществ из незатопленной почвы. Во влажной почве поглощение веществ происходит в результате контакта корневых волосков с почвенными частицами при участии почвенного раствора. Важным условием такой деятельности корней является повышение интенсивности дыхания. Наблюдения показали, что корни, выросшие в условиях влажной почвы, дышат интенсивнее, чем в затопленной. Это положение имеет место как в фазе всходов, так и на протяжении всей вегетации. При затоплении корни выделяют 1,8 мг CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 ч, а во влажной почве — около 4 мг (Ерыгин, 1949).

При переменных водных режимах почвы дыхание корней заметно меняется: если влажную почву затопить, то через 10 дней интенсивность дыхания корней заметно снижается, а через 20 дней она становится такой же, как и при постоянном затоплении. Наоборот, при сбросах воды на время прохождения фазы кушения интенсивность дыхания корней повышается почти на 30%. К моменту цветения интенсивность дыхания корней таких растений увеличивается вдвое. В обоих случаях корневая система полностью меняется в результате временного изменения водного режима почвы.

Создание влажной почвы после удаления слоя воды сопровождается образованием боковых корешков и корневых волосков у старых придаточных корней. Усиленный рост этих новых образований нуждается в строительном и энергетическом материалах. Если учесть, что образование корневых волосков не прекращается на протяжении всей жизни растения, то будет понятно, почему дыхание корней во влажной почве интенсивнее, чем в затопленной. Высокая интенсивность дыхания таких корней обусловлена их непрерывным ростом, наличием в них относительно большого количества протоплазмы.

Корни растений, произрастающие в почве, залитой водой,

дышат слабее вследствие слабого разрастания их, а не оттого, что они затоплены водой и беднее азотом.

У суходольных растений постоянный рост корней с образованием корневых волосков сопровождается непрерывным расходом углеводов, которые потребляются на образование новых корней и на процесс их дыхания. Поэтому при слабом фотосинтезе, когда растения испытывают недостаток в углеводах, ростовые процессы ослабевают в первую очередь в надземных органах.

В целях устранения образования боковых корней необходимо затопление почвы. В условиях затопления растение риса использует большое количество весьма слабо разветвленных придаточных корней. Для построения и жизнедеятельности этих корней расходуется относительно мало пластических веществ. Это дает возможность направлять ассимилированные вещества для построения мощных боковых побегов, а в конце вегетации—для отложения больших запасов в эндосперме.

Таким образом, низкая интенсивность дыхания корней при выращивании в почве, залитой водой, связана с почти полным отсутствием корневых волосков и слабым образованием боковых корешков. Это и есть главная причина слабой интенсивности дыхания корней риса по сравнению с суходольными растениями.

Относительно слабое дыхание корней при затоплении вполне достаточно для усвоения воды, минеральных элементов и роста слабо разветвленных придаточных корней. Откуда же берется кислород для этого дыхания, если известно, что в залитой водой почве он отсутствует и может быть обнаружен только в миллиметровом поверхностном слое почвы, залитой водой? Сложно воды при затоплении приписывается отрицательная роль в жизни риса в силу того, что он прекращает аэрацию почвы и тем самым угнетает рост корней (Гущин, 1942). В связи с тем что в залитой почве кислород отсутствует, а рис дает урожай порядка 80 ц с 1 га, нужно считать, что O_2 попадает к растущим корням через растение.

Способность корней риса успешно снабжать надземные органы минеральными элементами в условиях затопления является следствием их анатомического строения и физиологических особенностей.

Анатомическое строение придаточного корня весьма простое, что связано с отсутствием вторичных изменений; придаточный корень сохраняет первоначальное строение до конца своей жизнедеятельности. На поперечном срезе придаточного корня, за пределом зоны роста, хорошо различаются два участка: внутри — центральный цилиндр, а на периферии — кора.

Кора придаточного корня состоит из эпидермиса, коровой

паренхимы и эндодермы. Эти элементы коры изменяются в зависимости от возраста растения и положения вдоль корня.

Клетки эпидермиса в зоне роста тонкостенные и мало чем отличаются от клеток, расположенных внутри корня; в зоне корневых волосков их наружные стенки разрастаются и превращаются в волоски; в более старой части корня эпидермальные клетки теряют способность всасывать вещества из почвы и отмирают.

На поперечном разрезе корня видно, что клетки коровой паренхимы занимают почти $\frac{3}{4}$ площади среза и расположены концентрическими рядами. В зоне роста и части корня, имеющей волоски, клетки плотно прилегают друг к другу, не оставляя места межклетникам. Наружный слой клеток коры и паренхимы корня, за пределами зоны корневых волосков, древеснеет и тем самым создает склеренхимный цилиндр, принимающий на себя функции опробковевшего эпидермиса. Остальные концентрические слои коровой паренхимы с возрастом разрушаются, что ведет к образованию воздушных полостей. Клетки начинают разрушаться на расстоянии 1—5 см от конуса нарастания; при этом распад клеток идет радиально, вследствие чего воздушные полости располагаются радиусами и ограничены тяжами оболочек разрушенных клеток. Клетки коры, которые окружают боковые корешки, сохраняются, поэтому воздушные полости сравнительно невелики.

Эндодерма покрывает центральный цилиндр относительно правильными радиальными рядами и, как правило, имеет межклетники. В последнем ее слое древеснеют стенки, направленные во внутрь, и поэтому он является защитным слоем для проводящей системы. Однако не все клетки эндодермы древеснеют, часть клеток остается живой и пропускает воду и растворенные в ней вещества.

Центральный цилиндр состоит из основной паренхимы и погруженных в нее проводящих пучков. Его диаметр у корней верхней части укороченных междоузлий в 2—3 раза больше, чем у нижней. В паренхиме центрального цилиндра различаются перицикл, соединительные клетки и сердцевина. Перицикл состоит из одного слоя клеток, тесно связанных с эпидермой. Клетки перицикла долго остаются живыми и дают начало боковым корням; именно здесь зарождаются боковые корни.

Соединительные клетки плотно прилегают друг к другу и заполняют места вокруг проводящих пучков; они, как правило, к концу вегетации растения древеснеют.

Серцевина корня расположена в центре центрального цилиндра; ее клетки не одревесневают.

Проводящие пучки состоят из ситовидных трубок и ксилемных сосудов, расположенных радиально и чередующихся друг с другом.

Ситовидные трубки крупного размера окружены мелкими; на протяжении жизни проводящего пучка они не одревесневают.

Ксилема возникает после образования ситовидных трубок. Она располагается таким образом, что наружные мелкие сосуды подходят к перициклу. Количество их увеличивается от нижних междоузлий к верхним, а в каждом корне — от его кончика к основанию. Крупные сосуды с большим диаметром являются точечными. Сетчатые сосуды возникают самостоятельно и количество их зависит от того, в каком ярусе находится корни и на каком расстоянии находится сосуд от кончика корня. Например, в корне длиной 35 см число больших сосудов уменьшается от 4 до 1.

Увеличение числа сосудов, проводящих воду, и утолщение оболочек механических элементов и соединительных клеток приводит к нарастанию диаметра корня за счет центрального цилиндра. Центральный цилиндр увеличивается у корней верхней части зоны укороченных междоузлий по сравнению с нижними больше чем в 2 раза, а по длине корня почти в 3 раза.

В главном и в придаточных корнях риса хорошо представлена вентиляционная ткань. В воздушные полости кислород непрерывно поступает из надземных органов, где он образуется в результате фотосинтеза. Днем, когда идет фотосинтез, содержание кислорода в воздушных полостях листьев всегда выше, чем в атмосфере, т. е. больше 20%, поэтому передвигающийся к корням воздух поддерживает относительно высокую концентрацию кислорода в воздушных полостях корня. О поступлении кислорода в корни из надземных органов можно судить по уменьшению его концентрации в направлении к верхушке корня. Наибольшее количество кислорода имеется у основания корня. По мере приближения к кончику корня содержание кислорода уменьшается, а в зоне эмбрионального роста его почти нет (Raalte, 1940). Это вовсе не значит, что кончик корня недостаточно снабжается кислородом. Здесь происходит наибольшее потребление его меристематическими тканями, которые интенсивно дышат всеми тремя участками ростовой зоны, в которой происходят активные синтетические процессы. Кроме того, зона роста здесь не отделена механической тканью от внешней среды, и поэтому часть кислорода диффундирует из корня в почву. В результате этого затопленная почва рисового поля, пронизанная нитями корней, постоянно обогащается кислородом, выделяемым корнями риса. Следовательно, необходимость поступления кислорода из почвы для корней риса отпадает.

Результаты наблюдений за содержанием кислорода в корнях показали, что в начале вегетации основная масса корней при затоплении слоями воды, не заливающими надземных ор-

ганов, не испытывает в нем недостатка. Если в почву заделывать железные пластинки и получить на них отпечатки корней, то можно наблюдать кислородный режим корней. В случае недостатка кислорода в корнях в местах соприкосновения корня с пластинкой железо восстанавливается и образуется черный налет. Наоборот, при избытке кислорода отпечатки получаются ржавые.

В первые дни при затоплении молодых растений риса слюем воды корни испытывают некоторый недостаток в кислороде. Об этом можно судить по характеру отделения корней от железной пластинки: у контрольных растений, которые не подвергались затоплению, корни удерживались на пластинке окислами железа, а у растений, залитых водой, корни отделялись, оставляя на пластинке светлый след восстановленного железа. При затоплении в середине фазы всходов недостаток кислорода обнаруживается сильнее: в верхнем горизонте почвы еще имеются рыжеватые отпечатки корней, а в нижнем все отпечатки корней на пластинке черные. Наконец, в фазе кушения затопление приводило к исчезновению ржавчины, что указывало на полное исчезновение кислорода в корнях.

Таким образом, рис приспособлен к условиям затопления не потому, что он способен выносить ядовитое действие восстановленных продуктов, а вследствие способности поддерживать нужную концентрацию кислорода в физиологически активной зоне корней. Именно это также дает возможность затопленному корню риса постоянно поддерживать высокий окислительно-восстановительный потенциал (Eh), что имеет важное значение.

Если всходы выращиваются в воде с питательной смесью, то обнаруживается, что окислительно-восстановительный потенциал в корнях (mv) изменяется следующим образом с изменением глубины затопления:

Глубина, см	2	7	12	17	22	27
Молодые корни	190	165	150	150	150	150
Старые корни	160	145	35	35	80	90

Величина Eh в корнях изменяется в зависимости от того или иного физиологического процесса. Например, ростовые процессы понижают его вследствие избытка электронов, устремляющихся в почву через физиологически активные участки корня.

Наряду с корнями и листьями в пазухах последних закладываются почки, из которых в дальнейшем разрастаются боковые побеги. Разрастание этих почек находится в зависимости от многих факторов внешней среды.

У всходов пазушные почки обнаруживаются невооруженным глазом задолго до фазы кушения. Они видны в пазухах всех листьев, кроме самого верхнего. У самого верхнего листа

пазушная почка только заложилась, измерить ее трудно. Результаты измерения длины пазушных почек, а затем разрастающихся из них боковых побегов представлены в табл. 150.

Таблица 150

Рост пазушных почек у всходов (ММ)

Лист	Пазуха листа				
	1-го	2-го	3-го	4-го	5-го
1	0	—	—	—	—
2	0,5	0	—	—	—
3	0,5	0,5	0	—	—
4	2	3	0,5	0	—
5	2	33	3	0,5	0

В возрасте 4-го листа, т. е. к концу фазы всходов пазушные почки, разрастаясь, превращаются в зачатки боковых побегов. Уже в этот период вегетации по длине зачатков во влагалище можно установить, какие из них дадут боковые побеги. В табл. 150 показано, что наибольших размеров в возрасте 4 листьев достиг побег из пазухи 2-го листа; в возрасте 5-го листа именно он первым вышел из влагалища и тем самым отметил наступление фазы кушения. Остальные пазушные почки разрастаются в зависимости от условий, необходимых для прохождения фаз эмбриональной, растяжения и дифференциации.

Не все пазушные почки трогаются в рост, поэтому боковых побегов на главном стебле бывает меньше, чем почек. В производственных условиях часто побеги совсем не образуются, поэтому неправильно считают, что в данном случае фаза кушения у риса отсутствует. На самом деле фаза кушения наступает, но разрастание почек тормозится какими-либо факторами, и боковые побеги не выходят из влагалища или дают только неплодоносящие побеги. Главной причиной этого явления нужно считать неблагоприятные условия, возникающие в фазе всходов; к ним относятся температура, освещенность и корневое питание.

Если температура слоя воды будет в течение недели низкой (17—20°), то пазушные почки не разрастаются. Затаплением риса теплой водой (28°—30°) всегда можно вызвать рост боковых побегов. Такое затапление нужно проводить в фазе всходов, когда разрастаются боковые побеги из пазух 3, 4 и 5-го листьев: это самые мощные побеги, всегда созревающие в наших условиях. Нельзя подавать теплую воду в то время, когда разрастаются почки из пазух 7, 8 и 9-го листьев, так как эти побеги в условиях Кубани не успевают созреть и соотношение *зерно/солома* в урожае уменьшается.

Помимо температуры ростом побегов можно управлять и при помощи других факторов внешней среды, которые способствуют ростовым процессам; в первую очередь к их числу относится азотное удобрение. Внесение его при появлении 2, 3, 4, 5 и 6-го листьев показало, что азотное удобрение оказывало наиболее эффективное действие при внесении его в тот момент, когда у растения было два листа. В этом случае разрастались побеги преимущественно из пазух листьев нижнего яруса. Азот стимулировал рост тех почек и зачатков побегов, которые находились в пазухе наиболее молодого листа.

Следовательно, азот действует независимо от возраста растения, в узле кущения он способствует росту самой молодой почки. Это и является причиной того, что в возрасте двух листьев разрастается побег в пазухе второго листа. Нижние боковые побеги имеют у основания корнеродный участок и создают более мощную корневую систему. Они раньше переходят к самостоятельной жизни и недолго остаются иждивенцами на главном побеге; следовательно, они более продуктивны, чем верхние. Кроме того, они заканчивают вегетацию раньше тех побегов, которые возникли из пазух листьев верхней части узла кущения, поэтому куст формируется из одновременно созревающих побегов. Азотное удобрение не удлиняет вегетацию, если вносится рано в виде подкормки; при позднем внесении вегетация удлиняется и уборка совпадает с неблагоприятными метеорологическими условиями. Таким образом, чтобы создать мощный куст, следует начинать действовать при появлении 2, 3, 4 и 5-го листьев. Создавать куст в более поздние сроки не имеет практического смысла.

Итак, куст риса можно сформировать из побегов нижней, средней и верхней части узла кущения. Наилучшим является куст, составленный из побегов нижних листьев, потому что они имеют больше своих листьев и корней и тем самым лучше приспособлены к самостоятельной жизни.

КУЩЕНИЕ

У сортов с длиной вегетационного периода 110—120 дней в фазе кущения растут листья среднего яруса (5, 6, 7, 8 и 9), их придаточные корни, пазушные почки и, наконец, конус нарастания. Листья среднего яруса и их придаточные корни отличаются от листьев и корней, возникающих в фазе всходов, тем, что они длиннее и время их роста продолжительнее. Результаты учета длительности роста листьев видны из следующих данных:

	Низовые листья				Средние листья					Верхние листья		
Лист снизу	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Продолжительность роста в днях	2	2	3	3,5	4	5	6	6	6	7	9	12

Низовые листья растут очень быстро, а каждый последующий лист появляется через 4—6 дней. Особенно долго растут флаг и предпоследний лист, несмотря на то что они почти всегда бывают короче, чем два-три листа, расположенные ниже по стеблю. Такой рост листьев связан с физиологическим состоянием растения в целом.

Рост корней в зоне среднего яруса листьев также отличается от нижнего. Во-первых, число их в подлистовом ярусе увеличивается почти вдвое; связано это со строением стебля в зоне кушения. Здесь корни возникают не на уровне диафрагмы — узлового сплетения проводящих пучков, а из основания нижней части междоузлия. В узле это трудно заметить, а при длинных междоузлиях хорошо заметно. Существование пазушного яруса корней у риса заметно увеличивает число придаточных корней по сравнению с суходольными культурами, например пшеницей. Число корней пазушного яруса в фазе кушения также увеличивается по сравнению с числом корней в фазе всходов. Диаметр придаточных корней увеличивается в фазе кушения сильнее в подлистовом ярусе, чем в пазушном.

Пазушные почки весьма чувствительны к условиям внешней среды и поэтому при благоприятных условиях быстро разрастаются в побеги; в противном случае они остаются в покое. По мере возникновения почек более высоких ярусов, старые пазушные почки теряют способность к разрастанию. При неблагоприятных условиях, например вследствие большой густоты стояния растений, слабой освещенности и т. п., главный побег вовсе не образует боковых.

Конус нарастания представляет собой верхушку стебля, лишенную всякой гистологической дифференциации. В результате деления клеток в вершине стебля образуется ряд слоев, из которых формируются листья и ткани стебля. Ниже вершины конуса просматривается валик, из которого возникает лист. Основание конуса шире, чем вершина. Конус хорошо оформлен еще у зародыша, здесь он достигает величины 0,02 мм, в то время как у других злаков он в 5—10 раз больше. С момента прорастания конус непрерывно увеличивается в объеме и закладывает листья срединного и верхнего ярусов.

В возрасте 3—4-го листа, когда длина стебля колеблется в пределах 2—3 мм, конус нарастания главного побега по внешнему виду мало чем отличается от зародышевого. Однако длина его увеличивается и достигает к этому времени 0,03—0,04 мм.

К этому возрасту достаточно ясно обозначаются зачаточные узлы и междоузлия, которые возникают одновременно с листовыми валиками, вследствие дифференциации меристемы, этим объясняется удлинение стебля главной почки при появлении низовых листьев.

К появлению 5-го и 6-го листьев длина конуса нарастания достигает 0,08—1,1 мм, ширина его равна длине. К этому времени конус нарастания заканчивает заложение листьев, а следовательно, и стеблевых узлов с междоузлиями. В нем начинается перестройка, которая в конечном счете приводит к готовности его формировать метелки с ее органами. Эти коренные изменения в конусе нарастания происходят в период появления 5, 6, 7, 8 и 9-го листьев и заканчиваются дифференциацией и превращением конуса нарастания в зачаток метелки.

Ростовые процессы в конусе в этот период характеризуются накоплением клеток, т. е. процессом, который характерен для эмбриональной фазы роста. Находившиеся до сих пор в покоем состоянии участки конуса нарастания активизируются вследствие ослабления притока питательных веществ к местам заложения листовых валиков. В этих участках паренхиматические клетки усиленно разрастаются и конус нарастания увеличивается в длину. На периферии конуса нарастания образуются клетки с плотной протоплазмой и многочисленными вакуолями; это особенно заметно в участках, расположенных под эпидермисом. В сердцевине конуса мелкие вакуоли сливаются и образуют одну-две большие вакуоли. В периферических участках создаются новые условия для синтеза белков, который здесь идет особенно интенсивно. В результате эмбрионального роста обособленные участки по мере удлинения конуса нарастания становятся заметными сначала при большом увеличении микроскопа, а затем и при рассмотрении в лупу. Внешний вид конуса нарастания в период обособления меристематических участков изображен на рис. 85.



Рис. 85. Обособление участков на конусе нарастания стебля

В результате ростовых процессов в обособленных участках конуса образуются новые конусы нарастания, из которых в дальнейшем возникают ось метелки с узлами и бугорки, создающие веточки метелки. Все эти ростовые явления сопровождаются целым рядом биохимических процессов, которые отличают вегетативное состояние от генеративного. Генеративное состояние возникает не в начале формирования метелки (Matsubayashi и др., 1963), а значительно раньше. «Готовность» к цветению, или «лабильный» период вегетации, возникает значительно раньше начала формирования метелки.

Фотопериодическая чувствительность, которую связывают с переходом к цветению, у кубанских производственных сортов приурочена к фазе кущения, т. е. наступает задолго до дифференциации конуса нарастания. За это время конус нарастания увеличивается почти в 2 раза, а начинает дифференцироваться только по достижении 2,5—3,5 мм в длину.

Биохимические изменения в конусе нарастания представлены на рис. 86.

Свойства протоплазмы и направленность реакции в ней находятся в зависимости от наличия и концентрации ионов. Изменение их создает электрические явления. В разных точках протоплазмы они качественно различны, следовательно, имеют разный уровень потенциалов, что ведет к возникновению электродвижущих сил. Ионы принимают активное участие в создании и поддержании той физико-химической среды, которая определяется преимущественно течением процесса дыхания. Ионы порождаются органическими кислотами, которые, соединяясь с комплексами железа, создают окислительно-восстановительный потенциал (ОВП), близкий к физиологическому. При переходе из вегетативного состояния к

репродуктивному он, несомненно, играет ведущую роль. При низких значениях Eh восстановительные процессы становятся преобладающими вследствие повышенного содержания водорода в клетке. В первую очередь водород действует на белки, точнее на их прочные, валентные связи. Гидрогенизации подвергаются цистиновые и метиленовые связи боковых цепей. При небольшом парциальном давлении водорода эти связи ослабевают, а при избытке — полностью разрушаются.

Наряду с нарушением структуры протоплазмы происходит уменьшение активности окислительных ферментов.

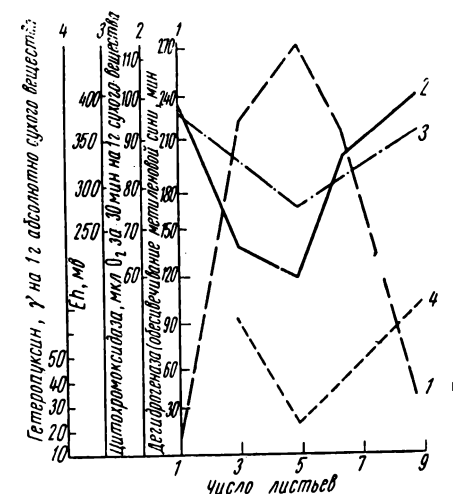


Рис. 86. Биохимические изменения в конусе нарастания стебля:

- 1 — дегидрогеназа; 2 — цитохромоксидаза;
3 — окислительно-восстановительный потенциал; 4 — гетероауксин

Например, цитохром в присутствии водорода становится неактивным в силу того, что его сульфидная связь с белковым носителем разрушается, а геминцитохром сам по себе не обладает ферментативной активностью. Накопление

водорода, которое определяется учетом Eh, влечет за собой крупные сдвиги в превращениях веществ: они-то и определяют переход растения риса к цветению.

Ход изменений ОВП в конусе нарастания показывает, что Eh достигает наименьшей величины в возрасте пяти листьев, т. е. задолго до дифференциации конуса. Дегидрогеназы, достигая в этот период наибольшей активности, путем непрерывного освобождения водорода сдвигают потенциал даже в сторону отрицательных значений Eh. При таких условиях действие цитохромоксидазы прекращается и в то же время создаются весьма благоприятные условия для дезаминирования аминокислот, в результате чего образуются аммиак и органические кислоты.

В анаэробных условиях могут возникать непредельные кислоты, которые, присоединяя воду, переходят в оксикислоты; дезаминирование таким образом идет, минуя образование аминокислот.

Наряду с этим аминокислоты широко используются как энергетический материал и окисляются с образованием уксусной кислоты.

В обоих случаях карбоксил органических кислот будет менее кислым, чем карбоксильная группа соответствующих α -аминокислот. Это объясняется тем, что положительный заряд аминогруппы отталкивает ионы водорода своего карбоксила, который тем самым повышает актуальную кислотность. Следовательно, после дезаминирования актуальная кислотность снижается за счет накопления аммиака и органических кислот с карбоксилами, потерявшими «усиливающий кислотность эффект». В конусе нарастания в возрасте 5 листьев защелочение достигает почти нейтральной точки; такой низкой кислотности не наблюдается до появления зачаточной метелки.

Итак, изменения Eh и pH, характеризующие физико-химическую обстановку в клетках, тесно связаны с заменой цитохромоксидазной системы дегидрогеназной; все эти изменения нужно рассматривать как начало замены вегетативного состояния конуса нарастания репродуктивным. Этот период совпадает с изменением количества гетероауксина в конусе нарастания. Он содержится в наименьшем количестве в тот период, когда Eh и pH достигают максимальных сдвигов, а процесс роста уменьшается в три раза, т. е. почти приостанавливается. Эти изменения и являются причиной начала кущения. В период ослабления роста в конусе нарастания главного побега гетероауксин действует на пазушные почки. Последние начинают разрастаться и превращаться в боковые побеги. Таким образом, начало кущения связано с торможением вегетативного роста главного стебля, в котором биохимические процессы меняются в сторону синтеза продуктов, необходимых для перехода к цветению.

На глубокие изменения, происходящие в генеративном конусе, указывает и состав аминокислот, участвующих в перестройке белков. Репродуктивное состояние растения с эволюционных позиций является более совершенным, чем вегетативное, ибо молекулярные комплексы белков в ядре и цитоплазме, возобновляясь, усложняются при переходе в репродуктивное состояние. Такого рода изменения происходят за счет аминокислотного состава белков.

Молекулы белков состоят из различных аминокислот, чем, однако, не ограничиваются качественные различия белков. Различия возникают также и за счет функциональных групп, активность которых меняется вследствие близости расположения к разного рода группировкам в самой молекуле белка. При таких перегруппировках иногда может происходить превращение индифферентных групп в весьма реактивные. Поэтому важнейшим фактором, определяющим превращение конуса нарастания в зачаточную метелку, нужно считать белки. Особое значение придается белкам, содержащим фосфор, который увеличивает синтез белков в том случае, если в растении содержится достаточное количество азота. Изменение форм фосфора в конусе нарастания представлено в табл. 151.

Таблица 151

Изменение форм фосфора в конусе нарастания
(мг на 1 г сухого веса)

Лист снизу	Нерастворимые		Растворимые	
	нуклеопротенды	фосфатиды	минеральный фосфор	органический фосфор
3	3,1	0,7	1,0	0,5
5	2,5	1,0	0,7	1,9
7	3,0	0,9	1,2	7,6
9	1,3	0,9	0,5	1,3

Таблица 152

Зависимость продуктивности метелки от величины конуса нарастания

Сорта	Длина конуса нарастания, мм	Число		
		узлов	веточек первого порядка	веточек второго порядка
Вазе Бозу	0,34	5,8	6,5	11,4
Скороспелый 8	0,42	6,7	7,0	12,1
Краснодарский 424	0,50	8,9	13,0	10,2

Наибольшее количество фосфора накапливается в конусе нарастания тотчас после превращения органа из вегетативного в генеративный. Основное соединение, за счет которого увеличивается количество фосфора, — это сахарофосфаты, возникающие в анаэробной фазе дыхания, когда активируются гексозы и триозы. В этих условиях образуются также соединения с высокой энергией; к ним относятся аденозил-, аргинин-, ацетил- и аминокислоты. Образование их сопровождается повышением содержания минерального фосфора; это указывает на параллельное использование макроэргических связей, за счет энергии которых идет синтез нуклеопротеидов. Итак, в конусе нарастания идет перестройка не только аминокислотного состава, но и образование новых нуклеиновых кислот и нуклеопротеидов, которые также способствуют смене вегетативного состояния генеративным. Все эти процессы происходят в конусе нарастания, уже имеющем бугристую форму.

Величина конуса нарастания определяет размеры будущей зачаточной метелки; чем больше участков меристемы обособляется, тем больше может заложиться боковых веточек (табл. 152).

У большого конуса нарастания больше узлов, на основной оси метелки большее число веточек и как следствие этого, большее число колосков. Следовательно, создавая условия для увеличения размеров конуса нарастания имеется возможность повысить продуктивность метелки любого сорта. Основной путь для этого — накопление сухого вещества в растении в период формирования генеративного конуса нарастания; это происходит за счет деятельности листьев среднего яруса и интенсивности фотосинтеза.

ТРУБКОВАНИЕ

В результате биохимической подготовки в фазе кущения конус нарастания начинает дифференцироваться, что обнаруживается по изменению его поверхности, которая из гладкой становится бугристой. Появление этого морфологического признака указывает на наступление фазы трубкования. На протяжении этой фазы в первую очередь разрастаются ось метелки с ее веточками, затем закладываются и растут колоски и, наконец, цветки; когда все эти органы заканчивают свой рост, наступает усиленный рост междоузлий и соломина выносит готовую к цветению метелку за пределы влагалища флага.

Изменение роста метелки, цветковых чешуй, пыльников, стебля и целого растения представлено в табл. 153.

Метелка растет своей нижней частью и наиболее молодым всегда остается основание, а верхушка — старой. Поэтому в верхней части из бугорков образуются лопасти, которые раз-

Изменение высоты растения и длины его органов в фазе трубкования

Растение и его органы	При числе листьев			
	8—9	10	11	12
Высота растения, см	50—60	60—70	70—80	80—90
Длина стебля, см	1	2	7	25
Длина метелки, мм	0,3	2,0	20	150
Длина цветковой чешуи, мм	—	—	1,5	7,0
Длина пыльников, мм	—	—	0	0,3—1,1

растаются в веточки первого и второго порядков. Затем зона разрастания веточек передвигается к середине и, наконец, к основанию метелки.

На веточках, в свою очередь, возникают бугорки, из которых дифференцируются колоски; первым на веточке разрастается верхний колосок, он самый крупный. Колосок, возникающий на веточке последним, всегда меньше первого. Это зависит от сроков возникновения колосков; правда, ко времени полной спелости различия эти сглаживаются и могут полностью исчезнуть. На молодой метелке возникают многочисленные недоразвитые колоски в виде волосков. Они засыхают к тому моменту, когда метелка достигает длины 1 см. Гибель их наступает вследствие недостатка питательных веществ в этот период вегетации. Колосок у риса одноцветковый; по мере развития он обогащается спорогенными тканями, из которых возникает пыльца и яйцеклетка. Общий вид разрастания цветка, пыльников и пестика представлены на рис. 87.

Размеры колосков зависят от условий произрастания растения, в том числе и от агротехнических приемов.

Ростовые процессы, как известно, находятся в зависимости от внешней среды, поэтому имеется возможность управления длительностью формирования конуса. Из факторов внешней среды, влияющих на ростовые процессы, мы остановимся на тех, которые можно регулировать. К ним относятся температура слоя воды и азотные удобрения.

Температура слоя воды заметно отражается на химических процессах, происходящих в генеративном конусе нарастания. К ним относятся в первую очередь превращения азота и фосфора, ответственные за синтез простых и сложных белков протоплазмы и ядра меристем. С повышением температуры их синтез ускоряется и при достаточном количестве продуктов фотосинтеза все инициативные клетки образуют ткани. В случае недостатка белков формирование генеративного конуса заканчивается без разрастания тех участков тка-

ни, из которых возникают новые конусы. В дальнейшем это приводит к изменению числа веточек и колосков на метелке. Например, при температуре около 30° в зоне узла кушения в течение 10—12 дней число веточек главной оси уменьшается на 10%; число веточек второго порядка уменьшается на 50%, а колосков — на 30%.

Снижение продуктивности метелки при ускоренном формировании генеративного конуса подтверждается фактами, взятыми из техники возделывания риса. В тропическом климатическом поясе, на родине риса, урожаи сортов с относительно короткой длиной вегетационного периода меньше, чем в умеренном климатическом поясе. Поэтому в тропиках выращиваются сорта с весьма длинным вегетационным периодом, достигающим 200 и более дней. Известно также, что при культуре риса в тропиках на возвышенностях урожай получается тем больше, чем выше, до известного предела, расположен участок над уровнем моря.

Рис относится к растениям короткого дня; при коротком дне он зацветает скорее. Отрицательное отношение риса к длительному суточному освещению обычно связывают с количеством продуктов фотосинтеза. Однако наблюдения показали, что вес растения тем больше, чем больше длительность суточного освещения. При 12-часовом освещении быстрее происходит дифференциация и размеры конуса нарастания уменьшаются, а величина урожая снижается.

Известно, что поздние посевы дают меньшие урожаи, чем ранние. Это объясняется тем, что период формирования генеративного конуса

при поздних посевах совпадает с относительно высокими температурами воды в зоне узла кушения. Отсюда вывод: для повышения продуктивности метелки надо понизить температуру слоя воды во



Рис. 87. Разрастание органов цветка риса: А — колоски; Б — цветок; В — пыльники, пестик

время прохождения второй половины фазы кущения и тем самым повысить урожай поздних посевов.

В производстве, если оросительные системы неспособны подать воду требуемой нагретости, можно снизить температуру слоя воды на время формирования генеративного конуса. Для этой цели надо создать проточность на чеках; если же гидротехнические сооружения не дают возможности удалять воду со всей поверхности чека, то можно снизить температуру созданием глубокого затопления. Выбор величины затопляющего слоя воды от 15 до 30 см зависит от температурных условий в конце третьего этапа органогенеза. Например, в опытах, поставленных в условиях Красноармейского рисосовхоза, удавалось проточностью снижать температуру воды в зоне узла кущения с 25,0 до 22,5°, а слоем воды в 17 см — с 27,0 до 22,2°. В результате применения этих приемов метелка стала продуктивнее вследствие появления большого числа веточек второго порядка. Урожай получался всегда выше, если эти приемы использовались вовремя, а температура колебалась в пределах 20—22°.

Регулирование температуры слоя воды возможно и другими средствами. Понижать температуру можно опрыскиванием водной поверхности черным порошком, который вызывает усиленное испарение и сильно охлаждает воду. Наоборот, если снизить испарение, то вода нагревается; ослабить испарение можно, если создать на воде пленку из жидкого органического вещества.

Эффективность этих приемов определяется сроками формирования генеративного конуса; этот срок можно определить по выходу из влагалища 7-го и 8-го листьев у сорта Дубовской 129 и 8—9-го листьев у сорта Краснодарский 424. Для других сортов эти сроки можно установить по размерам конуса: если он уже стал дифференцироваться, то применять проточность и затопление глубокими слоями воды нет необходимости.

Таким образом, слой воды на рисовом поле, покрывающий узел кущения, играет вполне определенную физиологическую роль. Он представляет собой один из элементов среды, определяющий процесс роста риса. При помощи слоя воды мы имеем возможность изменять длину вегетационного периода за счет срока формирования генеративного конуса и тем самым повышать продуктивность растения.

КОРНЕВОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ РИСА

Рисосеяние идет по пути широкого применения минеральных удобрений; поэтому здесь особенно остро ощущается потребность в отправных положениях для правильной разработки вопросов корневого питания.

К настоящему времени накоплен огромный опытный материал для самых различных почвенных разностей, климатических условий, типов хозяйств и способов культуры. Имеется довольно полная монография, посвященная плодородию рисовых почв; в ней лучше, чем в других работах изложены агрохимические исследования по рису (Неунылов, 1961). обстоятельно изложены вопросы по корневному питанию риса и зарубежными исследователями (Грист, 1959; Mitsui, 1956; Takane Matsuo, 1959; Matsubayashi и др., 1963).

В настоящее время известно количество отдельных минеральных элементов для разных условий произрастания риса и сроки их интенсивного использования растением. Корневое питание риса легко поддается регулированию и поэтому на современном этапе развития рисосеяния оно лежит в основе получения высоких урожаев. Однако до сих пор остается неизвестным, как используются поглощенные соли на разных фазах вегетации, поэтому не всегда можно объяснить действительные причины низких урожаев. Обычно такого рода случаи объясняются плохими климатическими условиями года. Однако метеорологическими условиями нельзя объяснить отсутствие повышения урожаев при ежегодном увеличении количества внесенных удобрений.

Необходима разработка новых систем удобрений, тесно связанных с деятельностью корней и физиологическим состоянием растения в целом.

КОЛИЧЕСТВО И СОСТАВ ЗОЛЫ

Минеральные элементы представляют собой обязательную составную часть рисового растения. Они содержатся во всех

его органах; при их сжигании образуется нелетучий остаток, окислы различных элементов. Величина этого остатка колеблется в зависимости от возраста органов растения и от условий произрастания.

При выращивании в одинаковых условиях содержание золы на протяжении вегетации колеблется в надземных органах в пределах 14,9—22,2% от сухого веса растения, а в корнях— в пределах 5,5—11,7%. Надземные органы богаче золой по сравнению с корнями. Наряду с этим обнаружено, что органы молодого растения содержат больше золы; например, молодые корни содержат в 2 раза больше золы, чем старые. Следовательно, одревеснение приводит к относительному уменьшению золы.

Выращивание на разных почвах также приводит к изменению содержания золы в растении. Анализы одного и того же сорта риса, произраставшего на разных почвах, показали, что в листьях зола составляла 9,2—14,9%, а в стеблях 9,7—12,7%. При обогащении почвы минеральными удобрениями растения обнаруживают еще большее различие в содержании золы. Заметное влияние на содержание золы в растении оказывают метеорологические условия, особенно в том случае, когда рис выращивается на суходоле, без поддержания слоя воды на почве.

Химический состав золы риса весьма разнообразный. Главную часть ее составляют кремний, калий, фосфор, сера, магний. Наряду с ними в золе встречаются многие элементы, которые содержатся в разных концентрациях в почве и заливающей почву воде. Видимо, в растении поступают все минеральные элементы, находящиеся в окружающей среде.

Содержание различных элементов заметно изменяется в органах растения в течение вегетации, т. е. регулируется растением. Результаты анализа золы риса, выращенного в вегетационных сосудах, представлены в табл. 154.

Содержание минеральных элементов меняется на протяжении вегетации; в наибольшем количестве они содержатся в первой половине вегетации, а с наступлением фазы трубкования их количество уменьшается. Это относится как к надземным органам, так и к корням, в которых все элементы содержатся в меньшем количестве. Видимо, они были более старыми, нежели листья. В составе золы в наибольшем количестве содержится кремний, затем калий, фосфор и железо и, наконец, магний, кальций и сера. Замечательным нужно считать то, что в корнях содержится большее количество серы, чем в надземных органах. Сравнительно много в золе натрия, роль которого до сих пор недостаточно ясна. Содержание отдельных солей на протяжении вегетации меняется: количество одних к концу вегетации резко снижается, количество других остается почти одинаковым. По более поздним сведениям

(Matsubayashi и др., 1963), такая закономерность проявляется весьма слабо, что, видимо, связано с выращиванием риса в водных культурах.

На содержании минеральных элементов в растениях почвы

Таблица 154

Содержание минеральных веществ
(% на сухой вес)

Минеральные вещества	Дней от появления всходов					
	18	26	48	73	103	123
	пересадка	кущение	трубкование		цветение	полная спелость

Надземные органы

SiO ₂	10,1	8,4	13,9	12,1	11,0	11,0
K ₂ O	4,1	2,6	3,3	2,8	1,1	1,8
P ₂ O ₅	1,41	1,00	0,89	0,56	0,58	0,48
Fe ₂ O ₃	1,64	0,87	0,98	0,65	0,44	0,43
MnO	0,65	0,63	0,69	0,55	0,46	0,38
CaO	0,40	0,36	0,38	0,34	0,35	0,26
SO ₃	0,11	0,05	0,05	0,05	0,04	0,04
Na ₂ O	0,28	1,47	2,13	0,74	1,14	0,66

Корневая система

SiO ₂	4,95	3,38	3,60	5,0	4,48	3,60
K ₂ O	2,64	1,47	1,64	1,27	0,88	0,69
MgO	1,13	0,80	0,34	0,36	0,31	0,17
P ₂ O ₅	0,86	0,77	0,39	0,25	0,20	0,15
SO ₃	—	0,52	0,63	0,56	0,54	0,38
CaO	0,45	0,36	0,24	0,24	0,22	0,24
Na ₂ O	0,25	0,64	0,49	0,31	0,36	0,07

не отражается качество почвы, на которой они растут. Это можно видеть из данных табл. 155.

Анализ показал, что с уменьшением содержания фосфора и кальция содержание их в листьях растений, выросших на разных по химическому составу почвах, почти не изменяется. То же наблюдалось и в ряде опытов (Kelley и др., 1910). Видимо, растение активно усваивает эти элементы при достаточном количестве азота и способности корневой системы усваивать труднодоступные формы минеральных элементов. Таким образом, при богатом содержании в почве фосфора и кальция они не всегда будут накапливаться в растениях в большем количестве, чем при меньшем содержании их в почве. Такое положение связано с жизнедеятельностью растения в целом. Например, кальций накапливается в листьях в большем количестве, чем в стеблях, а фосфор наоборот.

Влияние почвы на содержание фосфора и кальция в надземных органах риса (% на сухой вес)

Объект исследования	Образцы почв рисовых полей				
	1	2	3	4	5
<i>Фосфор (P₂O₅)</i>					
Почва	0,108	0,104	0,92	0,055	0,028
Листья	0,81	1,21	0,23	0,85	0,67
Стебли	2,38	1,60	0,46	1,71	1,39
<i>Кальций (CaO)</i>					
Почва	0,116	0,058	0,047	0,018	0,046
Листья	2,49	3,22	2,83	2,52	4,13
Стебли	0,96	1,21	1,18	0,86	1,35

До сих пор речь шла об элементах, представленных в органах риса в большем количестве. Исследования последних лет показали, что этим не исчерпывается минеральный состав его золы. В растениях имеются самые разнообразные микро- и ультрамикроэлементы. К ним относятся В, Мп, Сu, Zn, Al, As, Со, Мо, Ra и другие, обязательно присутствующие в золе (Yamasaki, 1965).

В течение вегетационного периода рис извлекает из почвы разное количество зольных элементов. Всего за вегетацию растения извлекают азота 34,4 кг/га; калия — 43,4; кальция— 19,3; фосфора — 11,9. В то же время обнаружено, что после кущения содержание в почве P, S, Mg, Ca не оказывает большого влияния на растения, так как эти элементы накопились в достаточном количестве в первые периоды вегетации.

На фоне высоких удобрений отдельные элементы могут накапливаться в растениях в количествах, превышающих необходимые в 2—3 раза, но урожай при этом не будет увеличиваться. Наоборот, он должен уменьшаться вследствие избыточного накопления какого-нибудь одного из элементов. В этом случае фактором, тормозящим рост и развитие, будет избыточно накапливающийся элемент, который и ослабляет жизнеспособность клетки. Резкое увеличение количества какого-либо элемента ведет к отмиранию отдельных участков в органе, что легко обнаруживается даже по внешнему виду растения.

Кремний накапливается в рисе в наибольшем количестве. Поступает в корни в виде аниона и концентрируется преимущественно в надземных органах; особенно много кремния в клеточных оболочках листьев. Можно сказать, что рис является концентратором кремния, ибо с гектара рис поглощает его около 1 т. Запасы кремния в почве увеличиваются при углублении пахотного горизонта.

Роль Si разнообразна и зависит от того, в каком состоянии он находится. Кристаллический кварц (SiO_2) и силикаты нельзя считать инертными соединениями. Наибольшей растворимостью обладают аморфный SiO_2 и коллоидный H_2SiO_3 . Последнее соединение имеет сродство к воде, адсорбирует газы и металлы, которые могут играть роль катализаторов. Формы соединений Si в растении еще не изучены; неизвестны также его комплексные соединения и комплексоны. Известно лишь, что около 1% Si связано с органическими соединениями, подобно фосфатам, где вместо P содержится Si.

Накопление кремния в большом количестве улучшает потребление NPK. Поэтому усвоение его нужно считать положительным явлением.

Изучение перемещения Si фотометрическим методом показало, что прежде чем попасть в эпидермис листовой пластинки, он откладывается в проводящих сосудах. Накопление его здесь делает рисовое растение устойчивым к рисовой огневке (*Chilo supposolis*) и цикадке (*Nephotettix bipunctatus cincticeps*). Поэтому внесение кремния в почву увеличивает устойчивость риса к вредителям (Sasamoto, 1957). Внесение в почву металлургического шлака повышает содержание кремния в стеблях, листьях и даже в зернах риса, что делает растение устойчивым к заболеваниям. В водных культурах SiO_2 благоприятно действует на поглощение азота и в меньшей мере фосфора. Потребление кремния идет активнее в затопленной почве, нежели во влажной. Поглощение растением кремния из почвы прекращается только после цветения, а перемещение его из листьев и стеблей в метелки происходит при наливе зерна. Содержание кремния в органах риса на разных фазах вегетации при разных условиях выращивания приводится в табл. 156 (Sreenivasan, 1936).

Следовательно, в условиях затопления почвы соединения кремния усваиваются активнее. При полном созревании содержание кремния в вегетативных органах уменьшается.

Калий в золе риса занимает по количеству второе место после кремния; в надземных органах его содержится 1—4% и в корнях 0,5—3,0%. Это не значит, что корень в меньшей мере нуждается в этом элементе. Дело в том, что у корня относительно мало меристем, в золе которых больше поло-

вины приходится на долю калия. В старых тканях его относительно мало. Калий не образует комплексных соединений с органическими веществами; не обнаружено ни одного фермента, который имел бы калий в качестве Ко-фактора. Калий

Таблица 156

Содержание кремния в органах риса (% на сухой вес)

Органы	Фазы вегетации					
	всходы (28 дней от посева)	кущение		цветение (103 дня)	налив (111 дней)	полное созревание (130 дней)
		начало (58 дней)	окончание (96 дней)			
<i>Затопление</i>						
Корни	4,7	4,1	4,1	5,6	5,1	4,8
Лист + стебель	—	—	—	—	12,1	10,2
Метелка	—	—	—	—	13,3	8,5
Целое растение	9,0	10,4	13,3	12,9	10,2	10,6
<i>Увлажнение</i>						
Корни	4,7	4,2	3,9	4,8	4,5	4,0
Лист + стебель	—	—	—	—	10,0	—
Метелка	—	—	—	—	14,1	7,7
Целое растение	8,9	9,7	11,3	10,6	10,8	9,8

находится в растворах в ионном виде; если же адсорбируется, то очень непрочно, поэтому легко перемещается по растению. При подсыхании листьев нижнего и среднего яруса он почти полностью перемещается в верхние листья. Этим объясняется тот факт, что содержание калия в молодых участках органа постоянно поддерживается на высоком уровне. В связи с тем что калий повышает активность амилазы и сахаразы, он способствует передвижению углеводов по растению. Поэтому увеличение его количества в период налива зерна способствует накоплению запасных углеводов. Калий участвует в процессе дыхания; если дыхание усиливается глюкозой, то корни риса усиленно поглощают калий; в том случае, когда глюкоза израсходована, падение дыхания может повлечь за собой выделение поглощенного калия. Калий непосредственно не участвует в синтезе белков, а только способствует этому процессу, ускоряя косвенно связанные с ним реакции. Белки, образовавшиеся при недостатке калия, не прочны и легко гидролизуются, поэтому потребность в калии повышается при питании азотом. Протеолиз и накопление аминокислот идет без участия калия.

В прче калии хорошо удерживается и не вымывается водой; с этим связано его активное усвоение поглощающим комплексом. Поэтому вносить калий нужно таким образом, чтобы он равномерно распределился в пахотном горизонте почвы.

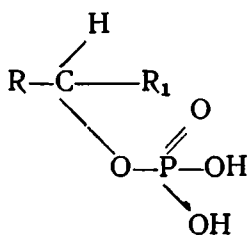
Калий не концентрируется в ядрах, стенках и других органах клетки, поскольку он не образует комплексов. Вероятно, в связи с тем, что он легко вымывается водой из высушенных растений, он содержится в супернатанте. В растения калий поступает в виде катиона. Это единственный радиоактивный элемент в рисе.

Фосфор занимает третье место по количеству в золе надземных органов и четвертое — в корнях; количество его в листьях иногда в 10—15 раз меньше, чем количество калия (Гренуо, 1961). В растении фосфор входит в состав разнообразных органических соединений и частично остается в минеральной форме.

Минеральный фосфор образует такие соединения, как ортофосфорная, пирофосфорная и триполифосфорная кислоты, которые, присоединяя к себе металлы, создают мощную буферную систему. Например, смесь солей K_2HPO_4 и KH_2PO_4 в кислой среде дает ионы OH^- , а в щелочной H^+ и тем самым смягчает резкие отступления от присущей клеткам актуальной кислотности.

Органический фосфор представляет собой группу многочисленных веществ: нуклеопротеиды, нуклеотиды, нуклеиновые кислоты, липоиды, фитин, фосфатиды, эфиры сахаров и глицерина, коферменты (НАД, НАДФ и другие), витамины (рибофлавин, пиридоксальфосфат и другие). Почти 90% фосфора в растениях риса находится в органической форме.

Фосфорная кислота соединяется со спиртовой группой, образуя эфиры по следующему типу:



Эти вещества широко распространены. К ним относятся глицеринфосфат, гексозофосфат, серинфосфат, треонинфосфат. При гидролизе таких эфиров освобождается небольшое количество энергии: 2—3 тыс. калорий на моль эфира.

Фосфорная кислота соединяется с альдегидной группой, образуя глюкозидную связь по схеме

Рис в большем количестве усваивает фосфор почвы, чем удобрений (N. R. Datta, N. P. Datta, 1963). Доза внесения фосфора зависит от запасов его в почве и типа почв; существует методика определения доз удобрений, необходимых для устранения недостатка фосфора. Верхний предел соединения P_2O_5 для риса — 70—90 кг/га. Наличие Si увеличивает интенсивность поглощения фосфора. Недостаток фосфора бывает на аллювиальных, латеритных, суглинистых почвах, желтоземах и красноземах (Rauchandhuri и др., 1963).

Коэффициент использования удобрений бывает разный (10—100%) в зависимости от техники их внесения. Особенно полно используются удобрения при внесении их в гранулированном виде: при обычном внесении фосфор используется на 10—20%, в то время как в гранулированном виде — на 70—90%.

Фосфор усваивается корнями только в окисленной форме PO_4^{3-} и в самом растении он не восстанавливается. В листьях всегда много минерального фосфора; содержание его в листьях риса на Кубани не опускается ниже 1,6% на сухой вес.

Фосфор эффективен лишь в первые фазы вегетации, а в дальнейшем потребность в нем может удовлетворяться за счет реутилизации (Kelley и др., 1910). Фосфор уменьшает урожай зерна, если вносится в большом количестве. К большим концентрациям PO_4^{3-} рис более чувствителен по сравнению с другими растениями (Kituga, 1931). Отрицательное действие PO_4^{3-} изменяется на фоне разных концентраций Ca и Mg. Выше определенных концентраций этих элементов ядовитое действие фосфора резко возрастает: при избытке Ca на листовой пластинке появляются коричневые пятна. При избытке Mg края пластинки листа засыхают. При более низких концентрациях рост корней не зависит от Ca и Mg. Такое явление наблюдается не у всех растений: например, ячмень при высоких концентрациях PO_4^{3-} растет очень хорошо, а в золе его листьев содержится значительно большее количество P_2O_5 , чем у риса. Ядовитое действие высоких доз фосфора на рис объясняется тем, что рис поглощает большее количество PO_4 , который связывает в растениях Fe, что и приводит к физиологическим расстройствам организма, в том числе и к хлорозу. Ячмень же поглощает мало фосфора и поэтому не реагирует на увеличение его количества (Kituga, 1931).

Сера поступает в растение в виде анионов SO_4^{2-} ; сульфиты, роданистые соединения и тем более восстановленные формы — сульфиды — непригодны для питания риса. Это тем более замечательно, что в самом растении сера встречается только в восстановленной форме.

Она входит в состав таких аминокислот, как цистеин,

цистин и метионин; цистеин, имеющий сульфидгидрильную (SH) группу, входит в состав трипептида глутатиона — вещества, регулирующего действие ферментов и участвующего во многих биохимических процессах. Метионин — главный источник метильных групп. Цистин имеет дисульфидную группу ($-S-S-$). Сера является важным компонентом при образовании витаминов В и Н, ферментов — папаина, фосфорibuлокиназы, аконитазы, фосфопируват-карбоксилазы и кофермента А. В последнем имеется компонент цистеамин; это производное является тиолом.

Органические соединения, содержащие серу, могут быть источниками энергии так же, как и минеральная сера у некоторых аутотрофных организмов. Функции многих соединений серы еще неизвестны.

Белки можно разделить на две фракции в зависимости от содержания серы. Белок, который содержит много серы: его содержание изменяется в зависимости от уровня обеспеченности азотом. Это преимущественно белок хлоропластов, в которых находится 70% серы, содержащейся в листьях. Белок, содержащий небольшое количество серы, — это белок протоплазмы, количество которого с течением вегетации уменьшается.

В органической форме сера встречается в большем количестве (70%), чем в минеральной (30%). При недостатке серы возникают такие же симптомы, как при недостатке азота, так как в этом случае подавляется синтез белка.

Магний в золе риса содержится в значительно меньшем количестве, чем калий. Однако он распределяется в органах почти так же, как калий: в большей концентрации содержится в молодых органах. Усваивается в виде катиона, содержится как в минеральной, так и в органической форме. В последнем случае четырехвалентный магний образует комплексные соединения, подобные хлорофиллу. В других комплексах он, видимо, двухвалентный: сукцинил КоА, фитаза, фруктокиназа, геосокиназа и т. п.

Магний активирует действие более сотни ферментов, следовательно, основная роль его каталитическая и непосредственно связана с действием ферментов.

Комплексы, содержащие магний, участвуют в многочисленных синтезах. В фитине много магния. Наряду с магниорганическими соединениями, составляющими почти 60%, этот элемент входит и в минеральные, являющиеся составными частями уравновешенных растворов в плазме.

Магний способствует превращениям фосфора из минеральных форм в органические и его передвижению. В период образования гамет количество магния в растении увеличивается, что способствует образованию витаминов А и С. Магний усиливает восстановительные процессы и улучшает рост

корней; большие дозы его действуют на прорастание семян лучше, чем дозы калия. При недостатке магния уменьшается количество хлорофилла и замедляется рост растения.

Кальций содержится в растении в меньшем количестве, чем магний, но присутствие его также считается обязательным для риса. Это единственный минеральный элемент, находящийся в постоянном соотношении с азотом. Корнями усваивается в виде катиона и в протоплазме уравнивается магнием; этот антагонизм присущ не только рису, но и всем растениям.

Кальций образует соединения разной степени растворимости, т. е. находится в разных формах. Одна из них легко растворяется в воде, другая—в уксусной, третья—в соляной кислоте, а четвертая нерастворима. Связывается кальций не только с минеральными, но и с органическими компонентами. Он действует обезвоживающе и поэтому с ним связывают старение коллоидов и протоплазмы. Ион кальция активирует липазу, действующую на глиcerиды и на эфиры высокомолекулярных кислот. Кроме того, кальций активирует около 10 ферментов.

Отрицательное действие кальция в виде CaCO_3 связано с нарушением соотношения $\text{Ca}:\text{Mg}$. При отклонениях за счет увеличения количества кальция рис медленно растет, а листья приобретают желтоватый оттенок (Kanomata, 1906—1908). Следовательно, как в питательных смесях, так и в почве количество кальция уравнивается количеством магния. На протяжении вегетации количество кальция мало изменяется в растении, но если он накапливается до кущения, ростовые процессы замедляются и кущение снижается.

Помимо перечисленных выше минеральных элементов в рисе обнаружены и многие другие, встречающиеся в меньших количествах.

Содержание микроэлементов и биологическое значение их для риса впервые исследованы лишь десять лет назад (Leonsio, 1958); последние работы представлены на международном симпозиуме (Yamasaki, 1965).

Бор при повышенных дозах заметно уменьшает урожай, ослабляя процесс кущения, хотя соотношение между корнями и надземными органами при этом не меняется. Этот элемент способствует оттоку биоса и передвижению сахарозы, усиливает дыхание, способствует оттоку фосфора из стеблей в листья, усиливает поступление катиона NH_4^+ и снижает поступление аниона NO_3^- . Бор повышает активность дегидрогеназного комплекса дыхания, снижает активность окислительных ферментов, увеличивает восстановительные свойства и тем самым способствует увеличению количества колосков на метелке.

Иод учитывался в зерне риса, полученного в хозяйствах, расположенных вблизи морского залива; с увеличением расстояния от залива (до 16 км) содержание иода уменьшалось от 44 до 11 γ. Откладывается иод на периферии зерновки и при изготовлении крупы 60% его отходит с отрубями (Itano, и др., 1938).

Цинк участвует в превращениях соединений, содержащих сульфгидрильную группу; он входит в состав алкогольоксидазы и дегидропептидазы карбоангидразы ($\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$) и участвует в образовании семян; при недостатке Zn отмирает яйцеклетка. Он способствует синтезу ауксина и белков, ускоряет усвоение азота (Токиока, Оту, 1939; Токиока, Могоока, 1938).

Медь увеличивает устойчивость хлорофилла и гидрофильных коллоидов; без Cu^{2+} идет гидролиз белков. Входит в состав полифенолоксидазы, аскорбинооксидазы и тирозиназы. При внесении в количестве 0,005 г/л в питательной смеси не изменяет ее pH и увеличивает урожай растений (Токиока, Могоока, 1938).

Молибден входит в фермент ксантинооксидазу и нитратредуктазу и, следовательно, участвует в восстановлении NO_3^- . В почвах представлен в количестве $2,6 \cdot 10^{-4}\%$.

Кроме элементов золы, в растениях имеются элементы, которые при сжигании частично или полностью улетучиваются; для их учета используются специальные способы.

К числу таких элементов относятся N, C, H, O. Они составляют основную массу веществ рисового растения (табл. 157; Borasio, 1966).

Таблица 157
Содержание органических элементов в растении риса, %

Элементы	C	O	H	N
Надземные органы . . .	30,1	38,9	4,1	0,4
Корни	34,9	40,7	5,6	1,1

Рассмотрим подробнее роль азота в жизни растения.

Азот представляет собой во многих отношениях необычный элемент. Молекулярный азот (N_2)—это инертный газ; в то же время азот входит в состав белков, без которых не могут существовать живые организмы. Азот может иметь и свойства катиона (NH_4^+), и свойства аниона (NO_3^-) и усваивается рисом в разных степенях окисления (NO_3 ; NO_2 ; NO) и восстановления (NH_4 ; NH_3 ; NH_2OH).

Несколько лет назад сообщалось (Chakraborty, Sen, 1959), что при недостатке азота в питательной смеси всходы риса

фиксируют молекулярный азот. Однако этот факт не подтвердился.

Там, где есть связанные формы азота, рис растет очень интенсивно; содержанием азота в почве определяется величина урожая. Все азотсодержащие соединения растений имеют только восстановленный азот. Окисленная форма азота, прежде чем войти в состав органических веществ, восстанавливается.

Необходимость этого элемента корневого питания определяется тем, что азот является строительным материалом белков, составляющих основную массу вещества ядер, пластид, митохондрий, микросом и других органелл клетки. Например, митохондрии содержат водонерастворимый белок, не содержащий окислительно-восстановительных групп; их молекулярный вес не превышает 30 000. Цепь переноса электронов состоит из нескольких таких мономеров, связанных с цитохромами *a*, *b* и *c*. Такие структурные белки образуют также наружную оболочку митохондрий. Белки обладают разнообразными функциями, и поэтому величина их молекулы изменяется; образуются сложные белки, где азоту принадлежит основная роль, так как он участвует в ассоциации комплексов. В результате этого белок ядра не идентичен белку пластид, микросом и др. Азот входит в состав аминокислот, не являющихся строительным материалом белков; часть этих аминокислот обладает определенными самостоятельными физиологическими функциями или входит в состав других соединений. Азот входит в состав ростовых веществ типа гетероауксина и других физиологически активных веществ.

ПОГЛОЩЕНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Поглощение веществ, находящихся в почве, тесно связано с жизнедеятельностью растения в целом и физиологически активными частками растения в частности. Многочисленные опыты различных исследователей показали, что при выращивании растений в водных питательных смесях корни поглощают анионы и катионы не в той концентрации, в какой они содержатся в растворах. Корни поглощают не сразу оба иона. Поэтому после пребывания корней в питательной смеси соотношение элементов в ней изменяется. Такая избирательность в поглощении ионов указывает на то, что поглощение представляет собой процесс активный и зависимый от корня, от его физиологического состояния. Отсюда становится понятной зависимость процессов поглощения от условий внешней среды: кислорода, воды, температуры, концентрации ионов в растворе, окислительно-восстановительного потенциала (ОВП), актуальной кислотности и других факторов, оказывающих влияние на живую клетку.

Современные взгляды на механизм поглощения элементов минерального питания растениями изложен во 2-м томе настоящего издания, к которому мы и отсылаем читателей. Остановимся лишь на исследованиях процессов поглощения у растений риса.

На протяжении вегетации основная масса азота поглощается в период энергичного роста вегетативных органов; это поглощение практически прекращается с наступлением цветения (Ямада и Ото). Было обнаружено, что внесение азота наиболее эффективно именно в период этого интенсивного роста. При внесении азота после обособления вторичных веточек на метелке, он не оказывал влияния на урожай. В этот период вегетации надземные органы были особенно богаты азотом (Matsunaka, 1961).

Не все минеральные элементы поглощаются растением одновременно и равномерно. После выметывания рис не поглощает N, K и P, в то время как Ca и Mg поступают в растение в течение всей вегетации возможно в связи с тем, что они принимают участие в передвижении веществ по растению. Изменение потребления основных элементов в течение вегетации представлено на рис. 88 (Ichizuka, Tanaka, 1961 б).

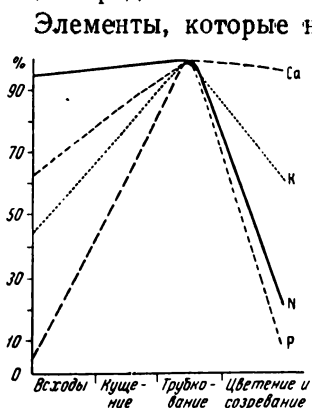


Рис. 88. Потребление элементов в течение вегетации

Элементы, которые накапливаются в начале вегетации, принимают участие в физиологических превращениях и в построении организма больше, чем поступающие в поздние стадии. Азот, находящийся в листьях в начале кушения, необходим почкам, из которых возникают плодоносящие боковые побеги, а в середине и в конце кушения — конусам нарастания, превращающимся в метелки. Именно от азота зависит число метелок на единице площади и число колосков на метелке.

Этот период вегетации характеризуется с биохимической стороны тем, что в эти фазы в растении накапливаются белки, в то время как в дальнейшем преобладает синтез целлюлозы и лигнина (Ishizuka, Tanaka, 1961a). Чтобы выделить эти стороны жизни риса, первую половину вегетации называют «протеиновой фазой» в отличие от «углеводной» (Fujiwara, Ohira, 1961). Наблюдения за активностью ферментов подтверждают наличие таких фаз: в начале вегетации активность каталазы, сахаразы и амилазы весьма высокая; в дальнейшем действие их ослабевает, в то время как фосфоорилаза активируется (Ishizuka, Tanaka, 1961a).

Таким образом, накопление азота связано, с одной стороны, с активностью дыхательных ферментов и, с другой, — обеспеченностью углеводами и действием амилазы и сахаразы. Это значит, что усвоение ионов — весьма сложный процесс, который происходит за счет энергии, поставляемой дыханием. Именно эта энергия способствует передвижению ионов по проводящим путям, всасыванию минеральных элементов в корни и их ассимиляции. Однако к настоящему времени остаются невыясненными многие звенья механизма поглощения ионов корнями. Если этот процесс полностью зависит от дыхания, то на его течении будет отражаться всякое воздействие на дыхание.

Одним из факторов, влияющих на дыхание, считается температура. При снижении температуры от 30 до 16° наиболее сильно снижается поглощение из питательной смеси ионов NH_4^+ ; K^+ ; PO_4^{3-} ; SO_4^{2-} . Торможение всасывания отдельных ионов неодинаковое: с падением температуры снижается всасывание PO_4^{3-} почти вдвое, SO_4^{2-} и NH_4^+ на 30%, а K^+ только на 20%. Это значит, что ионы поглощаются разными ферментами, действие которых подавляется неодинаково при снижении температуры. Одним из ингибиторов дыхания у риса, возможно, является H_2S , действию которого посвящено много исследований (Машковцев, 1934; Mitsui и др., 1951, 1954; Vamos и др., 1959—1960). Под действием сероводорода, который вводился в питательную среду, сильно подавлялось поглощение PO_4^{3-} , K^+ , NH_4^+ и очень слабо Ca^{2+} и Mg^{2+} , т. е. ингибитор активно воздействовал на вполне определенные ионы. В связи с тем что H_2S является ингибитором ферментов, в составе активной группы которых содержится Fe, можно предположить, что действие других ингибиторов этой группы ферментов тоже должно отражаться на всасывании ионов. опыты показали, что азид натрия (NaN_3) и цианид натрия действуют так же, как H_2S . Таким образом, поглощение ионов связано с действием разных дыхательных ферментов.

Поглощение NH_4^+ , K^+ и PO_4^{3-} связано с энергией, выделяемой как в цикле трикарбоновых кислот, так и при дефосфорилировании триоз.

Было выяснено, что фосфор поглощается двумя путями (Mitsui и др., 1959).

Первый путь — это связывание неорганического фосфата при превращениях углеводов в процессе гликолиза. Фосфоглицериновый альдегид после присоединения к нему остатка ортофосфорной кислоты превращается в 1,3-фосфоглицериновую кислоту. Подготовка дыхательного субстрата к этой реакции начинается с активирования гексоз.

Другой путь — это окислительное фосфорилирование в ЦТК, при котором минеральный фосфор превращается в органический с богатыми энергией связями, т. е. $P \rightarrow ATP$. Таким образом, усвоение фосфора связано с процессом дыхания, без которого невозможно поглощение минеральной формы элемента.

При недостатке O_2 происходит неполное окисление углеводов уксусной кислоты вследствие того, что ЦТК функционирует слабо. Это приводит к накоплению органических кислот и уменьшению фосфатных макроэргических связей. При ослаблении окислительного фосфорилирования затрудняется усвоение фосфора и тормозится переаминирование и другие синтетические процессы, так как разобщение дыхания и окислительного фосфорилирования приводит к уменьшению количества АТФ и образования энергии, за счет которой поглощается фосфор.

Усвоение калия изучалось иначе нежели фосфора, так как калий не образует органических соединений в живых клетках. Добавлением органических кислот в ЦТК усиливается процесс дыхания и усвоения фосфора, что вовсе не отражается на усвоении калия. Следовательно, усвоение его связано не с циклом трикарбоновых кислот, а с другими звеньями процесса дыхания и других процессов.

Оказалось, что таким звеном является синтез нуклеиновых кислот. Если заблокировать НК, то усвоение калия тормозится сильнее, чем усвоение фосфора (Mitsui, Hirata, 1961b). Следовательно, усвоение калия связано с синтезом и активированием нуклеиновых кислот, возникающих из пуринов и рибозы. Последняя возникает в пентозофосфатном цикле, а в синтезе первых участвуют кроме аспарагиновой и глутаминовой кислот глицин и муравьиная кислота. Если аспарагиновая и глутаминовая кислоты образуются в ЦТК, то глицин и муравьиная кислота — в глиоксилевом цикле. Он образован такими кислотами, как уксусная, гликолевая и щавелевая. Следовательно, калий усваивается в пентозофосфатном цикле, который прямо связан с синтезом НК (Mitsui, Hirata, 1961a). Эти кислоты способствуют усвоению калия, когда находятся в активном состоянии. Усвоение калия связано с рибозным путем, который в свою очередь связан с синтезом нуклеиновых кислот. Такое усвоение калия не связано непосредственно с процессом дыхания, а связано скорее с превращениями нуклеиновых кислот.

Усвоение азота корнями изучалось на фоне различного сочетания азота, фосфора и калия. Наибольшее количество аминного и амидного азота накапливается в корнях при избытке азота; добавление в питательную смесь фосфора или калия снижает содержание аминокислот и особенно амидов; так, например, глутамин вовсе исчезает. При питании на пол-

ной питательной смеси (НРК) появление свободных аминокислот также тормозится и содержание аспарагиновой кислоты, серина, лейцина, аргинина и тирозина снижается, а глютамин не образуется вовсе. При этом в наибольшем количестве образуются метионин, аргинин, аланин, аспарагиновая и глютаминовая кислоты и глицин.

Добавление уксусной кислоты с меченым углеродом (C^{14}) показало, что этот углерод входит в состав аспарагиновой и глютаминовой кислот, глицина и серина. Следовательно, эти аминокислоты возникают в двух циклах органических кислот.

Таким образом, усвоение азота, особенно в начальной фазе, не только связано с дыханием, но идет одновременно с ним (Mitsui, Kumasawa, Ueda, 1961).

Таков физиологический характер связи между дыханием и усвоением минеральных элементов.

Дыхание поставляет корням не только энергию в виде химических соединений, но создает и физические условия для усвоения корнем минеральных элементов; одним из таких физических условий является окислительно-восстановительный потенциал (ОВП), который направляет движение ионов к поверхностному слою плазмы. В молодых клетках он весьма низок по сравнению со старыми. Следовательно, вещества, повышающие окислительно-восстановительную способность в тканях, удлиняют молодость тканей, органов и организма в целом. Воздействие веществами, которые сдвигают ОВП, изменяет отношение корня к окружающей его среде. Например, введение в корни ауксина и других ненасыщенных (с двойными связями) соединений способствует росту и образованию новых корней.

На основе модельных опытов с железом и его комплексами с добавкой органических кислот сделан вывод, что ОВП корней определяется железом. Все физиологические процессы, связанные с усвоением корнями минеральных элементов, усиливаются при низком ОВП. В этих случаях он изменяется от разных причин, и главным образом от действия ферментов; например, ОВП ацетил КоА = -412 мв; НАД = -320 мв; ФАД = -200 мв; цитохрома v = -40 мв; аскорбиновой кислоты = $+166$ мв; цитохрома a = $+290$ мв и цитохромоксидазы = $+800$ мв. Такой широкий диапазон окислительно-восстановительных возможностей позволяет молодым корням использовать в процессе дыхания разнообразные минеральные элементы.

Интенсивная деятельность корней связана с их молодостью. Все эти процессы происходят в поверхностных слоях протоплазмы молодых клеток физиологически активной зоны корня. В этом участке корня происходит и восстановление NO_3^- .

Необходимый ОВП поддерживается физиологически активным участком корня за счет кислорода, который поступает сюда из надземных органов. То, что этот процесс имеет место у взрослых растений, было доказано разными путями.

В почве, затопленной водой, кислород полностью отсутствует, не считая пограничного с водой слоя толщиной в 1—2 мм, где он образуется в результате жизнедеятельности водорослей. Следовательно, корни, находящиеся в пахотном горизонте, могут получать кислород только от растения. Если в почву при набивке сосудов заделать железные пластинки, то на них можно получить отпечатки корней. При избыточном содержании кислорода корни, соприкасающиеся с пластинкой, должны оставлять отпечатки в виде ржавчины, а при недостатке кислорода железо восстанавливается и вместо ржавчины будет возникать черный налет. В опыте, при достижении фазы кушения, растения погружались в воду и находились в ней 6 дней, после чего извлекались для определения последствием прекращения фотосинтеза в надземных органах. Оказалось, что растения, залитые водой в начале, середине и конце фазы кушения, одинаково реагировали на погружение в воду. Корни затопленных растений легко отделялись от железной пластинки и оставляли на ней светлый след, а сами корни приобретали черную окраску. Растения же, залитые слоями воды толщиной в 10 и 35 см, но частично остающиеся в воздухе, давали отпечатки рыжего цвета на черной железной пластинке. Следовательно, в фазе кушения корни не испытывают недостатка в кислороде (Erygin, 1965).

Тот факт, что кислород проникает в корни из надземных органов, был доказан учетом кислорода в самих корнях. У основания придаточных корней аэренхима содержит 9—14% кислорода, а в физиологически активной зоне только 2—8%. В молодом участке корня используются значительные количества кислорода; концентрация его заметно уменьшается. Если на средней части корня между основанием и верхушкой частично удалить эпидермис, то содержание кислорода в верхушке корня заметно падает в результате выхода его из корня в окружающую среду. Следовательно, кислород воздушных полостей постоянно возобновляется, а его количество зависит от интенсивности фотосинтеза.

В искусственных условиях при пропускании через питательную смесь N_2 корни риса не испытывают угнетения, так как содержание O_2 в воздушных полостях при этом практически не уменьшается (Raalte, 1940). Продувание питательной смеси азотом, метаном и углекислотой не угнетает рост и жизнедеятельность корней (Vlavis, Davis, 1944). Наоборот, пропускание воздуха с избыточным количеством O_2 , т. е. больше 10%, тормозит рост корней (Malavolta, 1954). Выращивание риса в водных культурах при пропускании через питательную

смесь на протяжении вегетации таких газов, как CO_2 , N_2 , H_2 и CH_4 , а также воздуха, заметно не снижает жизнедеятельность корней. Воздух, CH_4 и молекулярный азот действуют на корни одинаково; несколько снижается рост корней под действием H_2 и CO_2 , что отражается на весе целых растений (Cifferrì, 1952).

Таким образом, корни способны окислять и обезвреживать H_2 и CH_4 , которые из питательной смеси проникают в воздушные полости и не сдвигают их ОВП, т. е. эти восстановленные продукты не угнетают деятельности корней. Объясняется это тем, что корни способны к окислению не только в пределах своих клеток, но и за их пределами, в среде, окружающей кончики корешков. Образование таких окисленных зон вокруг корня впервые обнаружил Машковцев (1934). Восстановленные почвенные продукты обычно окисляются в ризосфере, куда привлекаются рисом аэробные микроорганизмы, живущие за счет кислорода, доставляемого физиологически активной зоной корня (Raalte, 1940). Следовательно, корни риса находятся в условиях относительно высокого ОВП, во всяком случае более высокого, нежели сама почва.

Наблюдения за ОВП на поверхности корня и в тонком слое почвы, прилегающей к нему и за его пределами, показали, что разность потенциалов иногда достигает 500—650 мв (Неунылов, 1961). Такой потенциал не остается постоянным, так как он зависит от интенсивности подачи кислорода и интенсивности восстановительных процессов в окружающем субстрате. От них зависит и толщина окисленной корнем зоны и возможность привлекать аэробную микрофлору, а следовательно, и условия поглощения минеральных элементов. Таким образом, ОВП играет важную роль в усвоении минеральных элементов, так как он способствует их мобилизации в прикорневой зоне. Например, NH_4^+ в восстановленной части почвы постоянно передвигается в сторону зоны, окисленной корнем; здесь он может окисляться и содержание NH_4^+ поддерживается на низком уровне, что способствует перемещению NH_4^+ к этому участку почвы.

Связанные формы азота имеют наивысшую степень восстановленности при $E_h = -550$ мв; это относится к иону NH_4^+ , который может превращаться в $\text{NH}_3 + \text{H}_2$, а ион NO_2^- при $E_h = -480$ мв, взаимодействуя с H_2O , превращается в газ NO и 2OH^- . Остальные соединения азота восстанавливаются при положительных значениях E_h . Фосфор во всех его кислородных соединениях восстанавливается при отрицательных значениях E_h , а именно от -40 до -1820 мв. PO_4^{3-} с водой при $E_h = -1050$ мв образует $\text{HPO}_4^{2-} + 3\text{OH}^-$; это и является

причиной отрицательного действия фосфорных удобрений после фазы всходов. В этих условиях рис не может изменить Eh почвы в сторону, благоприятную для своей жизнедеятельности. То же происходит и с другими восстановленными формами минеральных элементов: S^{2-} , Fe^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} . Последний имеет весьма широкий диапазон окислительно-восстановительной реакции; например, Mn^{4+} отдает 2 электрона и превращается в Mn^{2+} при $Eh = (1840 \text{ мв, а } Mn^{2+} \text{ превращает-}$ ся в Mn при $Eh = -1100 \text{ мв}$.

Физиологически активная зона корня вследствие быстрого роста не всегда находится в окисленной почве, окружающей корень; она может соприкасаться и с восстановленными участками почвы. Это не будет отрицательно сказываться на растущей активной части корня, потому что он сам в этих участках имеет Eh с низкими значениями. Здесь же поступают такие восстановленные формы, как NH_4^+ .

Из всего сказанного следует, что Eh многих реакций, происходящих в ризосфере, обогащает активную часть корня энергией, которая используется рисом для усвоения минеральных элементов. Однако непосредственное участие ОВП в поступлении минеральных элементов в корень еще не расшифровано, поэтому описанный механизм является одним из возможных способов усвоения корнями минеральных элементов. Такая взаимосвязь корня с окружающей средой подтверждается наблюдениями за газами, образующимися в почве. При затоплении в ней образуются H_2 и CH_4 , а в почве, где растет рис, эти газы не выделяются (De, Digar, 1955).

Не менее интересным является изучение процесса окисления, которое происходит вокруг физиологически активной части корня за счет поступающего туда O_2 . Образование в этой зоне различного рода окислов сопровождается освобождением энергии, также участвующей в усвоении минеральных элементов. Все эти виды окислительно-восстановительных реакций несомненно связаны с усвоением минеральных элементов уже потому, что интенсивность дыхания корней, залитых водой, значительно ниже, чем у корней во влажной почве. Таким образом, корни риса при затоплении вовлекают окружающую среду в сферу своей жизнедеятельности, используя как химические реакции, так и микрофлору ризосферы, влияющую на ОВП почвы. В результате этого в почве, в которой растет рис, возникает своеобразный окислительно-восстановительный режим. Измерение его показало, что ОВП почвы на протяжении вегетации изменяется в широких пределах (табл. 158; Шарпапов, 1960).

Наиболее восстановлена почва в период наибольшей активности корневой системы риса. В эти фазы вегетации корни могут весьма сильно снижать ОВП почвы (например, в

верхнем горизонте почвы, где размещается основная масса корней, $E_h = +181$ мв, а без корня $E_h = +118$ мв). В более глубоких слоях почвы, где корней было мало, E_h был равен соответственно +165 и +143 мв. Таким образом, чем больше корней риса находится в почве, тем сильнее изменяет она свои свойства.

Актуальная кислотность (рН) также отражается на усвоении минеральных элементов; многие считают, что в кислой среде создаются условия, благоприятные для потребления анионов, в щелочной — катионов. Однако такое представление не всегда соответствует действительности.

Таблица 158
ОВП и актуальная кислотность в почве на протяжении вегетации риса

Фазы вегетации	E_h , мв	рН
Всходы; 1 лист . . .	+127	7,8
Всходы; 3 листа . . .	+17	8,2
Кущение	-33	8,6
Выметывание	-53	8,6
Созревание	+33	8,1
Уборка	+277	7,6

В водных культурах, независимо от характера питательной смеси, корни риса резко снижают рН среды; например, растения в фазе цветения за трое суток укисляют питательную смесь от рН 5 до рН 2,5 (Jacobson, 1925). Поэтому рис выращивают обычно при частой смене питательной смеси в зависимости от количества растений на 1 л раствора.

Для получения наибольшего веса растений делались попытки определить оптимальную актуальную кислотность и даже разрабатывались приемы для регулирования рН почвы для того, чтобы тем самым повышать ее плодородие.

Оказалось, что оптимальное значение рН почвы для всходов риса равно 5,0—7,0, т. е. близко к нейтральному (Kimura, 1931). Рост корней в кислой среде прекращался при рН=4,9, а в щелочной при рН=8,4 (Mitra, Phunkep, 1929; Kawashima, 1939). При выращивании до полного созревания на питательной смеси наилучший прирост корней наблюдался при рН=4,0—5,5 (Shibuya и др., 1938); по другим данным, корни риса могут давать наибольший прирост корней и при рН=6,6—6,9 (Aso, 1932). Оптимальной актуальной кислотностью

характеризовались и более щелочные питательные смеси; если судить по приросту целого растения, эти величины находились в пределах $pH=6,6-7,0$ (Dastur и др., 1938) и $pH=6,8-7,2$. В текучих растворах величины оптимального pH повышались до $8,0-9,0$ (Шутов, Кара-Мурза, 1932). Таким образом, в питательных смесях обнаруживаются значительные различия в величинах актуальной кислотности для корней риса; это значит, что рис может произрастать в широком интервале значений pH . Доказательством этого могут быть данные (Kagunakar, Daniel, 1950), согласно которым величина урожая риса не зависит от почв с различной актуальной кислотностью в пределах $pH=4,4-8,7$. По данным ряда исследователей, этот диапазон еще шире; удалось наблюдать удовлетворительное произрастание риса на почвах с $pH=3,0$ (Deyne, Glanville, 1933), на почвах с $pH=8,5$ (Taylor и др., 1934; Burgiet и др., 1950) и даже с $pH=8,7$. Последняя величина характерна для типичных рисовых почв Бирмы, на которых получают весьма высокие урожаи риса (Belgrave, 1931).

Способность риса произрастать в почвах, столь различных по своей кислотности, можно объяснить тем, что корень риса меняет свойства окружающей среды. Таким образом, растению безразлично, какую актуальную кислотность будет иметь почва. О том, что pH почвы около корней иное, чем в тех участках, где почва не соприкасается с корнями, уже неоднократно упоминалось (Kagunakar, Daniel, 1950).

Известно, что корни подкисляют щелочную питательную смесь и подщелачивают кислую; в результате этого pH субстрата очень скоро становится близким к $6,2$ (Arggenius, 1922). Установлено, что рис обладает большими резервами для изменения pH субстрата (Dastur, Kalijani, 1934). Под действием риса почва у кисляется, что видно из следующих данных: в фазах прорастания, кушения, трубкования, цветения и созревания pH почвы было соответственно равно $5,77$; $5,54$; $5,41$; $5,38$; $5,48$.

Величина изменений актуальной кислотности зависит также и от буферности почвы.

Рис обладает большими возможностями для создания благоприятных условий вокруг физиологически активной зоны корней: участки корня от корневого чехлика до слоев клеток, расположенных за пределами склеренхиматического цилиндра, выделяют в окружающую среду O_2 , CO_2 и органические вещества. Кроме того, на эту зону оказывает влияние соответствующая прикорневая микрофлора. Если благоприятные условия еще не созданы рисом, то он очень чувствителен к pH среды.

Одно время считалось (Copeland, 1924), что в фазе всходов рис весьма чувствителен к $pH > 7$; объяснялась эта чув-

ствительность тем, что в щелочной среде рису недоступно железо. При появлении большого количества корней для растения в прикорневой зоне создается благоприятная среда, и корни становятся нечувствительными к повышенной кислотности и щелочности субстрата. Этим можно объяснить и тот факт, что очень трудно вырастить рис в небуферных растворах питательных смесей и в песке с такой же смесью. В этом случае не создается прикорневая зона, нужная рису. Исходя из этого следует считать, что рис можно выращивать на любой почве, где создается прикорневая зона, обладающая относительно слабой актуальной кислотностью. В такой обстановке почва легко освобождает необходимые для риса минеральные элементы. При $pH=6,0-6,5$ корни освобождаются от необходимости создавать эту кислотность и используют в большей мере свои энергетические ресурсы для создания мощного растения.

Подводя итоги сказанному о механизме усвоения минеральных элементов, следует помнить, что он представляет собой чисто физиологический процесс. В нем принимают участие дыхание, создающее ОВП растения и актуальную кислотность почвы; создание этих условий способствует проникновению минеральных элементов через протоплазму клеток корня и корневых волосков. Видимо, те же процессы идут и при перемещении ионов из клетки в клетку по толще физиологически активной зоны корня. Только жизнеспособностью корня можно объяснить повышенную концентрацию солей в нем по сравнению с окружающим раствором. Механизм дальнейшего перемещения минеральных элементов по растению остается неясным, хотя и здесь активное участие принимает дыхание и сопутствующие ему явления. Только этим можно объяснить перемещение элементов минерального питания преимущественно в растущие участки, а не к транспирирующим органам.

Закономерности передвижения поступивших в корни минеральных элементов по паренхиме корня станут окончательно ясными тогда, когда при изучении этого процесса будут одновременно учитываться дыхание, фотосинтез и рост в их взаимной зависимости.

ПОГЛОЩЕНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

В почве имеются самые разнообразные минеральные элементы, кроме тех, которые содержатся в почвенных растворах. Изверженные породы, которые осваиваются под рис, содержат мало соединений, доступных корням риса. Это преимущественно кристаллические образования. Среди них есть все необходимые рису минеральные элементы, за исключени-

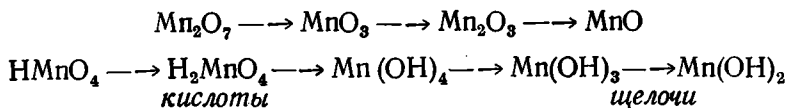
ем азота. Однако они или вовсе не усваиваются рисом или усваиваются очень слабо: если гранит, гипс, апатиты, гнейс превратить в порошок и добавить азот, то вырастить рис на этом субстрате невозможно, несмотря на то, что в этих породах содержатся все необходимые элементы. Это происходит потому, что все нужные растению элементы соединены с кремнекислотой. Такие соли трудно растворимы в воде и поэтому не могут быть использованы корнями в количествах, необходимых для растения. Под действием воды и CO_2 такие соединения разрушаются и в конечном счете образуют соли, растворимые в воде. В дальнейшем, под действием микрофлоры, этот субстрат превращается в первичную почву, в которой поселяются вначале нетребовательные к количеству питательных веществ водоросли и другие низшие растения; только после этого возникает собственно почва, пригодная для произрастания риса.

Там, где под рис осваиваются первозданные породы, не ожидают, когда они естественным путем превратятся в почву. С помощью минеральных элементов и органических удобрений человек создает почву, пригодную для произрастания риса. В настоящее время известно, что и самые лучшие природные почвы не могут обеспечить условия для постоянного получения высоких урожаев; все они должны пополняться элементами, представленными в ограниченном количестве в тот или иной период вегетации. Если к этому добавить, что современные сорта дают урожай в 2—3 раза больше и во много раз требовательнее прежних сортов, то никакая плодородная почва не может удовлетворять их потребности в минеральном питании. К тому же элементы урожая формируются в разные фазы вегетации, т. е. плодородие почвы должно меняться на протяжении вегетационного периода, чего в естественных условиях не происходит. Например, в Приморском крае самая плодородная почва не имеет достаточного количества NH^+ в то время, когда растение находится в фазе всходов, однако в избытке содержит его в фазе трубкования растения; ясно, что для получения высоких урожаев даже на самой плодородной почве необходимо внести удобрение в начале вегетации (Неунылов, 1961).

При затоплении чеков происходит ущелачивание почвенных растворов. Объясняется это тем, что в залитой почве O_2 усваивается вначале из воздуха, а затем из органических и минеральных соединений. В результате появляются новые химические соединения, преимущественно основного характера. Это видно из следующих примеров. Все необходимые рису минеральные элементы соединяются с O_2 и обладают способностью образовывать перекисные соединения; к ним относятся KO_3 ; KO_2 ; CaO_2 ; Mn_2O_7 ; P_2O_6 ; SO_4 ; NO_3 ; $\text{HO}(\text{OH})\text{FeO} \cdot \text{OFe}(\text{OH})(\text{OON})$; $\text{MgO} \cdot \text{H}_2\text{O}$ и др. Их водные

растворы образуют кислоты, что и обуславливает относительно кислые свойства почвы.

В анаэробных условиях, которые наступают вслед за затоплением, такие соединения по разным причинам теряют O_2 . В результате раскисления эти элементы приобретают щелочные свойства. Потерю кислорода и появление щелочных свойств можно проследить на примере превращения одного и того же элемента:



Итак, минеральные элементы принимают активное участие в изменении актуальной кислотности почвенного раствора при затоплении.

Органическое вещество в залитой водой почве подвергается воздействию микроорганизмов как аэробных, так и анаэробных; в результате этого вначале образуются продукты неполного распада, преимущественно в виде органических кислот. Среди них еще 30 лет назад на рисовых почвах были обнаружены масляная, молочная, уксусная, муравьиная и щавелевая кислоты. Они несколько тормозят ущелачивание почвенного раствора, а если почва богата органическим веществом могут даже укислять его. Если разрушение органического вещества продолжается, то происходит минерализация, вследствие чего образуются CO_2 ; CH_4 ; NH_3 ; SO_3 ; P_2O_4 , из которых сера и фосфор могут восстанавливаться и участвовать в ущелачивании. Это одно из важнейших свойств органических удобрений, положительно действующих на рис.

Таким образом, рисовые почвы, теряя при затоплении O_2 , подщелачиваются минеральными соединениями почвы и продуктами распада органических веществ. Это и создает специфическую среду для риса и микроорганизмов, обитающих в почве при затоплении.

Известно также и то, что затопленная почва теряет структуру, что улучшает обстановку для произрастания риса. Например, агрегаты почвы монокультурного участка повышают урожай риса на 15—20% с уменьшением диаметра почвенных частиц в пределах от 5,0 до 0,25 мм. Если же эти агрегаты с разным диаметром растереть до такого состояния, когда диаметр частиц станет равным 0,25 мм, то урожай на таких почвах становится одинаковым как при внесении удобрений, так и без них (Натальин, 1955). В производстве широко распространена усиленная обработка почвы перед пересадкой и после нее. Во всех случаях разрушение структуры почвы и распыление всегда приводит к повышению урожая риса.

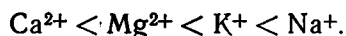
Поглотительная способность почвы, пригодной для риса,

является обязательной для предотвращения вымывания солей в связи с затоплением.

Процесс усвоения рисом труднорастворимых и адсорбционно поглощенных минеральных элементов еще не изучался. Почвы, пригодные для рисосеяния, изучены не достаточно полно. Поэтому следует уделить особое внимание вопросу о взаимоотношениях незатопленной почвы и растения (Ратнер, 1950).

В такой почве доступность адсорбционно связанных минеральных элементов разная и зависит не только от субстрата и свойства каждого элемента, но и от самого корня. Например, прочность связи иона с почвой может быть невысокой, если она близка к насыщению; бывает, что почва является даже лучшим источником минеральных элементов, чем раствор с подобной концентрацией. С уменьшением степени насыщенности почвы доступность элементов снижается для каждого из них по-разному в зависимости от особенности коллоидного комплекса, его минерального и органического состава.

Подавление доступности катионов почвы идет в такой последовательности:



Следовательно, Na^{+} слабее других связан с почвой, обладает наибольшей доступностью для растения и подавляет доступность других катионов (например, подавляет усвоение Ca^{2+} сильнее, чем K^{+}). При большом насыщении коллоидов почвы натрием такие катионы, как K^{+} , Mg^{2+} и особенно Ca^{2+} становятся недоступными, а при чрезмерном насыщении эти катионы начинают выделяться из корней в почву. В результате этого возникает два потока катионов: Na^{+} — из почвы, K^{+} , Mg^{2+} , Ca^{2+} — из корня. Такая десорбция происходит очень быстро из корней и несколько позже из надземных органов. Усвоение обменных катионов зависит не только от прочности их связи с почвой, но и от насыщенности корня данным ионом. Чем эта насыщенность больше, тем выше должен быть уровень насыщения им почвы для того, чтобы данный катион мог и дальше поглощаться корнем.

При низкой обеспеченности почвы минеральными элементами насыщенность ими корня поддерживается на низком уровне вследствие постоянного перемещения их в надземные органы. Поэтому адсорбционно связанные элементы энергично поглощаются. К этому нужно добавить, что состояние растения в целом (переход в репродуктивную фазу, старение и т. п.) отражается на способности корней поглощать адсорбционно связанные ионы. Уровень насыщенности в большей мере зависит от состояния растения, чем от свойств почвы. Поэтому задачу определения доступности того или иного элемента нельзя решать без учета состояния растения.

Механизм действия корней на почву состоит из нескольких этапов: смещение рН и Eh в зоне физиологически активной части корня; выделение O_2 , CO_2 , органических соединений, в том числе и ферментов; активирование почвенной микрофлоры и т. п.

По-видимому, основным способ усвоения рисом минеральных элементов — адсорбция. В затопленной почве происходит растворение неорганических запасов, находящихся в удобоусвояемой форме и адсорбционно связанных. Эти ионы поглощаются непосредственно, поэтому для усвоения адсорбированных минеральных элементов растению нет необходимости увеличивать поглощающую поверхность корневых волосков и боковых корешков. Нерастворимые минеральные элементы и более прочно связанные обменные катионы усваиваются путем контакта, при котором корни активно действуют на твердую фазу. В этом случае поглощение происходит таким путем, как это было описано К. А. Тимирязевым: минеральные элементы переходят из твердой фазы почвы в корни, минуя окружающий почвенный раствор. Этот процесс идет при участии корневых выделений. Механизм контактного усвоения минеральных элементов из твердой фазы почвы состоит в том, что физиологически активная часть корня всегда имеет свободный H^+ , способный к обмену.

По данным американских исследователей, катионы перемещаются из одной поглощающей поверхности в другую без участия жидкой фазы. Однако такой способ усвоения мало вероятен в связи с тем, что существование «сухих» мест в почве, засеянной рисом, трудно себе представить. Контактный обмен ионов имеет исключительно важное значение при низкой насыщенности и слабой подвижности необходимого катиона. Но он не имеет преимущественного значения при высокой подвижности этого катиона, когда воздействие корня приводит к обогащению почвенного раствора данным катионом. Контактное поглощение играет важную роль при поглощении необменных ионов. В этом случае корень действует непосредственно на твердую фазу. Наряду с этим в зоне физиологически активной части корня в процесс поглощения минеральных элементов вовлекается микрофлора. Например, если обменным катионом является калий, то в процессе поглощения участвуют бактерии, способные разрушать силикаты.

Итак, сущность контактного поглощения корнями минеральных элементов не исчерпывается явлениями контактного обмена; при усвоении катионов решающее значение принадлежит H^+ угольной кислоты, а при усвоении анионов — органическим выделениям и особенно органическим кислотам. Активность корня имеет исключительное значение при усвоении необменных форм K^+ и Mg^{2+} .

При выращивании риса в почву вносят преимущественно полное удобрение: азот, фосфор и калий. Ниже подробно описывается способ поглощения этих элементов в естественных условиях.

Азот

Минеральный азот почвы представлен окисленной и восстановленной формами, и поэтому исследователи давно интересовались вопросом о том, какая форма используется рисом. Этот вопрос исследовался еще в прошлом столетии и продолжает изучаться в настоящее время. Сравнительное изучение усвоения разных форм азота представляется в следующем виде.

Установлено, что восстановленная форма азота лучше усваивается молодыми растениями; взрослые и старые растения риса одинаково используют обе формы (Kellner, 1884). Исследовалось отношение риса к ионам NH_4^+ и NO_3^- . Показано, что $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ усваивается лучше по сравнению с NaNO_3 (Aso, 1906—1908; Khan и др., 1945; Saeki, 1952). Это объяснялось по-разному. В почве, залитой водой, NO_3^- теряется в процессе денитрификации, и растения испытывают недостаток в азоте, что отражается в первую очередь на содержании хлорофилла, как это видно по возникновению хлороза (Metzger, Janssen, 1928). Наблюдения за содержанием хлорофилла показали, что он синтезируется при разных концентрациях NO_3^- в питательной смеси в значительно меньших количествах, чем при NH_4^+ (Soriano, 1934).

Детальные исследования показали, что хотя окисленная форма азота снижает содержание хлорофилла, но это происходит только в том случае, если азот представлен одной окисленной формой; если же к NO_3^- добавить NH_4^+ , то такая смесь является более благоприятной, чем одна восстановленная форма (Asana, 1945). Сравнение действия NO_3^- и NH_4^+ на фоне $\text{pH}=4,3$ и $\text{pH}=6,3$ показало, что кислая питательная среда снижает эффективность использования NH_4^+ ; возможно, это связано с нитрификацией ($\text{NH}_3 \rightarrow \text{NO}_3$) (Go Van Hang и др., 1960).

Внесение NO_3^- замедляет образование свободных ионов, необходимых проросткам и приостанавливает снижение Eh, обязательное для интенсивной жизнедеятельности корневой системы (Thelin и др., 1934; Matsua, 1954). Изменение pH среды под действием NO_3^- сказывается и на редуктазе нитратов: в пятидневных проростках, на фосфорном буфере, редуктаза проявляет высокую активность при $\text{pH}=5$ и температуре 30°C . В фазе всходов проростки поглощают больше NH_4^+ ;

в фазе кушения и трубкования лучшей становится смесь (NH_4^+ и NO_3^-) в соотношении 3:1; это соотношение является оптимальным при дальнейшей вегетации (Thelin и др., 1934). Следовательно, различие в усвоении двух форм азота сказывается особенно сильно на первых фазах вегетации (Willis, Carrero, 1923).

На основании химических анализов растений и учета ионов, остающихся в питательной смеси, установлено, что рис в начале вегетации усваивает NH_4^+ . С ростом растений усвоение NH_4^+ уменьшается и возрастает потребление NO_3^- , что происходит как при наличии одной соли в растворе, так и при наличии двух солей в полной питательной смеси. Однако лучшее усвоение NO_3^- к старости растения вообще не отражается заметно на величине урожая.

Такое различие в потреблении форм азота объясняется по-разному; одни связывают это явление с быстрым превращением NH_4^+ в аспарагин (Willis, Carrero, 1923); по другим данным, нитраты препятствуют поглощению Fe; некоторые исследователи придают большое значение актуальной кислотности в корнях риса, которая бывает наименьшей у проростков и наибольшей в конце вегетации (Yamagushi, 1935).

Таким образом, NH_4^+ является лучшей формой азота, чем NO_3^- ; там, где в почве нет восстановленной формы азота, рис растет плохо. Поэтому затопление, внесение органических удобрений и другие приемы, способствующие образованию NH_4^+ , благоприятны для роста риса.

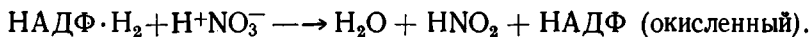
Наряду с этими данными имеются исследования, в которых лучшей формой азота для риса признается нитратная. При выращивании риса на водных растворах с NO_3^- , $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ и NH_4^+ с добавкой Mo, обнаружено, что восстановленная форма снижает урожай по сравнению с окисленной. Причем было выяснено, что NH_4^+ в растениях превращается в NO_3^- ; такая нитрификация рассматривается как процесс обезвреживания NH_4^+ (Malavolta, 1954). Преимущество NO_3^- в виде чилийской селитры перед NH_4^+ наблюдалось и в полевых условиях (Balakrishna и др., 1958). Если удобрение вносится после пересадки, то обе формы повышают урожай одинаково хорошо. Анализируя эти данные, следует принять во внимание, что длина вегетационного периода у разных сортов риса колеблется в пределах 80—320 дней. Восстановление нитратов в почве заканчивается при затоплении в первые 7 дней, особенно с повышением температуры до 35° и при ущелочении среды (Aoki, 1939). Всходы риса восстанавливают NO_3^- хуже, чем ячмень; это, видимо, связано с микрофлорой. При затоплении NO_3^- восстанавливается в NO_2 , ядовитой в concentra-

ции 2—5 г/л, а в дальнейшем в N_2 (Metzger, Janssen, 1928). Внесение в вегетационные сосуды H_2O_2 в количестве 0,1% снижало урожай.

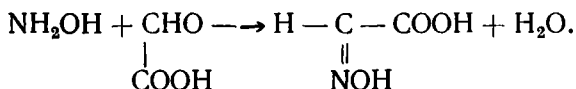
Итак, обе формы азота доступны и усваиваются корнями риса, так как окисленная форма в корнях легко восстанавливается. Процесс восстановления протекает, вероятно, в такой последовательности:



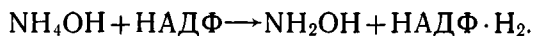
Этот процесс катализуется ферментами, переносящими водород (H_2). Нитратредуктаза переносит H_2 с восстановленной НАДФ· H_2 по схеме:



Гидроксиламин имеет большое химическое сродство с карбонильными соединениями. Основным таким соединением является щавелевоуксусная кислота, которая дает оксим, восстанавливающийся в аспарагиновую кислоту. Гидроксиламин акцептирует и глиоксилевую кислоту, дающую оксиаминоуксусную:



Образование гидроксиламина может идти и другим путем, например:



Катализирует эту реакцию гидроксиламинредуктаза.

Обнаружение этих ферментов доказывает, что окисленные формы азота восстанавливаются тем путем, который был впервые описан Д. Н. Прянишниковым:



Основной путь ассимиляции минерального азота идет при участии NH_3 , который в воде образует гидрат окиси аммония (NH_4OH). Таким образом, азот находится в воде в следующих соединениях:



90% NH_3 находится в воде в форме NH_4OH . В том случае, если появляется кислота, которая связывает гидроксил, образуется соль с ионом аммония и равновесие сдвигается вправо. При реакции кислоты с NH_3 образуется соль. Из этого видно, что до того, как NH_3 превращается в аминную группу, он находится в почве преимущественно в виде иона NH_4^+ .

Вхождение азота в органические соединения происходит в процессе аминирования. Чаще аминируются α -кетокислоты;

это «ворота», через которые минеральный азот входит в органические соединения.

Простейшая α -кетокислота — глиоксилевая:



глицин

Из этих реакций видно, что аминокислота образуется не сразу: промежуточным продуктом была иминокислота, в которой азот образует иминную группу $=\text{NH}$. Для превращения ее в аминную необходимо присоединить H_2 . В связи с этим прямое аминирование называют восстановительным аминированием. Таким путем пировиноградная кислота превращается в аланин, щавелевоуксусная — в аспарагиновую, а α -кетоглутаровая в глутаминовую кислоты. Этот процесс и есть первичный синтез аминокислот. Однако не все аминокислоты образуются аминированием; например, оксикислоты, взаимодействуя с аммонийными солями путем перегруппировки, тоже дают аминокислоты:



Местом первичного синтеза являются корни и листья; причем в последних интенсивность процесса в 10—15 раз ниже. Связано это с тем, что корни растут постоянно и к ним постоянно притекает большое количество углеводов. Здесь восстанавливается окисленная форма азота, здесь же восстановленная форма соединяется с органическими кислотами и образуются аминокислоты.

Ассимилирование NO_3^- и NH_4^+ происходит под влиянием энергии, возникающей в анаэробной и аэробной фазах дыхания. Поэтому важная роль в усвоении азота корнями принадлежит фосфору. Недостаток его тормозит переработку глюкозы и фруктозы, так как они не могут активироваться в анаэробной фазе. Это, в свою очередь, приводит к тому, что корни не обогащаются кетокислотами и аминирование не происходит; при этом поступивший в корни минеральный азот перемещается в листья без переработки. При достаточном количестве кетокислот NH_4^+ используется при первичном синтезе аминокислот; часть их остается на месте, а другая перемещается в надземные органы вместе с излишком аммонийных ионов. В соке, который выходит из корня, больше половины азота представлено органической формой. Та же часть аминокислот, которая остается в корне, используется при образовании белков вновь возникающих клеток кончиков корешков. Разумеется, аминокислот, возникших при аминировании кетокислот, недостаточно, чтобы синтезировать белок.

Остальные аминокислоты образуются при переаминировании, когда группа HNH_2 из первичной аминокислоты переносится на органические кислоты.

Внешняя среда заметно влияет на интенсивность первичного синтеза и, следовательно, на аминокислотный состав. Например, низкая температура неодинаково тормозит синтез аминокислот: одни из них сразу же перестают синтезироваться, синтез других продолжается. Коротковолновая радиация способствует образованию аминокислот в силу того, что синие лучи активируют трансминазы, которые переносят группу (HNH_2) на кислоты (например, глутаминовая кислота + глиоксиловая кислота \rightarrow α -кетоглутаровая + глицин).

Азот в почве помимо минеральных форм представлен и органическими соединениями в виде аминокислот. Особенно много такого азота появляется после внесения минеральных удобрений, которые используются не только рисом, но и микрофлорой. В почве, обогащенной удобрениями, микроорганизмы размножаются очень быстро.

Внесение концентрированных азотных удобрений на затопленной почве менее эффективно, чем на суходоле, что объясняется их денитрификацией (Мицуи, 1960). Однако до сих пор нет глубоких исследований, посвященных деятельности микроорганизмов в почвах, занятых посевами риса.

В почве, залитой водой, аэробные микроорганизмы весьма жизнедеятельны вследствие аэрирования ее корнями риса и водорослями (Машковцев, 1934; Кононова, 1936; Сорокина, 1946).

В анаэробных условиях почвы возникает другая микрофлора. В большей степени почва заселяется в первый месяц затопления; к концу вегетации содержание анаэробов уменьшается (Чулаков, 1957). Максимально плотный зоопланктон отмечается в июне, когда растение находится в фазе кушения, поэтому гидробиологические процессы заметно отражаются на величине урожая (Мухамедов, 1951). Кислородный режим слоя воды в зависимости от ее прозрачности колеблется в пределах 2—10 мл O_2 на литр воды. Днем вода пересыщена кислородом (Вейсинг, 1939). Водоросли размножаются в воде, заливающей удобренную почву, и от посева риса до кушения пользуются азотом и переводят его в органическую форму. Определение аминокислот в почве, в которую были внесены минеральные формы азота, показало удивительно большое количество аланина, аспарагиновой и глутаминовой кислот, валина, триптофана, серина и глицина, которых нет в неудобренной почве. В какой мере усваивается азот этих аминокислот? При изучении способности риса пользоваться этими веществами было установлено, что его корни лучше усваивают аланин, аспарагин, серин, гистидин, глицин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты, чем сернокислый

аммоний и мочевины. Рис не поглощает валин, лейцин, фенилаланин, а метионин даже ядовит для его корней (Shimoda, 1960).

Наряду с этими соединениями рис в огромных количествах поглощает углерод в виде CO_2 , причем потребление углерода идет как при $\text{pH}=8,3$, когда в питательной смеси находится KHCO_3 , так и при $\text{pH}=4,0-6,0$, когда раствор насыщается CO_2 (Overio, 1938). Доказательством того, что углерод поглощается корнями, послужил опыт, когда углерод метили и давали в виде $\text{K}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$ и $\text{BaC}^{14}\text{O}_3$. Оказалось, что CO_2 усваивалась и перемещалась по корням в большом количестве. Видимо, в тех случаях, когда внесены органические удобрения, в растение риса через корни попадает около 30% потребляемой CO_2 (Borasio, Cetini, 1954).

Местом усиленного синтеза белков являются меристематические ткани корней и листьев. Основная масса этой ткани образуется на протяжении фазы кушения и трубкования, что для наших сортов риса продолжается 40—50 дней. После цветения азот не усваивается в заметных количествах потому, что к этому времени растет только зерновка, которая содержит значительно меньше азота, чем вегетативные органы в молодом возрасте.

Энергичное поглощение азота из почвы начинается сразу же после пересадки растения в июле и нарастает до полного формирования метелки; затем, когда метелка удлиняется и выходит из влагалища, поступление азота в растение резко снижается и в момент цветения рис усваивает столько азота, сколько поглощал до пересадки. Практически больше 80% азота усваивается до цветения. Эти старые сведения подтвердились и в более поздних работах. Правда, в новейших исследованиях (Такака и др., 1959; Такака, 1965) интенсивность поглощения связывается не с ростом органов, а с длительностью вегетации после пересадки. Оказалось, что наибольшее количество азота усваивается на 3—5 недель после пересадки, причем усвоение азота прекращается у одних сортов сразу после цветения, а у других при созревании. Это значит, что зерновки риса накапливают белки преимущественно за счет азота самого растения, т. е. азота, усвоенного до цветения. В связи с тем что в фазе кушения происходит образование боковых побегов и заложение метелки, снабжение риса азотом в этот период вегетации является обязательным. Между числом побегов и концентрацией аммония существует следующая зависимость: во время роста боковых побегов содержание обменного NH_4^+ меньше, чем 1 мг на 100 г сухой почвы, не вызывает кушения, а при 2 мг оно происходит весьма вяло. Содержание такого количества азота в почве позволяет рису усваивать его со скоростью около 2 мг N в сутки на 1 г сухого вещества (Kiuchi и др., 1961). Эти наблюдения совпа-

дают с результатами опытов на водных питательных смесях (Kiuchi и др., 1960). Число боковых побегов резко возрастает при поглощении большего количества азота. Наиболее успешно рис кустится при концентрации азота выше 2 мг, а при 4 мг кущение идет достаточно интенсивно.

Азотное удобрение ведет себя в разных почвах неодинаково; при внесении в торфянистую почву, обладающую высокой катионообменной емкостью, азот находится в водорастворимой форме, а в песчаной, обладающей низкой катионообменной емкостью, адсорбируется слабо. На таких почвах азот поглощается лучше, чем на глинистой, содержащей мало водорастворимого NH_4^+ . Установлено, что в начале вегетации водорастворимый NH_4^+ поглощается легче, чем обменный, так как такой азот быстро исчезает из почвы. Поэтому значение водорастворимого NH_4^+ весьма велико в первой половине вегетации, когда закладываются боковые побеги.

Содержание азота не оказывало влияния на продуктивность метелки (Kiuchi и др., 1960). Для того чтобы установить причины такого явления необходимо знать, что формирование метелки происходит очень рано, в начале фазы кущения, когда у сортов с длиной вегетационного периода около 100—110 дней появляется пятый лист. В этот период начинается биохимическая подготовка к превращению вегетативного конуса в генеративный (Ерыгин, Алешин, 1958). Если почву обогащать азотом так, чтобы различие между дозами по азоту сохранялось до конца вегетации, то на почве, где имелось больше азота, растение образует более продуктивную метелку. Это видно из данных табл. 159 (Фенелонова, 1962).

Число колосков на метелке увеличивалось на почве с большим содержанием азота за счет увеличения элементов метел-

Таблица 159

Влияние доз азота на продуктивность метелки главного побега

Сорт риса	Дозы азота	На метелке число			
		узлов	веточек порядка		колосков
			первого	второго	
Дубовский 129	0	7,2	7,6	4,8	50,6
	2	7,5	10,3	11,5	86,0
	4	6,8	10,4	15,5	99,0
Краснодарский 3352 . .	0	7,1	7,8	5,0	47,8
	2	8,1	10,0	9,5	82,1
	4	8,1	10,5	10,1	84,5

ки. Сернистый аммоний, поступивший в надземные органы, способствовал увеличению числа узлов, веточек первого порядка и особенно сильно веточек второго порядка. Это и привело к заметному повышению продуктивности метелки, причем продуктивность разных сортов повышалась неодинаково. В среднем при большом содержании азота в почве продуктивность метелки увеличивается почти вдвое.

Чтобы выяснить влияние азота на продуктивность метелки, азот вносился во время прохождения фазы кушения и отдельно во время трубкования. Результаты наблюдений за изменением продуктивности метелки представлены в табл. 160 (Фенелонава, 1962).

Таблица 160

Влияние азота на продуктивность метелки

Азотное удобрение было на протяжении	На метелке число			
	узлов	веточек порядка		колосков
		первог	второго	
<i>Дубовский 129</i>				
Всей вегетации	7,6	10,4	10,4	78,5
Фазы кушения	7,0	9,8	11,6	90,2
Фазы трубкования	6,5	6,2	5,7	48,1
<i>Краснодарский 3352</i>				
Всей вегетации	8,4	9,7	8,3	71,5
Фазы кушения	8,0	10,0	13,0	91,4
Фазы трубкования	7,2	7,3	10,3	62,2

У обоих сортов наибольшее число колосков образовалось на метелке при внесении азота в начале фазы кушения, т. е. задолго до дифференциации конуса нарастания. Причем и здесь повышение продуктивности метелки происходит преимущественно за счет веточек второго порядка. Оказалось, что внесение удобрений под сорт с длинным вегетационным периодом привело к большему эффекту. Это связано с тем, что при внесении удобрения под четвертый лист у этого сорта еще не начал возникать генеративный конус, а у скороспелого сорта этот процесс уже начался; следовательно, скороспелый сорт не был снабжен азотом своевременно и в достаточном количестве.

Внесение азота на время фазы трубкования было самым неэффективным; причиной этого была необеспеченность рас-

тения азотом в период биохимической перестройки конуса нарастания. Азот действовал при этом на уже обособившиеся веточки; они становились более мощными, но число их совсем не увеличивалось или увеличивалось очень слабо. Следовательно, обогащение метелки колосками может происходить от действия азота только в том случае, если азот вносится до дифференциации конуса нарастания, т. е. на третьем этапе органогенеза, за 10—15 дней до дифференциации конуса, в момент появления 5—6 листа с пластинкой.

В настоящее время для полевых условий не разработаны агротехнические приемы, которые были бы направлены на увеличение числа колосков на метелке. Продуктивная метелка получается в том случае, если внесено избыточное количество удобрений; при этом часть удобрений усваивается микрофлорой, а другая — рисом.

В полевом опыте азотное удобрение в виде сернокислого аммония вносилось из расчета 30 кг действующего начала на гектар; оно разбрасывалось вручную в то время, когда растения находились в возрасте четырех листьев; при такой подкормке метелка обогащалась веточками второго порядка и колосками; урожай повысился с 36,2 до 44,5 ц с гектара.

Итак, в полевых условиях можно повышать урожай внесением азотной подкормки для формирования продуктивной метелки; помимо этого такая подкормка увеличивает число метелок на единице площади.

Главным симптомом недостатка азота является остановка роста и слабое кущение. Рис кустится во много раз сильнее, чем другие культурные злаки; поэтому наличие стеблей без бокового побега или появление только одного побега является явным признаком недостатка азота. Цвет листьев также может быть использован для контроля за азотным питанием: оранжево-желтый цвет нижних листьев, желто-зеленый средних и верхних указывают на недостаточное снабжение растений азотом. Об этом же свидетельствуют малая длина и жесткость верхних листьев.

Фосфор

Фосфор, как и азот, находится в почве в минеральной и органической формах. Доступные формы минерального фосфора представлены ортофосфорной кислотой. Однако она присутствует в почве преимущественно в виде линейных полимеров, иногда высокого молекулярного веса. Эти соединения отличаются от обычных тем, что обладают большими запасами энергии подобно тому, как и некоторые формы фосфорорганических соединений. Линейные полимеры делятся на две фракции по растворимости в воде. Полифосфаты с 3—7

мономерами легко растворимы, а с 70—85 мономерами не-
растворимы. Если связь $\begin{array}{c} \text{=} \\ \diagup \quad \diagdown \\ \text{P} - \text{O} - \text{P} \\ \diagdown \quad \diagup \\ \text{=} \end{array}$ является макроэрги-
ческой, то крупные полифосфаты обладают огромными запа-
сами энергии и являются весьма концентрированными источ-
никами фосфора.

Итак, ортофосфорная кислота занимает весьма скромное место в почве, как источник фосфора, а свойства минераль-
ных полифосфатов на полях, засеянных рисом, еще не изуча-
лись. Особенности фосфорных удобрений изучены недостаточ-
но, хотя суперфосфат уже больше 100 лет считается наилуч-
шим удобрением.

Это объясняется, видимо, тем, что слабо изучена роль
анионов в питании риса вообще и обменных реакциях в част-
ности. Например, действие PO_4^{3-} на корни остается неяс-
ным. Имеются наблюдения, в которых установлено прямо отри-
цательное действие PO_4^{3-} по сравнению с SO_4^{2-} и Cl^- .
Например, PO_4^{3-} тормозит разрастание боковых почек и
тем самым снижает кустистость и величину урожая риса за
счет снижения числа метелок на единице площади. Задержи-
вается выметывание и снижается число колосков в метелке.
В конечном счете сырой вес целого растения становится отно-
сительно низким (Fujiwara, 1961).

Отрицательное действие фосфора обнаруживается и при
выращивании риса в питательной смеси. Например, наиболее
благоприятными в молярных концентрациях 1,0:1,5:1,5:4,0
будут соли KH_2PO_4 ; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; MgSO_4 . Равноцен-
ными в питательной смеси для риса являются соли Na_2HPO_4 ;
 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$; KCl , вносимые в соотношениях 0,5:7,4:10 М.
Таким образом, фосфор должен присутствовать в субстрате
в меньшем количестве по сравнению с азотом, калием и дру-
гими макроэлементами.

Условия затопления заметно отражаются на усвоении ри-
сом минерального фосфора.

Затопление повышает использование рисом фосфора из
монофосфата кальция по сравнению с использованием этого
элемента в условиях увлажненной и подсушенной почвы в та-
ких соотношениях по величине урожая: 2,0:1,6:0,5 (Cassidy,
Singh, 1956). При выращивании на суходоле у риса возника-
ет хлороз; если же эту почву залить водой, то хлороза не от-
мечается. Повышенные дозы фосфора снижают активность
каталазы, которая всегда выше на затопленной почве.

Наличие сероводорода в среде, окружающей корни, за-
метно отражается на усвоении фосфора. С увеличением кон-
центрации H_2S поглощение и передвижение фосфора по рас-
тению ослабевает. При больших концентрациях сероводорода

фосфор даже выделяется из корней в почву. При внесении через листья фосфор накапливается в стеблях и метелке и не перемещается в корни (Окаjита и др., 1956).

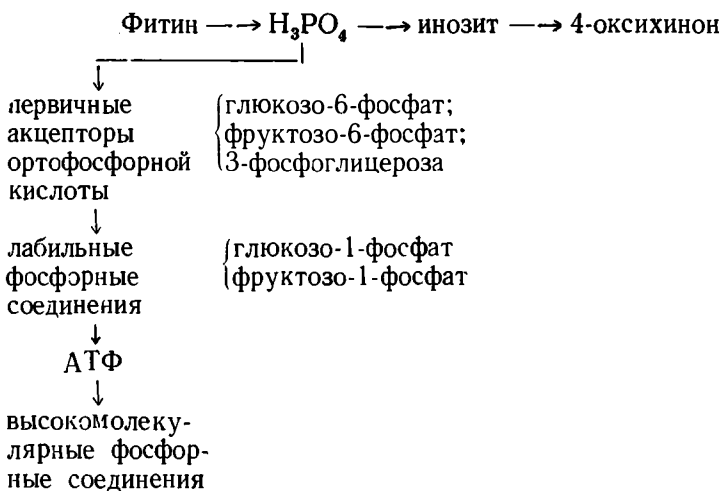
Усиление аэрации корневой системы уменьшает потребление фосфора и всех минеральных элементов и тем самым снижает урожай зерна.

Оптимальной температурой усвоения фосфора считается 30°; отклонения до 20 и до 37° снижают потребление минеральных удобрений.

Поглощение фосфора из минеральных удобрений в 2—4 раза меньше, чем из органических (Вгown и др., 1955). О лучшем усвоении фосфора из органических удобрений по сравнению с минеральными известно давно (Бушуев, 1914).

Количество органического фосфора в зависимости от типов почв колеблется от 30 до 90%. Установлено, что в состав органического фосфора входят нуклеопротеиды, фосфатиды и фитин. Видимо, в почве находятся все те формы фосфора, которые встречаются в корнях риса, микробах и микрофауне, населяющей залитую водой почву. Считается, что в почве много нуклеиновых кислот и что они являются источником фосфора для риса. На почвах с разным содержанием нуклеиновых кислот и фитина фосфор заметно поглощается рисом, причем нуклеиновые кислоты усваиваются быстрее и в большем количестве, чем фитин. Видимо, это связано с тем, что и в самом растении количество нуклеиновых кислот превышает количество фитина. Одновременно снижается количество фосфатидов и нуклеопротеидов, а количество минерального фосфора увеличивается. Это отражается отрицательно на продуктивности растения: такие дозы фосфора снижают урожай.

Превращение фитина представляется в следующем виде:



Таким образом фосфор освобождается из органических соединений и сразу усваивается.

При недостатке фосфора в корнях и надземных органах уменьшается количество глютаминовой кислоты, а количество глутамина и аспарагина увеличивается; количество других аминокислот не изменяется. Глутаминовая кислота стимулирует рост корней и боковых корешков, так как содержание ингибиторов (геосцин, геосциамин) при этом падает.

Состояние фосфора в почве, залитой водой, характеризуется тем, что он растворяется в очень кислой и щелочной средах; а в интервале $pH=5-7$ он почти нерастворим (Аоки, 1941). Растворимость в щелочной среде объясняется тем, что, когда в этих условиях почву заливают водой, происходит интенсивный обмен OH^- воды с PO_4^{3-} почвенных соединений. К числу последних можно отнести и фосфат железа; при усвоении такого фосфора на поверхности корней обычно образуется бурый налет окисного железа. Появление растворимого фосфора обусловлено обменными реакциями.

Наряду с действием щелочной воды корни риса сами активно растворяют труднорастворимый фосфор путем создания весьма кислой среды вблизи физиологически активной корневой зоны. Поэтому рис легко обеспечивается почвенным фосфором и не отзывается на фосфорные подкормки после фазы всходов; иногда они даже отрицательно сказываются на величине урожая. Необходимость присутствия растворимого фосфора в фазе всходов объясняется тем, что в этот период вегетации корни риса малы и не имеют возможности создавать условия для растворения труднорастворимых соединений. Поэтому подкормка или поверхностное предпосевное внесение фосфора положительно сказывается на разрастании всходов (Риссиг и др., 1966). Глубокая предпосевная заделка фосфорных удобрений неэффективна, так как такой фосфор начнет усваиваться растениями не раньше фазы кущения.

Опыты по внесению фосфорных удобрений на протяжении фазы всходов, кущения или трубкавания показали, что их максимальная эффективность наблюдалась только в начале вегетации. Поэтому всю дозу фосфора обычно вводят перед посевом и мелко заделывают. Внесение избыточных доз фосфора ведет к отравлению растений и резкому изменению окислительно-восстановительного потенциала почвы.

Отрицательное действие подкормок или глубоко заделанных фосфорных удобрений связано с нарушением превращений фосфора в самом растении. У растения в фазе кущения возникает мощная корневая система и кислая среда в прикорневой зоне растворяет и способствует усвоению достаточного количества фосфора. Добавление суперфосфата либо

других растворимых форм фосфора создает избыточное накопление его в растении. Особенно наглядно сказывается отрицательное действие внесенного фосфора в период удлинения конуса нарастания, т. е. за 2 недели до его дифференциации (табл. 161).

Таблица 161

Изменение форм фосфора в конусе нарастания (мг на 1 г сухого веса)

Конус нарастания	Нерастворимые		Растворимые	
	нуклеопротеиды	фосфатиды	органические	минеральные
<i>Без подкормки (контроль)</i>				
Удлиняется	1,22	1,50	1,12	0,71
Дифференцируется	1,83	1,25	2,61	0,69
<i>Подкормка азотом</i>				
Удлиняется	2,04	1,29	0,94	0,81
Дифференцируется	1,93	1,44	1,77	0,65
<i>Подкормка фосфором</i>				
Удлиняется	0,96	1,31	0,84	1,12
Дифференцируется	1,35	1,28	2,75	1,21

В период удлинения конуса нарастания, когда у сорта Краснодарского 424 появляется 7—8-й лист, почти все формы фосфора были представлены меньшим количеством, чем в период дифференциации конуса, когда появился 8—9-й лист. Наибольшие различия наблюдались в количестве нуклеопротеидов и растворимого органического фосфора. Наиболее сильно увеличилось содержание нуклеопротеидов при подкормке азотом, а количество остальных форм фосфора уменьшилось по сравнению с контролем. Особенно резко снизилось количество растворимого органического и минерального фосфора, за счет которых образуются высокомолекулярные нуклеопротеиды. Подкормка фосфором сразу же отразилась на химическом составе конуса нарастания. В первую очередь увеличилось количество растворимого минерального фосфора, затем заметно снизилось количество нуклеопротеидов. Это связано с тем, что растворимый органический фосфор не мог использоваться при синтезах, которые играют важную роль именно в этот момент вегетации, когда в конусе нарастания возникают новые конусы (конусы веточек и ко-

лосков). Именно этим и объясняется ядовитость фосфорных подкормок, если они производятся в период перехода вегетативного конуса в генеративный.

Другой причиной вредного действия фосфорных подкормок нужно считать повышение ОВП в почве, которое происходит под действием фосфорной кислоты, вносимой с суперфосфатом.

В затопленной почве ОВП с течением вегетации постепенно падает, доходя иногда до отрицательных значений Еh. На рис. 89 показаны изменения ОВП для полей с разными удобрениями для горизонта 0—20 см.

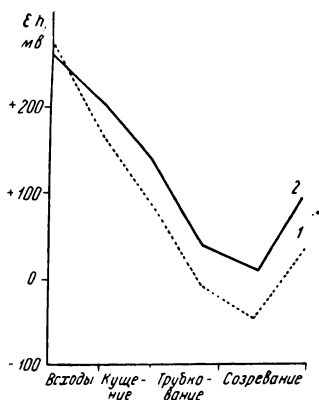


Рис. 89. Изменение окислительно-восстановительного потенциала почвы в течение вегетации рисового растения:
1 — удобрённая почва, 2 — неубре́нная почва

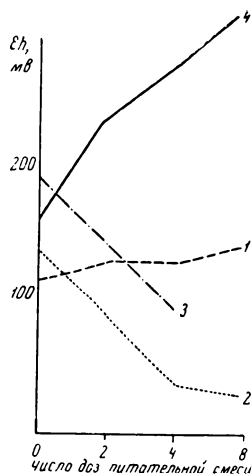


Рис. 90. Действие удобрений на окислительно-восстановительный потенциал почвы:
1 — $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$; 2 — NH_4OH ;
3 — $\text{Ca}(\text{OH})_2$; 4 — H_3PO_4

Снижение ОВП происходит на протяжении интенсивного роста растения, когда закладываются такие элементы урожая, как боковые побеги и колоски на метелке. Интенсификация этих процессов усиливается при внесении большого количества удобрений; чем больше вносится удобрений, тем ниже ОВП почвы. В самом растении физико-химические процессы также меняются, особенно при переходе из вегетативного состояния в генеративное. Во время перехода к дифференциации в конусе нарастания ОВП имеет наименьшее значение и явно выражено преобладание восстановительных реакций, обусловленных дыханием. В этот период активность ок-

сидаз в конусе нарастания резко падает, а активность дегидрогеназ достигает максимума. Таким образом, падение окислительно-восстановительного потенциала в почве связано с теми процессами, которые происходят в растении.

Внесение фосфора в виде подкормки, особенно поздней, изменяет ОВП почвы, которая становится весьма окисленной, со значениями Eh выше 200 мв. При этом большую роль играют дозировки удобрения: чем больше доза фосфора, тем более окисленной становится почва. Такой высокий ОВП тормозит переход растения в генеративное состояние и может даже нарушить согласованность течения процессов в конусе нарастания.

Специфичное действие фосфорной кислоты на ОВП почвы по сравнению с другими удобрениями показано на рис. 90.

Действие ее отличается от действия сернокислого аммония, гидрата кальция и гидрата аммония. Если фосфорная кислота вносится в период, предшествующий дифференциации конуса нарастания, то повышается ОВП почвы и формирование метелки задерживается.

В последнее время начался пересмотр доз фосфора, входящих в полное удобрение, в котором до сих пор соотношение N/P равнялось 1:1. Одно время считали, что фосфор бывает эффективным только в дозах ниже 50 кг на гектар; на дозировки в 50—75 кг рис иногда отвечает, а более высокие дозы всегда бесполезны (Olson и др., 1954). Затем было обнаружено, что на песчаных и близких к ним почвах рис реагирует на внесение фосфора в дозах 45—67 кг, а на остальных почвах его не следует вносить в дозах, превышающих 45 кг/га. Большинство исследователей считают, что доза 40—50 кг на гектар является наибольшей (Tamboli и др., 1963), при этом урожай риса составляет около 50 ц/га.

При урожаях относительно низких (25 ц/га) внесение фосфора в количествах 0—56 кг/га, в многолетних опытах Мулани и Суд (Moolani, Sood, 1966), оказалось неэффективным. При внесении фосфора в количествах 90—150 кг/га Ахундов (1966) получил прибавку урожая на 35—40%.

Итак, в полевых условиях показано, что на почвах, залитых водой, рис способен снабжать себя фосфором и не нуждается в подкормках. Удобрение необходимо вносить в тот период, когда корневая система растения мала, т. е. в фазе всходов. Большие дозировки фосфора обязательны на почвах, лишенных химических соединений, содержащих фосфор. Однако фосфор необходим рису в количествах в 5—10 раз меньших, чем азот и калий.

Внешним признаком недостатка фосфора у риса считается окраска листьев. При небольшой нехватке фосфора листья верхней части растения приобретают голубовато-зеленый цвет, а нижние становятся красноватыми. При нарастающем

недостатке фосфора нижние листья засыхают от верхушки к основанию, которое приобретает красноватый оттенок. У таких растений средние листья имеют голубовато-зеленую окраску; у верхних листьев голубоватый оттенок усиливается.

Калий

Калий является третьим элементом полного минерального удобрения; внесение его обязательно при удобрении почвы под суходольными культурными злаками. Калий рекомендуется вносить и под рис, несмотря на то, что режим усвоения минеральных элементов при затоплении весьма отличен.

Калий является обязательным элементом питания; если в листьях и стеблях содержание его падает ниже 1,0—1,5% на сухое вещество, рост риса сразу нарушается. Если содержание калия в надземных органах становится меньше 1%, кущение риса прекращается. Опытами в водной культуре (Kiuchi и др., 1961) было установлено, что кущение связано не с поглощением, а с содержанием калия в растениях, что в свою очередь связано с усиленным его усвоением. Поэтому при содержании 2 мг% калия рис снабжается необходимым для кущения количеством этого элемента на почве залитой водой.

Иные условия необходимы для образования зерен на метелке: с увеличением калия в почве число их увеличивается, как это видно из табл. 162.

Таблица 162

Влияние доз калия на содержание его в надземных органах (% на сухое вещество) и на продуктивность метелки риса

Внесено KCl	Стебли и листья			Метелка уборка	Урожай		
	9/VII	23/VII	20/VIII		число метелок в гнезде	число колосков на метелке	вес 1000 зерен, г
0	2,30	1,44	0,70	0,66	17,3	59,0	25,9
0,6	2,59	1,85	0,93	0,92	16,6	64,0	26,8
1,7	3,55	2,51	1,48	1,30	16,8	71,7	25,6

Внесение калия заметно сказывается на продуктивности метелки; при этом он в больших количествах накапливается в надземных органах. Высокое содержание калия в почве повышает содержание его в растениях; видимо, это и способствует увеличению числа колосков.

Это значит, что калий принимает активное участие в процессах, предшествующих дифференциации конуса нарастания.

В этот момент он способствует образованию меристематических тканей, закладывающих новые конусы нарастания, из которых возникают колоски. В связи с этим представляет интерес режим внесения калийных удобрений. Результаты исследований в этом направлении показали, что исключение калия из питательной смеси с момента появления зачаточной метелки не отражается на числе колосков: продуктивность ее не изменяется. Если же калий исключается из питательной смеси до дифференциации конуса нарастания, число колосков резко падает, несмотря на то что калий легко передвигается по растению и большое количество его содержится в листьях (Kiu-chi и др., 1961).

Внесение калия отражается на озерненности еще сильнее, чем на числе зерен в метелке. Если содержание калия в надземных органах находится на высоком уровне, то озерненность обычно высокая. Весьма высокая озерненность характеризуется следующими данными по содержанию калия в листьях и стеблях: в начале цветения—2,0%, а при уборке — 0,9% на сухой вес. Если надземные органы содержат еще большее количество калия, то это будет способствовать повышению озерненности. Но еще лучшее действие оказывает снабжение растений калием в начале цветения, несмотря на достаточно высокий уровень его в листьях и стеблях. Вероятно, причиной такого положительного действия нужно считать улучшение роста пыльцевых зерен, что способствует опылению (Noguchi, Sugawara, 1952).

Вес зерен также зависит от усвоения калия. Причем калий, находящийся в растении, действует слабее, чем усвоенный в период налива зерна. Это, видимо, связано с тем, что поступающий калий быстрее перемещается в соответствующие места, чем калий, находящийся в клетках (Kiu-chi, 1951). Из этого следует, что для положительного действия калия нужно, чтобы он не был в избытке, но поступал бы в растение непрерывно на протяжении всей вегетации; это отличает его от действия азота на формирование урожая (азот действует преимущественно в первой половине вегетации).

Необходимость внесения калия связана с тем, что он способствует поглощению кислорода молодыми растениями риса. Когда калий добавляется к митохондриальной суспензии, поглощение O_2 увеличивается на 20—40%, т. е. калий участвует в жизнедеятельности митохондрий. Наряду с этим усвоение калия ускоряется глютаминовой кислотой, глюкозой, фруктозо-6-фосфатом, рибозо-5-фосфатом и фосфоглицериновой кислотой (Mitsui, Hirata, 1961 б).

Однако параллелизм между содержанием фосфора в корнях и поглощением калия не наблюдалось. Следовательно, органический фосфор влияет на усвоение калия только в определенной точке процесса дыхания.

В почвы бассейна реки По калий под рис рекомендуется вносить обычно в больших количествах, чем азот (Borasio, 1962). Это, видимо, обусловлено тем, что итальянские почвы содержат иные количества минерального калия.

Итак, усвоение калия предопределяет формирование элементов, составляющих урожай риса. Кушение замедляется при 1,5%-ном содержании калия в листьях и прекращается при 1%-ном его содержании. Формирование метелки нарушается при содержании в листьях 1,2% калия, но при повышении его содержания резкого увеличения числа колосков на метелке не происходит. Озерненность метелки и вес 1000 зерен не снижается, если при выметывании в листьях и стеблях содержится 1—2% калия. Принимая во внимание то, что повышение кустистости и числа колосков на метелке в большей мере повышают урожай, чем увеличение абсолютного веса зерна или озерненности, нужно считать, что снабжение риса калием в начале вегетации необходимо. Калий в наибольшем количестве потребляется рисом в первой половине вегетации. Снабжение риса калием во второй половине вегетации имеет значение лишь при урожаях порядка 60—70 ц/га.

Внешние признаки недостатка калия у риса достаточно хорошо выражены. В первую очередь это отставание растения в росте без каких-либо ослаблений в процессе кушения. Нижние листья усеяны грязно-желтыми пятнами с коричневым оттенком. Они обычно сухие, что связано с оттоком калия в верхние листья. Пластинки средних листьев желтеют между жилками. Наконец, верхние листья интенсивно зеленые; на нижней и средней части их листовой пластинки появляются коричневые пятна.

Рекомендации производству

Азот и его производные являются соединениями, вызывающими рост клеток и растения в целом. Следовательно, рис нуждается в азоте в первые фазы вегетации, которые характеризуются ростовыми процессами. Он меньше нужен рису в фазе всходов, но больше в фазе кушения, когда формируется куст и закладывается биохимический фундамент для зачаточной метелки. Поэтому азот должен вноситься в виде регулярных подкормок. Первая подкормка вносится на изреженных посевах, когда урожай надо повысить за счет увеличения числа боковых побегов на единице площади и называется «кустовой» подкормкой. При этом вносится сульфат аммония. Подкормка вносится в то время, когда растение находится в возрасте 2—3 листьев, и в том случае, если число растений не превышает 100 экземпляров на 1 м². Вторая подкормка производится при густоте больше 100 растений на 1 м² в возрасте 5—6 листьев, когда заканчивается биохимическая подготов-

ка, ведущая к превращению конуса нарастания в зачаточную метелку, т. е. до дифференциации. Эта подкормка называется «зерновой», так как она увеличивает число колосков на метелке. Наконец, последняя подкормка производится для увеличения содержания белка в зерновках. Если в этом есть необходимость, то ее вносят в фазе цветения. При помощи этой подкормки количество оризенина можно увеличить вдвое по сравнению с обычным; назовем эту подкормку «белковой».

Переход на азотные подкормки позволяет получать урожай выше 50 ц/га при вдвое меньших затратах удобрений.

Фосфор играет роль не только питательного вещества, но и динамическую, так как участвует в создании окислительно-восстановительного потенциала и буфера. Внесение фосфора зависит от физиологического состояния риса. Количество фосфора, содержащегося в растении риса, в 10 раз меньше, чем азота. Потребляется фосфор в первой половине вегетации и наиболее эффективен при предпосевном внесении и в фазе всходов. В дальнейшем подкормки положительно не отражаются на урожае, так как рис способен снабжать себя фосфором в почвах, залитых водой. От таких подкормок происходит часто угнетение роста риса. Это объясняется двумя причинами. С одной стороны, при избытке фосфора в почве он, попадая в растение, накапливается в конусе нарастания в минеральной форме и снижает синтез нуклеопротеидов, что ограничивает разрастание меристемы и метелка становится малопродуктивной. С другой стороны, он повышает окислительно-восстановительный потенциал почвы, т. е. ухудшает физико-химическую обстановку в почве для произрастания риса. Внесение фосфора с азотом в более поздний срок, например в возрасте 7 листьев способствует созданию боковых побегов, которые, в частности, в условиях Кубани, не созревают и дают только солому, не давая зерна.

Исходя из этого нужно считать, что дозы и сроки внесения суперфосфата под рис, принятые на Кубани, следует пересмотреть. Предпосевное удобрение дозами порядка 50 кг/га необходимо заделывать поверхностно не глубже 5 см; в этом случае всходы легко будут использовать фосфорное удобрение. Подкормку суперфосфатом в последующих фазах надо устранить, как не способствующую повышению урожая.

Калий, по рекомендации FAO (1961), после трубкования нужен рису больше, чем азот. Высокие дозы его в конце вегетации повышают урожай зерна и отношение *зерно: солома*, если в этот период бывает интенсивная инсоляция.

По нашему мнению, такое положительное действие калия не всегда имеет место. Например, если фаза созревания совпадает с бездождный период с большим числом солнечных дней, то калий не оказывает никакого влияния на увеличение веса зерновки и, конечно, не сказывается на увеличении чис-

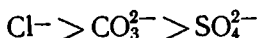
ла колосков на метелке. Это связано с тем, что поздняя подкормка калием приходится на период, когда зачаточная метелка уже сформировалась, как это имеет место у сортов с длиной вегетационного периода 100—120 дней. Исходя из этого нужно считать, что подкормки калием во второй половине вегетации не всегда эффективны.

УСТОЙЧИВОСТЬ РИСА К ЗАСОЛЕНИЮ

К наиболее неблагоприятным условиям возделывания риса относится избыток солей в почве, который встречается во всех районах рисосеяния. Несмотря на это, солеустойчивость риса не изучена в такой степени, чтобы разработать приемы, повышающие устойчивость риса.

Оценка солеустойчивости риса давалась по поведению риса в водных культурах. Оказалось, что он растет при концентрациях солей в растворах от 0,02 до 0,04% (Espino, 1920). Это подтверждено и другими исследователями (Карр, 1937; Kasugai, 1939). Растворы с концентрациями солей больше 0,05% неблагоприятны, оптимальная концентрация солей в растворе 0,01%.

Предельные концентрации для отдельных солей будут разные, например, Na_2SO_4 —0,06%; NaCl —0,01%; Na_2CO_3 —0,006%. Наиболее ядовитыми считаются 0,01 н. растворы солей Na_2CO_3 , MgCl_2 , CaCl_2 . Менее ядовиты NaHCO_3 , Na_2SO_4 (Miyake, 1913). Ядовитость анионов уменьшается в таком порядке:



Предельная концентрация NaCl для риса, произрастающего в полевых условиях, считается 0,2%; если концентрация соли выше, рис не дает урожая. Величина плотного остатка из раствора корнеобитаемого слоя почвы, превышающая 5 г на литр, считается наибольшей, при которой растет рис (Есипов, 1947).

Выращивание риса в условиях искусственного засоления смесью солей почв Муганской степи привело к выводу, что на протяжении вегетации устойчивость риса к солям возрастает: в фазе всходов рис растет при засолении до 0,3%, а в фазе кушения — до 0,6% (Иконников, 1934; Гаричкин, 1957). Доведение концентрации NaCl в пахотном слое почвы до 0,05% перед посевом угнетало прорастание, происходило изреживание всходов. Внесение этой соли после залива даже при концентрации 0,2% не отражалось заметно на растениях. То же наблюдалось и при выращивании риса в вегетационных сосудах: NaCl не оказывал влияния на кушение при концентрации 0,25%; полная гибель растений происходила

при концентрации NaCl 1,5%. Цветущий рис устойчивее к избытку NaCl по сравнению с кустиющимся (Pearson и др., 1959; Kaddan и др., 1961).

Ядовитость одиночных солей заметно снижается при их смешивании: в водной культуре, состоящей из 0,1 л. раствора двух и более солей рис растет без затруднений. При выращивании в водных растворах осмотическое давление в растениях риса увеличивается в корнях от 5 до 14 атм, а в листьях от 10 до 24 атм. Повышается оно и в каждом органе от молодого участка к старому. В целом в растении оно нарастает от всходов до трубкования, а затем снижается к моменту полного созревания (Dastur, Baptista, 1931; Dastur, Cooper, 1932).

Некоторые сорта риса солеустойчивы, т. е. проявляют физиологическую адаптацию (Амбарбу белый, Чампо).

При выращивании на физиологически уравновешенных растворах темпы прорастания замедляются уже при 0,6 атм (Ерыгин, 1947).

Способность риса приспосабливаться к засолению состоит в том, что поступающие соли соединяются с протоплазмой и уменьшается ее проницаемость. Нет никакого сомнения в том, что адаптация и разное отношение риса к засолению в зависимости от фаз вегетации связаны с процессом дыхания, и в первую очередь дыхания корней.

Наблюдения за интенсивностью дыхания растений, произрастающих на засоленной почве, показали, что засоление снижает поглощение кислорода (табл. 163; Тур, 1968).

Таблица 163

**Поглощение кислорода и фосфора рисом при засолении почвы
(мл O₂ за 1 ч на 1 мг общего азота)**

Фаза развития	Контроль	Засоление	Степень угнетения, %
<i>Митохондрии</i>			
Всходы	14,2	10,6	25,4
Кущение	14,0	11,0	21,4
<i>Надосадочная жидкость</i>			
Всходы	9,4	7,4	21,3
Кущение	12,6	9,2	27,0
<i>Поглощение фосфора (мг на 1 г сухого веса)</i>			
Всходы	1,854	0,424	77,1
Кущение	1,710	0,900	47,1

При этом оказалось, что засоление подавляет дыхание в митохондриях, которые принимают активное участие в усвоении NH_4^+ , PO_4^{3-} , K^+ . Следовательно, засоление нарушает минеральное питание риса вследствие торможения синтеза веществ с макроэргическими связями. Недостаток энергии тормозит кущение, один из основных ростовых процессов в этот период вегетации.

Под действием засоления ослабляется фосфорилирование. Это приводит одновременно к торможению усвоения не только фосфора, но и калия (Красноок, Тур, 1967).

Эти сведения о взаимоотношениях между рисом и солями, засоряющими почву, дают возможность установить вероятные причины относительно низкой солеустойчивости риса. Основными процессами, которые нарушаются под действием засоления, являются снижение дыхания и действия NaCl на адсорбированные в почве катионы. В первом случае снижается способность усваивать фосфор, азот и калий, а во втором — ион натрия закрепляет эти элементы в почве, делает их недоступными для риса и даже извлекает их из корней.

Устранить вредное действие NaCl можно двумя способами. Первый состоит в том, чтобы использовать способность риса приспосабливаться к засолению. Выращивая из года в год рис на засоленных почвах и отбирая устойчивые индивидуумы, можно повысить стойкость риса против засоления.

Другой путь, более простой и легко осуществимый, — это использование физиологической особенности риса произрастать в почве, залитой водой. Эта способность была одной из причин широкого распространения риса в густонаселенных районах юго-востока Азии. Здесь засоление — обычное явление, а культура риса легко опресняет земли, на которых никакие суходольные культуры не произрастают. Мелиорирующее действие посевов риса оказалось весьма благоприятным во всех районах рисосеяния: Индии (Metha, 1940; Asghar и др., 1947), Египте (Anhoury, 1947), Франции (Bordas, 1950), Италии (Manvilli, 1952), Румынии (Obreyanu и др. 1960), Венгрии (Dzubay, 1957), Азербайджане (Гаричкин, 1954, 1957), Вьетнаме (Кучучков, 1949), РСФСР (Загребельный, 1956, 1961).

Промывка почв начинается в случае засоления пахотного горизонта хлоридами и карбонатами в концентрациях более 0,1%, а сульфатами — 0,2%. Оросительная вода также не должна содержать более 1 г солей на литр; промывка почвы способствует получению высоких урожаев, если производится в начале вегетации (прорастание и всходы). На следующих этапах оросительная вода может содержать 2—3 г солей на литр, на которые рис не реагирует. Вода не должна быть стоячей, так как от испарения концентрация солей быстро увели-

чивается; поэтому при промывке необходимо создавать проточность. Качество засоления поливной воды также играет важную роль в устранении неблагоприятного действия солей.

Весьма вредным являются NaCl и Na_2CO_3 , но их действие ослабляется добавлением к промывной воде CaSO_4 . Например, вода с 3—4 г/л NaCl при насыщении CaSO_4 полностью теряет свое вредное действие (Taylor и др., 1934).

С помощью промывки за один летний сезон можно снизить засоленность почвы на 20—80% и тем самым получить урожай риса (в год промывки) и почву, пригодную для возделывания суходольных культур.

ФОТОСИНТЕЗ РАСТЕНИЙ РИСА

Для роста и усвоения элементов минерального питания и других важных физиологических процессов растение использует энергию, возникающую в процессе дыхания, которое сопровождается минерализацией высокомолекулярных органических соединений. Углерод этих соединений окисляется до CO_2 и выделяется в окружающую среду или используется растением в процессе фотосинтеза, в то время как водород действует взаимно с кислородом воздуха, образуя воду, конечный продукт дыхания. Если бы рис вновь не вовлекал их в реакции, то все его органические соединения были бы разрушены и накопление сухого вещества не происходило бы, как это наблюдается в начале прорастания семян. Прочные связи углерода и водорода с кислородом могут разрываться в клетках надземных органов риса при помощи солнечных лучей; таким образом происходит вовлечение в реакции окисленных элементов путем их восстановления.

Фотосинтез является важнейшим физиологическим процессом, происходящим в растениях. В этом процессе световая энергия превращается в химическую, которая с избытком покрывает расходы на дыхание и создает материальную базу для роста и отложения запасов у риса в виде зерна. Солнечный свет, попадающий на хлорофиллоносную ткань риса, участвует в создании урожая зерна риса, величина которого в среднем составляет почти 20 ц/г, т. е. в 2 раза превышает урожай пшеницы (ФАО, 1963). В Италии, Испании и ОАР на площади около 200 000 га ежегодно получают по 50—70 ц/га риса (Кацаров, Милев, 1966). Таким образом, рис является самым продуктивным хлебным злаком. То, что в густонаселенных странах юго-восточной Азии рис получил широкое распространение, объясняется его высокой фотосинтетической деятельностью по сравнению с другими злаками.

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА В ЛИСТЬЯХ РИСА

Хлорофилл находится в хлоропластах, которые размещаются в клетках хлорофиллоносной ткани, в листовых пластинках и во всех других надземных органах риса. Сами хлоропласты являются не только органоидами фиксации и восстановления CO_2 , но и органоидами многих других процессов, ведущих к синтезу пептидов, жирных кислот, фосфолипидов и окислению ЦТК, эстерификации неорганического фосфора и др. Следовательно, жизнедеятельность хлоропластов связана с превращениями веществ не только в надземных органах, но и в корнях.

Хлорофилл листьев риса наиболее интенсивно поглощает лучи видимого спектра в пределах 600—660 *мк*. Из них слабее поглощаются лучи с длиной волны порядка 640 *мк*, а максимумы приходятся на крайние значения (Nagasima, 1938).

Содержание хлорофилла в листьях риса неодинаково; особое значение имеют наследственность и условия произрастания. Разные сорта риса часто различаются по интенсивности зеленой окраски, по количеству хлорофилла.

Скрещивание некоторых разновидностей риса приводит к изменению содержания хлорофилла в хлоропластах вплоть до полного его исчезновения. Например, скрещивание гвианского сорта с американскими в первом поколении давало зеленые растения. Во втором поколении гибридов на 63 зеленых проростка приходился один альбиносный. Среди зеленых проростков встречались растения с белыми полосками. Такой тип альбинизма проявлялся двояко. Одни проростки имели широкую белую полосу, проходившую через всю длину листовой пластинки и влагалища; эти растения иногда создавали один боковой побег и не жили больше двух месяцев. У других растений наблюдалось образование узкой белой полоски на средней жилке; полоска слегка расширялась к вершине листа; такие проростки превращались во взрослые растения и полностью созревали (Codd, 1936). При скрещивании других сортов во втором поколении возникали палево-желтые растения с меньшим содержанием хлорофилла, чем у исходных форм. Отношение этих растений к зеленым было равно 1 : 15. Такие растения хотя и были слабыми, но достигали полной спелости (Ramiach, 1930). О передаче по наследству альбинизма у риса впервые сообщалось, видимо, 40 лет назад (Morinaga, 1927), после чего этой теме было посвящено много исследований (Mitra, 1932; Morinaga, 1932; Mitra и др., 1934; Kadam, 1935).

Условия произрастания заметно отражаются на содержании хлорофилла в хлоропластах; в некоторых случаях возникает полный хлороз.

Выращивание риса на глинистой почве обычно сопровож-

дается возникновением хлороза, так как в этих условиях наблюдается недостаток железа.

На хлорофилл действуют ионы NO_3^- и NH_4^+ . В водной культуре NO_3^- вызывает хлороз у молодых растений риса (Espino, 1920). Добавление NH_4^+ устраняет это явление так же, как и смешивание этих ионов в растворе. Наряду с этим обнаружено, что увеличение концентрации NaNO_3 и $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ в питательной смеси увеличивает содержание хлорофилла в листьях; особенно сильно это проявляется в середине и конце вегетации (Soriano, 1934). Во всех таких питательных смесях хлорофилл увеличивается при добавлении железа (Asana, 1945). Азотные удобрения обогащают листья хлорофиллом (Willis, Carrero, 1923; Yoshiaki и др., 1952).

Выращивание риса на сухом доде часто приводит к снижению хлорофилла, чего не бывает при возделывании на той же почве при затоплении. Такое явление связывается с активностью каталазы, которая всегда выше в листьях растений, произрастающих в затопленной почве. Каталаза у таких растений определялась в надосадочной жидкости растертых листьев и в хлоропластах.

Наконец, хлороз возникает и в силу того, что в почве появляется фосфор и медь, которые тормозят поглощение железа (Brown и др., 1955).

Несмотря на столь многочисленные факторы, влияющие на содержание хлорофилла в растениях, количество его на протяжении вегетации изменяется закономерно. Максимальная концентрация возникает сразу после перехода из вегетативного состояния в генеративное. Этот максимум можно поддерживать и при дальнейшей вегетации азотом (Yoshiaki и др., 1952) или вызвать второй максимум подкормкой. У сорта Асхи наблюдалось два периода с максимальным содержанием хлорофилла (рис. 91).

Видимо, максимальное содержание хлорофилла тесно связано с деятельностью листьев среднего яруса, которые функционируют в период заложения биохимического фундамента метелки. Это происходит за 10—12 дней до дифференциации конуса нарастания главного побега. Именно в этот период вегетации можно заметно влиять на величину урожая повышением интенсивности фотосинтеза.

Не менее важным условием повышения содержания хлорофилла в листьях нужно считать и длительность суточного освещения. Меньше всего хлорофилла содержится при 12-ча-

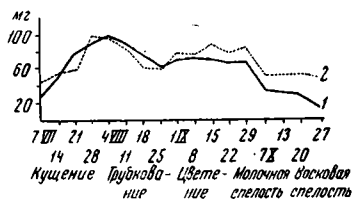


Рис. 91. Содержание пигментов в листьях риса:
1 — хлорофилл, 2 — каротин

совом освещении, растения, больше всего — при круглосуточном освещении.

Содержание каротина в растении меняется на протяжении вегетации так же, как и содержание хлорофилла. Количество каротина также изменяется под действием азотных удобрений. Последнее, видимо, связано с тем, что каротин является обязательным спутником хлорофилла при фотосинтезе.

Водный режим рисового поля также сказывается на содержании хлорофилла в рисовом растении. Например, при полном погружении в воду, в фазе всходов, когда борются с сорняками, покрывая растения слоем воды. Залитые водой листья усиливают рост; при этом количество хлорофилла не увеличивается, а имеющийся распределяется по всей площади вытянутых листьев. Именно это приводит к снижению хлорофилла у риса на единицу площади при погружении в воду.

Тепловой режим заметно отражается на содержании хлорофилла, особенно сильно в фазе всходов; температура 6—10° приводит к полному разрушению хлорофилла.

ИСТОЧНИКИ CO_2

Органические соединения, синтезированные рисом в процессе фотосинтеза, содержат углерод, кислород и водород; из них 40% приходится на долю углерода. Источником водорода служит вода, которая в избытке имеется в растении, а кислород образуется и выделяется в атмосферу при фотоллизе. Оба этих элемента легко добываются растением. Углерод же усваивается из внешней среды, которая не всегда богата этим элементом.

Основным источником CO_2 для суходольных культур является атмосфера, в которой имеется около 0,03% CO_2 и почва, выделяющая в воздух CO_2 , количество которого зависит от содержания в ней перегноя. Почва производит около $\frac{1}{3}$ CO_2 , поглощаемой надземными органами растения.

На рисовом поле почва залита водой и не выделяет углекислоту в атмосферу, так как CO_2 , попадая в воду, усваивается водорослями. Поэтому рис снабжается только углекислотой атмосферы, если его корни не будут доставлять CO_2 в надземные органы.

Исследователи Индии, Японии и других стран давно установили, что при двух- и трехразовых посевах риса в год основными удобрениями являются органические; для получения урожаев порядка 40 ц зерна с гектара недостаточно вносить только сульфат аммония. Рис должен потреблять не только углекислоту атмосферы, но и при помощи корней углерод почвы. Поэтому на рисовых полях гумус является фундаментом заложения высоких урожаев. Поля, богатые всеми минеральными удобрениями, лишь ограниченно повышают плодо-

родие почв. Урожай риса порядка 70 ц/га достигаются только при наличии достаточного количества органического вещества в почве; поэтому внесение органических удобрений для получения максимальных урожаев является обязательным. С этим связан в этих странах запрет вывоза и продажи соломы и сена из рисовых хозяйств, так как основная масса химических соединений зерна и соломы приходится на долю углерода, кислорода и водорода.

Содержание веществ при урожае зерна риса 65 ц/га, а соломы 49,4 ц/га представлено такими данными (табл. 164; Borasio, Cetini, 1954).

Таблица 164
Содержание веществ при урожае
зерна 65 ц/га

Элементы	Зерно, кг/га	Солома, кг/га	Зерно+со- лома кг/га
Углерод	2268	1477	3745,0
Азот	71	21	92,0
Фосфор	10	5,9	15,9
Калий	13	57,8	70,8
Кальций	1,8	10,3	12,1

Широкое использование рисом почвенного углерода доказано многочисленными опытами; показано, что корни риса постоянно доставляют углерод в надземные органы. При исключении углекислоты из воздуха в начале вегетации рис за 10 дней увеличивает свой вес почти вдвое. При этом обнаружено, что углерод поглощается не только в ионной форме, но и в виде целых молекул мочевины и дицианамида. Применение удобрений с радиоактивным углеродом, включенным в такие соединения, как $K_2C^{14}O_3$; $BaC^{14}O_3$; $NH_2C^{14}ONH_2$ показало, что корни риса поглощают углерод как из питательной среды, так и из почвы, содержащей эти соединения. Наибольшая интенсивность поглощения углерода из почвы наблюдалась до дифференциации конуса нарастания по сравнению со второй половиной вегетации. Рис поглощает углерод из карбонатов в 2—4 раза интенсивнее, чем пшеница. Меченый углерод обнаруживается в самых разных органических соединениях и в углекислоте, выделяемой при дыхании. Следовательно, поглощенный из почвы углерод ассимилируется в процессе фотосинтеза и используется в различных органах риса.

Содержание CO_2 в почве, залитой водой, значительно больше, чем в суходольной. Увеличение содержания CO_2 сопровождается накоплением в почве масляной кислоты, мета-

на и сероводорода. Это нарушает дыхание корней и, следовательно, усвоение минеральных элементов. Однако такое положение имеет место только при избытке органических удобрений.

УСВОЕНИЕ CO_2

Ассимиляция углекислоты приводит к образованию углеводов, которые, соединяясь с минеральными элементами, создают разнообразные химические соединения, образующие сухое вещество растения. Однако часть углеводов используется в процессе дыхания, непрерывно происходящего во всех тканях растения. Вследствие этого часть сухого вещества растения теряется, поэтому количество его не всегда может быть показателем интенсивности фотосинтеза.

Фотосинтетическая активность риса сначала оценивалась поглощением минеральных веществ на протяжении вегетации, накоплением растворимых углеводов и сухого вещества в течение суток и рядом других показателей. В результате этих наблюдений было установлено, что наименьшая ассимиляционная деятельность у риса происходит в фазы цветения и молочной спелости.

На протяжении вегетации при утреннем и вечернем учете интенсивности фотосинтеза, а также определении в листьях гексоз, сахарозы и крахмала было обнаружено два максимума: первый отмечался в фазе кущения, а второй — при наливе зерна. Причем утром гексозы обнаруживаются только в начале вегетации, а во время цветения они в утренние часы отсутствуют. Двухвершинная кривая изменения количества гексоз резко выражена при определении их вечером, когда содержание гексоз повышается в 3—4 раза. Концентрация сахарозы в 30—100 раз больше, чем концентрация моносахаров; видимо, сахароза является основным углеводом, возникающим после фотосинтеза. В вечерние часы в растении содержится в 3—5 раз больше сахарозы, чем утром. На протяжении вегетации количество сахарозы колеблется не так резко, как количество гексозы. Крахмал представлен очень малым количеством по сравнению с сахарозой.

Учет интенсивности фотосинтеза по CO_2 показал ту же картину, что и учет сахаров: наибольшая фотосинтетическая активность наблюдалась в фазе кущения и в конце вегетации; фотосинтез наименьшей интенсивности был отмечен в фазе цветения. После цветения на протяжении 10 дней листья и стебли обогащаются фруктозой, глюкозой, сахарозой и крахмалом. Причем у этого крахмала амилозы больше, чем у крахмала зерна. Заметное увеличение количества углеводов в конце вегетации наблюдалось у 9 разных сортов риса (Migata, Osada, 1958). Увеличение количества углеводов потому было связано с фотосинтезом, что при скудном освещении со-

держание их снижалось, так как в этих условиях оно определялось дыханием. Накопление углеводов в метелках при слабом освещении происходит за счет углеводов, которые синтезировались при цветении (Murata, Iyama, 1958).

Наряду с углеводами в листьях накапливаются и аминокислоты; свободные аминокислоты представлены всеми, входящими в состав белков, исключая оксипролин, пролин и фенилаланин; количество их закономерно колеблется. В четырех фракциях белков идентифицировано 19 аминокислот; среди них отсутствуют фенилаланин и оксипролин (Muta, Aki, 1955). Листья разных ярусов накапливают разные аминокислоты. В нижнем ярусе листьев преобладает метионин, а в среднем и верхнем в избытке содержится серин и аланин; очень мало лизина, аспарагиновой и глутаминовой кислот.

В листьях всех ярусов содержится небольшое количество глицина, треонина, аргинина, валина, тирозина и цистина. Пролин и оксипролин присутствуют только в старых листьях (Singh и др., 1960).

Суточные изменения углеводов в листьях риса представлены в табл. 165 (Dastur, Chino, 1932).

Таблица 165

Суточная динамика углеводов в листьях (мг на 100 г
сухого веса листьев)

Углеводы	Часы суток			
	6	12	18	24
Гексозы	0,05	0,23	0,16	0
Сахароза	2,89	13,1	13,1	8,7
Крахмал	0,26	0,49	0,71	0,36

Приведенные данные показывают, что у риса основной путь образования этих углеводов носит вторичный характер и связан с сахарозой, возникающей в процессе фотосинтеза из своих предшественников. Образование крахмала является побочным процессом. Такое явление объясняется энергетикой процесса: у сахарозы имеется глюкозидо-фруктозная связь, которая сохраняет на более высоком уровне накапливающуюся рисовым листом световую энергию.

Изучение физиологии фотосинтеза показало, что ассимиляция CO₂ тесно связана с точкой роста и удлинением самого листа. Сразу же после окончания формирования листа начинается интенсивная ассимиляция, вследствие чего происходит накопление в нем крахмала, белка и других химических соединений. Таким образом, функция «максимально активного листа» связана с точкой роста побега или корня. В тех частях листа, где снижается фотосинтез, не происходит накопле-

ние фосфора и наоборот, лист, в котором накапливается фосфор, функционально активен. Интенсивная ассимиляция сопровождается увеличением веса и ростом новых листьев. Максимальная физиологическая активность наблюдается у листьев последовательно, т. е. на протяжении вегетации всегда наиболее интенсивно ассимилирует один лист. Наблюдения за поглощением $C^{14}O_2$ листьями разных ярусов обнаружили их специализацию: нижние листья связаны с корнем, а верхние

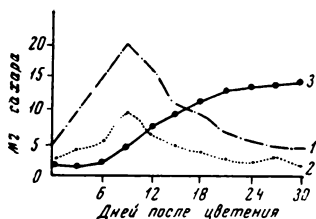


Рис. 92. Изменение содержания углеводов при созревании зерновок риса.

1 — сахароза, 2 — моносахара, 3 — крахмал

с точкой роста стебля. Например, 7-й лист основную часть усвоенного углерода передает в корень, а 9-й — в точку роста и лишь частично в корень. Из флага весь усвоенный углерод передается в метелку, а в корни вовсе не поступает.

Сахара, перемещаясь в метелку, накапливаются в зерновках и превращаются в крахмал (рис. 92), который при полном созревании составляет 70—80% от веса зерновки. При этом ами-

лаза и фосфорилаза постепенно уменьшают свою активность (Venkatagiri и др., 1938). Один из компонентов рисового крахмала — амилоза накапливается до восковой спелости, а затем количество ее остается неизменным.

Долгое время считали, что фосфорилаза вовлекается в синтез крахмала, ибо в процессе созревания существует связь между синтезом крахмала и активностью фосфорилазы. Это, однако, не значит, что другие пути синтеза крахмала не существуют. Кроме того, высокое отношение неорганического фосфора к сахарофосфатам неблагоприятно отражается на образовании крахмала (Rowa, 1957).

В зерновках молочной спелости обнаружены уридинмонофосфат (УМФ), уридиндифосфат (УДФ), уридиндифосфат-глюкоза (УДФГ), гуанинтрифосфат (ГТФ), аденозинмонофосфат (АМФ), аденозиндифосфат (АДФ), аденозинтрифосфат (АТФ) и аденозинтрифосфатглюкоза (АТФГ). Синтез АДФГ происходит в присутствии глюкозо-1-фосфата и АТФ; другой путь ее синтеза — перенос глюкозы от сахарозы. Оба эти пути доказаны наблюдениями за C^{14} глюкозы. В переносе глюкозы участвуют также УТФ и УДФ. Неясным остается вопрос о том, какой из этих путей является вспомогательным (Murata и др., 1964). В зернах молочной спелости АДФГ является лучшим источником глюкозы, чем УДФГ. АДФГ образуется от пирофосфорилирования при взаимодействии АДФГ — сахарозо-транс-глюкозидазы с крахмалистой синтетазой. Радиоактивность АДФГ уменьшается, а УДФГ

сохраняется на более высоком уровне. Причем перенос радиоактивной глюкозы происходит преимущественно на амилопектин (80%), а не на амилозу (20%), в то время как глюкоза УДФГ переносится поровну на оба компонента. Наряду с этими ферментами в зерновках риса в фазе молочной спелости у разных по скороспелости сортов обнаружена Q-амилаза (ветвящий фактор). Активность ее увеличивается в течение 20—25 дней после цветения, затем быстро снижается и к полному созреванию она становится пассивной (этот момент можно определить по пожелтению цветковых чешуй).

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ФОТОСИНТЕЗ

Влияние затопления

От водного режима, при котором выращивается рис, зависит температура почвы, количество в ней кислорода, солевой состав, мутность и т. п. Чаще всего фотосинтез изучался на фоне разного водного режима почвы. Сравнение фотосинтеза у риса, произрастающего на влажной и залитой водой почвах, дается в табл. 166.

Таблица 166

Влияние водного режима почвы на дневной ход фотосинтеза (мг CO_2 на 1 м^2 листовой поверхности в 1 ч)

Часы наблюдений	Метеорологические условия				Фотосинтез	
	температура воздуха, °С	дефицит влажности воздуха	ветер	освещенность	затопление	влажность почвы 90%
6—7	23,4	15	тихо	ясно	91,7	67,8
9—10	30,0	45	»	»	124,7	104,5
12—13	32,2	47	сл. ветер	сл. облачность	125,8	99,0
15—16	27,6	46	» »	»	119,2	106,3
18—19	27,8	41	тихо	облачно	56,7	49,5

На протяжении дня, с 6 до 19 ч, на залитой водой почве фотосинтез был заметно выше, чем на почве высокой влажности. Одновременно у этого риса не обнаружено снижение фотосинтеза в полуденные часы, что имело место у риса, произрастающего на незатопленной почве. Эти наблюдения относятся к суходольному сорту; незатопленная почва и для него не является благоприятной средой.

В начале вегетации всходы риса часто бывают затоплены слоем воды. Затопленные всходы усиленно растут. Интенсивность фотосинтеза у всходов, произраставших при полном погружении в воду, выше, чем у всходов, только что залитых водой. Независимо от возраста молодых растений, при котором производилось затопление, их фотосинтез составляет 60—70% по сравнению с фотосинтезом постоянно затопленных расте-

ний. Некоторая тенденция к ослаблению фотосинтеза наблюдалась у последних лишь в возрасте трех листьев.

Способность к фотосинтезу в воде не является особенностью листьев риса. Результаты учета фотосинтеза при затоплении у листьев разных видов растений представлены в табл. 167.

Таблица 167

Влияние затопления на фотосинтез в листьях растений разных видов ($см^3 O_2$ на 1 г сухого веса в 1 ч)

Испытываемые растения	Длительность пребывания листьев в воде		Уменьшение фотосинтеза за сутки, %
	8 ч	28 ч	
Рис	3,79	3,12	17,7
Лебеда	3,14	0,77	75,5
Вьюнок	2,97	1,01	66,2
Мышей	2,69	1,01	62,4
Томат	1,89	0,67	64,6
Свекла	1,88	0,90	46,5

Согласно этим данным листья некоторых растений (лебеда) при погружении в воду выделяют кислород слабее, чем листья риса. Лишь после длительного пребывания в воде у них заметно ослабление фотосинтеза. Через сутки он уменьшается на $\frac{3}{4}$ у лебеды, вьюнка, мышей и томатов. Такое снижение интенсивности фотосинтеза вызывается чисто физическими причинами: у этих растений вода проникает через устьица в межклетники, в результате чего пластинка листа буреет и в отдельных местах отмирает. У риса вода не проникает в лист. Одной из причин этого является то, что листовая пластинка не смачивается при погружении в воду. Между поверхностью листовой пластинки и водой имеется воздушная прослойка, которая придает серебристый цвет затопленному листу. Благодаря этому газообмен между листом и водой не нарушается: из воды в воздушную прослойку поступает CO_2 , диффундирующая в лист, а из листа — O_2 , образовавшийся в процессе фотосинтеза. В листовых влагалищах интенсивность фотосинтеза в 2—3 раза ниже, чем в листовой пластинке; например, в одном из опытов листовое влагалище выделяло $1,19 см^3 O_2$, в то время как листовая пластинка — $3,37 см^3$.

Снижение фотосинтеза, вызванное затоплением, сохраняется у растения лишь в первые дни, а в дальнейшем фотосинтез всходов восстанавливается. Причиной нарастания интенсивности усвоения углерода для целого растения является возникновение следующего листа. Учет фотосинтеза показал, что

у только что затопленных растений верхний лист выделяет $3,6 \text{ см}^3 \text{ O}_2$, а нижний — $3,4$, в то время как у постоянно зали-тых водой соответственно $5,4$ и $3,4$. При затоплении лист, появившийся в воде, лучше усваивал CO_2 , чем листья, появившиеся в воздухе. В этом и заключается причина восстановления фотосинтеза после затопления. Таким образом, залитый водой рис усиливает фотосинтез вследствие того, что он образует новые листья, более приспособленные к существованию в водной среде.

Влияние температуры

Всходы, отмирающие при затоплении, не имеют листьев, возникших после погружения в воду. По-видимому, в этом случае низкая интенсивность фотосинтеза связана с тепловым режимом среды. Результаты наблюдений за влиянием температуры воды на фотосинтез представлены в табл. 168.

Таблица 168

Зависимость фотосинтеза от температуры воды
($\text{см}^3 \text{ O}_2$ за 1 ч на 1 г сухого веса)

Время наблюдения	Температура воды, °				
	17—20	20—25	27—32	32—36	36—41
9/VIII	3,9	7,4	8,9	8,4	—
	3,4	5,7	6,4	5,5	3,9
21/VIII	0,7	1,0	1,0	—	0,1
	1,1	1,3	1,3	—	0,1
23/VIII	1,2	1,3	1,6	1,4	—
	1,2	1,7	1,0	0,5	—

Максимальный фотосинтез, а следовательно, и наибольшее обогащение воды кислородом происходило при температурах в интервале $27—32^\circ$. При более высоких и более низких температурах повышенный фотосинтез наблюдался только в одном случае из шести. Это отклонение было вызвано длительностью пребывания растений в воде. Результаты специальных наблюдений в этом направлении показаны в табл. 169.

Вода, в которую были погружены всходы, обогащалась углекислотой, вследствие чего фотосинтез не был ограничен ее недостатком; такие условия позволяли считать температуру главным фактором, определявшим интенсивность фотосинтеза. Поэтому количество кислорода в воде зависело от соотношения интенсивности фотосинтеза и дыхания. Как видно из табл. 169, длительность пребывания растений в воде заметно

отражается на содержании в ней кислорода. В течение первого часа максимальное содержание кислорода наблюдалось при 32—35°, а при длительном пребывании всходов в воде оно сдвинулось в сторону более низких температур. Уменьшение содержания кислорода с повышением температуры при дли-

Таблица 169

Зависимость фотосинтеза от температуры и длительности пребывания всходов риса в воде (с.м³ O₂ за 1 ч на 1 г сухого веса)

Длительность пребывания всходов риса в воде, ч	Температура воды, °C		
	17—20	23—25	32—35
1	3,9	7,3	8,6
4	5,1	7,1	7,0
8	7,6	7,0	5,8

тельном пребывании риса в воде было вызвано потреблением его в процессе дыхания. Оптимальная температура для фотосинтеза в первый час пребывания в воде 32—35°.

У взрослого растения интенсивность фотосинтеза сохраняется примерно на одном уровне в интервале 18—33°; при более высоких температурах она снижается, а при 45° прекращается (Jamada, 1954).

Влияние удобрений

Внесение минеральных удобрений заметно сказывается на фотосинтезе растения: повышается интенсивность фотосинтеза и увеличивается листовая поверхность.

Внесение азота повышает фотосинтез вследствие увеличения количества белков в хлоропластах, содержания хлорофилла и увеличения поверхности листьев. Азотная подкормка заметно повышает фотосинтез, причем действует она длительное время, как это показано на рис. 93.

Повышение фотосинтеза вследствие стимулирования его внесением азота не всегда обнаруживается при учете на единицу площади. Очевидно, нужно считать, что стимулируется рост растения, т. е. фотосинтез увеличивается в этом случае в силу разрастания листовой поверхности.

Внесение фосфора стимулирует фотосинтез в тех случаях, когда его мало содержится в почве; связано это с тем, что синтез первичных продуктов, как в световых, так и в темновых реакциях, невозможен без фосфора. Фосфорibuлеза, фосфоглицериновая кислота, а затем фосфоглицериновый альдегид и другие сахарофосфаты образуются только при наличии минерального фосфора. Однако в листьях риса фосфор всегда

находится в достаточном количестве, и подкормка, как правило, не эффективна. Усвоение фосфора тесно связано с фотосинтезом, поэтому в тех частях листа, где подавляется усвоение углекислоты, накопления фосфора не происходит. Следовательно, лист, у которого накапливается фосфор, функционально активен. Фосфор, поглощенный максимально ак-

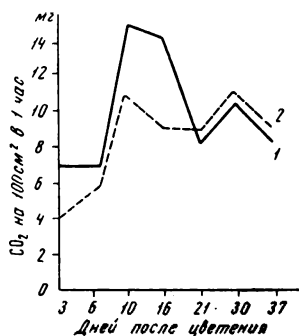


Рис. 93. Влияние азотной подкормки риса на интенсивность фотосинтеза: 1 — интенсивность фотосинтеза при подкормке, 2 — без подкормки

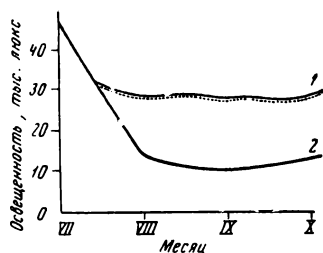


Рис. 94. Освещенность среди травостоя риса на фоне азотного удобрения: 1 — мало азота (40 кг/га), 2 — много азота (300 кг/га)

тивным листом, поступает в максимально растущий лист.

Калий на фоне всех сроков посадки не связан с фотосинтезом, но он проявляет свое действие с возрастом, стимулируя фотосинтез путями еще недостаточно выясненными. Его действие проявляется только в случаях избыточного количества фосфора и азота.

Влияние света

Источником энергии для фотосинтеза является свет, поэтому увеличение интенсивности освещения должно сопровождаться увеличением интенсивности фотосинтеза. Однако у риса прямая пропорциональность между освещенностью и усвоением углекислоты наблюдается только при 0—20 тыс. лк. При последующем увеличении освещенности повышение интенсивности фотосинтеза постепенно отстает и при 50—70 тыс. лк перестает нарастать. Это и есть «световое насыщение» для фотосинтетической деятельности отдельно взятого растения риса, когда рядом стоящие растения не затеняют его. Такие условия имеют место в начале вегетации, когда растения не смыкаются и не затеняют друг друга. В таких же условиях находятся на протяжении всей вегетации верхние растущие листья. Все нижерасположенные листья всегда находятся при более слабом освещении; у них не бывает «светового насыщения» (рис. 94).

Естественно, что улучшение условий произрастания вызывает разрастание куста и освещенность растений снижается.

При больших дозах азота освещенность растений снижается до 5—10 тыс. ак. В этих условиях интенсивный фотосинтез может быть только у листьев верхних ярусов. Однако листья нижних ярусов в этих условиях приспособлены к низкой интенсивности света и в условиях высокой освещенности интенсивность их фотосинтеза слабее, чем у листьев верхних ярусов.

ФОТОСИНТЕЗ И УРОЖАИ

В последнее время фотосинтез изучался в аспекте связи его с величиной урожая.

Фотосинтетическая деятельность на разных фазах вегетации растений имеет неодинаковое значение для построения урожая. В частности, у риса роль фотосинтеза в повышении урожая значительно больше всего в период заложения метелки: при формировании метелки абсолютный вес зерна изменяется на 200%, а при созревании — лишь на 10—15%. Рис отличается от других культурных растений тем, что выращивается в почве, залитой водой, что облегчает задачу управления его урожаями. Ограничить максимальную интенсивность фотосинтеза может только освещенность; удобрения и температура воды всегда могут быть оптимальными. Следовательно, в полевых условиях интенсивность ассимиляционных процессов при одинаковой освещенности зависит от фотосинтетической способности сорта.

По своим функциям листья риса подразделяются на 3 группы: низовые — снабжающие пластическими веществами корни и пазушные почки; срединные — обеспечивающие формирование колосков на метелке; верховые — накапливающие запасные вещества в эндосперме и поставляющие их зародышу.

Удаление листовых пластинок срединных листьев снижает продуктивность метелки на 30—40%; снабжение азотом устраняет вредное действие удаления листьев в силу повышения интенсивности фотосинтеза во влагалищах. Переход риса в генеративную стадию начинается с появлением листьев срединного яруса, в начале кущения. С этого момента изменяется аминокислотный состав в растениях и особенно в корнях и возникают новые условия для течения физиологических процессов (Ерыгин и др., 1958).

Все это дает основание считать, что наиболее важным периодом вегетации для формирования урожая риса является период увеличения размеров конуса нарастания перед его дифференциацией (Фенелонова, 1961); увеличение происходит за счет разрастания перидермы (Porhan, 1958), в которой возникает много центров — новых боковых конусов, являющихся базой формирования веточек и колосков метелки. Само собой понятно, что при недостатке пластических веществ часть этих центров не разрастается и метелка становится мало

продуктивной. У наших сортов риса момент разрастания боковых конусов совпадает с появлением 5—6-го листа, а заканчивается при появлении 7—9-го листа, когда начинается дифференциация конуса нарастания главного побега (Ерыгин, Тишина, 1954).

Важнейшим источником веществ, необходимых для разрастания этих центров, является фотосинтез. Наблюдения за продуктивностью фотосинтеза, выраженной в накоплении сухого вещества, дали возможность представить себе степень обеспеченности конуса нарастания продуктами фотосинтеза.

Результаты наблюдений за раннеспелыми сортами представлены в табл. 170.

Таблица 170
Зависимость продуктивности метелки от веса листьев к моменту дифференциации конуса нарастания

Число листьев на растении	Сорта			Среднеспелый
	раннеспелые			
	Вазе	Бозу	Скороспелый 8	
	<i>Вес листьев в мг (100 см²)</i>			
4	0,09	0,09		0,17
5	0,16*	0,18		0,18
7	0,23	0,20*		0,26
9	0,21	0,26		0,28*
10	0	0,20		0,27
12	0	0		0,26
	<i>Длина конуса нарастания в мм</i>			
—	0,34	0,42		0,50
	<i>Колосков на метелке</i>			
—	67	74		94
	<i>Листьев на растении</i>			
—	9	11		12

* Вес листьев к началу дифференциации конуса нарастания.

Данные этой таблицы показывают, что к началу дифференциации конуса нарастания вес единицы площади листа был весьма низким у раннеспелых сортов по сравнению со среднеспелым. Листья растений среднеспелого сорта весили на 60% больше, чем листья раннеспелых сортов. Замечательно и то, что у раннеспелых сортов конус нарастания перед его дифференциацией был обеспечен более ограниченным количеством продуктов фотосинтеза, чем зерновки при их формировании. Таким образом, налив зерна обеспечивался лучше, чем вытягивание конуса нарастания.

В иных условиях формируется конус нарастания у средне-спелого сорта; здесь наибольшим весом обладали листья в период, предшествовавший его дифференциации, после чего вес их снижался. Различие между сортами связано с длительностью их вегетации до дифференциации. У раннеспелых сортов она заканчивается при появлении 6—7-го листа, а у среднеспелых только при появлении 9-го листа. Из данных табл. 170 видно, что на протяжении большего периода времени успевает закладываться большее число боковых конусов нарастания и метелка становится более продуктивной.

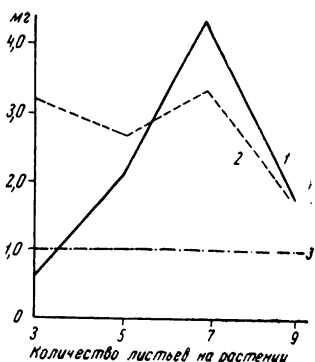


Рис. 95. Изменение содержания фосфора в конусе нарастания стебля до его дифференциации:
1 — нуклеопротениды, 2 — растворимый органический фосфор, 3 — фосфатиды

Таким образом, вес единицы площади листа, длина конуса нарастания и число колосков на метелке взаимно связаны: чем тяжелее листья, тем больше конус нарастания и тем больше колосков на метелке.

Результаты учета нуклеопротендов, фосфатидов и растворимого органического фосфора у среднеспелого сорта риса представлены на рис. 95.

Кривые, изображенные на этом рисунке, показывают, что в возрасте семи листьев в растении риса происходят значительные изменения, касающиеся растворимых органических соединений фосфора и нерастворимых нуклеопротендов. Эти изменения наблюдаются в период вытягивания конуса нарастания, когда закладывается биохимический фундамент для образования зачаточной метелки. Таким образом, превращение конуса нарастания в зачаточную метелку сопровождается интенсивными превращениями фосфорорганических соединений. Фосфор играет главную роль в снижении окислительных процессов путем перевода комплексного железа в ионное и в усилении синтеза аминокислот и белков в том случае, если в растении имеется достаточное количество азота.

В связи с этим представляется интересным проследить за изменением количества различных форм фосфора в конусе нарастания таких растений, которые находятся в следующих условиях произрастания: повышенные дозы азота и фосфора и ослабление снабжения продуктами фотосинтеза путем удаления листьев среднего яруса. Результаты учета различных форм фосфора в этих условиях представлены в табл. 171.

Данные табл. 171 показывают, что в период вытягивания

Изменение форм фосфора в конусе нарастания под действием внешней среды (мг на 1 г сухого веса)

Возраста растений (число листьев)	Нерастворимые		Растворимые	
	нуклеопротеиды	фосфатиды	органические	минеральные
	<i>Контроль</i>			
7—8	1,22	1,50	1,12	0,71
8—9	1,83	1,25	2,61	0,69
	<i>При внесении дополнительного фосфора</i>			
7—8	0,96	1,31	0,84	1,12
8—9	1,35	1,28	2,75	1,21
	<i>При внесении дополнительного азота</i>			
7—8	2,04	1,29	0,94	0,81
8—9	1,93	1,44	1,77	0,65
	<i>Листья срединного яруса удалены</i>			
7—8	1,32	1,49	1,4	2,12
8—9	1,48	1,47	2,10	3,25

конуса нарастания (7—8 листьев) все формы фосфора представлены меньшим количеством, чем при дифференциации (8—9 листьев), когда происходит заложение биохимического фундамента зачаточной метелки. Наибольшее различие наблюдалось в количестве нуклеопротеидов и особенно растворимых органических соединений фосфора. Под влиянием азота количество нуклеопротеидов заметно увеличивалось при одновременном снижении минерального фосфора и его растворимых соединений. Внесение фосфора в почву в период, предшествующий дифференциации, резко увеличивает количество минерального фосфора в конусе нарастания и снижает количество нуклеопротеидов и растворимых органических форм. Видимо, этим нужно объяснить отрицательное действие фосфорных удобрений, которые вносятся в фазе кущения, т. е. в период вытягивания конуса нарастания.

При удалении листьев среднего яруса (5, 6, 7 и 8-го) происходит резкое увеличение количества минерального фосфора в растении.

Эти данные показывают, что продуктивность метелки в большей степени зависит от интенсивности фотосинтеза листьев среднего яруса, чем нижнего яруса. Продукты фотосинтеза, образовавшиеся в момент вытягивания конуса нарастания, включаются в построение меристем, формирующих колоски. Они используются и как энергетический материал, и как строительный материал для заложения боковых конусов нарастания, вследствие чего метелка становится более продуктивной за счет увеличения числа колосков.

ВОДООБМЕН РАСТЕНИЙ РИСА

Водообмен у риса в течение вегетации происходит в достаточно постоянных условиях. В распоряжении растения имеется необходимое количество воды в силу того, что слой ее поддерживается на протяжении всей вегетации муссонными дождями или с помощью оросительных систем. «Вода так доминирует над другими климатическими факторами, что с хорошей ирригацией облегчается и делается безопасным выращивание мирового значения зерновой культуры» (Ramiach, 1930). В соединенных провинциях Индии и всех странах юго-восточной Азии 90% риса растет в период муссонов. Рис дает хороший урожай, если муссоны начинаются вовремя, и осадки распределяются равномерно. В действительности же это бывает редко и поэтому урожай риса зависят здесь от причуд муссонов. В юго-восточной Азии орошается только 10% площади, на которой возделывается рис; при этом получают постоянно высокие урожаи (Mitra, Gupta, 1945).

С точки зрения приспособления к среде обитания рис относится к растениям, которые с наступлением сухого периода года образуют семена и в таком виде переживают отсутствие воды. Период вегетации риса длится в одних климатических зонах 70—100, а в других 250—300 дней; на протяжении этого времени могут меняться влажность воздуха, ветер, температура атмосферы, воды и т. п., что заметно отражается на снабжении надземных органов водой.

ПОГЛОЩЕНИЕ ВОДЫ

Вода, окружающая корень риса, всасывается физиологически активными участками, а затем попадает в сосуды и поднимается к листьям. Одной из причин поступления воды в растение считается величина осмотического давления. Около корня и на его поверхности вода имеет своеобразную структуру. Здесь слой воды толщиной около 200—300 Å обладает сла-

бой активностью и низкой вязкостью. Физиологически активная зона корня изменяет физические свойства воды вследствие понижения потенциальной энергии и создания специфических условий для всасывания через эпидермис (Low, 1962). Избыточное количество воды в почве заметно улучшает обстановку в зоне физиологически активных участков корня, поэтому затопление почвы водой создает благоприятные условия для ее усвоения.

В корнях величина осмотического давления и сосущая сила увеличиваются от кончика к основанию; обычно величина осмотического давления равна 5 атм у кончика и 14 атм у основания корня. В листьях осмотическое давление повышается от основания влагалища к верхушке пластинки с 10 до 25 атм (Dastur, Baptista, 1931).

На величину осмотического давления влияют удобрения: CaSO_4 повышает его сильнее, чем K_2SO_4 , а $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — сильнее, чем KNO_3 . При внесении этих солей изменяется осмотическое давление не только в корнях, но и в листьях, вследствие чего растения становятся более устойчивыми к иссушающему действию ветров. При средних дозах удобрений, вносимых при подкормках, осмотическое давление повышается в 2—3 раза от внесения $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$; KNO_3 этими свойствами не обладает (Dastur, Cooper, 1932).

На протяжении вегетации величина осмотического давления сохраняется высокой лишь в начале вегетации, а к концу она падает; при этом сосущая сила выравнивается с осмотическим давлением. Все это относится к рису, произрастающему на затопленной почве. При выращивании риса на незатопленном поле осмотическое давление в корнях повышается к концу вегетации, как это показано на рис. 96.

Поступление воды в корни связано с процессом дыхания. Недосток кислорода в первую очередь отражается на поступлении в растение азота, фосфора и калия, а затем и воды. При недостатке кислорода поглощение воды уменьшается на 15—20%.

ТРАНСПИРАЦИЯ

Испарение воды листьями риса изучалось в разных условиях возделывания на фоне затопленной и влажной почвы. Некоторые исследователи пытались обнаружить по величине

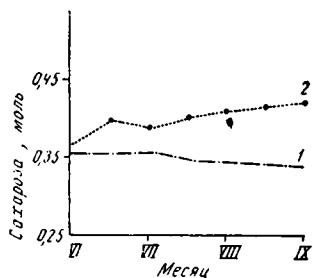


Рис. 96. Осмотическое давление в корнях риса при разном водном режиме почвы.
1 — при затоплении, 2 — при увлажнении

транспирационного коэффициента различие между «суходольными» и затопляемыми сортами. Одно время (Brigs, Shanz, 1914) делались попытки доказать, что рис относится к растениям, весьма требовательным к воде. Однако детальное ознакомление с опытами этих исследователей обнаружило невозможность использования их данных, так как рис в этих опытах не вызрел и поэтому полученные транспирационные коэффициенты нельзя было сопоставлять с транспирационными коэффициентами других растений.

Последующие исследования показали, что в одних и тех же условиях произрастания транспирационный коэффициент у риса весьма невелик по сравнению с транспирационным коэффициентом злаков. Если у пшеницы эта величина составляет 408, то у риса — 515, у ячменя—601, у овса—676. Величина транспирационного коэффициента у риса изменяется в зависимости от многих факторов. На его величину оказывают влияние метеорологические условия, количество воды в почве, сортовые различия. Последнее, однако, не связано с суходольностью сорта. У 9 сортов, которые выращивались при затоплении, транспирационный коэффициент колебался в пределах от 395 до 635. У одного и того же сорта величина транспирационного коэффициента колеблется в разные годы. При наблюдении за транспирацией риса на протяжении четырех летних сезонов было обнаружено, что величина транспирационного коэффициента изменялась от 440 до 808 (рис. 97).

Экспериментально установлено, что для риса наименьшая величина транспирационного коэффициента равняется 230—290, а наибольшая 977—1106. Это значит, что на образование 1 г вещества рис может расходовать от 0,3 до 1 л воды.

Количество воды, которое расходует одно растение риса на протяжении вегетации, достигает в условиях Краснодарского края 5 л; т. е. для выращивания риса на площади 1 га при густоте 100 растений на 1 м² потребуется около 5 000 м³ воды. Этот расчет подтверждает то положение, что рис расходует не больше воды, чем суходольные злаки и такие культуры, как картофель, горох, табак и лен.

Учет расхода воды растением на протяжении вегетации показал, что ее наибольшее количество транспирируется почти всегда в фазу цветения. Нарастающий расход воды до этой фазы вегетации связан с увеличением листовой поверхности. За несколько дней до цветения транспирирующая поверхность растения достигает максимума и остается на этом уровне до наступления молочной спелости. В дальнейшем медленное или быстрое старение растения и отмирание листьев уменьшает его общую поверхность; соответственно этому уменьшается и расход воды. Период, охватывающий часть фазы выметывания и фазы цветения и молочной спелости, характеризуется наибольшим расходом воды. За этот период рис про-

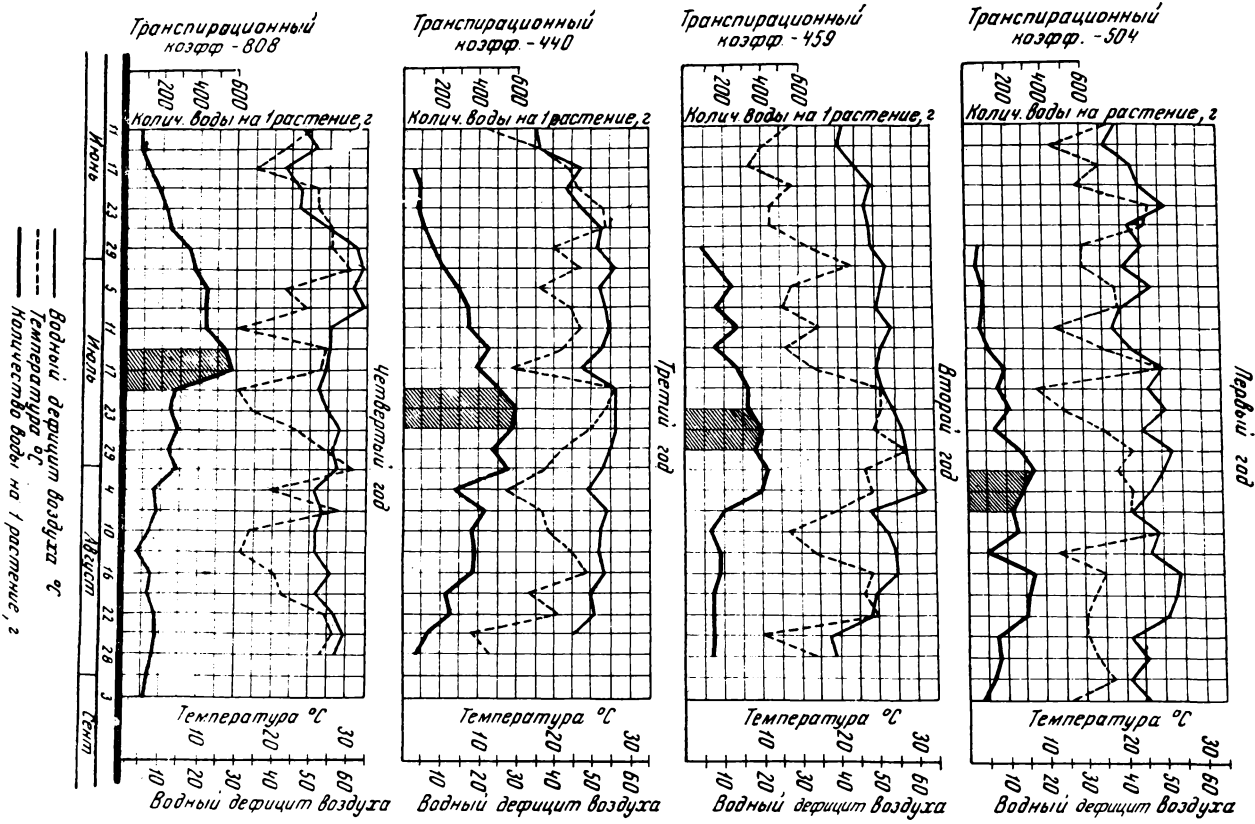


Рис. 97. Влияние метеорологических факторов на транспирацию у риса

пускает через себя половину всей воды, которая расходуется растением на протяжении всей его вегетации.

Общее количество воды, расходуемое рисом, находится в тесной связи с водным режимом почвы (табл. 172).

Таблица 172

**Влияние водного режима почвы на расход воды рисом
(г на 1 растение)**

Фазы вегетации	Затопление	Влажность почвы	
		90%	60%
Всходы	170	85	80
Кущение	490	340	200
Трубкавание	880	655	325
Цветение	1160	1015	735
Молочная спелость	1080	940	680
Восковая спелость	650	785	465
Полная спелость	385	565	420

Как видно из данных табл. 172, при затоплении рис транспирирует больше воды, чем на увлажненной почве, несмотря на то, что корневая система риса при выращивании в условиях затопления значительно меньше, чем у произрастающего на суходоле при 60% влажности почвы. Это объясняется тем, что у риса, выращенного в условиях затопления, листовая поверхность была почти вдвое больше. Наряду с этим полученные данные свидетельствуют о том, что наибольший расход воды приходится на периоды цветения и молочной спелости независимо от водного режима почвы. Полного параллелизма кривых расхода воды и температуры воздуха в течение вегетации не обнаруживается; видимо, это связано с тем, что метеорологические данные не показывают того температурного режима, который имеет место в зоне транспирации.

Суходольные сорта риса расходуют больше воды, чем затопляемые. О слабой устойчивости этих сортов к сухости воздуха давно упоминалось в литературе (Александров, 1905). Такое явление становится понятным, если вспомнить, что суходольные сорта распространены в районах муссонов, где в период выращивания риса относительная влажность воздуха чрезвычайно велика. На залитых рисовых полях влажность воздуха в травостое риса всегда выше 95%. Например, в одном из опытов в сухую погоду относительная влажность воздуха в середине поля была 54,9; по краям — 51,9; в 250 м от поля — 47,0; в сырую погоду эта величина составляла соответственно: 80,9; 81,0; 72,4.

Систематические наблюдения за влажностью воздуха на залитых водой рисовых полях в Египте показали, что относительная влажность здесь редко бывает выше 50%. Еще более низкая относительная влажность воздуха наблюдается при

суходольном возделывании риса на Украине, в Ростовской области, на Северном Кавказе и в республиках Средней Азии.

На протяжении суток транспирация следует ходу метеорологических факторов, что видно из данных табл. 173.

Таблица 173

Суточный ход транспирации (г на 40 растений) и испарение с открытой поверхности

Показатели	Часы суток					
	6	12	15	18	21	24
Условия затопления	40	280	600	320	140	30
Условия увлажнения	30	180	320	270	80	20
Водная поверхность	50	450	980	550	300	50
Температура воздуха	18	26	33	50	28	—
Относительная влажность воздуха	78	62	45	50	60	—

Транспирация у риса, независимо от водного режима почвы, по своему суточному ходу совпадает с испарением со свободной поверхности воды. Отдача воды начинается в 6 ч и достигает максимума в 15 ч, когда воздух имеет наиболее высокую температуру и наибольший водный дефицит. В ночные часы транспирация не прекращается; количество транспирируемой воды колебалось в опыте от 5 до 10% от дневного.

Выращивание риса на незатопленной почве не нарушает зависимости транспирации от суточного изменения метеорологических условий. У таких растений максимальный расход воды также приходится на послеполуденные часы. При внезапном изменении водного режима, например при затоплении почвы, на которой перед этим рис произрастал без слоя воды, транспирация остается неизменной на протяжении 6 дней после затопления. Она начинает изменяться лишь после образования новых корней.

Более подробные сведения о зависимости интенсивности транспирации от возраста растений и фаз вегетации представлены в табл. 174.

Таблица 174

Интенсивность транспирации в разные фазы вегетации (г на 1 м²)

Условия опыта	Кущение	Цветение	Полная спелость
Затопление	2474	2226	1418
Увлажнение (90%)	4182	1887	1730
Поверхность воды	7776	5208	5829
Температура воздуха	27	26	26
Относительная влажность воздуха	58	69	55

Согласно данным табл. 174, условия выращивания оказывают заметное влияние на расход воды единицей площади листа. У риса, выращиваемого на затопленной почве, интенсивность транспирации в фазе цветения выше, чем у риса, выращиваемого на влажной почве; во время прохождения остальных фаз рис в условиях затопления расходует меньше воды.

Уменьшение интенсивности транспирации в фазе цветения по сравнению с фазой кушения не находится в противоречии с тем, что рис во время прохождения этой фазы расходует максимальное количество воды. Большой расход воды вызывается увеличением листовой поверхности всего растения в целом до цветения и постепенным отмиранием ее после наступления молочной спелости.

Старение сопровождается изменением состава коллоидных водоудерживающих веществ, и поэтому водный баланс молодых листьев заметно отличается от водного баланса более старых листьев. Наблюдения за водным дефицитом листьев при затоплении и увлажнения на протяжении вегетации приведены в табл. 175.

Таблица 175

**Водный дефицит листьев риса при разном водном режиме почвы
(% воды, насыщающей лист)**

Фазы вегетации	Дата учета	Затопление	Увлажнение
Всходы	19/VI	5,23	7,45
	23/VI	6,13	6,15
Кушение	27/VI	8,67	9,64
	1/VII	8,65	19,76
	4/VII	9,04	19,50
	5/VII	12,60	11,50
Трубкование	15/VII	6,57	7,66
	16/VII	5,81	6,12
Цветение	19/VII	9,95	7,16
	28/VII	19,30	10,00
Молочная спелость	1/VIII	11,80	8,01
	6/VIII	10,02	10,11
Восковая спелость	8/VIII	14,40	6,65
	13/VIII	7,22	5,36

Согласно данным табл. 175, водный дефицит у листьев риса, произраставшего на влажной почве, был заметно выше, чем у листьев риса, произраставшего на затопленной почве. Такое положение имело место лишь на протяжении первой

половины вегетации. Примерно за неделю до цветения картина меняется: у риса, произраставшего на незатопленной почве, водный дефицит листьев стал меньшим, чем у риса, произраставшего на затопленной почве, и остался таким до конца вегетации. Это различие связано с более быстрым старением листьев после цветения в условиях затопления. Поэтому во второй половине вегетации водный дефицит листьев не может служить сравнительным показателем обеспеченности риса водой.

Близким к водному дефициту листьев показателем обеспеченности водой нужно считать количество воды в листьях. Учет ее показал, что в первой половине вегетации листья растений, произраставших на почве, залитой водой, содержат больше воды. В условиях затопления листья до цветения содержали 2,72, а в условиях увлажнения 2,28 г воды на 1 г сухого вещества; после цветения листья содержали соответственно 1,90 и 2,46 г воды на 1 г сухого вещества.

На основании этого можно считать, что рис при выращивании на незатопленной почве до цветения всегда испытывает недостаток воды. Это тот период вегетации, когда потребляются все минеральные элементы и закладывается фундамент урожая.

Неодинаковое отношение риса к водному режиму почвы обнаруживается также при учете продуктивности транспирации. При выращивании риса на почвах с пониженным количеством воды продуктивность транспирации становится наименьшей, а транспирационный коэффициент наибольшим. Это особенно заметно при сравнении продуктивности транспирации на таких водных режимах, как затопление, увлажнение до 90% и увлажнение до 60% капиллярной влагоемкости.

Различие между сортами по продуктивности транспирации обнаруживается только при низком содержании воды в почве. Одни из них завядают быстро, а другие медленно. Критерием недостатка воды в опытах служила мимоза (*Mimosa pudica*), которую выращивали в середине вегетационного сосуда, а рис выращивали по периферии. В возрасте 5—7-го листа полив прекращали и следили за движением листьев мимозы. Через 4—5 дней после приостановки движения листочков мимозы производили полив. Растения устойчивых сортов риса через 2—3 дня полностью восстанавливали свой вес, слабые частично засыхали, а еще более слабые засыхали полностью.

В итоге наблюдений за транспирацией оказалось, что при всех водных режимах наибольшее количество воды расходуется за время цветения и молочной спелости.

При выращивании на незатопленной почве рис обладает малой интенсивностью транспирации, низкой ее продуктивностью, низким содержанием воды и большим водным дефи-

цитом листьев, что свидетельствует о недостатке воды в растениях риса при выращивании их в этих условиях. В связи с этим рис следует выращивать на почве, залитой водой, так как только в этих условиях проявляется оптимальная продуктивность рисового растения.

РОЛЬ СЛОЯ ВОДЫ В ФОРМИРОВАНИИ УРОЖАЯ РИСА

Затопление почвы в фазе прорастания создает анаэробную обстановку и тормозит прорастание, несмотря на высокую приспособленность семян риса к таким условиям. На протяжении дальнейшей вегетации по мере роста корней наличие слоя воды становится обязательным для культивирования риса. В условиях затопления он образует корневую систему со слабо развитыми боковыми корешками и затрачивает на добывание элементов почвенного питания в 3 раза меньше энергии, чем в увлажненной почве (Ерыгин, 1949). Большая доступность минеральных элементов в затопленной почве позволяет рису создавать в 2—3 раза меньшую корневую систему (Ерыгин, Рябчун, 1957). Все это говорит о том, что в период нарастающего поглощения солей культурным рисом затопленная почва является для него наилучшей средой обитания. В фазе созревания наличие слоя воды для риса необязательно (Ерыгин, 1947), если не предполагается повышения урожая путем ветвления стебля; причиной ненадобности слоя воды в этот период является прекращение потребления минеральных элементов.

Таким образом, затопление риса водой является агроприемом, который особо эффективен в тот период, когда формируются основные элементы урожая.

Разрастание пазушных почек у риса происходит при появлении 2—3-го листа; кущение начинается с появлением 3—4-го листа, торможение кущения с увеличением слоя воды снимается повышением ее температуры (Ерыгин, 1959). Таким образом, при помощи слоя воды можно управлять процессом кущения. Результаты учета числа продуктивных побегов и колосков на метелке при разных слоях затопления представлены в табл. 176.

Данные табл. 176 показывают, что с увеличением слоя воды до 30 см кустистость снижается почти вдвое. Число колосков на метелке при этом, наоборот, увеличивается в разных опытах на 9—42%. Таким образом, слой воды повышает продуктивность метелки риса и величина урожая может быть восстановлена только в тех случаях, когда кущение играет малую роль в получении высоких урожаев.

В одном из опытов наблюдалась компенсация потери кустистости озерненностью метелки (табл. 177).

Причиной увеличения числа колосков на метелке является снижение температуры воды, которое наблюдается при глубоких затоплениях. Кушение стимулируется температурами в пределах 18—30° (Ерыгин, 1950), а озерненность метелки повышается при температурах порядка 21° по сравнению с 30°.

Таблица 176

Влияние глубины слоев затопления на продуктивность риса

Опыт	Глубина затопления, см					
	1	15	30	1	15	30
	<i>Кустистость</i>			<i>Число колосков на метелке</i>		
1	3,3	3,2	2,7	40	42	54
2	5,2	4,2	3,6	48	58	65
3	5,2	4,0	1,7	43	46	56
4	6,4	5,6	3,7	46	44	58
5	5,5	3,8	2,6	43	48	61
6	8,0	5,3	4,0	66	64	72
<i>Среднее</i>	<i>5,6</i>	<i>4,3</i>	<i>3,0</i>	<i>47,7</i>	<i>50,3</i>	<i>61,0</i>

Для выяснения сроков действия температуры воды на эти элементы урожая необходимо иметь представление о сроках формирования куста и метелки. Рассмотрим их на примере кубанских сортов риса.

Фаза кушения у кубанских производственных сортов с длиной вегетационного периода 100—120 дней начинается с появлением 3—4-го листа. Разрастание пазушных почек про-

Таблица 177

Влияние слоя воды разной температуры на продуктивность риса

Показатели	Слой воды, см		
	1	15	30
Урожай зерна на 1 растение, г	4,51	4,20	4,49
Кустистость	3,25	2,90	2,80
Число колосков	45,2	45,0	53,0
Температура воды	24,6	24,3	21,9

исходит раньше, чем возникают эти листья (Ерыгин, 1959); поэтому формирование куста за счет боковых побегов из пазух низовых листьев нужно проводить в период появления 2,

3 и 4-го листьев. Для этого необходимо подавать на чеки воду с температурой 25—30° на протяжении 7—10 дней. Это тот период вегетации, когда производится борьба с просянками при помощи затопления. При затоплении теплой водой повышается интенсивность кушения и уничтожаются просянки. Холодная вода, наоборот, не действует на просянку и ослабляет кушение или вовсе затормаживает его в зоне низовых листьев.

Заложение листьев на главном побеге прекращается с появлением 5—6-го листа, а конус нарастания заканчивает свои вегетативные функции.

В период возникновения 7, 8 и 9-го листьев конус нарастания претерпевает полную перестройку, в результате которой он переходит из вегетативного состояния в генеративное. Внешне это отражается на его длине и происходит на протяжении разного времени в зависимости от сортовых различий и условий произрастания, в том числе и от температуры слоя воды в зоне узла кушения (Фенелонова, 1961). Этот переход обнаруживается учетом биохимических показателей, в том числе аминокислот (Ерыгин, 1958) и форм фосфора; наиболее изменчивой оказалась растворимая органическая часть: сахарофосфаты и фосфаты с макроэргическими связями (Ерыгин, Красникова, Федорова, 1963).

Размеры конуса нарастания тесно связаны с продуктивностью метелки; чем он длиннее, тем больше образуется колосков (Фенелонова, 1962).

Продолжительность роста конуса нарастания у разных сортов колеблется в широких пределах; именно от этого зависит продолжительность вегетационного периода риса. При сопоставлении длительности перестройки конуса нарастания и числа колосков на метелке у 34 сортов с вегетационным периодом 85—125 дней обнаружена положительная связь с коэффициентом корреляции 0,816.

Действие температуры слоя воды на метелку показано в табл. 178.

Данные табл. 178 показывают, что продуктивность метелки значительно выше при низких (19,5—21,0°) температурах слоя воды; в этих же условиях число колосков на метелке увеличилось почти на 30%. Главной причиной этого было резкое увеличение веточек второго порядка. Итак, для более высокой продуктивности метелки необходимо понижать температуру слоя воды, а не повышать, как это считалось прежде. Такое положение подтверждается практикой сроков посева: поздние посевы риса всегда приводят к снижению урожая зерна по сравнению с ранними, потому что дифференциация конуса нарастания происходит в жаркую погоду.

При высоких температурах в зоне узла кушения это происходит в силу того, что в конусе нарастания не все инициа-

тивные клетки успевают разрастаться в зачатки веточек и колосков. Для их развития необходимо время: чем больше пройдет времени, тем больше пластического материала поступит в конус нарастания и каждая инициативная клетка даст зачаток элемента метелки.

В производстве снижение температуры на период появления 7—9-го листа можно произвести проточностью воды на

Таблица 178

Влияние температуры воды на продуктивность метелки риса сорта Дубовский 129 и Краснодарский 424

Сорт	Температура, °С	Число веточек		Число колосков
		первого порядка	второго порядка	
Дубовский 129	19,5	11,5	16,3	98
Краснодарский 424	21,0	12,2	13,5	101
Дубовский 129	20,0	11,3	21,2	123
Краснодарский 424	20,0	14,5	24,9	164
	<i>Среднее</i>	<i>12,4</i>	<i>19,0</i>	<i>121</i>
Дубовский 129	31,8	10,8	9,6	87
Краснодарский 424	31,0	11,8	10,2	88
Дубовский 129	30,0	10,5	9,9	81
Краснодарский 424	30,0	11,0	10,4	88
	<i>Среднее</i>	<i>11,0</i>	<i>10,0</i>	<i>86</i>

чеке или глубоким затоплением. Проточностью удавалось понижать температуру воды с 25 до 22,5°; при глубоком затоплении в зоне узла кушения, температура колебалась от 22,2 до 27,0°, а в среднем снизилась по сравнению с контролем на 1,6°.

Результаты определения продуктивности метелки и величины урожая сорта Дубовский 129 приводятся в табл. 179.

Данные табл. 179 показывают, что в полевых условиях метелка становится продуктивнее под действием проточности и глубоких слоев воды, которые создаются на период формирования 7—8-го листа. Растения образуют дополнительные веточки, в результате чего число колосков повышается.

Таким образом, слой воды оказывает положительное влияние на формирование урожая риса, если он способствует кушению и увеличению продуктивности закладываемой метелки. Слой воды с температурой около 30° в период появления низовых листьев создает благоприятные условия для образования боковых побегов, которые созревают в условиях Кубани. Формирование продуктивной метелки происходит в условиях относительно низких температур в зоне узла кушения. Поддача воды с температурой около 20—21° повышает число колосков и тем самым увеличивает урожай.

**Результаты полевого опыта по изучению влияния слоя воды
на продуктивность метелки**

Водный режим	Опыт	Число веточек		Число колосков на метелке	Урожай, ц/га
		первого порядка	второго порядка		
Проточность	первый	10,0	16,1	101	50,6
Глубокое затопление . .	»	10,3	16,3	100	49,1
Контроль	»	10,2	14,0	80	36,2
Проточность	второй	9,5	14,0	92	40,0
Глубокое затопление . .	»	9,0	13,0	85	33,7
Контроль	»	8,0	9,2	70	30,6
Проточность	третий	8,4	14,2	88	51,2
Глубокое затопление . .	»	8,6	12,5	81	41,0
Контроль	»	7,8	9,4	67	36,0
<i>Средние величины</i>					
<i>Проточность</i>		<i>9,3</i>	<i>14,7</i>	<i>94</i>	<i>47,3</i>
<i>Глубокое затопление . .</i>		<i>9,3</i>	<i>14,1</i>	<i>89</i>	<i>41,8</i>
<i>Контроль</i>		<i>8,7</i>	<i>10,7</i>	<i>72</i>	<i>34,3</i>

Использование воды разной температуры при возделывании риса является одним из главных условий создания высоких урожаев риса в умеренном поясе.

ЛИТЕРАТУРА

Александров Н. Н. О культуре риса в Туркестане. Ташкент, 1905.
Алешин Е. П. Автореф. канд. дисс. М., 1959. Ахундов Ф. Г. Автореф. канд. дисс. Баку, 1966. Бородин И. В. Тр. Новосибирск. с.-х. ин-та, 1946, 5. Бушуев И. Журн. Туркестанск. сельск. хоз-ва, 1914.
Быков Б. В. Автореф. канд. дисс. М., 1961. Вейснинг С. Я. Тр. Зоол. ин-та Азерб. фил. АН, 1939, 10. Гаричкин А. И. Автореф. канд. дисс. Баку, 1957; Земледелие, 1954, 11. Грест Д. Рис. М., ИЛ, 1959. Гушин Г. Г. Рис. М., 1938; Как получить высокий урожай риса. Алма-Ата, 1942. Ерыгин П. С. Сб. научных работ по рису. Краснодар, 1947; Тр. Краснодарск. ин-та пищ. пром., 1949, 7; Физиологические основы орошения риса. М.—Л., 1950; Краткие итоги н.-и. работы Всес. рис. опытн. станции за 1951—1952 гг. Краснодар, 1953; Краткие итоги н.-и. работы Кубанск. рисовой опытн. станции за 1957 г. Краснодар, 1958; Тез. совещ. по морфогенезу растений. Изд-во МГУ, 1959. Ерыгин П. С., Алешин Е. П. Краткие итоги н.-и. работы Кубанск. рисовой опытн. станции за 1957 г. Краснодар, 1958. Ерыгин П. С., Алешин Е. П., Фенелонова Т. М., Саутич М. А. Физиол. раст., 1961, 8, 14. Ерыгин П. С., Красникова Г. С., Федорова С. А. Краткие итоги н.-и. работы Кубанск. рисовой опытн. станции за 1961 г. Краснодар, 1963. Ерыгин П. С., Рябчун О. П. ДАН СССР, 1957, 115, 5. Ерыгин П. С., Тишина Е. Ф., Тр. Кубанск. с.-х. ин-та, 1954, 1 (29); Кр. итоги н.-и. работы Всес. рисовой опытн. станции за 1953—1954 гг. Краснодар, 1955; Краткие итоги н.-и. работы Всес. рисовой опытн. станции за 1955 г. Краснодар, 1956. Есипов М. С. Советск. агрономия, 1947, 12. Загребельный В. Ф. Краткие итоги н.-и. работы Кубанск. рисовой опытн. станции за 1955 г. Краснодар, 1956; Краткие итоги н.-и. работы Кубанск. рисовой опытн.

станции за 1958 г. Краснодар, 1961. Иконников С. И. Бюлл. Всес. ин-та гидротехн. и мелиорации, 1934, 3. Ионова Н. П. Автореф. канд. дисс. Краснодар, 1944. Каталог районированных сортов с.-х. культур. М., «Колос», 1965. Княгиничев М. И. Биохим., 1945, 10, 5—6. Козьмина Е. П. Технологические свойства крупных и зернобобовых культур. М., 1963. Кононова М. М. Тр. Ак-Каваской опытн. оросит. станции. 1936, 7. Красноок Н. П., Тур Н. С. Физиол. раст., 1968, 15, 2. Кребс Г., Корнберг Г. Превращения энергии в живых системах. М., ИЛ, 1959. Кучучков Д. М. Тр. Узб. с.-х. ин-та, 1949, 6. Маджирова Л. Д. Автореф. канд. дисс. Краснодар, 1956; Агробиол. 1956, 6. Маджирова Л. Д., Куперман Ф. М. Краткие итоги н.-и. работы Всес. рисовой опытн. станции за 1953—1954 гг., Краснодар, 1955. Машковцев М. Ф. Тр. Центр. опытн. рисовой станции НКЗ СССР, 1934, 6. Мицуи С. Минеральное питание риса, удобрение и мелиорация орошаемых рисовых почв. М., 1960. Мухамедов А. М. Тр. проблемных и тематических совещаний Зоол. ин-та АН СССР, 1951, 1. Натальин Н. Б. Краткие итоги н.-и. работы Всес. рисовой опытн. станции за 1953—1954 гг. Краснодар, 1955. Неунылов Б. А. Повышение плодородия почв рисовых полей Дальнего Востока. Владивосток, 1961. Опарин А. И., Гельман Н. С. Сб. «Биохимия зерна», 1, 1951. Ратнер Е. И. Минеральное питание растений и поглотительная способность почв. М.—Л., 1950. Рожевиц Р. Ю. Тр. прикл. бот. генет. и селекции, 1931, 27, 4; Злаки; введение в изучение кормовых и хлебных злаков. М.—Л., Сельхозгиз, 1937. Сорокина А. В. Научн. отчет Всес. рис. опытн. станции за 1941—42 гг. Сельхозгиз, 1946. Токунага И., Токуока М. Р. Ж. Биол., 1959, 9. Тур Н. С. Автореф. канд. дисс. Ростов на Дону, 1968. Федорова С. А. Пищевая технология, 1966, 2. Фенелонова Т. М. Краткие итоги н.-и. работы Кубанск. рис. опытн. станции за 1959—1960 гг. Краснодар, 1961; Автореф. канд. дисс. Рост. Н. Д. 1962. Шараров И. Д. Изв. АН КазССР, сер. бот. и почвовед., 1960, 3 (9). Шутов Д., Кара-Мурза Л. Бот. сб. Азерб. гос. н.-и. ин-та, 1932, 1. Яковлев М. С. Бот. журн., 1950, 35, 2. Akazawa T., Minamikawa T., Murata T. Plant Physiol., 1964, 39, 3. Anhoury J. L'agronomie tropicale, 1947, 11, 3—4. Aoki M. J. Sci. Soil a. Manure Japan, 1939, 13, 6; 1941, 15, 2. Arrenius O. Soil Sci., 1922, 14, 1. Asana R. D. Indian J. Agric. Sci., 1945, 15, 5. Asghar A. G., Dhawan C. L. Indian J. Agric. Sci., 1947, 17, 4. Aso K. Bull. Agric. Tokyo Imp. Univ., 1906—1908, 7. Balakrishna Rao, Bavappa K., Row K. Madras Agric. J. 1958, 45, 5. Brown J. C., Holmes R. S., Shapiro R. E., Specht A. W. Soil Sci., 1955, 79, 5. Bauhinus J. C. Thesiri Botanici. Цит. по Гушину Г. Г., 1938. Belgrave W. Malayan Agric. J., 1931, 19, 4. Blume B., Faugh H. Zeitsch. Pflanzl. Nahrung Duingung Bodenkunde, 1961, 92 (137), 2. Borasio L. Stazione Sperim. rizicoltura. Vercheli, 1962; Il Riso, 1966, 2. Borasio L., Cetini G. Il Riso, 1954, 3, 9. Bordas I. Forth. Internat. Congr. Soil. Sci., Amsterdam, 1950, 11. Brigs L., Shanz H. J. Agr. Res., 1914, 3, 1. Buiffa G., Corbetta G. Ente Nazionale Sementi Elette. Quaderno, 1958, 5. Burriet F., Alexandre V. Fourth Intern. Soil Sci. Amsterdam Transactions. 1950, 2. Cassidy N. G., Singh S. A. Agric. J. (Fiji), 1956, 27, 1—2. Chatterjee D. Indian J. Agric. Sci., 1949, 18, 3. Chakraborty S., Sen Guptas. Nature, 1959, 184, 4704. Chang T. T. Internat. Rice Comm. News let, 1963, 12, 2. Cifferri R., Il Riso, 1952, 1, 6; 1963, 12, 2. Copeland E. B. Rice. London, 1924. Codd L. E. J. Heredity, 1935, 26, 2. Cruz A., West A., Aragon V. Philip. J. Sci., 1932, 48, 1. De P. K., Digar S. J. Agric. Sci., 1955, 45, 3. Deyne H., Glanville R. Trop. Agric., 1933, 10, 5. Dastur R. H., Baptista E. Ind. J. Agric. Sci., 1931, 1, 2. Dastur R. H., Chinoy J. Ind. J. Agric., Sci., 1932, 2, 5. Dastur R. H., Cooper R. Ind. J. Agric. Sci., 1932, 2, 2. Dastur R., John W. Ind. J. Agric. Sci., 1933, 3; J. Ind. Bot. Sci., 1938, 17, 14. Dastur R. H., Kallijani V. Ind. J. Agric. Sci., 1934, 4. Datta N. R., Datta N. P. J.

Ind. Soil. Sci., 1963, 11, 2. De Fekete M. A., Leloir L. F. Cardini C. E. Nature, 187, 1960. Dzubay M. Agrochemia es talaytan, 1957, 6, 4. Erygin P. S. Coso sinh lý của việc tu o'i nuoc'cho lúa. Hanôï, 1965. Espino R. B. Philipp. J. Sci., 1920, 16. FAO, Reportat the 8 meeting of the international rice commission 11—16 december, 1961. Frenyo V. Ann. Univ. Sci., Sec. Biol. 4. Budapest, 1961. Fujiwara U. J. Sci. Soil. a. Manure Japan, 1955, 27, 3. Fujiwara A., Ohira K. J. Sci. Soil Manure Japan, 22, 94, cit. Tanaka A. 1961. Fukui T., Fudsi M., Nikumi D. J. Agric. Chem. Soc. Japan, 1964, 38, 5. Go Ban Hang, Schuylenburgh J. Nederl. J. Agric. Sci., 1960, 8, 4. Hill B., Garrett V., Kesfer E. Agric. Food Chem., 1963, 11, 6. Ishizuka Y., Tanaka A. J. Sci. Soil Manure Japan, 23, cit. Tanaka A., 1961. J. Sci. Soil. Manure Japan, 25, 163, cit. Tanaka A., 1961. Itano A., Tuzi Y., Hasegawa J., Mariya T. Ber. Ohara Inst. Landw. Forsch. Japan, 1938, 8. Jacobson H. G. J. Amer. Soc. Agr., 1925, 17, 10. Jamada N. Pl. Physiol., 1954, 29, 1; Agric., 1931, 77, 1. Кацаров К., Милев В. Ориз. Изд. Христо Г. Данев, Пловдив, 1966. Kadam B. S. Current Sci., 1935, 3. Kaddan M. T., Fakhry S. I. Soil Sci., 1961, 91, 2. Kanomata C. Bull. Coll. Agr. Tokyo Univ., 1906—1908, 7. Kapp L. C. Univ. Arkansas Col. Agr. Expt. Sta. Bull., 1937, 519. Karunakar P., Daniel F. Ind. J. Agric. Sci., 1950, 20, 2. Kasugai Shin-inhiro. J. Sci. Soil a. Manure Japan, 1939, 13, 11. Kawashima R. J. Sci. Soil a. Manure Japan, 1939, 10, 1. Kelley W. R., Thompson A. R. Hawaii Agr. Exp. Sta. Bull., 1910, 21. Kellner O. Landw. Vers., Stat., 1884, 30. Khan A. R., Bhatnagar M. Ind. Farm, 1945, 6. Kimura I. J. Imp. Agric. Exp. Sta., 1931, 1, 4. Kiuchi T. J. Sci. Soil a. Manure Japan, 1951, 22. Kiuchi T. Ishizaka H. J. Sci. Soil a. Manure Japan, 1960, 31(7); 1961, 32(5). König I. Zusammensetzung der menschlichen Nehrungs- und Genussmittel. Berlin, 1889. Kurosawa R. J. Agric. Chem. Soc. Japan, 1959, 33, 3. Lehrman L. J. Amer. Chem. Soc., 1929, 51, 7. Leloir L. F., De Fekete M. A., Cardini C. E. J. Biol. Chem. 1961, 236. Leonsio M. Il Riso, 1958, 7, 8. Linnaeus C. Species plantarum... цит. по Гушину Г. Г., 1938. Linnaeus C. Systema nature... Цит. по Гушину Г. Г., 1938. Low Ph. F. Soil Sci., 1962, 93, 1. Matsubayashi M., Ita R., Takase T., Nomoto T., Yamada N. Theory and Practice of growing rice. Tokyo, 1963. Malavolta E. Plant Physiol., 1954, 29, 1. Manvilli V. Il Riso, 1952, 7. Mathioli P. Compendium de plantis... Цит. по Гушину Г. Г., 1938. Matsunaka S. J. Japan Bioch. Soc., 1961, 49, 4; 1962, 48, 4. Matsua T. Rice culture in Japan. Tokyo, 1954. Metha M. L. Proc. Punjab engineering Congress, 1940. Metzger W. H., Janssen G. J. Agr. Res., 1928, 37. Misra G., Sahu G. Bull. Torrey Bot. Club, 1957, 84, 6. Mitra S. K., Gupta P. S. Ind. Farming, 1945, 6, 9. Mitra S. K., Pares M. G. Ind. J. Agric. Sci., 1934, 4, 3. Mitra S. K., Phukan L. N. Agric. J. Ind., 1929, 24, 2. Mitsui S. Inorganic Nutrition, fertilization and soil amelioration for lowland rice. 4th ed. Yokondo Press. Tokyo, 1956. Mitsui S., Aso S., Kumazawa K. J. Sci. Soil a. Manure Japan, 1951, 22(1). Mitsui S., Aso S., Kumazawa K., Ishiwara I. Trans. Fifth Internat. Congr. Soil Sci., 1954, 2. Mitsui S., Hirata H. J. Sci. Soil and Manure Japan, 1959, 30(6); Plant Nutr., 1961a, 32(5); J. Sci. Soil and Manure Japan, 1961b, 32 (11). Mitsui S., Kumazawa K., Ueda M. J. Sci. Soil a. Manure Japan, 1961, 32 (1). Miyake K. J. Agric. Coll. Tohoku Imp. Univ., 1913, 5. Moolani M. K., Sood P. K. Il Riso, 1966, 15, 4. Morinaga T. Bot. Mag., Tokyo, 1927, 41; 1932. Murata T., Sugiyama T., Akazawa T., Arch. Bioch. a. Biophys., 1964, 106, 1—3. Murata Y., Iyama J. Proc. Crop. Sci. Soc. Japan, 1958, 27, 1. Murata T., Sugiyama T., Akazawa T. Arch. Biochem. a. Biophys. 1964, 107, 1—3. Muta S., Araki P. J. Agr. Chem. Soc. Japan, 1955, 29, 8. Nagasima H. Japan J. Bot., 1938, 9, 3. Noguchi Y., Sugawara T. The Effect of Potash on the Rice Plant, Yokon-

do Press, Tokyo, 1952. Obreyanu G., Albesch I. Probleme Agricole, 1960, 12, 2, Bucuresti. Overio H. Zeitschr. Natur., 1938, 3. Partéres R. J. Agr. Trop. Bot. applic., 1956, 3. Pearson G. A., Bernstein L. Agron. J. Amer. Soc. Agr. publ., 1959, 51, 11. Piccuro G., Piacco R. Il Riso, 1966, 15, 4. Popham R. Amer. J. Bot., 1958, 45, 3. Raalte M. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 1940, 50. Ramiach R. Mem. Dep. Agric. India, 1930, 18. Rampal A. J., Bhatt J. G. Trop. Agric., 1959, 36, 2. Raychandhuri S. P., Biswas N. R., Datta V. Proc. Nat. Inst. Sci. Ind., 1963, 28, 6. Rowa K. Australian J. Biol. Sci., 1957, 10. Russo S. Il riso, 1967, 16, 1. Saeki Hand Izawa G. J. Sci. Soil (Tokyo), 1952, 22. Sahasrabudhe D., Kibe M. Ind. J. Agric. Sci., 1935, 11, 1. Saio K., Kubo S. J. Agric. Chem. Soc. Japan, 1962, 36, 2. Sampath S., Narasinga M. Ind. J. Genet. Pl. Breed., 1951, 11 (1). Sasamoto J. Sci. Insect Control, 1957, 22, 1. Shibuya K. Bull. Jamagata Univ. (Agric. Sci.), 1956, 2, 2. Shibuya K., Sacki H., Katagai D. J. Soc. Trop. Agric., 1938, 10, 1. Shimoda Yoshio. Soil a. Plant Food, 1960, 6, 2. Singh M., Kumosava K., Matsui S. Soil a. Plant Food, 1960, 6, 4. Sircar S. M., Das T. M., Lahiri A. M. Nature, 1955, 175, 4467. Soriano M. F. Philipp. Agric., 1934, 23, 4. Sreenivasan A. Proc. Ind. Acad. Sci., 1936, 3, 3. Subba Rao N. S. Proc. Ind. Acad. Sci., 1957, 45, 2. Suzuki U., Yochimura K., Takaishi M. Bull. Coll. Agr. Tokyo Imp. Univ. Japan, 1907, 7, 4. Takahashi N. Bull. Agr. Soc. Japan, 1955, 19; Sci. Repts. Res. Inst. Tohoku Univ., 1954, 6, 1. Takane Matsuo. Rice culture in Japan. Tokyo, 1959. Tanaka A. I. Faculty Agric. Hokkaido Univ., 1961, 51, 3; The mineral nutrition of the rice plant. Johns Hopkins press. Baltimora, 1965. Tanaka A., Patnaik S., Abichandani C. Ind. Acad. Sci., Ser. B, 1959, 49 (4). Tamboli P. M., Mishra V. K. J. Ind. Soc. Soil Sci., 1963, 11, 2. Taylor S., Puri A., Asghar A. Pengjab Irrigation Research Inst. Res. Publication, 1934, 4, 7. Thelin G., Beakwont A. J. Amer. Soc. Agr., 1934, 26, 12. Tiba I. J. Fac. Agr. Iwata Univ., 1953, 1, 2. Tokuoka M., Morooka H. J. Soc. Trop. Agr. Taihoku Imp. Univ., 1938, 10. Tokuoka M., Otu Rgu Gyo. J. Sci. Soil a. Manure Japan, 1939, 13. Tolbert N. E., Burris R. H. J. Biol. Chem., 1949, 181. Vamos R., Ando M. Acta Geographica, 1959—1960, 4, 1—4. Venkatagiri K., Sreenivasan A. Bioch. Zeitsch., 1938, 296, 5—6. Vlamis J. Davis A. Plant physiol., 1944, 19, 1. Wentan A. L., Wenton K. B., Cereals, Nuts, Oil seeds, 1932, 1. Willis L., Carrero I. J. Agr. Res., 1923, 24, 7. Yamada N. Plant Physiol., 1954, 29, 1. Yamaguchi S. J. Faculty Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. V., 1935, 4, 1. Yamasaki T. The mineral Nutrition of the rice plant. The Jhon Hopkins press. Baltimora, 1965. Yoshiaki G., Yatazawa M., Yamamoto M., Tereai H. Sci. Repts. Shida Agric. Coll., 1952, 2. Yukitamo T. J. Chem. Soc. Japan, 1931, 52.

СОДЕРЖАНИЕ

С. С. Андреевко

ФИЗИОЛОГИЯ КУКУРУЗЫ

Введение	5
Ф. М. Куперман	
Ботаническое описание кукурузы (<i>Zea mays</i> L.)	8
К систематике вида <i>Zea mays</i> L.	8
Строение корневой системы кукурузы	23
Строение стебля	26
Строение листа	28
Строение соцветий и цветков	31
Строение зерновки	36
С. С. Андреевко	
Экологические особенности кукурузы	38
Отношение кукурузы к воде	39
Влияние температуры	41
Значение кислотности почвы для роста и развития кукурузы	45
Световой режим кукурузы	46
Влияние воздуха и азрации на жизнедеятельность кукурузы	48
Ф. М. Куперман	
Особенности развития, роста и органогенеза кукурузы	51
Характеристика жизненного цикла кукурузы	51
Фенологические фазы развития и роста кукурузы	51
Этапы органогенеза кукурузы	53
Особенности развития и роста морфофизиологических типов кукурузы на II—XII этапах органогенеза в зависимости от условий внешней среды	65
Некоторые данные об условиях формирования пола, фертильности и стерильности цветков кукурузы	81
Некоторые закономерности роста и ярусной изменчивости междоузлий стебля, листьев, метелки и початков кукурузы в связи с прохождением этапов органогенеза у разных морфофизиологических типов	88
Морфофизиологический анализ условий формирования многопочатковых форм кукурузы	95
Морфофизиологический анализ явлений гетерозиса у гибридов кукурузы	100

Фотосинтез растений кукурузы	112
Условия формирования фотосинтетического аппарата	112
Условия фотосинтетической деятельности растений кукурузы	119

Дыхание растений кукурузы	134
Дыхание семян кукурузы	135
Субстраты дыхания кукурузы	139
Изменения дыхания в онтогенезе под влиянием различных факторов	140
Дыхание гибридных форм кукурузы	150

Минеральное питание растений кукурузы	152
Влияние различных факторов на процесс поглощения из почвы растением кукурузы элементов минерального питания	155
Закономерности поглощения и метаболизма элементов минерального питания	168
Источники элементов минерального питания	172
Отзывчивость разных сортов и групп кукурузы на минеральное питание	175
Внекорневые подкормки кукурузы и их физиологическая роль	177
Влияние минерального питания на обмен веществ и процессы роста и развития кукурузы	180
Связь минерального питания кукурузы с другими физиологическими процессами	186
Корневые выделения и их физиологическая роль	189
Метаболиты микробов почвы и их значение для минерального питания кукурузы	190
Физиологическая роль микроэлементов	191
Некоторые вопросы агротехники удобрений кукурузы	195

Физиология водообмена растений кукурузы	198
Добывание воды растениями	198
Расходование воды растениями	205
Свойства и состояние воды в клетках растений кукурузы	209
Отношение кукурузы к воде на разных этапах жизни	216
Возможности диагностирования уровня водообеспеченности растений кукурузы	217

Физиология оплодотворения и формирования зерна кукурузы	220
Сроки и закономерности формирования метелки и початка	220
Процесс опыления и зависимость его от внешних условий	223
Оплодотворение и обмен веществ в мужских и женских цветках	227
Мужская стерильность и ее значение для культуры кукурузы	234
Роль пыльцы других растений кукурузы в процессе опыления	235
Влияние физиологически активных веществ на процесс опыления	236
Закономерности формирования зерна кукурузы	237

Устойчивость кукурузы к неблагоприятным условиям жизни и заболеваниям	242
Влияние пониженной температуры на растения кукурузы; пути повышения холодостойкости	242
Отношение кукурузы к высокой температуре; жаростойкость и засухоустойчивость	251
Солеустойчивость кукурузы	253
Некоторые болезни кукурузы и меры борьбы с ними	253
<i>Литература</i>	258

П. С. Ерыгин

ФИЗИОЛОГИЯ РИСА

Краткое биологическое описание растений риса	266
Таксономические единицы	266
Окультуривание риса	269
Современные условия выращивания риса	271
Фазы вегетации и органогенез	273
Дыхание и прорастание растений риса	284
Химический состав зерновок риса	286
Мобилизация запасных веществ при прорастании зерна	292
Рост растений риса	304
Всходы	305
Кущение	321
Трубкование	327
Корневое питание растений риса	331
Количество и состав золы	331
Роль отдельных минеральных элементов в жизни риса	335
Поглощение минеральных элементов	343
Поглощение минеральных элементов в естественных условиях	353
Устойчивость риса к засолению	377
Фотосинтез растений риса	381
Содержание хлорофилла в листьях риса	382
Источники CO ₂	384
Усвоение CO ₂	386
Влияние внешних условий на фотосинтез	389
Фотосинтез и урожай	394
Водообмен растений риса	399
Поглощение воды	399
Транспирация	400
Роль слоя воды в формировании урожая риса	407
<i>Литература</i>	411