

TVORBA VÝNOSU HLAVNÍCH POLNÍCH PLODIN

VEDOUCÍ AUTORSKEHO KOLEKTIVU:

Doc. ing. Jiří Petr, CSc.

Doc. ing. Vladimír Černý, CSc.

Prof. dr. ing. Ladislav Hruška, DrSc.

Autori:

Ing. Jan Baier, CSc., Doc. ing. Vladimír Černý, CSc., Doc. ing. Michal Ferik, CSc., Doc. ing. Lumír Fuciman, CSc., Prof. ing. Eduard Halva, CSc., Ing. Václav Hosnedl, CSc., Ing. František Hrabě, CSc., Prof. dr. ing. Ladislav Hruška, DrSc., RNDr. Jan Kvěš, CSc., Doc. ing. Lubomír Minx, CSc., Doc. RNDr. Lubomír Nátr, CSc., RNDr. Zdena Nátrová, CSc., RNDr. Josef Nečas, CSc., Doc. ing. Hana Onřejová, CSc., Doc. ing. Jiří Petr, CSc., Prof. dr. ing. Vladimír Regal, DrSc., Doc. ing. Josef Repka, CSc., RNDr. Milena Rychnovská, CSc., Doc. ing. Vladimír Segeta, CSc., Doc. ing. Josef Šroller, CSc., RNDr. Jiří Ulehla, CSc., Ing. Jozef Vidovič, CSc., Doc. ing. Josef Vondrys, CSc., Ing. František Vrkoč, CSc., Ing. Jaromír Zrůst, CSc.

STÁTNÍ ZEMĚLSKÉ NAKLADATELSTVÍ
PRAHA

ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ ОСНОВНЫХ СЕЛЬСКО- ХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Перевод с чешского

кандидата сельскохозяйственных наук

З. К. БЛАГОВЕЩЕНСКОЙ



МОСКВА «КОЛОС» 1984

РУКОВОДИТЕЛИ АВТОРСКОГО КОЛЛЕКТИВА:

Иржи Петр, кандидат наук, доцент
Владимир Черны, кандидат наук, доцент
Ладислав Грушка, доктор наук, профессор

АВТОРЫ:

Ян Байер, кандидат наук; Владимир Черны, кандидат наук, доцент; Михал Ферик, кандидат наук, доцент; Люмир Фуциман, кандидат наук, доцент; Эдуард Халва, кандидат наук; Вацлав Хоснеда, кандидат наук; Франтишек Храбе, кандидат наук; Ладислав Грушка, доктор наук, профессор; Ян Квет, кандидат наук; Любомир Минкс, кандидат наук, доцент; Любомир Натр, кандидат наук, доцент; Здена Натрова, кандидат наук; Йозеф Нечас, кандидат наук; Хана Ондржейова, кандидат наук, доцент; Иржи Петр, кандидат наук, доцент; Владимир Рега, доктор наук, профессор; Йозеф Репка, кандидат наук, доцент; Милена Рыхновска, кандидат наук; Владимир Сегета, кандидат наук, доцент; Йозеф Шроллер, кандидат наук, доцент; Иржи Улегла, кандидат наук; Йозеф Видович, кандидат наук; Йозеф Вондрыс, кандидат наук, доцент; Яромир Зруст, кандидат наук.

Рекомендована к изданию Отделением растениеводства и селекции ВАСХНИЛ.

УДК 631.5

Формирование урожая основных сельскохозяйственных культур/Пер. с чеш. З. К. Благовещенской. — М.: Колос, 1984. — с. 367.

В книге, представляющей собой коллективный труд большой группы научных работников ЧССР, обобщены результаты исследования целенаправленного формирования продуктивности важнейших сельскохозяйственных культур на основе детального изучения процессов, происходящих в растениях. Дана комплексная оценка разнообразных факторов среды, влияющих на развитие культур и накопление биологического и хозяйственного урожая. Детально рассмотрены роль ассимиляционного аппарата и значение структуры растений. Особое внимание уделено методам биологического контроля и активного регулирования процессов развития посевов. Авторы считают, что биологический контроль позволяет максимально использовать не только потенциал продуктивности современных сортов, но и все средства, затрачиваемые на возделывание сельскохозяйственных культур.

Иллюстраций — 211, таблиц — 98, список литературы — 212 названий.

3803010302—118
035(01)—84 118—84

© Petr—Černý—Hruška a kolektiv, Praha, 1980
© Перевод на русский язык: «Колос», 1984

ОТ АВТОРОВ

До настоящего времени агротехника полевых культур как таковая часто строилась на эмпирических заключениях. Практика принимает и использует лишь такие мероприятия, осуществление которых позволяет получить прибавку урожая или улучшить качество возделываемой культуры. Однако каждый агроном знает, что подобные рекомендации всегда относятся к определенным почвенно-климатическим условиям и к конкретному состоянию посева.

Поэтому мероприятие, которое способствовало повышению урожая в одних условиях, часто становится неэффективным в других условиях. Именно в этой разнородности заключается сложность процессов формирования урожая, которая свойственна всем биологическим процессам, зависящим от погоды и условий возделывания. В то же время, в этом состоит необычность и красота творческого труда агронома.

Биологические и сельскохозяйственные науки и передовая практика накопили огромное количество данных, которые позволили внести прогрессивные элементы в развитие растениеводства. Однако эти данные часто приводятся независимо друг от друга, как отдельные рекомендации, и в результате агротехника превращается в «рецептурную» систему, статическое состояние которой не позволяет реагировать на все изменения погодных условий, развитие посевов в отдельные годы и на конкретных полях.

В данной книге мы попытались придать агротехнике динамический характер, основанный на изучении процесса формирования урожая в течение всей вегетации, и рассмотрели возможные способы влияния на этот процесс. Это значит, что на основе всех научно-технических достижений необходимо добиваться оптимального уровня развития каждого элемента урожайности. С этой целью необходимо определить нормативные показатели отдельных элементов урожайности для различных сортов и условий возделывания, что и явилось целью данной публикации.

Такой новый подход к пониманию агротехники позволил выявить многие пробелы в нашем познании процесса формирования урожая и, следовательно, создать условия для целенаправленных исследований в области растениеводства. В основе всего лежит максимальное использование биоэнергетического потенциала почвы, условий среды и особенно высокого потенциала продуктивности существующих видов и сортов, который до настоящего времени относительно низок. Например, потенциал

продуктивности современных сортов пшеницы превышает 10 т/га, но фактические их урожаи могут быть в два раза меньше. Поэтому одним из основных резервов сельского хозяйства является более эффективное использование потенциала продуктивности возделываемых культур.

Кроме того, важен вопрос об эффективном использовании энергетических затрат, особенно удобрений, пестицидов и других средств интенсификации производства, которые до настоящего времени очень велики как в энергетическом, так и в экономическом отношении.

Динамическое понимание процесса формирования урожая при одновременном применении биологического контроля в агротехнике позволяет агроному принимать более объективные, оптимальные решения и таким образом обеспечивать рациональное использование затрачиваемых средств. Необходимо, чтобы каждый килограмм внесенных удобрений или пестицидов дал максимальный эффект, чтобы каждое агротехническое мероприятие было обоснованным. Все это позволит снизить затраты энергии на производство единицы продукции, повысит технологическую дисциплину и в интенсивном растениеводстве ограничит отрицательное воздействие на окружающую среду.

Многие данные, приведенные в книге, получены советскими учеными. Некоторые авторы книги имели возможность познакомиться с достижениями советской науки на стажировках или при учебе в СССР.

Цель у нас общая — обеспечить достаточное количество продуктов питания для наших народов, как это сформулировано в решениях XVI съезда КПЧ, в долгосрочной программе развития сельскохозяйственно-продовольственного комплекса ЧССР и в Продовольственной программе СССР.

Прага, 13 мая 1983 г.

Иржи Петр

ПРЕДИСЛОВИЕ К ЧЕШСКОМУ ИЗДАНИЮ

*Ничего нет более практического, чем
хорошая теория.*

Читатели получают новую книгу о теории формирования урожаев основных сельскохозяйственных культур. Слово «теория» часто вызывает возражения со стороны практиков, однако в настоящее время ни один агроном не может обойтись без теоретических знаний и сведений о новых достижениях науки, и это неопровержимый факт.

Для эффективного использования потенциала продуктивности сельскохозяйственных культур необходимо досконально изучить все факторы, оказывающие на него влияние. Ведь потенциальные возможности современных сортов так велики, что их реализация позволила бы полностью выполнить задания седьмого и восьмого пятилетних планов ЧССР. Большое значение в настоящее время имеет теоретическая подготовка агрономов, которые должны знать и учитывать потребности растений и особенности почвы. С учетом факторов, влияющих положительно или отрицательно на урожай, можно в какой-то мере нивелировать воздействие метеорологических условий и целенаправленно использовать контролируемые и управляемые человеком факторы.

Данная книга, предназначенная для повышения уровня научных знаний специалистов и руководителей сельскохозяйственного производства, представляет собой результат многолетней работы сотрудников научно-исследовательских учреждений и высших учебных заведений ЧССР. Ее авторы знакомят читателей с современными достижениями сельскохозяйственной науки и взглядами на актуальные агрономические проблемы.

Большим достижением является внедрение методов биологического контроля за состоянием посевов, которые играют существенную роль при использовании теории формирования урожая в сельскохозяйственной практике. Биологический контроль создает условия не только для регулирования процесса образования урожая и рационального использования потенциала продуктивности, но и для максимального использования всех средств, затрачиваемых на возделывание сельскохозяйственных культур. В задачи контроля входит снижение всякого рода потерь — как при уборке урожая, так и вызываемых неблагоприятными условиями возделывания, включая неправильное осуществление агроприемов. Биологический контроль учитывает также охрану окружающей среды и поддержание равновесия экосистем на пахотных землях. Таким образом, осуществление контроля позволяет создавать основные предпосылки для со-

хранения на определенном уровне или улучшения почвенного плодородия не только в ближайшие годы, но и в будущем, когда нужно будет решать сложные задачи, стоящие перед растениеводством в условиях социализма.

Надеюсь, что в данной книге работники сельскохозяйственных предприятий и сферы управления, преподаватели и студенты сельскохозяйственных институтов найдут ответы на многочисленные вопросы, связанные с решением важнейших народнохозяйственных задач. Получение высоких и стабильных урожаев — основной путь выполнения требований, поставленных перед работниками сельского хозяйства на XVI съезде КПЧ.

Вацлав Шейбал,
руководитель отдела развития растениеводства
Министерства сельского хозяйства
и продовольствия ЧСР

ПОЛЕВЫЕ КУЛЬТУРЫ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

Полевые культуры, дающие растительную массу для использования ее человеком, находятся под влиянием среды, частью которой является и способ хозяйствования. Поэтому их можно считать экологическими системами (экосистемами), в которых человек — это не только существенная управляющая сила, в каждом конкретном случае он необходим для существования данной системы.

Характер использования человеком полевых культур заключается в следующем: значительная часть энергии, создаваемой растениями в процессе фотосинтеза, удаляется при уборке с места ее накопления и направляется в места потребления. В общей продукции всей биомассы полевых культур преобладает используемый на нужды человека урожай, тогда как природные фитоценозы, образующиеся без вмешательства человека, как правило, развиваются в обратном направлении. Они дают большой запас биомассы, но с низким отношением полезной для человека продукции к общему ее количеству [112].

С практической точки зрения каждую полевую культуру следует рассматривать как составную часть агроэкосистемы. История развития агроэкосистем может быть подразделена на следующие этапы:

- образование примитивных сообществ людей;
- экстенсивное разведение скота, выпасаемого на пастбищах;
- кочевое земледелие с предварительным сжиганием растительности и корчевкой пней;
- экстенсивное полеводство без применения удобрений или с внесением минимального их количества;
- смешанное земледелие в относительно устойчивых производственных единицах с развитыми в равной степени растениеводством и животноводством и относительно сбалансированным круговоротом веществ и энергии;
- интенсивное сельскохозяйственное производство в открытых системах, требующих постоянного поступления энергии извне.

При таком развитии меняются характер и структура сельскохозяйственного производства. На последних двух этапах частью агроэкосистемы можно считать посевы чередующихся в севооборотах культур, которые вместе с природными сенокоса-

ми и пастбищами дают первичную продукцию. На дальнейших трофических уровнях (использование продукции на питание) в агроэкосистемах необходимо учитывать как расход части продукции непосредственно в данной производственной единице на питание или кормление скота, так и реализацию первичной и вторичной продукции (зерно, сырье для промышленности, молоко, мясо и др.). На эти процессы в настоящее время влияет возрастающая интеграция и специализация сельскохозяйственного производства, причем, как правило, уменьшается доля использования собственной первичной продукции на внутренние нужды и одновременно возрастает потребность в энергетических добавках (электричество, горючее, корма, удобрения и др., включая продукты питания для рабочих). Следовательно, открытые современные экосистемы отходят от естественных в большей мере, чем закрытые экосистемы при прежнем способе хозяйствования.

СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ И ЕСТЕСТВЕННОЙ ЭКОСИСТЕМАМИ

В своей основе сельскохозяйственная экосистема не отличается от остальных земных экосистем. Она имеет те же общие признаки, и в ней действуют те же законы, так как агроэкосистема содержит все основные элементы и зависимости, характеризующие экологические системы. К основным компонентам агроэкосистемы относятся:

- внешняя среда и ее влияние;
- продуценты* (полевые культуры и сорняки);
- прямые потребители (человек, домашние животные, вредители, возбудители болезней);
- редуценты (почвенная микрофлора, микро- и мезофауна, питающаяся отмершей органической массой).

Все эти компоненты взаимосвязаны в сети питания, но в отличие от большинства естественных экосистем агроэкосистемы в значительной степени разделены пространственно. Обычно в естественных экосистемах осуществляется постепенный переход от ранних стадий развития, в которых образование продукции длительное время преобладает над ее разрушением (т. е. прямым потреблением и разложением), к более сложным и более совершенным стадиям, где образование продукции и ее разрушение длительное время находятся в более или менее уравновешенном состоянии. Этот процесс (сукцессия) разделяется на начальную, среднюю и конечную (климаксную) стадии, причем число и интенсивность внутренних связей в экосистемах посто-

янно возрастают: первичная продукция все больше расходуется в месте ее образования, отмершая органическая масса (детрит) и минеральные питательные вещества, усвоенные растениями из почвы, постепенно в возрастающих количествах возвращаются в почву, и минеральные круговороты, таким образом, становятся более замкнутыми.

В климаксом сообществе преобладающая часть первичной продукции т. е. фотосинтетически связанной солнечной энергии, расходуется на создание и соответствующие потребности экосистемы. Для поддержания начальных стадий с более простой структурой, меньшим числом и меньшей интенсивностью внутренних связей, помимо энергии солнечных лучей, необходимо дополнительное поступление энергии извне. Добавочная энергия служит для осуществления биотическими популяциями экосистемы тех функций, на которые в противном случае потребовался бы расход ассимилированной солнечной энергии. Это характерно для естественных и культурных экосистем.

Добавочная энергия (вода, ветер и др.), поступающая в соответствующей мере в естественные экосистемы, расходуется на устранение избытка органической массы и сдерживание ее чрезвычайного накопления в виде биомассы или гумуса. В определенных формах (например, энергия талых вод или энергия, необходимая для выветривания горных пород) она идет на подачу воды и минеральных веществ и, таким образом, на существенное увеличение массы первичной продукции. Например, морские течения непрерывно поставляют новые питательные вещества и воду прибрежным организмам и смывают детрит, половодье приносит суспендированные частицы питательных веществ. При выветривании горных пород образуются богатые минеральными веществами почвы, на которых при благоприятных условиях могут расти растения.

Полевые культуры, для которых характерно небольшое количество внутренних связей, должны формировать такую систему, в которой накопление продукции превалировало бы над ее разрушением и из общего количества биомассы формировалось бы как можно больше той продукции, ради которой возделываются данные культуры. Эти процессы сходны с начальными стадиями развития естественных экосистем, однако добавочная энергия, поддерживающая рост полевых культур как эволюционно молодых стадий сукцессии (за исключением многолетних кормовых культур они ежегодно меняются), должна быть введена человеком. На заре цивилизации в условиях примитивного земледелия добавочную энергию давал ручной труд человека, при развившемся земледелии — в основном тягловый скот, и только при развитом сельскохозяйственном производстве основным поставщиком добавочной энергии являются сельскохозяйственные машины, приводимые в движение энергией природного топлива. Добавочной необходимо также считать энергию любого вида, израсходованную на производство сельскохозяйствен-

* Продуценты — автотрофные организмы, главным образом зеленые растения, которые способны создавать материю из простых неорганических веществ. В агроэкосистеме основными продуцентами являются не только полевые культуры, но и сорняки. — *Прим. пер.*

1. Количество добавочной энергии (МДж/га), необходимой для выращивания кукурузы на зерно в США; в среднем по штатам за 1945—1970 гг. [по данным Пиментала с сотр., 1973]

Показатель	1945 г.	1950 г.	1954 г.	1959 г.	1964 г.	1970 г.
Труд человека *	129	101	96	79	62	51
Машины **	1 860	2 583	3 100	3 616	4 339	4 339
Топливо ***	5 614	6 362	7 111	7 485	7 859	8 234
Азот 4*	608	1 302	2 343	3 558	5 033	9 719
Фосфор 5*	109	157	187	251	283	487
Калий 6*	54	108	521	624	703	703
Посевной материал 7*	351	417	195	377	314	651
Орошение 8*	196	238	279	320	351	351
Инсектициды 9*	0	11	34	80	114	114
Гербициды 9*	0	6	11	29	43	114
Сушка зерна 10 *	103	310	620	1 033	1 240	1 240
Электричество 11*	331	558	1 033	1 446	2 097	3 203
Транспорт 12*	207	310	465	620	723	723
Сумма добавочной энергии	9 562	12 463	15 995	19 518	23 161	29 929
Урожай 13*	35 406	39 571	42 695	56 233	70 812	84 350
Отношение энергии урожая к добавочной энергии	3,70	3,18	2,67	2,88	3,06	2,82

* Предположительный расход энергии на одного рабочего около 91 МДж в неделю; рабочее время 40 ч/нед.

** Примерные годовые затраты на производство и техход за машинами, необходимыми для обработки 1 га кукурузы (при 10-летней амортизации).

*** 1 л бензина соответствует примерно 42 МДж.

4* 1 кг азота соответствует потреблению примерно 77,5 МДж, включая затраты на добычу сырья и производство удобрений.

5* То же, примерно 14 МДж.

6* То же, примерно 9,7 МДж.

7* 1 кг семян кукурузы содержит примерно 16,6 МДж; это количество удвоено с учетом энергии, необходимой для производства гибридных семян.

8* Начиная с 1964 г. на 4 % посевных площадей кукурузы проводят орошение. Годовая потребность в энергии примерно 9356 МДж на 1 га орошаемых земель при полной норме 300 л/м²; в общегосударственном масштабе за 1964—1970 гг. затраты дополнительной энергии составили 351 МДж/га (до этого времени орошались небольшие площади).

9* 1 кг инсектицидов или гербицидов соответствует примерно 101 МДж, включая затраты энергии на их производство.

10* Потребление энергии на доведение влажности почв с 26,5 до 13 % (в 1970 г. досушивали примерно 30 % урожая по сравнению с 10 % в 1945 г.).

11* В сельском хозяйстве было израсходовано примерно 2,5 % общего количества энергии, произведенной в 1970 г.; эти величины определены на основе данных о потреблении энергии природного топлива на производство необходимого количества энергии.

12* Потребление энергии на передвижение сельскохозяйственных машин, транспортировку материалов на поля и перевозку урожая к хранилищам.

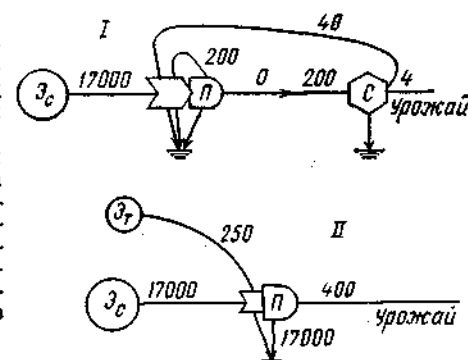
13* Среднее за три года; 1 кг зерна кукурузы содержит примерно 16,6 МДж.

ных машин, удобрений, пестицидов, транспортировку и внесение химикатов и др. (табл. 1).

Следовательно, мнение о том, что с урожаем «убирается» солнечная энергия, накопленная растениями, верно только частично. Чем больше механизировано растениеводство, тем больше выносятся не только солнечной энергии, но и разных видов дополнительной энергии (рис. 1).

Рис. 1. Сопоставление комплексной экосистемы (I), приспособленной к максимальному производству основного продукта под влиянием различного вида систем потребителей, и той же, но видоизмененной системы (II), в которой деятельность человека дополнена использованием энергии природного топлива, что позволяет исключить естественную систему потребителей, заменить ее деятельностью промышленности и перевести всю основную продукцию в урожай [по Одуму, 1977]:

З_с — солнечная энергия (кДж/м²/сут);
З_т — энергия природного топлива; П — система первичных продуцентов; О — основной продукт; С — система потребителей.



При исключении энергии солнечных лучей интенсивное сельскохозяйственное хозяйство и производство продуктов питания можно рассматривать как энергетически убыточное (рис. 2). Однако, если учесть дальнейшее потребление энергии на распределение продуктов питания, становится очевидным, что в развитом обществе для обеспечения людей продуктами питания необходимо существенно больше добавочной энергии, чем в условиях, где значительная часть населения еще занята в сельскохозяйственном производстве (рис. 3). При этом эффективность энергетической добавки подчиняется определенным закономерностям, например эффективность применения удобрений — закону Мичерлиха об убывающем плодородии (табл. 1). Даже относительно небольшое повышение затрат дополнительной энергии, свя-

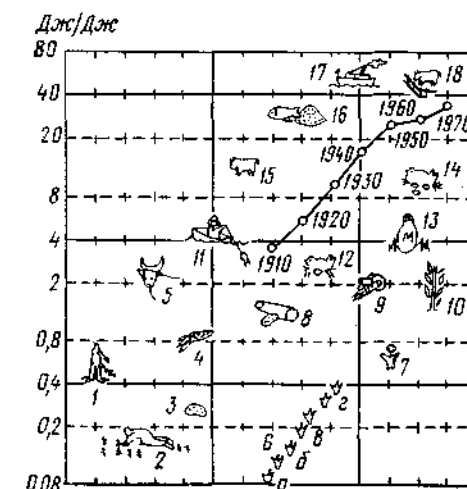


Рис. 2. Схема потребления дополнительной энергии (Дж/Дж) в ходе исторического развития сельского хозяйства для получения единицы энергии, заключенной в продуктах питания человека [по Абсолону, 1974]:

1 — охота и собирательство; 2 — примитивное земледелие; 3 — экстенсивное возделывание картофеля; 4 — экстенсивное возделывание кукурузы; 5 — экстенсивное луговое хозяйство; 6 — возделывание риса в условиях Индонезии (а), Китая (б), Бирмы (в), Таиланда (г); 7 — интенсивное возделывание риса; 8 — интенсивное возделывание картофеля; 9 — интенсивное возделывание кукурузы; 10 — возделывание сои; 11 — прибрежное рыболовство; 12 — экстенсивное производство яиц; 13 — производство молока при интенсивном выпасе скота; 14 — интенсивное производство яиц; 15 — производство мяса при интенсивном выпасе скота; 16 — производство белковых концентратов из рыбы; 17 — морское рыболовство; 18 —

производство говядины при стойловом содержании скота. Кривая отражает рост затрат энергии на производство продуктов питания в США в 1910—1970 гг.

2. Общая чистая продуктивность* (масса сухого вещества) и эффективность использования общей солнечной радиации в течение вегетационного периода полевыми культурами и доминирующими видами естественных растительных сообществ в условиях Японии [Иваки, 1974, по данным различных авторов]

Культура	Вегетационный период, дни	Чистая продуктивность, т/га	Эффективность использования солнечной радиации, %
Пшеница	226	16,81	0,86
Ячмень	217	13,8—14,5	0,78—0,82
Овес	241	20,04	0,97
Рожь	241	20,41	0,99
Рапс	234	14,12	0,72
Рис	115—131	44,5—18,3	1,08—1,34
Соя	122—143	8,01—8,06	0,69—0,82
Кукуруза	127	17,65	1,43
Сахарная свекла	197	17,12	1,17
Батат	150	14,03	0,95
Райграс многолетний **	77	7,06	1,23
Ежа сборная **	77	7,70	1,17
Ежа сборная	223	17,90	0,98
Люцерна**	77	5,90	1,01
Люцерна	365	15,60	0,78
Псевдосаза (<i>Sasa kurilensis</i>)	170	16,00	1,00
Борец японский (<i>Aconitum japonicum</i>)	150	14,50	1,10
Мискантус (<i>Miscanthus sacchariflorus</i>)	215	20,00	0,80
Манильская трава — зойсия (<i>Zoisia matrella</i>)	245	16,60	0,60
Золотарник высочайший (<i>Solidago altissima</i>)	215	12,00	0,68

* Вся надземная биомасса растений, а не только его часть, ради которой в основном возделывают ту или иную культуру, например рожь на зерно и т. п. — Прим. пер.
 ** Показатели относятся к результатам определения за первый укос. — Прим. ред.

занное с эксплуатацией тяглового скота, привело к существенному повышению урожайности. Введение тракторов, дальнейшие механизация и интенсификация растениеводства, несмотря на снижение числа людей, занятых в сельском хозяйстве, приводят не только к приросту урожайности, но и к потреблению все большего количества энергии.

Интенсификация производства имеет определенные пределы, однако здесь существуют довольно значительные резервы, связанные с различными факторами. Это, например, рациональное потребление продуктов питания (особенно с точки зрения баланса в потреблении продуктов растениеводства и животноводства) или частичная замена невозобновляемых источников продуктов животноводства (мясо) возобновляемыми (яйца, молочные продукты). Крупные резервы существуют в совершенствовании конструкций машин, улучшении генетически закрепленных признаков растений и т. д. В таблице 2 показана

3. Прирост биомассы некоторых культур (в сухом веществе) и соответствующая эффективность использования общей солнечной радиации [Лумис и Джеракис, 1975; по данным разных авторов]

Культура	Максимальный ежедневный прирост сухого вещества, г/м ² день	Эффективность использования солнечной радиации, %
Растения C ₃		
Сахарная свекла	31	4,5
Соя	27	4,4
Картофель	37	?
Растения C ₄		
Африканское просо (<i>Pennisetum typhoides</i>)	54	4,2
Кукуруза	51—52	4,6
Суданская трава	51	?

эффективность использования энергии солнца для создания биомассы отдельными однолетними культурами в сравнении с посевами многолетних трав и некоторыми естественными сообществами. При максимальной скорости роста растений это использование добавочной энергии возрастает (табл. 3).

Конкретные данные о количестве добавочной энергии, необходимом для достижения высокой урожайности, публикуются довольно редко, однако некоторое представление об этой проблеме дает рисунок 2. Примером может служить возделывание кукурузы на зерно в условиях развитого сельскохозяйственного производства. При эффективности преобразования энергии общей солнечной радиации в чистую продуктивность, равной 1,26 %, и при 0,4 % эффективности ее превращения в зерно (урожай 6,3 т/га) общее потребление энергии в виде топлива и горючего составило почти 3×10^7 кДж на 1 га, т. е. примерно 11 % от ее содержания в произведенной за год кукурузе. По этой относительно малой величине, полученной в условиях интенсивного земледелия и при воздействии различных экологически неблагоприятных факторов, можно заключить, что количество добавочной энергии находится на допустимом для биосферы уровне. Следует, однако, учитывать, что эта величина получена лишь на небольшой части обрабатываемых площадей на земном шаре. Поэтому вопрос об экологической целесообразности растениеводства с таким количеством дополнительной энергии на все обрабатываемые площади в мире является очень спорным. Эти, а также другие причины заставляют искать новые пути и оптимальные решения данной проблемы.

Действие и функции экосистемы можно характеризовать с различных точек зрения:

— притока общей и использования добавочной энергии как для производства полезной продукции, так и для функционирования

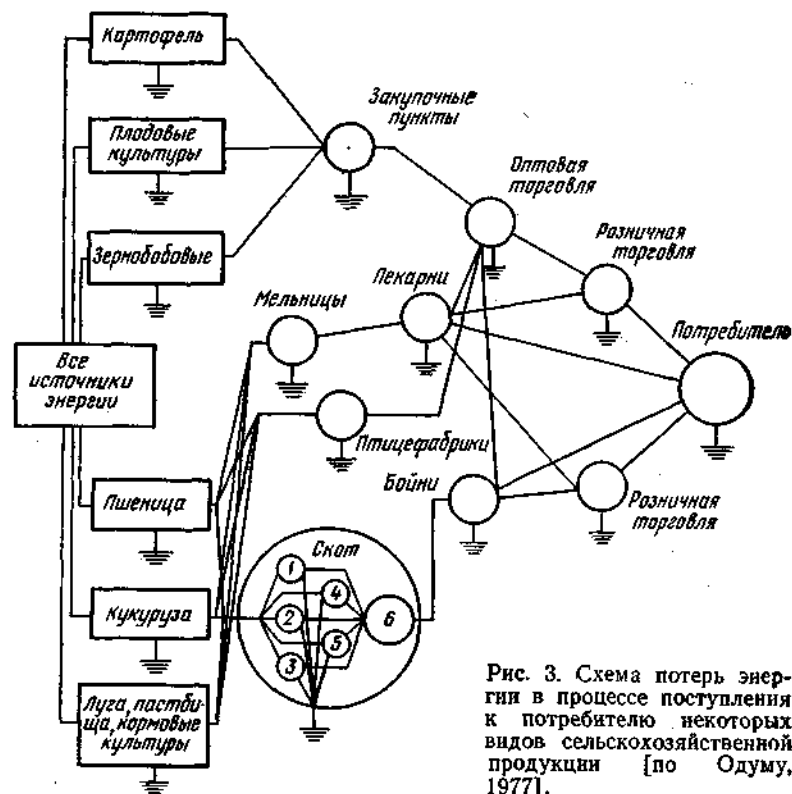


Рис. 3. Схема потерь энергии в процессе поступления к потребителю некоторых видов сельскохозяйственной продукции [по Одуму, 1977].

экосистемы (внутренней деятельности и поддержания в надлежащем состоянии);

— использования биогенных элементов, особенно минеральных питательных веществ, и их включения в более узкие и более широкие биогеохимические круговороты;

— использования воды и роли экосистемы в круговороте воды.

В первую очередь внимание должно быть уделено первому направлению, так как основная цель растениеводства — это максимальное использование чистой продуктивности культур.

Приросты сухого вещества при интенсивном возделывании культур коррелируют с географической широтой. Можно сделать заключение о том, что культуры без фотореспирации (растения C_4) дают более высокие урожаи в низких широтах, где они лучше используют солнечную радиацию, тогда как культуры с фотореспирацией (растения C_3) высокоурожайны в широтах свыше $40-50^\circ$, так как лучше переносят низкие температуры. Исключение составляет кукуруза (C_4) — культура, происходящая из тропических, но холодных горных областей, которая способна переносить относительно низкие температуры и дает высокие урожаи в условиях умеренного климата. Сорта куль-

турных растений благодаря селекции получили (сознательно или случайно) значительную скорость роста, высокую продуктивность и способность усваивать азот. Однако в неблагоприятных условиях они легко теряют указанные признаки и не могут конкурировать не только с сорняками, но по общей продуктивности и с другими естественно произрастающими растениями.

В мировом масштабе продуктивность полевых культур в агроэкосистемах несколько выше, чем в естественных экосистемах, что объясняется в первую очередь более высоким естественным и искусственно улучшенным плодородием земель, на которых эти культуры возделывают. Например, в условиях Южной Моравии (Лединце) максимальная чистая продуктивность получена в экосистемах, сходных с первоначальными экосистемами южно-моравских полей (примерно $20 \text{ т/га} = 100\%$). Затем следуют полевые культуры на пашне (в среднем за севооборот $59,4\%$), причем при включении в севооборот промежуточных культур продуктивность возросла до $65,8\%$. Из отдельных культур максимальную продукцию дали сахарная свекла ($115,4\%$), кукуруза ($70,4\%$), зерновые (пшеница и ячмень соответственно $59,8$ и $45,8\%$) люцерна (до $64,0\%$). Продуктивность необработанного луга составила $34,1\%$, удобренного — $49,5\%$.*

В энергетическом балансе полевых экосистем, как и всех других, участвует гетеротрофная составная часть сети продуктов питания, в которой существенную роль играют популяции насекомых, особенно вредителей. До настоящего времени такому источнику энергии, как популяции микроорганизмов, в экосистемах полевых культур уделялось мало внимания. По сравнению с поступлением солнечной энергии этот источник не имеет большого значения для обмена веществ в экосистеме, так как в первую очередь он влияет на минерализацию органической массы в почве. По Одуму [112], в «экологически предусмотрительном земледелии» надо оставлять примерно половину годовой продукции органической массы необработанной (стерня, корневая масса, зеленое удобрение) или возмещать ее в эквивалентном количестве**.

Несмотря на многочисленные исследования и более чем вековую историю применения минеральных удобрений, а также на огромное их значение для получения урожаев, внимание ба-

* К сожалению, в книге не приведены результаты определения продуктивности коренным образом улучшенных лугов, т. е. сеяных растительных сообществ из многолетних трав. На показатели продуктивности лугов весьма существенно влияют также способы и интенсивность использования травостоя. — Прим. пер.

** Удельная масса оставляемого накопленного органического вещества не может быть одинаковой по всему земному шару; в суровых северных или южных широтах, в том числе и с учетом вертикальной зональности, она, очевидно, должна существенно увеличиваться, а используемая человеком биомасса — уменьшаться на $1/3$ для нормального функционирования экосистем. — Прим. пер.

4. Баланс питательных веществ в ЕСХК «Тешедиково» (1853 га с.-х. земель, в т. ч. 1845 га пашни на лесовидных почвах, 190 м над уровнем моря, сумма осадков за год 560 мм) и «Брусно» (1281 га с.-х. земель, в т. ч. 172 га пашни, 410 га лугов и 669 га пастбищ; 400—900 м над уровнем моря, сумма годовых осадков 780 мм) * [по Колеку, 1977]

Культура	С.-х. угодья, га	Валовой сбор	Минеральные удобрения			Другие источники поступления			Использование в ЕСХК			Реализация и потери		
			N		K	N		P	K	N		P	K	
«Тешедиково»														
Пшеница	550	54,5	715	520	770	145	12,1	31	422	195	384	517	103	123
Ячмень	—	—	81	121	162	35	3,7	1	144	504	90	62	15	9
Кукуруза на зерно	404	50,2	606	346	808	108	10,4	43	273	103	237	336	90	30
Кукуруза на силос	101	216,5	162	81	182	28	2,8	14	122	59	108	0	0	0
Сахарная свекла	140	571,2	196	154	280	631	158,6	454	30	91	227	289	23	149
Кормовая свекла	—	—	19	11	19	42	11,2	16	27	13	37	17	2	29
Овес	—	—	4	2	4	1	1,0	2	2,5	1	1,5	0	0	0
Кормовые культуры, луга	451	678,8	493	427	722	522	5,5	39	1432	499	1068	420	84	378
Овощные культуры	—	—	220	154	286	581	140,4	395	45	30	34	37	1	7
Виноград	—	—	5	5	10	1	0	0	0,4	0	0	0	0	0
«Брусно»														
Пшеница	26	36,4	26	21	26	7	0,5	1	22	7	14	10	2	4
Ячмень	21	37,5	21	9	21	5	0,4	1	9	5	8	13	3	4
Кормовые культуры, луга, пастбища	18	231,1	18	16	34	63	22,8	74	20	11	18	6	3	8
Картофель	1213	32000	421	87	523	445	60,5	237	1048	405	750	243	—	61

* Все данные приведены в тоннах.

* Все данные приведены в тоннах.

лансу и круговороту питательных веществ в конкретных агроэкосистемах стали уделять лишь недавно. В таблице 4 приведен пример баланса азота, фосфора и калия для культур, возделываемых в едином сельскохозяйственном кооперативе в Тешедиково (Южная Словакия), где преобладает растениеводство, в сравнении с балансом питательных веществ в едином сельскохозяйственном кооперативе в Брусно (Средняя Словакия), где преобладает животноводство. Только такой анализ позволяет выяснить передвижение основных питательных веществ в агроэкосистемах, оценить влияние минеральных элементов с точки зрения их поступления и расходования в сельскохозяйственном производстве и установить их баланс на определенной территории (в регионе, области).

Значение влаги для растений и ее роль в растениеводстве общеизвестны. В экосистеме полевых культур влажность должна быть благоприятной для развития корней, которые, в свою очередь, поставляют надземным органам столько воды, сколько ее необходимо в данных климатических условиях и при определенной обеспеченности минеральными питательными веществами для максимальной активности фотосинтеза. Содержание воды в почве колеблется, поэтому ее дефицит — это основной лимитирующий фактор, определяющий величину урожая культур в зонах с высокоплодородными почвами.

Таким образом, интенсивность развития агроэкосистем полевых культур и их продуктивность зависят от поступления энергии, причем энергии двух видов — лучистой и добавочной, которая необходима для максимального использования солнечной радиации. Практическую задачу, вытекающую из данной ситуации, можно сформулировать следующим образом: получение максимальной продукции с минимальными затратами дополнительной энергии.

Решение этой задачи заключается в оптимизации сельскохозяйственного производства вообще и в том числе растениеводства, а основной путь решения — в наилучшем приспособлении сельскохозяйственного производства к существующим условиям, причем путем подбора не только соответствующих культур, но и всей агротехники, и способа хозяйствования. Важнейшим условием успешного решения данного вопроса является хорошее знание зависимостей между растениями и факторами окружающей среды и полное использование выявленных закономерностей в данной экосистеме.

ПИТАТЕЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА КАК ФАКТОР ВЕГЕТАЦИИ

До настоящего времени зависимость между наличием питательных веществ и формированием урожаев полевых культур изучали в нескольких направлениях. Самыми старыми и одновременно самыми обширными являются исследования зависимости урожая от питательного режима почвы или внесения

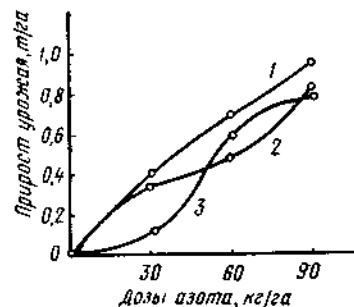


Рис. 4. Зависимость урожая от доз азота в опытах с озимой пшеницей, проведенных в разных условиях в 1970 г. [Байер, 1978]:

1 — параболическая кривая, полученная в Угжетице; 2 — сигмоидальная выпукло-вогнутая кривая, полученная в Погорелице; 3 — сигмоидальная вогнуто-выпуклая кривая, полученная в Лукавце.

удобрений. На основе этих исследований была установлена математическая зависимость в виде логарифмической кривой. Однако многочисленные эксперименты по уточнению и корректировке полученной кривой позволили прийти к заключению, что однозначного математического выражения, характеризующего зависимость урожая от питательных веществ в среде (почве), быть не может. Оказалось, что в зависимости от почвенного плодородия кривая урожая может иметь различную форму, чаще всего параболическую или сигмоидальную, и на ее вид существенное влияние оказывают экологические факторы (рис. 4). Помимо существенного влияния этих факторов, важно учитывать и способность растительного организма к авторегулированию, компенсации и приспособлению; все это затрудняет применение абсолютных констант кривых урожая.

Дальнейшие исследования зависимости между содержанием питательных веществ в почве и урожаем показали, что раздельное изучение поглощения питательных веществ растениями и зависимости между этим поглощением и формированием урожая более целесообразно. Теоретическая модель, схематически изображенная на рисунке 5, позволяет видеть, что величина урожая определяется двумя отличающимися друг от друга функциональными зависимостями. Кривая урожая, отражающая его зависимость от возрастающего количества питательных

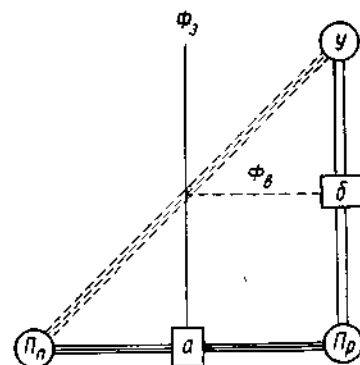


Рис. 5. Схематическое изображение зависимости между удобрениями и питательными веществами почвы, их поглощением растениями и урожаем (Байер, 1972):

P_n — питательные вещества почвы (внесенные с удобрениями или из запасов); P_p — питательные вещества, поглощенные растениями; Y — урожай; Φ_z — экологические факторы; Φ_v — вегетационные факторы; a — фаза подготовки к поглощению питательных веществ; b — процесс производства (фотосинтетический) — превращение поступивших в растение питательных веществ в урожай.

веществ в почве (зависимость $P_n \rightarrow Y$), является следствием кривой поглощения ($P_n \rightarrow P_p$) и кривой использования питательных веществ ($P_p \rightarrow Y$). Следовательно, величина урожая зависит от процесса потребления элементов питания растениями из почвы и удобрений и от использования поглощенных элементов на создание органического вещества.

Взаимозависимость между содержанием питательных веществ в почве и их поступлением в растения

В полевых опытах с удобрениями установлено, что растения используют только часть питательных веществ, внесенных в почву. Средние коэффициенты использования растениями азота (от общего внесенного количества) колеблются в пределах 40—60 %, фосфора—10—20 и калия — в пределах 20—40 %. На эти величины, помимо обеспеченности почвы питательными веществами, влияют также ее физико-химические свойства и другие экологические факторы, взаимодействие питательных элементов и емкость поглощения растений. Указанные факторы определяют изменение характера взаимозависимости между питательными веществами в почве и их поступлением в растения, однако в полевых условиях она никогда не бывает линейной.

В почвах, недостаточно обеспеченных питательными веществами, не создаются условия для интенсивного поглощения растениями питательных веществ. Доказательством этого служат, например, результаты длительных стационарных опытов с модельными севооборотами, где на буроземах (высота 600 м над уровнем моря) в варианте без удобрения поглощение питательных веществ было на 40 % слабее, чем в вариантах с систематическим внесением полного удобрения.

На усвоение питательных веществ из удобрений существенно влияют доза, форма и способ их внесения, а также вид питательного вещества, степень и форма его доступности для растений. При сравнении поглощения азота, внесенного в различных формах под озимую пшеницу на замерзшую почву, оказалось, что в наибольшей степени усваивался азот из сульфата аммония и в наименьшей — из цианамидка кальция. По данным вегетационных опытов Научно-исследовательских институтов растениеводства в Праге-Рузыне, на кислой почве, недостаточно обеспеченной магнием, сульфатная форма магниевого удобрения являлась поглощению Mg лишь на 41 мг в пересчете на 100 растений, тогда как окисная — на 133 мг и углекислая — на 102 мг.

Влияние экологических факторов на усвоение питательных веществ

Различия в усвоении питательных веществ из одних и тех же видов и форм удобрений, вносимых в различные сроки или

5. Влияние осадков, выпавших в период от посева до цветения, на отношение N : P (N=100) в надземной массе озимой пшеницы в фазу цветения

Год	Сумма осадков, мм	Отношение N : P (среднее из 6 вариантов)
1958	269,6	100:29,9
1959	313,3	100:35,5
1960	414,1	100:43,9

азота и фосфора растениями в вариантах без внесения этих элементов был выше, чем в предыдущем году на фоне полного минерального удобрения. В таблице 5 показано влияние осадков на соотношение выноса азота и фосфора растениями пшеницы в кукурузной производственной области. Различия в этих соотношениях вызваны значительными колебаниями в поглощении фосфора (сравнительно с азотом), связанными с изменениями увлажненности по годам. Более активное усвоение фосфора в годы с повышенным количеством осадков в большей или меньшей степени отмечено и у других культур.

На легких и водопроницаемых почвах осадки влияют на вымывание растворимых форм питательных веществ (особенно азота в нитратной форме), что сказывается и на их усвоении. Отрицательная корреляция между усвоением азота из сульфата аммония, внесенного осенью перед посевом, и интенсивностью зимних осадков была, например, установлена на супесях опытной станции растениеводства в Лукавце у Пацова, расположенной в области с интенсивным производством картофеля. На среднетяжелой почве с высокой емкостью поглощения в годы с повышенным количеством осадков усвоение азота растениями не ослабевало, а, наоборот, усиливалось.

Существенное влияние на усвоение питательных веществ оказывает температура. Например, низкие температуры в начале вегетации существенно ослабляют поглощение фосфора; этим можно объяснить механизм неблагоприятного влияния низких температур на рост растений в ранние фазы вегетации, когда дефицит фосфора тормозит интенсивность дыхания и фотосинтеза. Температура почвы играет важную роль в минерализации азота. На почвах районов, специализирующихся на производстве картофеля, и в горах, где пониженные температуры часто лимитируют превращение азота в доступную для растений форму, а высокая интенсивность осадков способствует его вымыванию, вынос азота с урожаем в отдельные годы резко колеблется в отличие от свекловичных районов, где преобладают черноземы, а температурный и водный режимы имеют более выровненный характер.

Помимо прямого влияния питательного режима, на усвоение

разными способами, в большинстве случаев вызваны экологическими условиями места произрастания. Так называемые факторы среды иногда оказывают на усвоение более существенное влияние, чем количество питательных веществ, внесенных с удобрениями. Например, результаты длительного опыта с сахарной свеклой показали, что в 1966 г. вынос

питательных веществ воздействуют такие свойства почвы, как сорбционная и фиксирующая способность, уровень pH, механический состав, аэрированность и биологическая активность.

Реакция почвы не только специфически изменяет усвоение отдельных питательных веществ, но и вызывает различия в их поглощении отдельными культурами. Кривая зависимости усвоения от величины pH обычно имеет вид параболы — восходящей при кислой и нисходящей при щелочной реакции среды. Существенное влияние оказывает pH на усвоение микроэлементов, среди которых наиболее чувствителен к изменению кислотности почвы марганец.

Аэрированность почвы также отражается на усвоении питательных веществ; у полевых культур, как правило, ее повышение дает положительную реакцию.

Кроме указанных факторов, на поглощении питательных веществ растениями сказывается влияние различных агротехнических мероприятий, среди которых важнейшее значение имеют чередование культур, густота стояния растений, засоренность и способы обработки почвы. До настоящего времени наиболее полно изучена только роль предшественников; так, в опытах Высшей сельскохозяйственной школы в Брно установлена роль севооборота в поглощении кукурузой питательных веществ. При монокультуре азот, фосфор и магний усваивались кукурузой слабее, чем при возделывании ее в севообороте после пшеницы или клевера лугового.

Влияние густоты стояния на усвоение питательных веществ связано не только со степенью развития корневой системы растений, но и с их взаимным затенением. При полном освещении растения усваивают меньше калия в сравнении с другими веществами, чем растения затененные.

Взаимодействие питательных веществ

Усвоение питательных веществ зависит от характера их взаимодействия: синергизм проявляется в усилении, а антагонизм — в торможении влияния какого-либо из элементов при внесении их в комплексе.

Примером синергизма служит положительное действие возрастающих доз и усвоения азота на вынос других питательных веществ, что было установлено в различных экологических условиях и у разных культур. Такое влияние азота объясняется повышением метаболической активности растений, которое сопровождается ускорением реакции и изменением емкости поглощения. Данное объяснение подкрепляется тем фактором, что усвоение других питательных веществ начинает относительно возрастать только по истечении определенного времени, прошедшего после активного поглощения азота (табл. 6).

Следствием антагонистических отношений при усвоении питательных веществ является, например, ослабление относитель-

6. Влияние возрастающих доз азота на динамику усвоения питательных веществ озимым рапсом [Пиркл, 1960]

Срок взятия растительных образцов	Доза азота	Усвоение питательных веществ, %				
		N	P	K	Ca	Mg
11 мая	N ₁	100	20,2	106,4	57,7	7,5
	N ₂	100	17,8	99,7	50,0	6,4
	N ₃	100	17,0	94,5	53,0	7,4
27 мая (фаза цветения)	N ₁	100	19,8	93,4	75,0	9,7
	N ₂	100	19,5	105,4	75,8	10,3
	N ₃	100	22,6	109,0	83,6	11,5
11 июля (созревание)	N ₁	100	30,5	87,5	102,0	11,2
	N ₂	100	31,7	101,2	113,2	11,3
	N ₃	100	35,4	96,1	118,6	12,2

ного поглощения натрия, магния и кальция в результате избыточного поступления калия или менее активное усвоение серы и фосфора при избытке хлора. Антагонистические отношения проявляются лишь между ионами одного типа, т. е. катионами или анионами, причем в более резкой степени они выражены у катионов, включая водород (H⁺). Его влияние проявляется особенно сильно при повышении кислотности почвы, чем можно в какой-то степени объяснить влияние pH на усвоение питательных веществ.

Емкость поглощения

Кроме внешних факторов, на усвоение питательных веществ сильно влияет так называемая емкость поглощения растений, которая является видо- и сортоспецифичным признаком и зависит от корневой массы и активности ее адсорбционной способности, следовательно, от внутренних и внешних условий развития корней. По литературным данным, в группе зерновых культур наибольшей емкостью поглощения обладает озимая рожь, несколько меньшей (примерно на 20 %) — овес и озимая пшеница и самой низкой — яровой ячмень (на 35 %). Более высокой емкостью поглощения по сравнению с зерновыми характеризуются бобовые культуры, особенно интенсивно усваивающие фосфор, а также горчица.

Емкость поглощения растений может уменьшаться при недостатке какого-либо элемента, однако после устранения дефицита она вновь возрастает, причем, помимо усиленного усвоения бывшего дефицитным вещества, увеличивается поступление и остальных питательных веществ.

Из вышесказанного вытекает, что на фазу поглощения при формировании урожая (см. теоретическую модель на рисунке 5, зависимости $P_n \rightarrow P_p$) существенное и часто противоречивое

влияние оказывают многочисленные экологические факторы, а также внутренние факторы (емкость поглощения). Следовательно, рост усвоения питательных веществ при возрастающих дозах удобрений идет не пропорционально внесенному их количеству, а отстает от него. В результате кривая зависимости выноса питательных веществ растения от внесенного их количества может иметь различные формы, чаще всего параболическую и сигмовидно-вогнуто-выпуклую или выпукло-вогнутую.

Модель, приведенная на рисунке 5, показывает, что само количество усвоенных растениями питательных веществ не определяет величины урожая, измеряемого общей продукцией биомассы (хозяйственным урожаем). Решающей является следующая фаза: так называемая фаза использования усвоенных питательных веществ (на рисунке 5 $P_p \rightarrow Y$), которая определяет, какая их часть будет использована на формирование урожая. В отличие от фазы поглощения фаза использования питательных веществ зависит исключительно от внутренних условий растения.

Зависимость урожая от количества поглощенных растениями питательных веществ

При изучении зависимости между количеством поглощенных питательных веществ и величиной урожая, которую графически можно изобразить с помощью так называемой кривой использования, установлено, что однозначное, математически сформулированное ее выражение получают только при учете усвоения питательного вещества, находящегося в минимуме. Форма зависимости в этом случае носит линейный характер. Зависимость урожая от усвоения питательных веществ можно выразить коэффициентом их использования, который представляет собой частное от деления величины урожая на количество усвоенных питательных веществ $ЭП = \frac{Y}{B}$, т. е. продуктивную или

товарную эффективность (урожай, деленный на вынос). Эти показатели позволяют определить окупаемость внесенного азота, которая в опытах с озимой рожью колебалась от 10 до 170 кг сухой надземной массы на 1 кг усвоенного азота, а в опытах с райграсом многоукосным — от 15 до 65 кг. В длительных стационарных опытах с озимой пшеницей окупаемость 1 кг усвоенного азота в фазу цветения колебалась от 44 до 90 кг, в опытах с сахарной свеклой — приблизительно от 69 до 123 кг сухого вещества (на 1 кг усвоенного азота) при уборке.

Изучение усвоения азота и других питательных веществ различными культурами и введение коэффициента $ЭП_N$ (продуктивная эффективность азота) для оценки использования питательных элементов показали, что основным фактором, влияющим на величину $ЭП_N$, является соотношение питательных веществ в сухом веществе растений, т. е. соотношение усвоен-

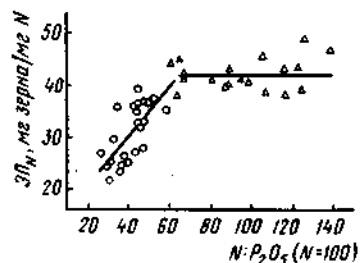


Рис. 6. Зависимость так называемой продуктивной эффективности поглощенного азота ($ЭП_N$) от соотношения поглощенных N и P в растениях овса (Байер, 1965).

ет использование поглощенных питательных веществ для формирования урожая. Одновременно создается возможность выявить так называемое уравновешенное соотношение поглощенных питательных веществ, при котором они максимально используются растением. Основной предпосылкой для действия такой зависимости является отсутствие другого фактора, лимитирующего формирование урожая (рис. 6).

На основе модели важнейших зависимостей в питании растений можно сделать следующее заключение, пригодное для научного управления питанием растений в современных системах удобрения: при помощи удобрения и других агротехнических мероприятий необходимо создать такие условия, в которых растения усваивали бы максимальное количество питательных веществ в соответствующей фазе развития в зависимости от их биологической продуктивности и других вегетационных факторов и давали бы высокие урожаи.

Сведения, вытекающие из рассматриваемой модели, можно использовать не только в научных исследованиях, но и на практике для рационального применения источников питания в целях повышения продуктивности растений. Свидетельством этому служит разработка так называемой прогрессивной системы удобрения, методов подкормки посевов на основе анализа растений и системы научного управления их питанием [5, 6].

ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ

Растения обычно содержат около 90 % воды от сырой массы. В течение вегетации вода практически «протекает» через растения на своем пути из почвы в атмосферу, причем на создание 1 т пшеницы расходуется, например, около 1000 т воды. Передвижение такой массы, которое осуществляется в течение вегетационного периода, — это примерно в 10 тыс. раз умноженное передвижение веществ, применяемых при химизации зем-

ного азота и того питательного вещества, которое в данном случае было в дефиците. Следовательно, при относительном дефиците какого-либо питательного вещества для формирования урожая растение использует остальные вещества в меньшей степени.

Определение зависимости эффекта урожая (или продуктивной эффективности) от соотношения использованных питательных веществ позволяет идентифицировать тот фактор, который в данных экологических условиях сдерживает или останавливает

леделия. Данное количественное сравнение наглядно показывает, как важно знать и понимать водный режим растений, который зависит от многих факторов: распределения влаги в почве, механические свойства многих органов организма — листьев, цветков, плодов, а также состояние устьиц.

Содержание воды в растениях часто колеблется, и как раз это переменное количество влаги в значительной степени определяет механические свойства многих органов растительного организма — листьев, цветков, плодов, а также состояние устьиц.

В водной среде содержащих хлорофилл клеток на свету протекает фотосинтез, т. е. восстановление CO_2 до органических веществ, используемых для дальнейшего роста растений и создания запасов питательных веществ. Скорость фотосинтеза зависит, кроме всего прочего, от концентрации CO_2 в межклетниках листьев. Растения, хорошо обеспеченные водой, поддерживают концентрацию CO_2 в листьях благодаря открытым устьицам. Однако при снижении содержания влаги в почве уменьшается ее доступность растениям, а при повышенной сухости воздуха снижается содержание воды в растениях; в результате падает тургор (давление воды внутри клетки) и устьица закрываются. Если устьичный аппарат не ограничивает в достаточной степени расход воды на транспирацию и поступление воды из почвы перестает покрывать расход на испарение, растения начинают увядать. Смыкающиеся устьица одновременно с транспирацией тормозят поступление CO_2 из атмосферы в листья, в результате ослабевает фотосинтез. Поэтому транспирацию (отдачу воды листьями и стеблями) мы понимаем как неизбежную потерю воды из насыщенного водой фотосинтетического аппарата, которая сопровождает поступление CO_2 — основного вещества для формирования урожая.

За основной показатель состояния влаги в растениях обычно принимают водный потенциал, который количественно отражает способность воды совершать работу, т. е. передвигаться от мест с более высоким осмотическим потенциалом к местам с более низким потенциалом, и воздействует на воду в почве, растениях и атмосфере. Наиболее высокие значения он имеет в чистой воде (нулевой потенциал). Клетки и растительные ткани содержат растворенные вещества (например, глициды и соли) и вещества, адсорбирующие воду (например, целлюлозу), поэтому водный потенциал в них снижается и достигает отрицательных величин. Осмотически обусловленный отрицательный потенциал содержимого клетки определяет приток воды от мест с более высоким потенциалом. Клетки увеличиваются в объеме, концентрация их содержимого частично снижается, а осмотический потенциал соответственно повышается. Еще более существенно возрастает тургор — давление клеточного содержимого на стенки клеток и одновременно давление стенок клетки на ее содержимое. Методы изучения водного режима подробно описаны Славиком [166].

Вода, передвигаясь по растению, из почвы поступает в корни, затем направляется к листьям и от них в атмосферу. Следовательно, движение воды зависит в первую очередь от разности потенциалов и сопротивлений между испаряющей способностью клеток листьев и атмосферой. Именно на этом этапе при помощи устьичных щелей происходит регулирование движения воды.

Транспирация и фотосинтез

Смыкание устьиц при ослаблении тургора подавляет транспирацию в большей степени, чем фотосинтез. Причина этого заключается в разности сопротивлений, которые должны преодолеть вода и CO_2 . Путь, по которому проходят молекулы воды и в обратном направлении — молекулы углекислого газа между клетками в тканях листа, одинаков. Однако углекислый газ должен проникнуть к хлоропластам, где он трансформируется в первичные продукты фотосинтеза; прохождение через водную среду и химическая трансформация создают дополнительное сопротивление. При движении CO_2 общее сопротивление выше, чем при движении воды, и его величина при смыкании устьиц меняется относительно меньше.

На дефицит воды растения реагируют не только смыканием устьиц. Например, они могут уменьшить освещаемую солнечными лучами поверхность листьев (следовательно, и транспирацию) изменением угла их наклона. У травянистых растений в условиях засухи испарение уменьшается за счет свертывания листьев.

Ослабление тургора при дефиците влаги сопровождается торможением роста, т. е. замедленным появлением всходов после посева. В обоих случаях уменьшается площадь листьев, в результате ослабевают и использование солнечной радиации посевами, и общее образование сухого вещества. Однако временный дефицит воды не всегда приводит к уменьшению урожая. Например, рост зерновок ярового ячменя или озимой пшеницы может происходить беспрепятственно благодаря запасам воды в части стебля, расположенной под колосом, хотя фотосинтез под влиянием неблагоприятных условий временно ограничен.

При длительной засухе, однако, происходят существенные необратимые изменения. Особенно сильно сокращается фотосинтетически активная площадь листьев, они постепенно (начиная с более старых) желтеют и засыхают. Ослабление фотосинтетического аппарата соответственно сопровождается более низким приростом сухого вещества.

Периоды вегетации, критические по воде

Растения чувствительны к дефициту воды в определенные периоды вегетации, которые называются критическими. Продуктивность кукурузы, например, существенно снижается при недос-

татке влаги в фазу цветения, урожай пшеницы — при дефиците влаги примерно за 10 дней до колошения. В обоих случаях наличие повышенной чувствительности организма к засухе в течение определенной фазы развития. Усиление чувствительности может быть связано с течением процесса оплодотворения, с дифференциацией цветков или их редукцией. Фаза развития, в которой проявляется повышенная чувствительность к воде, называется критической.

Неспецифические различия в реакции на засуху в течение вегетационного периода могут быть связаны с динамикой развития корневой массы и различной абсолютной скоростью роста растения. Чем выше в определенный срок и в оптимальных условиях прибавка сухого вещества биомассы, тем существеннее по-

	I			II-III			IV			V			VI			VII			VIII			IX		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Пшеница озимая																								
Рожь озимая																								
Ячмень озимый																								
Пшеница яровая																								
Ячмень яровой																								
Овес																								
Рябь озимый																								
Повсолнечник																								
Кукуруза на зерно																								
Кукуруза на силос																								
Бобы																								
Горох																								
Картофель ранний																								
Картофель остальной																								
Сахарная свекла																								
Люцерна (3 укоса)																								
Люцерна (4 укоса)																								
Травосмеси (2 укоса)																								
Травосмеси (3 укоса)																								
Озимая смесь																								
Яровая смесь																								
Летняя смесь																								
Пажитная смесь																								

Рис. 7. Требования основных полевых культур к влаге в условиях южной Моравии (по Ваничку, 1965):

1 — наиболее критические сроки; 2 — критические сроки; 3 — важные сроки.

тери урожая при снижении доступности влаги (например, при одинаковом падении водного потенциала растений). Значительный рост биомассы большинства культур происходит в тот период, когда посевы используют максимальное количество солнечной энергии и растения при рациональной агротехнике достаточно обеспечены питательными веществами. Максимальный расход воды посевами в два — три раза превышает испарение с чистого пара, и в этот период запас легкодоступной влаги из корнеобитаемого слоя почвы часто полностью расходуется. Критические периоды в определенной степени зависят от климатических условий данной местности (рис. 7).

Использование данных о водном режиме растений

Изучение водного режима полевых культур дает ценные сведения для агрономов и селекционеров. Появилась даже тенденция к использованию физических методов при управлении режимом орошения, однако такой контроль довольно сложен и, по-видимому, в больших масштабах вряд ли найдет применение. Перспективны методы, позволяющие оценивать состояние посевов по результатам крупномасштабных аэрофотосъемок с самолетов или спутников.

Данные о погодных условиях более доступны, и поэтому их часто используют при определении статистических зависимостей урожая от погоды. Для методов, основанных на метеоданных, типична региональность многих получаемых результатов. Доказательством этого являются, например, зависимости между урожаями пшеницы и суммой осадков во влажных и сухих областях. В условиях ЧССР роль осадков в формировании урожая зерна на Чешско-Моравской возвышенности и в Южной Моравии очень различна: влажные годы благоприятны для условий Южной Моравии, тогда как на Чешско-Моравской возвышенности наибольшие урожаи зерна получают в сухие годы.

В связи с тем что осадки представляют собой лишь приходную часть баланса почвенной влаги, возникают тенденции к количественному использованию расходной части баланса — эвапотранспирации, т. е. расхода влаги растениями на транспирацию и испарение с общей поверхности посева в течение определенного отрезка времени или суточного баланса почвенной влаги.

При благоприятных условиях увлажнения, когда устьица раскрыты, скорость отдачи воды посевом зависит от его энергетического баланса. Потенциальную эвапотранспирацию, т. е. общий расход воды идеальным посевом, хорошо обеспеченным водой (включая испарение воды из почвы), можно рассчитать, принимая во внимание показатели скорости ветра на высоте 2 м, давления водяного пара, освещенности солнцем, температуры воздуха или табличные величины для данной температуры и данной даты (метод Пеннмана). Для некоторых областей данные о потенциальной эвапотранспирации приводятся в централи-

зованно выпускаемых справочниках по орошению [190]. Если недостаток почвенной влаги достигнет значений критического дефицита (рассчитанного по балансу воды), поступление воды к корням ослабевает, устьица смыкаются и действительная эвапотранспирация падает ниже уровня потенциальной эвапотранспирации конкретной культуры. Соотношение действительной и потенциальной эвапотранспираций показывает, в какой степени недостаток воды может оказать влияние на формирование урожая в данный период.

ФУНКЦИИ И РОСТ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ

Корневые системы имеют решающее значение для поглощения растениями питательных веществ и влаги. Их формирование, как и образование надземных частей, протекает под комплексным влиянием среды и генетических факторов. Однако следует отметить, что до настоящего времени влияние внешних и внутренних факторов на надземные части растений изучено лучше, чем на подземные. Особенно слабо исследованы корневые системы тех культур, подземные части которых не представляют товарной ценности.

До недавнего времени основное внимание уделяли изучению экологических реакций и физиологии надземных частей растений, роль же подземных рассматривалась лишь с точки зрения закрепления растений в почве, обеспечения их водой и питательными веществами или накопления и хранения запасных веществ. И только недавно была установлена физиологическая и экологическая роль подземных органов для целого растения. Поэтому, кроме всего прочего, начали изучать и механизмы, которые управляют отзывчивостью растений на окружающие условия.

Подземные органы оказывают влияние на рост и развитие всего растения, особенно с точки зрения сопротивляемости засухе, высоким и низким температурам, которые воздействуют на комплексное развитие и созревание генеративных органов. Большое значение имеет образование ауксинов, гиббереллинов, цитокининов, витаминов и других веществ, которые через взаимодействие надземной и подземной частей растения влияют на метаболизм и рост, на ускорение или торможение этих процессов. Не менее важное значение имеет передвижение ассимилятов и витаминов от надземных частей к подземным или их транспорт в обратном направлении.

Влияние факторов вегетации на корневую систему

На подземные части растений, как и на надземные, существенное влияние оказывают вегетационные факторы, действующие непосредственно или косвенно, через надземную массу. Такого рода исследования в ЧССР проводились редко, и поэтому в данном разделе основные сведения взяты из зарубежной литературы [24].

Прямое воздействие света на корни в нормальных условиях не проявляется, однако установлено, что их формирование ослабевает при снижении освещенности надземных, фотосинтетически активных частей как полевых культур, так и многолетних травостоев.

Рост корней начинается при определенной температуре окружающей среды и ускоряется по мере ее повышения до определенного, оптимального для данной культуры предела, а затем замедляется. При наступлении температурного максимума рост подземных органов прекращается. Корни, как правило, растут при более низких температурах, чем надземные части, причем получены данные о росте корневой системы многих растений, например трав, даже при температуре ниже нуля*. К высоким температурам корни чувствительнее, чем надземные части растений.

Вода — решающий фактор в развитии подземных органов, однако при определенных условиях влажность влияет на корни слабее, чем на надземные части. На основании многочисленных опытов с зерновыми установлено, что при орошении посевов масса корней в поверхностном слое почвы увеличивается, а их проникание в более глубокие горизонты ослабевает. У неорошаемых культур наибольшая масса корней развивается перед или в период кущения, тогда как при орошении нарастание корневой массы происходит и в более поздние сроки. Такая же закономерность проявляется и по отношению к атмосферным осадкам. В почвах засушливых областей корни растений прорастают на большую глубину, чем во влажных, однако и это явление имеет свой предел: они не проникают в тот слой почвенного профиля, влажность которого ниже влажности завядания.

Рост и ветвление корней подчиняются общей закономерности: при более высокой влажности субстрата длина корней снижается, а их разветвление усиливается. У растений с хорошо развитым главным корнем отмечена различная реакция всей корневой системы на различные условия увлажнения: при высоком содержании воды развивается густая сеть разветвленных корней, а при высыхании почвы идет рост главного корня в длину. Только с дальнейшим снижением влажности развитие корневой системы тормозится, поэтому при сильном высыхании почвы в летнее время рост корней многолетних кормовых культур ослабевает. Следовательно, рост корней наиболее сильно колеблется в поверхностном слое почвы, где часто изменяются влажность и температура, тогда как в глубоких горизонтах почвенного профиля динамика роста более равномерна.

Из смеси газов, которую представляет собой воздух, на подземные органы влияют прежде всего углекислый газ и кис-

лород. При высокой концентрации CO_2 в воздухе почвы рост корней тормозится, однако токсические его концентрации в культурных почвах встречаются лишь в исключительных случаях.

Питательные вещества, особенно отдельные элементы, существенно влияют на рост и общую массу подземных частей. Азот как основной элемент питания в жизни растений в наибольшей степени определяет рост подземных органов большинства культур, хотя его влияние на надземные части более существенно. Роль фосфора в большинстве случаев значительно слабее, причем сказывается одинаково на развитии и подземных, и надземных органов. Что касается его влияния на морфологию корня, то следует отметить, что фосфор сдерживает рост корней большинства растений в длину и усиливает ветвление. Действие калия идентично действию фосфора. В плохо обеспеченной калием среде происходит дегенерация корневой системы. У ярового ячменя, например, при недостатке калия полное омертвление корневых тканей отмечается уже в фазе молочной спелости.

Кальций и магний способствуют большему ветвлению корней, при их недостатке тормозится деление клеток в верхушечной меристеме и в результате снижается рост корней в длину.

В мировой литературе данных о влиянии микроэлементов на корневую систему мало, причем часто они противоречивы. Однако значение микроэлементов для подземных органов не менее велико, чем для надземных: как абсолютный дефицит, так и избыточное их количество играют в развитии корней отрицательную роль.

Влияние генетических факторов на формирование корней

На формировании подземных органов растений заметно отражаются как внешние, так и внутренние (генетические) факторы. Рост отдельных видов культур, а нередко и отдельных сортов, их обусловленная генетически отзывчивость на внешние факторы часто бывают различными. Поэтому некоторые генетически закрепленные признаки подземных органов (например, число зародышевых корешков у зерновых) часто используются при выведении новых сортов. Результаты длительных опытов, проведенных в Высшей школе земледелия в Нитре с некоторыми новыми сортами озимой пшеницы, показывают, что в селекции целесообразно использовать сорта, у которых мощная корневая система — это генетически обусловленный признак. Идеальным считается такой тип растения озимой пшеницы, у которого первичные корни достигают в длину 150 см, а вторичные — 40 см при одновременном формировании большого количества корневых волосков.

* Очевидно, речь идет об отрицательных температурах воздуха, а не почвы, причем в весьма ограниченный отрезок времени. — *Прим. пер.*

Рост корней в полевых условиях

В предыдущей главе были отдельно рассмотрены внешние (вегетационные) и внутренние (генетические) факторы, влияющие на рост корневой системы. Однако в полевых условиях на корни воздействует целый комплекс различных факторов, как естественных, так и созданных деятельностью человека. Предположение о том, что выход товарной продукции зависит от величины корневой массы, относится не ко всем культурам, и это всегда нужно иметь в виду (рис. 8). Высокоактивная, но относительно небольшая корневая система, которую часто развивают растения на гидропонике, в сочетании с оптимальными для деятельности подземных и надземных органов условиями

7. Сухое вещество надземной и корневой массы (г/сосуд) люцерны посевной [Кюхлер, 1974] и клевера лугового [Черны, 1976]

Люцерна посевная		Клевер луговой	
надземная масса	корни	надземная масса	корни
28,0	22,5	2,0	0,08
38,8	25,8	7,1	2,08
39,8	27,8	10,3	2,65
50,5	32,8	10,5	3,31
61,2	35,2	11,7	3,60
63,5	36,2	12,2	6,80
99,2	50,5	19,7	8,02

является основой развития высокопродуктивной культуры, значительного урожая биомассы и товарной продукции. Несколько другие закономерности отмечены для многолетних бобовых трав (табл. 7), где налицо прямая зависимость формирования надземной массы от массы корней.

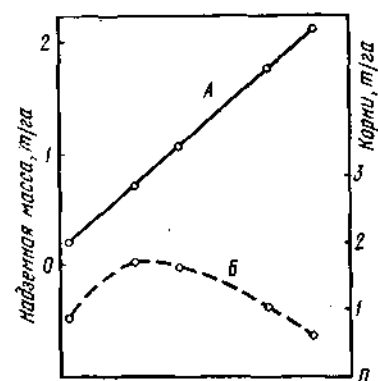


Рис. 8. Продуктивность надземной массы (А) и корней (Б) кормовых бобов как промежуточной культуры [Черны, 1971].

Число корней, их общие длина и поверхность очень велики. Особенно это относится к зерновым культурам, которые имеют большое число тончайших мелких корешков — корневых волосков. В поверхностном слое почвы глубиной до 10 см под озимой пшеницей на площади 0,5 м² обнаружено 26 603 м всех корней массой 69,7 г. Число корневых волосков у одного растения озимой ржи спустя 4 месяца после появления всходов составило свыше 14 млрд. шт., а их поверх-

ность — свыше 400 м². Общая поверхность корней (включая корневые волоски) была равна 639 м², причем она целиком находилась в прямом контакте с частицами почвы.

Размещение подземных частей растений в почве обуславливается в первую очередь комплексом окружающей среды, т. е. условиями произрастания и свойствами почвы. Основная часть корневой системы культурных растений расположена в наиболее плодородной части почвенного профиля. Глубина проникновения и объем корней в большинстве случаев меняются в зависимости от глубины пахотного слоя, в котором расположено 70—90 % их массы. Колебания общего количества и массы корней в каждом конкретном случае происходят в основном под влиянием погоды в течение вегетации, тогда как условия произрастания и тип почвы играют меньшую роль.

Содержание в почве гумуса положительно сказывается на развитии корневой системы. Даже глубоко расположенные в почвенном профиле слои и затеки гумуса обильнее пронизываются корнями, чем более бедная гумусом среда.

Реакция большинства пахотных почв, как правило, не оказывает отрицательного влияния на корни растения. Изменения, которые в первую очередь появляются на кончиках корней и корневых волосках, происходят только при экстремальной кислотности или щелочности. Однако реакция почвы может косвенно отражаться на развитии подземных органов, например в результате токсичности ионов алюминия, высвобождающихся при повышенной кислотности почвы. Некоторые виды культурных растений под влиянием колеблющегося рН на разной глубине почвы развивают корни в ее поверхностных слоях, это же отмечается и при высоком уровне грунтовых вод. Рост корней люцерны полностью приостанавливается при рН 4,8. У большинства культур в почвах с возрастающей кислотностью сдерживается ветвление корней, снижается количество корневых волосков, иногда отмечается утолщение корневых окончаний и ослабление клеточных стенок. Такое же влияние оказывает щелочная реакция среды, особенно при недостатке влаги. На молодые корешки прорастающих семян отрицательно влияют специфические ионы и повышенные концентрации солей в окружающей среде, а также высокие нормы минеральных удобрений. В этих случаях под влиянием осмотического давления почвенного раствора могут произойти разрыв клеток корней, их отмирание или заболевание.

Развитие корней зависит и от плотности почвы. Встречая на своем пути плотные слои почвы, растущие корни проникают в глубину лишь по щелям и трещинам, оставшимся после корней предшественника или обусловленным структурой почвы. Неблагоприятное влияние чередования плотных и рыхлых слоев почвы хорошо заметно у сахарной свеклы, у которой после предпосевной обработки, проведенной при повышенной влажности почвы, обычно начинается ветвление корнеплодов.

Влияние агротехники на развитие подземных органов

Агротехнические мероприятия, направленные на повышение количества товарной продукции, в большей или меньшей степени отражаются на развитии всех органов растений, в том числе и подземных.

Обработка почвы в первую очередь положительно влияет на подземные органы при неблагоприятных условиях произрастания. На плодородной бурой почве в Праге-Рузыне даже после многолетней вспашки на глубину 10—45 см существенных различий в развитии корневых систем основных полевых культур установить не удалось. Результаты опытов на черноземах в Грушованах близ Брно, где зерновые культуры выращивали при минимальной обработке почвы, также не показали существенной разницы в количестве корневой массы по сравнению с возделыванием зерновых при полной обработке включая вспашку. Однако на почвах с уплотненным подпахотным слоем или с разной степенью оглеения обработка почвы может способствовать развитию и росту корней.

Отрицательное влияние чередования культур на корневые системы сказывается лишь на культурах, особенно чувствительных к предшественнику, или при монокультуре (лен, клевер луговой). Причина этого заключается в накоплении в почве веществ, тормозящих рост корней. Повреждение первичных корешков озимой пшеницы происходит при высева семян непосредственно после заделки соломы или высокой стерни.

Умеренные нормы азота, фосфора и калия, а также органических удобрений, как правило, содействуют росту подземных органов всех культур. При этом наибольшее влияние на формирование корней оказывают минеральные удобрения, особенно азотные. В опытах с несколькими сортами озимой пшеницы, проведенных Научно-исследовательскими институтами растениеводства в Праге-Рузыне (рис. 9), установлено, что при возрастающих нормах азота урожай надземной массы повышался больше, чем масса корней; для корней максимальная эффективность азота была отмечена при низких дозах внесения, тогда как для надземных частей — при высоких. Выявлены также

8. Влияние удобрений на сухое вещество корней и надземной массы клевера лугового (г/сосуд) [Черны, 1976]

Удобрение	Корни	Надземная масса	Удобрение	Корни	Надземная масса
0	8,02	19,7	Mn	2,65	10,3
N ₁	6,80	12,2	Mo	9,90	11,5
N ₂	3,60	11,7	Cu	2,80	10,3
N ₃	3,31	10,5	B	0,50	4,0

определенные сортовые различия. При внесении возрастающих норм азота под клевер луговой снижалась продуктивность не только надземной, но и подземной массы (табл. 8). Из изученных микроэлементов (Mo, Mn, Cu, B) массу корней увеличивал только молибден, хотя в проведенных опытах отмечена существенная зависимость нарастания корневой массы от общего содержания микроэлементов в почве.

В литературе часто сообщается о поверхностном расположении корней многолетних трав, интенсивно удобренных азотом. При выпасе скота растения с расположенными у поверхности почвы и слабыми корнями легко выдергиваются, при этом повреждается дернина.

Регуляторы роста, применяемые для сокращения длины стеблей у зерновых, иногда действуют на рост корней положительно, иногда — отрицательно; в данном случае большое влияние оказывают вид культуры, сорт, доза и срок применения ростовых веществ.

Уборка и удаление надземных частей растений или повреждение их ассимиляционной поверхности приводят к ослабленному поступлению ассимилятов в подземные органы. Типичным примером служат многолетние бобовые травы: чем чаще проводят укосы, тем меньше формируется корней и их рост снижается.

ФОТОСИНТЕЗ

Экосистемы, питательные вещества, вода и другие факторы вегетации, подземные и надземные части растений служат основой и одновременно составной частью фотосинтеза — самого важного процесса, создающего возможность существования жизни на Земле. При фотосинтезе под влиянием комплекса факторов энергия падающих солнечных лучей превращается в формы, используемые человеком: продукты питания, топливо и др.

Фотосинтез проходит в несколько последовательных этапов: — фотохимическая реакция, обеспечивающая фиксацию энергии радиации и ее трансформацию в химическую энергию; — перенос электронов, связанный с образованием аденозинтрифосфата (АТФ) и никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ);

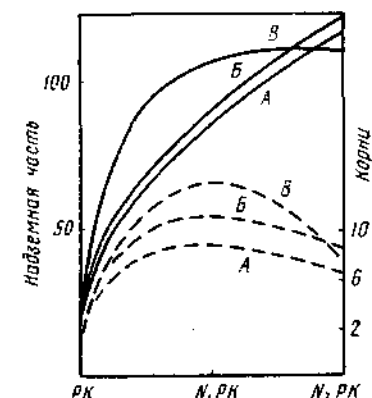


Рис. 9. Влияние удобрений на накопление сухого вещества (г/сосуд) в растениях различных сортов озимой пшеницы [Черны, 1971]:

А — Мироновская 808; Б — Квалитас; В — Каштичка осинатка.

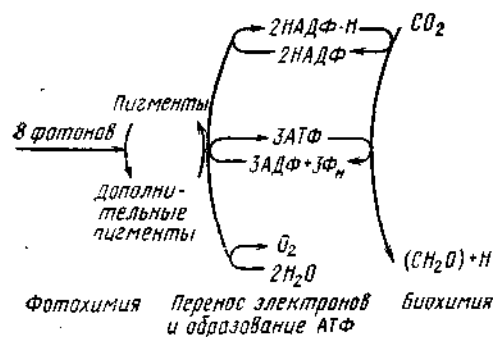


Рис. 10. Схематическое изображение трех этапов фотосинтеза [по Нобелю, 1974].

— биохимические реакции, обеспечивающие восстановление CO_2 и его включение в состав углеводов (рис. 10).

На фиксирование одного моля CO_2 требуется энергия в размере примерно 8 эйнштейнов*. При этом энергия одного

фотона E определяется следующей зависимостью:

$$E = h\nu,$$

где h — константа Планка ($6,56 \cdot 10^{-34}$ Дж/с); ν — частота радиации, т. е. скорость света, с / длина волны λ .

По приведенной формуле можно определить, что красный свет с длиной волны 680 нм обладает энергией $176 \cdot 10^3$ Дж/моль. При этом количество энергии, фиксированной в 1 моле углеводов (ассимилятов), равно $478 \cdot 10^3$ Дж. Соотношение между поглощенной и фиксированной энергией определяет так называемую эффективность фотосинтеза, которая для приведенного излучения колеблется в пределах 28 %. У синего света эта величина равна 16 %; следовательно, максимально возможная эффективность использования радиации видимого спектра (в пределах длин волн 390—700 нм) составляет примерно 22 %. Поэтому фотохимические реакции фиксации представляют собой особые специфические этапы фотосинтеза.

У высших растений фотосинтез сосредоточен в хлоропластах. Эти органеллы клетки ограничены двойной мембраной, причем внутренняя вклинивается внутрь хлоропласта и образует сложную систему ламелл. Ламеллы, имеющие по две мембраны толщиной 6—8 нм, формируют образования, похожие на плоские мешочки, — тилакоиды. При наложении 10 тилакоидов и более возникают типичные гранулы хлоропластов — граны диаметром 0,4—0,5 мкм. Именно в мембранах локализованы хлорофилл и все соединения, необходимые для фиксации световой энергии и фотосинтетического переноса электронов. Оставшийся объем хлоропластов заполняет строма, содержащая участвующие в фиксации CO_2 ферменты.

* Единица энергии радиации эйнштейн равна $E \cdot N$, где N — число Авогадро ($6,03 \cdot 10^{23}$), определяющее количество молекул в одном моле. — Прим. пер.

Фотохимическое поглощение лучевой энергии, протекающее в мембранах тилакоидов с последующим восстановлением CO_2 в строме хлоропластов, представляет собой основу фотосинтеза. В этом процессе образуются органические вещества, которые в конечном итоге составляют тонны годовой продукции экосистем. Скорость первичных реакций практически невозможно себе представить, так же как сложность и микроскопичность основных фотосинтетических структур. Фиксация фотона энергии протекает в течение 10^{-12} — 10^{-10} с, несколько медленнее (10^{-9} — 10^{-10} с) идут процессы переноса электрона и относительно медленно — восстановление CO_2 : для ферментативных реакций требуется примерно 10^{-2} с.

В очень кратковременных фотохимических и биохимических реакциях фотосинтеза участвуют микроскопические структуры. При исследовании физиологии фотосинтеза проводят анализы структуры на уровне клеток, тканей, органов и целых растений, причем соответствующие процессы протекают в минуты, часы и дни. Изучение экологии фотосинтеза включает анализы посевов в периоды, определяемые неделями, месяцами и годами.

Влияние солнечной радиации на растения выражается в следующем:

— температурный эффект: более 70 % солнечных лучей, поглощенных растениями, превращается в тепло, используемое на транспирацию, регулирование температуры растений и пр.;

— фотосинтез, при котором может быть использована вся солнечная радиация в области длин волн 380—710 нм (фотосинтетически активная радиация — ФАР);

— фотоморфогенетическое (регулирующее) воздействие на рост и развитие, которое определяется не только составом спектра и облученностью, но и длиной дня, чередованием света и темноты, т. е. фотопериодичностью.

Влияние отдельных областей спектра на процессы, происходящие в растениях, приведены в таблице 9.

Годовое поступление ФАР на поверхность земли составляет $100 \cdot 10^{22}$ Дж. Общее количество сухой массы, созданной ав-

9. Влияние отдельных областей спектра на температурный режим, фотосинтез, рост и развитие растений [по Росс, 1975]

Часть спектра	Длина волны, нм	Доля в солнечном спектре, %	Значение при воздействии		
			на температурный режим	на фотосинтез	на рост и развитие
Ультрафиолетовая ФАР	290—380	0—4	Несущественное	Несущественное	Существенное
	380—710	21—46	Существенное	Существенное	»
Близкая к инфракрасной	710—4000	50—79	»	Несущественное	»
Инфракрасная	4000—100000	—	»	»	Несущественное

тотрофными растениями, колеблется в пределах $100 \cdot 10^9$ т углерода, что соответствует примерно $170 \cdot 10^{19}$ Дж фиксированной энергии. Средняя эффективность использования ФАР растениями на земном шаре равна 0,2 %.

Фотосинтез как диффузия CO_2

В общем понимании фотосинтез представляет собой абсорбцию углекислого газа. Из воздуха, окружающего растение, молекула CO_2 должна поступить в хлоропласты, где она связывается соответствующим акцептором. Этот перенос CO_2 происходит в основном путем диффузии — передвижения от мест с более высокой концентрацией к местам с более низкой концентрацией. За последние 20 лет этим явлениям уделяли значительное внимание, и данные о переносе CO_2 в настоящее время относятся к простым характеристикам фотосинтетического аппарата, которые можно рассчитать на основе измерений, используя математические формулы.

Скорость диффузии, т. е. количество диффундирующего газа, тем больше, чем выше градиент концентрации (разница в концентрации диффундирующего газа) и чем больше поперечное сечение разреза, через который молекулы газа диффундируют.

Интенсивность фотосинтеза, выраженную скоростью поглощения CO_2 единицей площади в единицу времени, определяют прямым измерением при одновременном выявлении концентрации CO_2 в воздухе. Таким методом устанавливают не только общее сопротивление диффузии, но и его компоненты. Молекулы из окружающего лист воздуха проникают вначале через тонкий (десятки миллиметров) слой почти неподвижного воздуха, соприкасающегося непосредственно с поверхностью листа, преодолевая при этом сопротивление этого слоя. Далее через устьица и межклетники и, наконец, через стенки клеток, плазмалемму, цитоплазму и мембраны хлоропласта они попадают в зону, где осуществляется карбоксилирование. Оказываемое молекулам сопротивление называют мезофильным, оно включает как собственно транспортное (физическое) сопротивление, так и химическое, характеризующее эффективность реакции карбоксилирования.

Разложение общего сопротивления переносу CO_2 при фотосинтезе на отдельные составные части дает ценные сведения о месте действия соответствующего фактора. При оценке влияния орошения, удобрений, регуляторов роста и др. этот анализ позволяет изучить механизм их воздействия и обобщить конкретные результаты. Изменение устьичного сопротивления оказывает воздействие на устьица, тогда как по колебаниям мезофильного сопротивления можно судить об изменениях анатомической структуры или биохимических реакций.

Влияние внешних и внутренних факторов на фотосинтез

Солнечные лучи — источник энергии при фотосинтезе, и изменения в скорости фотосинтеза (Φ_H), вызываемые меняющейся интенсивностью облучения, относятся к основным характеристикам фотосинтетической деятельности растений. Зависимость Φ_H от облучения выражается характерной кривой (рис. 11), которую обычно называют световой кривой или кривой освещения: расход CO_2 в темноте (при дыхании) с постоянным возрастанием интенсивности освещения снижается и достигает нулевого значения в так называемой точке компенсации. Дальнейший рост интенсивности освещения вызывает почти линейное увеличение Φ_H . При низких величинах освещения использование лучевой энергии бывает максимальным, и в таких условиях она служит фактором, лимитирующим Φ_H . Во второй части кривой освещения происходит полное световое насыщение. В этих условиях скорость фотосинтеза ограничивается скоростью транспорта CO_2 из окружающего растение воздуха в хлоропласты и скоростью ферментных реакций фиксации CO_2 . На рисунке 11 приведены величины Φ_H , характерные для растений типа C_3 и C_4 .

Углекислота служит субстратом для образования новых продуктов ассимиляции. Ее концентрация в воздухе очень мала (0,03 %), и каждое ее изменение отражается на величине Φ_H . На рисунке 12, где приведена зависимость Φ_H от концентрации CO_2 , заметна разница в величине точки компенсации CO_2 . Кривые освещения для растений типа C_3 и C_4 показывают, что у растений C_4 насыщение углекислотой происходит при более низких ее концентрациях, чем у растений C_3 . Этот фактор используют на практике: обогащение атмосферы в оранжереях углекислотой дает существенный эффект именно у растений типа C_3 .

Температура оказывает влияние на ход всех ферментных реакций, поэтому отчетливо сказывается на скорости фотосинтеза (рис. 13). У некоторых видов хвойных деревьев процесс фотосинтеза протекает и при отрицательных температурах, но у всех полевых культур прекращается при нескольких градусах выше нуля. На рисунке 13 также заметно существенное преимущество растений C_4 с точки зрения активности фотосинтеза при повышении температур. И наоборот, у растений C_3 при одинаковых прочих условиях скорость фотосинтеза возрастает при более низких температурах. Следовательно, можно сделать практический вывод: для повышения скорости фотосинтеза растениям C_4 необходимы благоприятные температурные условия. Однако работа с кукурузой показывает, что варьирующую зависимость скорости фотосинтеза от температуры можно использовать путем целенаправленной селекции при получении высокопродуктивных сортов для относительно холодных условий. Следует отметить, что успешное возделывание кукурузы в

холодных областях не обусловлено лишь взаимосвязью между скоростью фотосинтеза и температурой, хотя именно эту зависимость используют в селекции данной культуры.

Влияние воды на скорость фотосинтеза выражено величиной дефицита насыщения, отражающей то количество воды, которое не хватает растению для полного насыщения. Максимальной скорости фотосинтеза растения достигают при очень низких показателях дефицита: при 12—20 % устьица заполнены водой и скорость фотосинтеза падает до нуля (подробные сведения о водном режиме, включая методы измерения, приведены на стр. 27 и в литературе [166, 190, 195]).

Основной предпосылкой для фотосинтеза является наличие хлорофилла. Его количество колеблется в пределах 2—6 мг на 0,01 м² площади листьев, что примерно соответствует 0,5—2,0 % сухого вещества листа. В большинстве приведенных исследований не удалось установить зависимости скорости фотосинтеза от содержания хлорофилла. Следовательно, у здоровых растений, развивающихся в нормальных условиях, недостаток хлорофилла не отражается на Φ_H . Он становится лимитирующим фактором лишь для листьев, растущих при недостатке света, дефиците воды и минеральных веществ или пораженных некоторыми болезнями.

Опытные данные и практика показывают, что на фотосинтез оказывают существенное влияние минеральные вещества. Дефицит любого из следующих элементов — N, P, K, Mg, S, Ca, Fe, Mn, Cu, B, Zn и Mo — отрицательно сказывается на скорости фотосинтеза. Воздействие питательных веществ на фотосинтетический аппарат бывает многосторонним. Они влияют на формирование морфологической и анатомической структуры растения, на физические процессы, участвуют в создании хлоропластов, причем входят в состав как отдельных образований, так и ферментов.

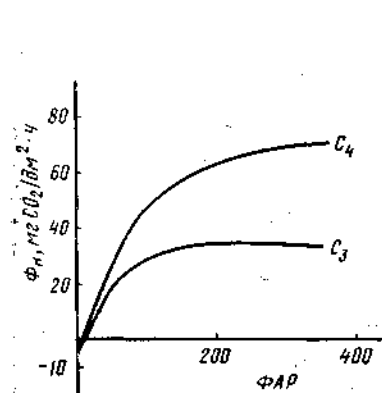


Рис. 11. Зависимость скорости фотосинтеза от освещенности растений типа C_3 и C_4 (Вт/м² ФАР).

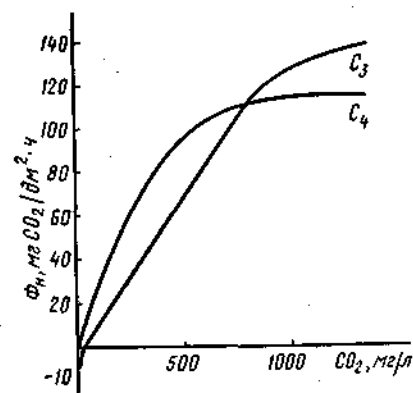


Рис. 12. Зависимость скорости фотосинтеза от концентрации CO_2 в воздухе.

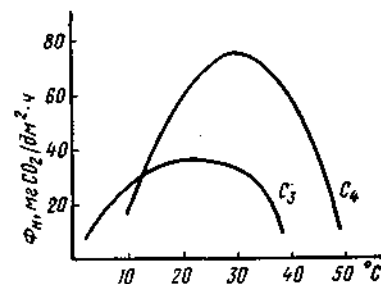


Рис. 13. Зависимость скорости фотосинтеза от температуры.

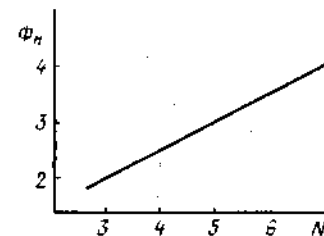


Рис. 14. Зависимость скорости фотосинтеза (мг сухого вещества на 1 дм²/ч) от содержания азота в листьях (%).

Определение количественных характеристик оптимальных условий минерального питания — довольно трудная задача. Исключение представляет лишь азот. У многих видов растений установлена зависимость между содержанием азота в ассимилирующих тканях и скоростью фотосинтеза. Примером служит показанная на рисунке 14 зависимость Φ_H от количества азота в пластинках верхних листьев озимой пшеницы в полевых условиях. На рисунке также видны величины обычного содержания азота в листьях.

Возраст отдельных органов и растения в целом является существенным эндогенным фактором, определяющим скорость фотосинтеза. У молодого листа Φ_H увеличивается до определенного максимума, достигая его еще перед окончанием роста листа, т. е. до формирования его полной площади. Этот период называется фотосинтетической зрелостью листа и длится разное время.

Все приведенные в данной главе факты действуют не разрозненно, а находятся в довольно сложной взаимосвязи. Например, временный дефицит воды или питательных веществ может ускорить старение листьев и преждевременное разложение хлорофилла с последующим падением скорости фотосинтеза. Оценивать это комплексное взаимодействие можно, лишь разложив его на составные части. Поэтому изучение основных факторов, влияющих на фотосинтез, очень актуально и необходимо для оценки состояния посевов с точки зрения формирования ими урожая в условиях интенсификации возделывания сельскохозяйственных культур.

Дыхание

Высвобождение энергии из органических соединений и их разложение до CO_2 и H_2O происходят в комплексе процессов дыхания, которые своими исходными и конечными продуктами

напоминают фотосинтез наоборот. Однако дыхание сосредоточено в митохондриях и отдельные его этапы существенно отличаются от фотосинтетической фиксации углекислоты.

В настоящее время различают две составные части дыхания: *а* — связанное с ростом и *б* — необходимое для поддержания структуры и функций данного организма. Подобное разделение целесообразно для анализа продуктивности растений, так как на основе данных о массе сухого вещества отдельных органов можно определить размеры части «б», а по данным роста, часто определяемым скоростью фотосинтеза, — размеры части «а», а также общее дыхание.

Для количественного определения дыхания, связанного с ростом, и дыхания для поддержания основных функций растения применяют уравнение, которое показывает, что в течение суток растение теряет около 25 % сухого вещества, образованного за день, и, кроме того, еще 1,5 % общей сухой массы.

Кроме дыхания, происходящего в темноте (поэтому его часто называют темновым), в ассимилирующих тканях протекает дыхание на свету, или фотореспирация. Фотореспирация метаболически связана с фотосинтезом: CO_2 образуется при окислении глюкозидов, которые, в свою очередь, могут формироваться в качестве одного из первых промежуточных продуктов при фотосинтетической фиксации углекислоты.

С точки зрения накопления сухой массы важен тот факт, что скорость фотореспирации может составлять 30 % и более от скорости фотосинтеза и колеблется в пределах 10—20 мг CO_2 на $0,01 \text{ м}^2$ в час. Поэтому данный процесс существенно отражается на чистой продукции ассимилятов.

Фотореспирация зависит от содержания кислорода в воздухе. При 1 %-ной его концентрации она падает до нуля, и в связи с этим скорость фотосинтеза и накопление сухого вещества существенно возрастают. Ингибирующее влияние кислорода на скорость фотосинтеза известно с двадцатых годов под названием эффекта Варбурга, но лишь в последние 15 лет оно широко исследуется.

Методам измерения фотосинтеза и фотосинтетической продуктивности растений в ЧССР уделяли значительное внимание, и по этому вопросу существуют многочисленные публикации и методические указания [174].

Растения C_3 и C_4

В 1961 г. профессор Кальвин получил Нобелевскую премию за объяснение целого ряда реакций, связанных с фотосинтетической фиксацией углекислоты. Основой этих процессов является образование двух молекул триозофосфата при карбоксилировании рибулозо-1,5-дифосфата.

В первой половине шестидесятих годов, однако, начали появляться работы, которые доказывали, что у некоторых видов

растений радиоактивно меченый углерод из молекулы $^{14}\text{CO}_2$ накапливается не сразу в фосфоглицерате, а сначала в оксалацетате и далее в малате и аспартате. В соответствии с фамилиями ученых, которые наиболее активно работали над объяснением механизма фиксации CO_2 , этот цикл получил название цикла Хетч—Слэка. Отличительной чертой цикла Кальвина является образование фосфоглицерата (молекулы с тремя атомами углерода), представляющего один из первых продуктов фиксации CO_2 из воздуха. В цикле Хетч—Слэка CO_2 фиксируется при помощи фермента фосфофенолпируваткарбоксилазы с возникновением оксалацетата — соединения с четырьмя атомами углерода. Число атомов углерода в данных первичных соединениях используется при обозначении растений: растения C_3 (цикл Кальвина) и C_4 (цикл Хетч—Слэка).

Различия между растениями C_3 и C_4 замечены не только на уровне биохимических реакций, которые здесь были рассмотрены лишь в общих чертах. Независимо от изучения фиксации CO_2 было установлено, что большинство видов высших растений можно разделить на две существенно различающиеся друг от друга группы. Эти две группы сходны с типами C_3 и C_4 и характеризуются признаками, приведенными в таблице 10.

При сопоставлении характерных признаков растений типа C_3 и C_4 становится заметным различие в максимальных значениях скорости фотосинтеза. В зависимости от этого признака растения C_4 часто считали фотосинтетически более активными, чем растения C_3 . Типичными представителями группы C_4 являются кукуруза и сахарный тростник. В основном эта группа включает растения тропиков и субтропиков, тогда как в группу C_3 входят растения умеренного пояса (см. табл. 3). Следует отметить, что многие исследователи пытались найти растения C_4 в группе C_3 , особенно среди зерновых (пшеница, ячмень), однако, по-видимому, такое отклонение обнаружить почти невозможно.

10. Характерные признаки растений типа C_3 и C_4

Показатель	Растения C_3	Растения C_4
Максимальная скорость фотосинтеза	25—30 мг CO_2 на $0,01 \text{ м}^2$ в час	60 мг CO_2 на $0,01 \text{ м}^2$ в час
Интенсивность фотосинтеза, мг/л CO_2	50—60	0—5
Ингибирование скорости фотосинтеза кислородом	Значительное	Не поддается измерению
Анатомия листа	Типично дорзигентральная	Ассимилирующие ткани расположены радиально вокруг проводящих пучков
Первичная фиксация CO_2	Цикл Кальвина	Цикл Хетч — Слэка

Потенциальная продуктивность фотосинтеза

В связи с значением энергетических сторон фотосинтеза необходимо обратить внимание и на некоторые другие аспекты данного вопроса. Сравнение эффективности использования солнечной радиации растениями в условиях ЧССР со средними показателями в мире показывает, что в Чехословакии достигнута высокая интенсивность растениеводства (табл. 11). Однако для получения объективных данных необходимо сопоставить эти показатели с показателями потенциальной продуктивности культур, т. е. максимально возможной продукции вещества в оптимальных условиях внешней среды. Дальнейшие примеры иллюстрируют не только возможность получения максимальной продукции, но и способы ее достижения. Такие методы позволяют анализировать и выявлять возможные причины значительной разницы между потенциальными (максимально возможными) и реальными (фактически получаемыми) урожаями в хозяйствах.

Первый пример основан на механизме фотосинтеза, из которого вытекает, что максимально возможная эффективность использования ФАР составляет примерно 22 %. В условиях Гане* сумма солнечной радиации за период от цветения до полной спелости достигает примерно $105 \cdot 10^3$ Дж/см². Этот отрезок времени взят по той причине, что основная масса урожая состоит из ассимилятов, образованных как раз в данный период. Сумма радиации $105 \cdot 10^3$ Дж/см² соответствует $47 \cdot 10^3$ Дж/см² ФАР, т. е. 45 %. В среднем посевы отражают примерно 20 % солнечных лучей, следовательно, максимальное их поглощение составило $37\,800$ ФАР/см². Однако посевы зерновых в период после колошения не функционируют; при постепенном отмирании листьев часть лучистой энергии поглощается незелеными частями растений, а часть падает на почву. Поэтому предположение, что посев поглощает только половину приведенного максималь-

ного количества (~ 19 тыс. Дж/см²), является более реальным. Предельная эффективность преобразования ФАР соответствует примерно 20 %, что в данном примере составляет 3780 Дж, но с учетом старения листьев, изменений в режиме питания и т. п. реальнее было бы рассчитывать лишь на половину максимальной эффективности, т. е. на 1900 Дж/см². При затратах на образование сухого вещества 17 тыс. Дж/г приведенные 1900 Дж идут на формирование 0,1125 г сухого вещества на 1 см², или 11,25 т/га. Расчет потенциальной продуктивности за период от цветения до полной спелости (при максимально возможном поглощении излученной энергии и максимальной эффективности фотосинтеза) дает величину около 45 т/га. Таким образом, сравнение подсчетов для реального посева (11,25 т/га) показывает, что потенциальная продуктивность намного выше получаемой.

Во втором примере, также из Гане, урожай сухого вещества за вегетационный период (примерно 4 мес) составляет 15 т/га, причем сумма солнечной радиации достигает примерно 2,1 млрд. Дж на 1 м². Специфическая энергия сухого вещества растений составляет примерно 17 тыс. Дж/г, т. е. урожай 15 т/га сухого вещества соответствует фиксации 225 млрд. Дж. При расчете эффективности солнечной радиации, выраженной в соотношении $\frac{\text{фиксированная радиация}}{\text{суммарная радиация}} \times 100$, видно, что данный высокопродуктивный посев использует 1,2 % солнечной радиации, или примерно 2,5 % ФАР.

Следует отметить, что в начале двадцатого века урожай зерновых культур колебались в пределах 10 ц/га зерна. Если предположить, что при этом получали примерно 1,5 т/га соломы, то затраты энергии соответствовали 42,6 млрд. Дж, или 0,2 % солнечной радиации. Следовательно, повышение эффективности использования растениями солнечной радиации с 0,2 до 1,2 % сопровождалось ростом общей продуктивности с 25 до 150 ц/га.

ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЕВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

На специфическую роль физиологии растений указывал уже в начале шестидесятых годов Курсанов, который утверждал, что среди всех ботанических дисциплин она занимает наиболее важное место. Одновременно он определил основные задачи физиологов, заключающиеся в выявлении основных закономерностей процессов питания, роста и развития растений.

Естественно, что прикладная физиология применительно к отдельным видам или группам культурных растений играет существенную роль в развитии сельскохозяйственной науки. Например, она изучает все процессы формирования урожая зерна у зерновых, и в настоящее время данный вопрос является основным в исследовании этой группы культур. Однако это не

11. Эффективность использования солнечной радиации некоторыми культурами в ЧССР [по Грушке, Яничку, Беднаржовой, 1975]

Культура	Сухое вещество, г/м ²	Использование солнечной радиации, %	
		общей	фотосинтетически активной (ФАР)
Озимая пшеница	1434,00	1,27	2,81
Яровой ячмень	1333,47	1,59	3,54
Кукуруза на зерно	1791,02	1,48	3,30
Сахарная свекла	2824,83	1,73	3,86
Картофель	918,46	1,07	2,39

* Область в Моравии, ЧССР. — Прим. пер.

значит, что физиологические процессы, не оказывающие непосредственного влияния на формирование зерновых, являются второстепенными. Единство организма и диалектическая зависимость организма от окружающей среды обуславливают необходимость проведения комплексных исследований, включающих изучение многочисленных физиологических процессов в течение всего вегетационного периода.

Изучение физиологии формирования урожая дает общие результаты, однако основная задача таких исследований заключается в выяснении механизмов формирования определенной физиологической, анатомической или химической системы растения, которая в зависимости от вида культуры дает товарную продукцию — сахар (сахарная свекла), алкалоиды (мак), зерно (зерновые) и т. д.

Физиология отдельных видов культур имеет определенную специфичность, которая связана как с морфологией, ростом и развитием растения, так и с характеристикой соответствующего экономического (хозяйственного) урожая. В будущем можно закономерно ожидать, что предметом исследований станет физиология непосредственно отдельных сортов и генотипов. Свидетельством этому являются результаты не только теоретических исследований, но и практического возделывания культур. Например, в настоящее время основы агротехники и питания ячменя разрабатывают не для культуры вообще, а непосредственно для отдельных сортов и производственных областей. Динамика роста сортов, формирования урожая и отзывчивости на отдельные факторы настолько специфична, что ее необходимо учитывать и при разработке технологии возделывания — сортовой агротехники. Известно, что данная специфичность обусловлена особенностями морфологического строения и протекания жизненных процессов, хотя конкретные ее проявления, например с точки зрения физиологии отдельных культур, до настоящего времени неизвестны.

Ниже будут приведены общие закономерности теории формирования урожая, или более точно основы фотосинтетической продуктивности.

Механизм формирования урожая можно рассматривать с разных точек зрения. Это, например, зависимость урожая от динамики развития целого растения и отдельных его органов или влияние факторов внешней среды на отдельные компоненты урожая. Все эти направления в определенных условиях играют свою роль. Сюда относят и изучение механизма формирования урожая с точки зрения фотосинтетической продуктивности. Ассимиляция растениями углекислоты из воздуха представляет собой основной процесс, который при формировании урожая играет решающую роль. Все остальные факторы — прямые и косвенные, внешние и внутренние, незначительные и определяющие — должны оказывать воздействие через изменения в ин-

тенсивности формирования урожая, транспорта, распределения и использования ассимилятов.

Формирование нового органического вещества посевами культурных растений в принципе определяется сочетанием трех процессов, которые в приведенной последовательности соответствуют и прохождению во времени:

- поглощение (абсорбция) энергии солнечных лучей посевами;
- эффективное использование поглощенной энергии для формирования сухого вещества;
- передвижение, распределение и накопление продуктов ассимиляции.

Поглощение энергии солнечных лучей посевами

Энергия солнечных лучей поглощается всеми органами растений, причем в большей степени пластинками листьев и в меньшей влажными листьями, стеблем, колосом и т. д. Для определения способности посевов поглощать солнечную радиацию часто используют показатель покрытия листьями поверхности почвы, т. е. индекс листовой поверхности (ИЛП), который выражается отношением площади ассимилирующих органов к единице поверхности почвы (обычно 1 м^2). Для определения величины ассимилирующей поверхности с учетом срока ее функционирования применяют термин «фотосинтетический потенциал посева» (ФПП) — производное от умножения ИЛП на соответствующий промежуток времени, выражаемый обычно в днях или неделях. Фотосинтетический потенциал растения (ФПР) — это сумма ассимилирующей поверхности (в м^2) одного растения за определенный промежуток вегетационного периода; основная единица его измерения — 1 м^2 за 24 ч.

Приведенные термины взяты из методических указаний по анализу роста растений, разработанному, в частности, в Великобритании Уотсоном и в Советском Союзе последователями Ничипоровича. Данный метод полностью учитывает чрезвычайную сложность процесса формирования продуктивности растения; все составляющие его этапы измеряются с помощью лишь основного признака — ассимиляционного аппарата (размера ассимилирующей поверхности) и конечного результата, т. е. массы сухого вещества растений, накопленной в соответствующие промежутки времени. Данные о массе сухого вещества и размерах ассимиляционного аппарата (чаще всего пластинок листьев) целого посева на определенной единице поверхности почвы через интервал в несколько дней (обычно одна — две недели) получают довольно простыми методами. В зависимости от задач и целей измерений отдельно анализируют различные части растений или ярусы посевов. Для этого нужны минимальные технические средства, но достаточное количество работников, проводящих отбор образцов, их обработку, измерение площади

ассимилирующей поверхности, сушку, определение массы сухого вещества и расчет полученных показателей.

Благодаря использованию несложных математических зависимостей и учету общих закономерностей физиологии и экологии фотосинтеза на основе собранных сведений можно получить очень ценные данные, характеризующие процесс продуктивности и влияние на него таких факторов, как удобрение, орошение, агротехника. Особенно удачно этот способ используют при определении продуктивности отдельных сортов и перспективных генотипов. Техническая несложность данного приема в сочетании с хорошо отработанными основами физиологической интерпретации создают предпосылки для его применения в более широких масштабах. Можно ожидать, что материалы, полученные в результате анализа роста, послужат основными данными и в будущем, когда отдельные сорта или технологические варианты будут оцениваться по более сложным и содержательным методикам.

Кроме вышеприведенных показателей, отражающих размер листовой поверхности в m^2 на $1 m^2$ почвы (ИЛП), и продолжительности функционирования ассимилирующих органов, или фотосинтетического потенциала посева (ФПП), к основным показателям, определяемым при помощи анализа роста и довольно часто используемым в зарубежной научной литературе, относятся следующие (подробно см. Квет и др. [93]):

1. Прирост массы сухого вещества $W = W_2 - W_1$, где W — масса сухого вещества при первом (W_1) и втором (W_2) сроке взятия образцов ($t_1 - t_2$).
2. Скорость образования сухого вещества:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} \text{ (масса/время).}$$

Этот показатель при пересчете на единицу площади посева (P), отражающий темпы нарастания массы на единицу поверхности почвы, часто обозначают как C или CGR (crop growth rate):

$$C (CGR) = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} \cdot \frac{1}{P} \text{ (масса/площадь поверхности почвы в единицу времени).}$$

3. Относительная скорость роста RGR (relative growth rate):

$$RGR = \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{W} \text{ (масса/масса в единицу времени).}$$

С учетом зависимости роста растений от времени чаще применяют уравнение:

$$RGR = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}.$$

4. Чистая продуктивность фотосинтеза NAR (net assimilation rate):

$$NAR = \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{A} \text{ (масса/площадь в единицу времени),}$$

где A — площадь ассимилирующих органов.

Данная величина показывает скорость образования сухого вещества на единицу площади ассимилирующих органов за единицу времени.

5. Относительная облиственность (отношение общей листовой поверхности к общей массе сухого вещества растения) в зарубежной литературе обозначается как LAR (leaf area ratio):

$$LAR = \frac{A}{W} \text{ (площадь/масса).}$$

С учетом точности измерений исходных величин рассчитывают дальнейшие характеристики, при помощи которых можно выявить, например, зависимость роста целого растения от роста его отдельных органов.

Из приведенного выше, а также из содержания последующих глав этой книги видно, что наукой накоплено достаточное количество данных о закономерностях роста растений, основные принципы которых необходимо использовать на практике при возделывании полевых культур.

Важнейшим условием использования солнечной радиации при фотосинтезе является ее поглощение ассимилирующими тканями. Из этого вытекает основное требование к величине ассимилирующей поверхности, которая должна полностью покрывать почву в течение всей вегетации. Под полным покрытием, как правило, понимают такую густоту стояния растений, когда на поверхность почвы попадает менее 5 % радиации, падающей на посев. Однако большинство посевов в начале вегетации, а зерновые также после цветения не создают такого покрытия. Поэтому одна из эффективных возможностей более полного использования радиации заключается в обеспечении ускоренного развития ассимилирующей поверхности в начале вегетационного периода. Значение этого положения возрастает также после цветения зерновых, когда большинство образовавшихся ассимилятов транспортируется в зерно.

В модельных опытах в фитотроне, проведенных советскими исследователями, посевы пшени-

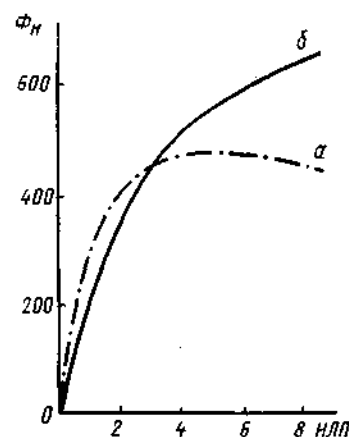


Рис. 15. Зависимость скорости фотосинтеза от индекса листовой поверхности при горизонтальном (а) и вертикальном (б) положении листьев [по Тоомингу, 1977].

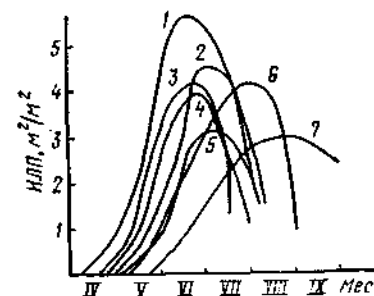


Рис. 16. Динамика нарастания листовой поверхности у полевых культур (Вржоч, 1975):

1 — озимая пшеница; 2 — кормовые бобы; 3 — яровая ячмень; 4 — овес; 5 — яровая пшеница; 6 — картофель; 7 — сахарная свекла.

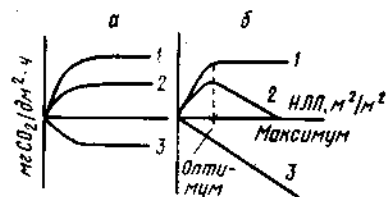


Рис. 17. Зависимость скорости фотосинтеза от площади листьев при условии, что дыхание пропорционально общему фотосинтезу (а) или величине листовой поверхности (б) [по Тоомингу, 1977]:

1 — общий фотосинтез; 2 — чистый фотосинтез; 3 — дыхание.

Этот пример пригоден и для определения оптимальной или максимальной величины листовой поверхности в полностью сомкнутом посеве. Сомкнутый посев может достичь этих величин за счет развития двух или трех ярусов горизонтальных листьев (ИЛП 2 и 3) или, наоборот, за счет существенно большей площади листьев при их наклонном, почти вертикальном расположении. На основе модели фотосинтеза установлено, что при ИЛП, равном 3 и менее, расположение листьев на фотосинтез посева практически не влияет, тогда как вертикальное направление листьев целесообразно при более высоких величинах ИЛП (рис. 15).

Подробный анализ, однако, показывает, что такого рода заключения нельзя просто обобщать. Необходимо учитывать, что даже в загущенном посеве оптимальная его структура может быть создана листьями различного расположения. Следовательно, площадь листовой поверхности нельзя оценивать без учета ориентации листьев в пространстве, так как вертикальное положение листьев может влиять на урожай сухого вещества лишь в достаточно загущенном посеве. С другой стороны, горизонтальная ориентация листьев желательна в начале роста, когда ИЛП и, как правило, интенсивность освещения бывают низкими. Развитие листовой поверхности у основных полевых культур, по данным длительных опытов Научно-исследовательских институтов растениеводства в Праге-Рузыне, показано на рисунке 16.

Морфологическая структура растений в какой-то степени определяет распределение света в посевах и скорость обмена газов, особенно углекислоты. С этим связаны и другие основные элементы микроклимата в посеве. Для фотосинтетической продуктивности большое значение имеют физиологические свойства отдельных органов. В посеве с определенным микроклиматом скорость фотосинтеза отдельных листьев будет зависеть от их фотосинтетической характеристики.

цы искусственно загущали в такой степени, что в начале и конце вегетации на 1 м² произрастало 1420 растений, в остальные сроки вегетации — по 710. При интенсивности ФАР 135—155 Вт/м² индекс листовой поверхности колебался от 10,8 до 12,6 м²/м², суточная выработка сухого вещества — от 50,1 до 62,5 г/м² и использование ФАР — от 7,4 до 9,0 %. Урожай зерна в таких условиях достиг 1 кг/м², т. е. 10 т/га при массе 1000 зерен 39—40 г у ячменя и 36—47 г у пшеницы.

Представление о существовании определенной оптимальной величины ИЛП правомерно лишь в том случае, если скорость дыхания пропорциональна этому индексу (и в определенном смысле общей биомассе посева), так как с возрастанием ИЛП усиливается и дыхание (рис. 17). Одновременно существенную роль играет адаптация листьев нижних ярусов к слабой интенсивности освещения, а листьев верхних ярусов к освещению более высокой интенсивности, что обеспечивает продуктивность густых посевов.

Эффективное использование поглощенной энергии на формирование сухого вещества

Повышение скорости фотосинтеза представляет собой большой резерв для растениеводства. По современным представлениям, коэффициент использования солнечных лучей при фотосинтезе можно повысить примерно в 10 раз. Регулирование и повышение скорости фотосинтеза осуществляются или селекцией, или созданием оптимальных условий питания растений.

До настоящего времени точные величины скорости фотосинтеза, необходимые для получения максимальных урожаев, еще не определены. Дело в том, что скорость фотосинтеза — это решающий фактор формирования урожаев в тех случаях, когда устранено лимитирующее действие большинства остальных факторов, например недостаточного минерального питания, дефицита воды, неблагоприятной структуры посева. И все же сортовые различия в скорости фотосинтеза показывают, что в некоторых случаях этот признак используется в селекции новых высокопродуктивных сортов.

Накопление сухого вещества посевом зависит от скорости фотосинтеза, на которую влияют внешние и внутренние факторы. Оптимизация условий вызывает одновременно рост фотосинтетической продуктивности.

Передвижение, распределение и накопление продуктов ассимиляции

Конечный хозяйственный урожай — это результат выработки и распределения ассимилятов, накапливающихся в период развития растения. Распределение сухого вещества по разным органам растений имеет существенное значение не только по отношению к конечному продукту, но также для степени роста и величины урожая. Различия между отдельными видами полевых культур (рис. 18, 19) и между сортами чаще всего обусловлены разницей в скоростях, с которой образовывшееся сухое вещество транспортируется из ассимилирующих тканей. Поэтому распределение сухого вещества по отдельным частям растения не менее важно, чем общий урожай. Повышение урожая, происходящее при введении новых сортов, часто происходит в резуль-

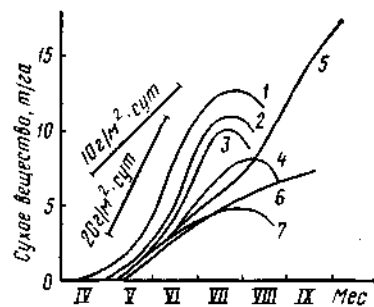


Рис. 18. Динамика нарастания сухого вещества надземной массы полевых культур по данным опытов Научно-исследовательских институтов растениеводства в Праге — Рузыне [Вржоч, 1973]:

1 — озимая пшеница; 2 — овес; 3 — яровой ячмень; 4 — яровая пшеница; 5 — сахарная свекла; 6 — картофель; 7 — кормовые бобы.

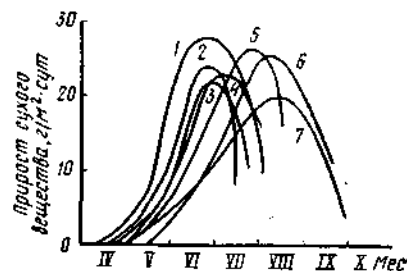


Рис. 19. Динамика прироста сухого вещества надземной биомассы полевых культур по данным Научно-исследовательских институтов растениеводства в Праге — Рузыне [Вржоч, 1973]:

1 — озимая пшеница; 2 — яровой ячмень; 3 — овес; 4 — яровая пшеница; 5 — кормовые бобы; 6 — картофель; 7 — сахарная свекла.

тате изменений в распределении сухого вещества, которое в значительной степени сосредоточено в органах, создающих хозяйственный урожай (табл. 12).

У большинства культур распределение ассимилятов в надземных и подземных частях растений соответствует изменениям в их соотношении. В фазе проростков корни развиваются наиболее активно, в результате отношение надземной части к подземной становится относительно узким. В фазе всходов преобладает рост надземной массы, и распределение ассимилятов к концу этого периода приобретает постоянный характер на весь последующий рост. При переходе к генеративной фазе соотношение надземной и подземной масс резко меняется. Это показатель нового распределения ассимилятов, более благоприятного или для надземной части, например у зерновых, или для подземной у картофеля.

Передвижение ассимилятов зависит не только от фазы онтогенеза, но и от внешних условий. При изучении влияния температур на распределение сухого вещества установлено, что в ус-

12. Урожайность сортов пшеницы в Голландии с 1900 г. [Ван Доббен, 1962]

Сорт	Годы	Масса соломы и зерна, кг/га	Отношение зерно:солома
Вильгельмина	1902—1932	12 600	0,51
Юлиана	1934—1947	12 430	0,55
Старинг	1948—1961	13 900	0,59
Феликс	1958—1961	12 830	0,60
Хейнес VII	1953—1955	11 860	0,66

ловиях нормального теплового режима отношение надземной части к корням у зерновых становится решающим фактором, регулирующим скорость роста. Результаты некоторых исследований показывают, что сортоспецифические различия в росте могут быть объяснены именно разной активностью формирования надземных и подземных органов растений.

Распределение сухого вещества в зависимости от минерального питания тесно связано со скоростью передвижения ассимилятов. Питательные вещества представляют собой лишь один из факторов, влияющих на распределение сухого вещества, однако они имеют большое практическое значение, так как при помощи удобрений можно эффективно управлять интенсивностью углеводного обмена и использованием конечных его продуктов — ассимилятов. Между минеральным и углеводным питанием существует тесная и гармоничная взаимосвязь.

Основные материалы для роста любой ткани — это углеводы, минеральные вещества и вода. Изменения в их соотношениях могут вызвать различия в интенсивности роста тканей, однако лишь в том случае, когда один из основных материалов становится лимитирующим фактором. Зависимость корней от надземной части растений, помимо прочего, выражается в том, что углеводы поступают к ним из листьев, от которых корни находятся на относительно большом расстоянии, и, по-видимому, недостаток этих веществ ограничивает рост корней в большей степени, чем рост надземной массы. Это значит, что любой фактор, способствующий образованию углеводов или подавляющий их использование надземной частью, благоприятно отражается на росте корней. Такова же зависимость надземной части от корней, служащих поставщиками минеральных веществ и воды. Надземная часть растений отдалена от зоны поступления питательных веществ и воды, и ее рост тормозится чаще, чем рост корней, т. е. любой фактор, усиливающий поступление питательных веществ и воды, активизирует рост надземной части зерновых относительно в большей мере, чем рост корней. Следовательно, если исключить все другие факторы, ограничивающие развитие растений, то рост надземной части будет продолжаться с интенсивностью, которая зависит от подачи минеральных веществ и воды к корням, а рост корней — с интенсивностью, зависящей от поступления углеводов из надземной части. В большинстве случаев между этими двумя процессами существует взаимодействие.

Если снабжение минеральными питательными веществами является достаточным, нормально растут и подземные органы. Растение расходует большую часть углеводов на формирование надземной массы, их передвижение к корням ослабевает, и в результате задерживается рост корней. Количество минеральных веществ и воды, поступающих из почвы, в этом случае не будет возрастать, так как их поглощение зависит от размеров системы и от количества органических веществ, транспортиру-

емых из надземных частей к корням. Обеспечение растущих тканей надземной части минеральными веществами и водой будет постепенно снижаться. Это значит, что для формирования надземной части будет использована лишь часть углеводов, и постепенно большее их количество станет доступным для корней. В результате рост корней усилится и одновременно возрастет поступление питательных веществ и воды, затем весь цикл повторяется.

В действительности между надземной частью и корнями всегда существует определенное функциональное равновесие. Это сказывается на постоянстве их соотношения, которое в определенной мере соответствует каждому типу внешних условий. Если они изменяются, возникает новое равновесие и оно также будет соответствовать новым условиям. Такая же взаимосвязь обнаруживается в тех случаях, когда внешние условия не изменяются, но под действием искусственных факторов (например, удаления части надземных органов) нарушается соотношение между надземной частью и корнями.

Связь между накоплением ассимилятов и потенциалом продуктивности

Ассимиляты — продукты фотосинтеза, образующиеся в результате фотохимических и биохимических процессов в хлоропластах. При изучении потенциала продуктивности посева, фотосинтетических характеристик и др. часто используют термин «источник ассимилятов», обозначая им те органы, которые в значительной мере участвуют в создании ассимилятов в данных условиях. Чаще всего это листовые пластинки, а у зерновых также колос или междоузлия.

Много значений имеет широко используемый термин «sink». Иногда в качестве синонима используют выражение «емкость накопления», однако оно характеризует лишь одну специфическую сторону данного термина — накопление ассимилятов или других веществ. Вместе с тем, термин «sink» также может обозначать любую часть растения, где используются ассимиляты, и даже определенную способность аккумулировать их. Характерными местами накопления ассимилятов являются корни или другие запасающие органы. Существует также выражение сила накопления, которое определяется емкостью и активностью накопления. Следовательно, термину «sink» нельзя дать простое и однозначное определение. Вышеприведенные характеристики позволяют понять содержание и объем данного понятия, и лишь после подробного изучения процессов метаболизма в запасающих органах и их влияния на образование и распределение ассимилятов появится возможность дать точное определение этому термину или даже заменить его другим, более соответствующим.

Вначале при исследованиях формирования урожая преобладало мнение, что решающим фактором урожайности является достаточное количество образовавшихся при фотосинтезе ассимилятов. Однако в последние годы установлено, что при определенных условиях в растениях может накапливаться избыточ-

ное количество продуктов ассимиляции, хотя урожайность при этом не возрастает.

Совершенно очевидно, что представления о формировании урожая постепенно приобретали более точную и конкретную форму, причем одновременно возникла необходимость в замене простых гипотез более сложными теориями. Экспериментальные работы последних лет показывают, что ассимиляты непосредственно влияют на накопление сухого вещества (например, в зерновках). Из этого логического заключения нельзя прийти к выводу о том, что чем больше образуется вещества, тем активнее идет аккумуляция в зерновках. На основании результатов некоторых исследований можно сделать даже следующее заключение: образование ассимилятов определяется формированием органических веществ в запасающих органах.

Проблему зависимости накопления сухого вещества от источников ассимиляции некоторые ученые ГДР формулируют вопросом: что лимитирует рост зерновки — метаболизм накапливающегося сухого вещества или отток ассимилятов из ассимилирующих органов? Многочисленные примеры указывают на возможность различного толкования опытных данных. Нельзя исключить значение существенных сортовых и видовых различий для этого процесса и совсем специфическое влияние конкретных условий возделывания. Следовательно, вопрос механизма регулирования и распределения продуктов ассимиляции пока еще остается нерешенным. И все же имеющиеся данные по этому вопросу представляют ценный материал для изучения факторов, ограничивающих рост урожайности.

С точки зрения формирования зерна у зерновых культур это означает следующее: необходимо различать снижение урожая в результате несовпадения потенциала продуктивности и емкости накопления при преобладании продуктов ассимиляции или неполного использования емкости накопления при равномерном уменьшении обеих составных этого комплекса.

Для получения высоких урожаев необходимы также условия, при которых ассимилирующие органы могут с максимальной эффективностью использовать энергию солнечных лучей для формирования продуктов ассимиляции. В то же время запасающие органы должны обладать способностью усваивать возможно большее количество ассимилятов с минимальными потерями при дыхании.

Количественное определение зависимости продуктивности от накопления очень важно для правильного понимания лимитирующих урожайность факторов. Для выявления потенциала продуктивности можно использовать многие показатели, довольно полно изученные (например, фотосинтетический потенциал, скорость фотосинтеза, размер ассимилирующей поверхности и др.). Охарактеризовать же емкость накопления таким образом довольно сложно, так как определяющий ее механизм до настоящего времени неизвестен.

В качестве простого, но целесообразного показателя величины емкости накопления у зерновых предложено использовать число зерновок на единицу площади. Этот показатель, дополненный данными о динамике роста зерновки и особенно о максимальной скорости прироста сухого вещества, можно эффективно применять при изучении лимитирующих факторов в конкретных условиях. Число зерновок на 1 м² и размер ассимилирующей поверхности (ИЛП, ФПП и др.) можно считать простым способом количественного определения зависимости между потенциалом продуктивности и емкостью накопления.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ОТДЕЛЬНОГО РАСТЕНИЯ И ВЫСОКОПРОДУКТИВНОГО ПОСЕВА

Образование сухого вещества в процессе фотосинтеза можно рассматривать как основу растениеводства, важнейшим производственным процессом в котором является возделывание растений в посевах, созданных человеком. Следовательно, все агротехнические мероприятия должны быть направлены на формирование условий для максимальной интенсивности фотосинтетического процесса. Растениевод, кроме всего прочего, определяет густоту стояния растений на единице площади, которая оказывает существенное влияние на морфологическую структуру каждого отдельного растения и всего посева (табл. 13).

Рост отдельных растений в посевах в большей или меньшей степени ограничен конкуренцией за солнечный свет. Посевы полевых культур никогда не образуют полностью гомогенное сообщество, а всегда представляют собой сочетание морфологически различающихся единиц.

13. Наиболее благоприятная густота всходов

Культура	Растений на 1 га, тыс.	Примечание*
Озимая пшеница	3 000—5 000	a
Яровая пшеница	4 000—5 000	
Озимая рожь	2 000—3 000	
Яровой ячмень	3 000—4 000	a
Овес	3 000—4 000	
Кормовые бобы	350—450	
Горох посевной	500—800	a
Сахарная свекла техническая	80—100	b
Кормовая свекла	90—120	b
Картофель семенной	53—55	e
Картофель столовый	48—53	e
Картофель технический	48—50	e
Кукуруза на силос	80—100	a
Озимый рапс	500—800	

* a — существенно различные требования в зависимости от сорта; б — густота после прорывки; e — число кустов после появления всходов.

Оптимальная морфологическая структура каждого отдельного растения и особенно каждого посева — основное условие максимального использования факторов вегетации, особенно света и воды, которое решает вопрос о росте и продуктивности посева. Морфологическая структура посева в определенной степени влияет на распределение света и скорость обмена газов, в первую очередь CO₂. Этим определены основные элементы микроклимата в посевах. Посев должен иметь такую густоту и морфологическую структуру, при которой процессы продуктивности лимитировались бы лишь внешним поступлением энергии, а не внутренними факторами растений. Для полевых культур устанавливаются, как правило, такое число растений на единицу площади, при котором размеры каждого растения в течение большей части вегетационного периода существенно меньше тех, какими они были бы при возделывании отдельных растений на большей площади. Продуктивность посевов ограничивается не ростовыми процессами, в первую очередь ее лимитирует поступление питательных веществ, воды, солнечных лучей или другие внешние условия. Указанные факторы, особенно вода и удобрения, существенно влияют не только на число растений на единице площади, но и на создание морфологической структуры посева.

В условиях орошения и при интенсивном применении удобрений единственным фактором, лимитирующим рост и накопление биомассы, может быть солнечная радиация*. Конкуренция за свет происходит при формировании морфологической структуры посева в процессе вегетации. Фотосинтетическая деятельность растений в течение вегетации усиливается до того периода, когда возникает конкуренция за свет и некоторые нижние листья начинают отмирать. Различия, обусловленные факторами внешней среды и агротехникой, сказываются на продуктивности в большей степени, чем на силе конкуренции между отдельными растениями. Можно даже предположить, что конкуренция за солнечный свет относительно одинакова в разных географических широтах или в районах с различной облачностью.

Продуктивность сорта может быть довольно высокой, однако она определяется не отдельными растениями, а всем посевом. Из практики селекции известны случаи, когда многообещающие генотипы, полученные при индивидуальном посеве в селекционных посевах, давали отрицательные результаты при возделывании их в условиях производства.

Морфологический вид, распределение и размещение листьев, форма корня, длина колоса и другие показатели существенно

* Это положение может быть отнесено только к периоду роста и накопления биомассы конкретного посева. Вместе с тем существуют и другие факторы, ограничивающие рост и накопление биомассы на единицу площади, например возделывание повторных культур, частота отчуждения биомассы у многолетних трав и др. — Прим. пер.

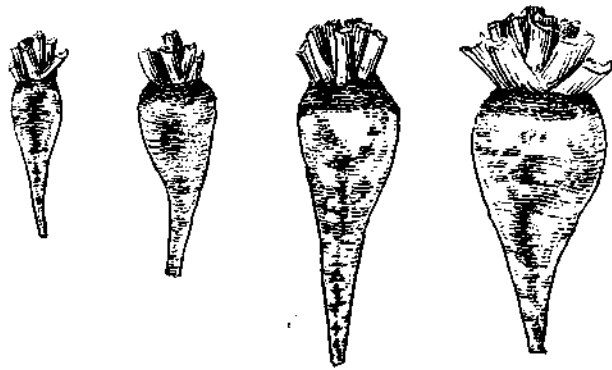


Рис. 20. Изменение формы корнеплода сахарной свеклы (сорт Добровицка А) при различной густоте стояния [Черны, 1972]. Слева направо: 625, 160, 71 и 40 тыс. растений на 1 га.

меняются в зависимости от густоты стояния. Так, морфологические формы корнеплодов сахарной свеклы или колоса яровой пшеницы резко различны при разном числе растений на гектаре (рис. 20 и 21).

Результаты многих исследований показали, что основным условием достижения высокой урожайности при благоприятной структуре посева является быстрое формирование фотосинтетического аппарата, который эффективно поглощает и трансформирует солнечные лучи. Быстрое развитие ассимилирующей поверхности в начале вегетации — одна из эффективных возможностей улучшения продуктивности посева. Очень важно, чтобы биомасса, формирующаяся на первых этапах развития посева, была использована для дальнейшего увеличения фотосинтетического аппарата. К определенному периоду его поверхность и структура достигают оптимума, причем у различных культур в

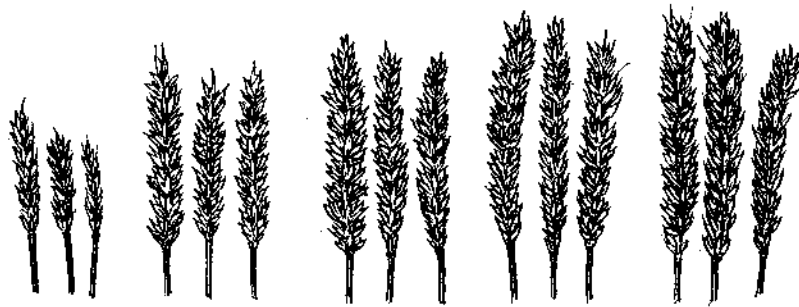


Рис. 21. Морфологические формы колосьев яровой пшеницы (сорт Златка) при различной густоте стояния [Черны, 1971]. Слева направо: 16,4; 1,8; 0,4 и 0,1 млн. растений на 1 га.

разное время. Как правило, этот период очень короток, он длится до тех пор, пока не начнется массовое отмирание старых листьев.

На морфологическую структуру каждого отдельного растения и особенно высокопродуктивного посева оказывает влияние не только площадь поверхности листьев, но и вертикальная структура посева. При ее оценке учитывают массу листьев, их площадь, число, форму, расположение в отдельных ярусах, окраску — зеленую или желтую (отмирающие листья), рост и ветвление стеблей, а также число растений различной высоты в посевах и степень проникания солнечных лучей в отдельные ярусы посева.

Листья в сомкнутых посевах никогда не расположены в равных горизонтальных плоскостях и никогда не занимают строго горизонтального положения.

Фотосинтез зависит не только от интенсивного света, длительности и фотосинтетической деятельности отдельных листьев, но также от их числа и площади, угла наклона к поверхности почвы, поглощающей и отражающей способности, от соотношения между рассеянным и прямым светом, от высоты солнца над горизонтом и угла падения солнечных лучей, от ориентации листьев по отношению к солнцу и т. д.

Типы листьев

В зависимости от угла наклона листьев к поверхности почвы различают несколько типов их положения в посевах:

- планофильное (преобладают листья в горизонтальном положении);
- эректофильное (преобладают вертикально направленные листья);
- плагиофильное (преобладают вертикально направленные листья, в горизонтальном положении их относительно мало);
- экстремофильное (преобладают листья в горизонтальном положении при наличии небольшого числа вертикально направленных листьев).

Указанные типы расположения можно выразить с помощью математической статистики. На рисунке 22 показана вероятность нахождения в посевах листьев, расположенных по отношению к поверхности почвы под углом от 0 до 90°.

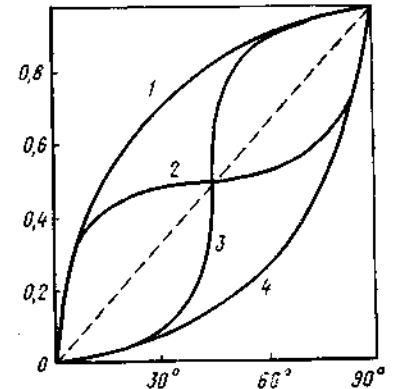


Рис. 22. Расположение листьев в посевах [по Де Виту, 1964]. По оси ординат — вероятность расположения; по оси абсцисс — угол наклона листьев: 1 — планофильное; 2 — экстремофильное; 3 — плагиофильное; 4 — эректофильное.

Посевы современных сортов зерновых, по данным многих авторов, характеризуются эректофильным расположением листьев, посевы кукурузы и сахарной свеклы — плагиофильным, посадки картофеля и травостой многолетних бобовых — планофильным. Многочисленные исследования показывают, что расположение листьев в одном и том же посеве в течение вегетации изменяется, особенно у трав. Для всходов зерновых культур наиболее благоприятно горизонтальное расположение.

От равномерности распределения листьев зависит степень проникания солнечных лучей в посев. Следует отметить, что в посевы, где листья расположены равномерно и горизонтально в закрытых ярусах, лучи солнца проникают слабее, чем в посевы с листьями малого размера, расположенными в случайном порядке.

Продуктивность всего посева определяется его оптимальной структурой. Изреженные посевы поглощают солнечные лучи в недостаточной степени, в результате коэффициенты эффективности фотосинтеза очень малы. С другой стороны, сильно загущенные посевы с обильным покрытием листьями могут активно поглощать падающие солнечные лучи, однако отдельные листья настолько затенены, что фотосинтез в них протекает очень слабо. При высоких значениях ИЛП более целесообразно эректофильное положение листьев, в этом случае они могут принимать активное участие в формировании сухого вещества биомассы лишь в достаточно загущенном посеве.

Поэтому основным требованием, с которым подходят к оценке структуры посева, является создание условий для полного поглощения энергии солнечных лучей в период максимального роста растений. Многочисленные исследования показывают, что недостаточные размеры листовой поверхности в течение вегетации — одна из основных причин, тормозящих формирование оптимальной структуры посева и вызывающих слабое использование солнечной энергии.

В настоящее время большое внимание уделяется вопросам разработки идеотипов высокопродуктивных посевов полевых культур. Постепенное развитие получает селекция, направленная на создание определенной структуры посевов, т. е. селекция на высоту растений, толщину стебля, расположение и форму листьев и др. При улучшенной морфологической структуре посева это способствует повышению степени использования солнечных лучей.

Таким образом, оптимизация динамики образования и пространственного распределения ассимилирующих органов — эффективный способ целенаправленного улучшения структуры посева и повышения урожайности.

В течение ряда лет высказывается обоснованное мнение о том, что в период, когда интенсификация земледелия обеспечивается в первую очередь за счет механизации и химизации, дальнейшее развитие растениеводства будет определяться его биологизацией. Без сомнения, современная техника и техника будущего в возрастающей степени станут средством для применения результатов биологических исследований. Главное внимание, таким образом, будет сосредоточено на основных факторах растениеводства — растениях.

В связи с этим необходимо обратить внимание на перспективность расширения разработки некоторых новых направлений в изучении процессов формирования урожая, которые могут представить собой качественно новые системы управления растениеводством.

Управление растениеводством с точки зрения формирования урожая

При совершенствовании комплекса процессов управления растениеводством необходимо учитывать специфические черты, которые определяют также необходимую классификацию задач управления. В основе этой классификации лежит временной интервал между решением (принятое решение) и полученным результатом (действие). Согласно выводам, сделанным советскими учеными, принятие решений в сельском хозяйстве может осуществляться на трех уровнях:

а) принятие проектных (перспективных) решений, которые имеют отношение к долгосрочным мероприятиям, как, например, строительство мелиоративных систем, осуществление постоянных противозерозионных мероприятий (террасирование, полевые защитные полосы и др.), повышение плодородия почв и т. д. Период от принятия решений по данному вопросу до получения результата может длиться 10, 15 лет и даже больше. По отношению к растениеводству сюда входят медленно протекающие процессы, например накопление гумуса и др.;

б) планирование комплекса агротехнических, мелиоративных и защитных мероприятий для следующего вегетационного периода или севооборота. Период от принятия решений до получения результатов длится несколько месяцев, а иногда и годы. Сюда относятся вопросы программирования урожая;

в) оперативное управление процессом формирования урожая непосредственно в течение вегетационного периода. Это касается подбора соответствующих агротехнических мероприятий и соблюдения сроков их выполнения. При этом учитываются фактическое состояние посевов и метеорологические условия. Промежуток времени от принятия решения до проявления резуль-

тата длится несколько дней или месяцев. Научной основой для применяемых мероприятий служит теория о динамике формирования урожая.

Решения второй группы (б) в будущем должны реализовываться на основе математических моделей продуктивности посевов. Задача моделирования заключается в определении параметров формирования урожая с помощью обобщенных показателей, характеризующих средние условия вегетационного периода и его отдельных этапов (например, сумма температур, запасы почвенной влаги, количество осадков, снежный покров, обеспеченность питательными веществами и др.). При этом модель можно использовать и в другом направлении, решая вопрос о проведении необходимых мероприятий для повышения урожая на основе анализа его формирования. В отличие от моделей первой группы (а) в данном случае необходимо учитывать биологические свойства той или иной культуры и влияние почвенных и климатических факторов.

Наиболее сложны модели третьей группы (в), предназначенные для оперативного управления. Они должны включать целый ряд детальных информации; самыми целесообразными считаются динамические модели формирования урожая, но можно использовать и более простые формы, которые решают лишь отдельные вопросы (например, режим орошения).

При решении всех задач необходимо учитывать, что сельскохозяйственное производство существенно зависит от метеорологических факторов, которые пока не поддаются ни управлению, ни достаточно точному прогнозированию.

Моделирование целых сельскохозяйственных систем, как показывает академик Кудрна [90], позволяет решать не только вопросы растениеводства, но и целый комплекс проблем, включая зависимости между растениеводством и животноводством или между другими более мелкими системами.

Программирование урожая

Проблематику программирования урожая часто считают преждевременной, хотя в то же время уже опубликовано несколько десятков работ по отдельным вопросам программирования. Причиной такого противоречия служит без сомнения и само толкование понятия «программирование урожая». Речь идет не о зерновой или другой программе, в которой выдвинуты задачи достижения определенного уровня производства. Программирование преследует те же цели — повышение и стабилизацию урожайности, однако простые рекомендации, например по сортовой структуре посевов или технологии возделывания, были бы неправильным упрощением этой важной проблемы.

Одним из ведущих ученых в области программирования урожая является академик И. С. Шатилов. По его мнению, программирование урожая представляет собой разработку та-

кого комплекса взаимно обусловленных мероприятий, своевременное и качественное осуществление которых обеспечит получение урожая высокого качества на ранее заданном уровне. В таком понимании термин «программирование урожая» используется и в данной главе.

Другие советские ученые характеризуют программирование следующими положениями:

а) предварительное (опережающее во времени) определение величины урожая на основе ранее принятой программы с учетом физико-географических, почвенно-климатических и экономических условий данной области и биологических особенностей возделываемых культур;

б) оптимизация, т. е. получение максимального урожая высокого качества при минимальных затратах труда, материально-технических, энергетических и др. ресурсов;

в) использование методов математического моделирования многофакторных полевых опытов для получения объективных данных и установления закономерностей во взаимодействии отдельных факторов и их влиянии на формирование урожая;

г) математическое моделирование и разработка программ для автоматических систем управления;

д) использование АСУ;

е) разработка программированных агрокомплексов и схем чередования культур в севооборотах;

ж) практическое использование разработанной программы на сельскохозяйственных предприятиях и уточнение исходных данных модели программирования урожая.

Основные задачи возделывания культур в условиях орошения и при достаточном количестве удобрений, полной механизации, внедрении результатов науки и техники в сельскохозяйственное производство заключаются в том, чтобы на базе разработанной программы, т. е. исходя из ранее определенного коэффициента использования солнечной радиации и возможности управления фотосинтетической деятельностью посевов, получать максимальные урожаи. Для практического решения этой задачи необходимо использовать данные о фотосинтетической продуктивности растений в посевах и особенностях формирования урожая данной культуры в конкретных условиях.

С учетом коэффициента использования энергии солнечных лучей для получения планируемого урожая определены основные показатели фотосинтетической характеристики посева: рост площади листьев и формирование определенного фотосинтетического потенциала с заданным уровнем продуктивности фотосинтеза, коэффициенты использования падающих и поглощенных лучей при фотосинтезе и коэффициенты транспирации.

В СССР созданы благоприятные условия для разработки и постепенного внедрения программирования урожая. Эти возможности в первую очередь определяются высоким уровнем продуктивности культур и хорошей научно-исследовательской

базой. Следует, однако, отметить, что краткое изложение основных проблем программирования урожаев приводит к некоторому упрощению многих вопросов. Специалисты различных отраслей правомерно могут возражать против многочисленных неточностей в определении и применении целого ряда терминов (например, коэффициента транспирации, эффективности питательных веществ и др.). Однако это относительно второстепенные вопросы, которые постепенно будут решены. Основной чертой программирования урожаев должен стать новый подход к управлению растениеводством на базе комплекса последних научных достижений.

Математическое моделирование процессов продуктивности

Программирование урожаев основано на целенаправленном изучении огромного количества данных. В своей основе это комплексный учет всех важнейших элементов, принимающих участие в формировании урожая, и использование полученных данных при разработке обоснованного и практически реализуемого комплекса мероприятий для достижения максимального урожая с учетом свойств каждого генотипа, почвенно-климатических условий и технологии возделывания. В любом конкретном случае это синтез большого числа отдельных данных. В сельском хозяйстве, как и в других отраслях, оправдали себя методы математического моделирования, техническое решение которых осуществляется с помощью вычислительной техники.

Моделирование представляет собой процесс обобщения отдельных результатов для выяснения их функции в целом. При использовании логических принципов известные истины комбинируют так, чтобы они соответствовали поведению изучаемой системы в различных условиях. Основой для решения биологических моделей является ЭВМ. Например, для подсчета того, что происходит при попадании солнечного луча на посев, необходимо провести около тысячи математических операций. Операции эти несложные, но число их очень велико. Каждое изменение положения солнца над горизонтом представляет собой новую ситуацию, которую можно изучить и выявить опять-таки при помощи математических вычислений. Именно эти модели указывают на огромную сложность биологических систем.

Математические модели можно разбить на две в основе различающиеся группы — эмпирические и функциональные.

Основная задача эмпирической модели заключается в выявлении эмпирических корреляций между исходными параметрами внешней среды и конечным результатом процесса продуктивности растений — урожаем. При этом в большей или меньшей степени не учитываются отдельные аспекты основных процессов формирования урожаев, т. е. такие модели нельзя использовать при определении развития отдельных явлений. Эти модели

также не решают функциональных зависимостей, и возможность их обобщения относительно невелика. Функциональные (имитационные) модели составлены на основе изучения основных физиологических процессов при формировании урожая с учетом как зависимости процессов от условий внешней среды, так и их взаимодействия. Выявленные связи выражаются с помощью математических уравнений. В принципе это обобщение и синтез полученных отдельных результатов развития процесса продуктивности. Хотя эмпирические модели во многих случаях оправдывают себя, обнаружить общие и действительные закономерности можно лишь при использовании функциональной модели.

Методы оценки состояния посевов

С 1976 г. в ЧССР действуют Правила организации и проведения прогнозирования погектарных урожаев сельскохозяйственных культур. Конкретные задачи и методы применения этих правил опубликованы в сборнике «Методические указания по прогнозированию урожаев и валовых сборов сельскохозяйственных культур на сельскохозяйственных предприятиях». В сборнике говорится, что для прогнозирования урожая и валового сбора на сельскохозяйственных предприятиях необходимы точные данные о посевных площадях. Вторая составная часть, необходимая для определения валового сбора, — это урожайность с гектара, которую необходимо предусмотреть в течение вегетации, обеспечив максимальную объективность прогноза. Этот прогноз — основной и важнейший показатель, от которого зависит достоверность данных о валовых урожаях. При прогнозировании надо использовать все имеющиеся в наличии показатели, включая, например, число растений, установленное при весеннем обследовании посевов, и др. Прогнозирование осуществляется отдельно для каждого поля, а для всего предприятия рассчитывают средневзвешенные данные.

Важное значение в методических указаниях имеют рекомендации, указывающие, что прогноз всегда необходимо уточнять с помощью тех показателей, которые в данное время можно точно определить. Для зерновых, например, это число растений после всходов, число колосьев в фазе колошения и число зерновок в период созревания. Приведенные элементы урожая усугубляют, остальные показатели прогнозируют и после вычитания предполагаемых потерь при уборке определяют конечный урожай.

Прогнозирование урожаев имеет, бесспорно, огромное значение. Можно сказать, что с начала целенаправленного возделывания растений человек стремится к предсказанию урожая, чтобы вовремя спланировать его потребление. В социалистических странах при плановом развитии хозяйства вопрос прогнозирования урожаев особенно актуален, причем концентрация и специализация растениеводства создают благоприятные усло-

вия для этого. Прогнозы необходимы для своевременного обеспечения населения продуктами питания, а животноводства кормами; кроме того, они оказывают существенное влияние на международную торговлю. Следует отметить, что для земледелия неопределимое значение имела бы возможность предсказания плохих, низких урожаев: чем раньше (в раннюю фазу вегетации) удастся предсказать низкий урожай, тем больше возможность компенсации неблагоприятных последствий.

Получение низких урожаев в пределах одного хозяйства можно предотвратить агротехническими мероприятиями, но иногда эти вопросы необходимо решать в рамках всего народного хозяйства.

Из вышеприведенного вытекают два основных требования к прогнозированию урожаев: прогноз должен быть проведен в определенный срок и по возможности точно.

Методы прогнозирования урожая можно разбить на три группы:

- субъективные, основанные на визуальной оценке состояния посева или прямом предсказании величины урожая;
- объективные, основанные на определении числа плодов, их размера, массы и т. д. (определение элементов урожайности с последующими расчетами урожая);
- объективные, основанные на учете факторов, оказывающих решающее влияние на конечный погектарный урожай (в первую очередь это погода).

Принципиально новые возможности прогнозирования появились недавно, с развитием космической эры. Аэрофотосъемка с самолетов и спутников представляет собой исключительно важный источник получения первичных данных. Это направление очень быстро развивается, и можно правомерно предположить, что спутники будут все интенсивнее использоваться для нужд земледелия и постепенно появятся технические средства для реализации полученной информации о структуре посевов.

Интересны, например, данные, в соответствии с которыми показатель интенсивности отражения солнечных лучей пшеницей может быть использован для прогнозирования урожая зерновых в довольно широких пределах, примерно от 2,0 до 8,0 т/га.

В Канаде на основе данных аэрофотосъемок готовится программа борьбы с болезнями растений. На специальной цветной инфракрасной пленке зеленые посевы имеют ярко-красную окраску, а части посевов, где в результате поражения патогенами ткани растений становятся хлоротичными, — темно-синюю, почти черную. Обработка таких снимков с помощью методов количественного анализа позволяет определить размер пораженных площадей. Таким образом, в основе данных методов лежит обработка и расшифровка снимков, сделанных со специально оборудованных самолетов.

Известно, что растения регулируют свою температуру с помощью водного режима. При недостатке воды в них возникает

дефицит влаги, снижается скорость транспирации и температура растений повышается. При сопоставлении растений с разной обеспеченностью водой рост температуры у обследуемых объектов служит чувствительным индикатором определения потребности в орошении. Измерения с помощью инфракрасной фотометрии позволили установить существенные (в пределах 6°C) различия в температуре орошаемых и неорошаемых культур, которые можно использовать при выявлении дефицита влаги и потребности в орошении. Предпосылкой для применения таких методов на практике является уже используемая в настоящее время техника для аэрофотосъемок.

Приведенные примеры охватывают сложную проблему данного вопроса не полностью. Авторы главы ставили задачей обратить внимание читателей на то, что интенсификация растениеводства будет осуществляться такими средствами и способами, которые в настоящее время еще трудно себе представить.

ГЕНЕТИКА ПОТЕНЦИАЛА ПРОДУКТИВНОСТИ

Никто в настоящее время не сомневается в том, что даже такие широко варьирующие признаки, как некоторые конкретные показатели продуктивности растений, имеют генетическую основу [58]. Степень проявления потенциала продуктивности определяется генетической информацией, заложенной в растительной клетке (ядре, хлоропластах, митохондриях), и условиями среды, в которых растения произрастают. В ядре клетки сосредоточена преобладающая часть общей генетической информации по комплексу отдельных признаков потенциала продуктивности; одновременно предполагается, что ядро регулирует почти все процессы взаимодействия между генетическими информацией, заключенными в других органеллах клетки, в течение всего периода проявления признака.

Большие колебания в степени проявления потенциала продуктивности у генетически сходных типов растений возникают в результате реакции клеточных регулировочных систем на изменяющиеся условия среды [208]. Поэтому процесс, ведущий к проявлению многофакторного признака, закодированного в клетке, можно характеризовать простой функцией:

$$\begin{array}{ccc} & \text{Окружающая среда} & \\ \Gamma & \text{-----} & \Phi \\ \text{(генотип)} & & \text{(фенотип)} \end{array}$$

ПОТЕНЦИАЛ ПРОДУКТИВНОСТИ—ПРИЗНАК МНОГОФАКТОРНЫЙ

Для реализации такого потенциала продуктивности, который с учетом генетической информации можно считать максимальным или оптимальным, растение в течение развития должно проявить в определенной степени большое количество отдельных признаков. Если получена хотя бы грубая оценка меры влияния окружающей среды на генотип, то о нем можно судить по фенотипу [58]. Особи с одинаковым генотипом потенциала продуктивности в различных условиях могут иметь все или часть основных признаков продуктивности, по-разному выраженных в фенотипе.

До настоящего времени проявление комплексных признаков определяли статистически лишь на конечном этапе (высота

растения, его урожай и т. п.). Теперь получена возможность динамически оценивать проявление каждого из признаков уже при их формировании и изучать взаимозависимость между ними (нарастание листовой поверхности растений, изменения их свойств и др.). При этом необходимы совершенно новые подходы к изучению структур фенотипа, его компонентов и к способам их выделения в онтогенезе [110, 4]. На основе детального расчленения фенотипа можно попытаться также детально расчленить и генотип. Подобные анализы комплексных признаков растений часто довольно сложны, причем не только в методическом плане, но и при практическом использовании полученных результатов, поскольку зависимости, как между отдельными признаками, так и в комплексном их проявлении обычно непросты и даже неоднозначны.

Анализ фенотипа продуктивности

Анализ фенотипического комплекса способности растений производить биомассу как проявления их потенциала продуктивности в последние годы стоит в центре внимания исследователей, занимающихся вопросами физиологии и фитотехники культурных растений [208], а также генетики и селекции. Растения, существенно различающиеся по морфологическим, физиологическим или биохимическим признакам как в количественном, так и в качественном отношении, достигают одинакового уровня продуктивности. Поэтому всю структуру комплекса продуктивности, состоящую из определенных отдельных признаков, целесообразно вначале расчленить на три методически и проблемно связанные группы. Для более детального анализа нужна дальнейшая классификация, однако в теоретических и долгосрочных перспективных исследованиях проблему потенциала продуктивности целесообразно решать одновременно во всех ее составных частях, и это относится как к фитотехнике, так и к селекции.

Часто возникает необходимость в решении вопроса о том, какой из компонентов сложной структуры комплекса продуктивности в данном случае является решающим для достижения максимального потенциала продуктивности как единого целого. Нужно также определять очередность проявления отдельных признаков в онтогенезе, связав их с функциональными явлениями, которые в течение роста и развития растений должны находиться в надежной и гармонической взаимосвязи. Каждую составную часть фенотипической структуры, т. е. каждый отдельный признак продуктивности, определяют в зависимости от его положения в общей функциональной структуре растения, которая соответствует реализации генетической информации о потенциале его продуктивности. Только таким образом можно вести поиск зависимостей между единицами генотипической и фенотипической структур комплекса продуктивности.

Определение отдельных частей фенотипической структуры продуктивной способности растения не всегда просто. Признаки, которые можно морфологически, физиологически или биохимически определить и измерить, не представляют трудности. Более сложными являются случаи, когда определение неясно и неоднозначно и для измерения степени проявления признака не существует подходящей методики. Иногда удается довольно точно установить только разницу в силе выражения некоего частного признака, но не сам признак или его участие в функциональной структуре комплекса продуктивной способности.

Анализ фенотипа высокопродуктивных растений остается нерешенной проблемой. Некоторые компоненты структуры потенциала продуктивности изучены уже настолько, что представляют собой надежную систему, в рамках которой возможны корректировки и дополнения. Динамический подход к определению и описанию общего габитуса растений с точки зрения продуктивности заключается в постоянном наблюдении за их развитием. Установление всех возможностей управления этим процессом для полной реализации потенциала продуктивности — основное условие успешного возделывания сельскохозяйственных культур.

Анализ генотипа продуктивности

Изучение генотипа предполагает сравнение различных по наследственности форм и их потомства. Некоторым исследователям удалось доказать, что различия в продуктивности сравниваемых форм обусловлены довольно простыми генетическими факторами, и в этом случае легко устанавливали способ наследования соответствующей части генотипа. Однако в большинстве случаев делались лишь заключения о сложности генотипического комплекса продуктивности [58]. Достижением современной генетики и селекции растений является разработка эффективных методов повышения продуктивности культурных растений.

С помощью точных генетических методов можно довольно детально изучить отдельные звенья потенциала продуктивности в генотипе и их взаимодействие, но логическую связь со звеньями фенотипической структуры установить невозможно. Практически ничего неизвестно о том, как эти звенья выявляются в процессе онтогенеза. Изучение генотипической структуры потенциала продуктивности растений продвигается быстрее вперед, если ее динамический анализ будет более тесно связан с динамическим анализом фенотипической структуры [110]. Едва ли каждому отдельному звену фенотипической структуры соответствует определенное звено генотипической структуры. Трудности, связанные с установлением зависимостей между ними, вытекают из процесса современной реализации генетической информации, заключенной в ДНК ядра и органелл. Еще сложнее

определить проявление в фенотипе взаимодействия большого числа генотипических звеньев и факторов внешней среды. Приходится мириться с тем, что все детали в этой области изучены слабее, чем детали фенотипической структуры.

Таким образом, изучение генотипической структуры потенциала продуктивности — еще нерешенная проблема. Для дальнейших исследований в данном аспекте и для практической деятельности, направленной на повышение продуктивности растений, важное значение имеет тот факт, что даже комплексные признаки подчинены общей генетической закономерности. Это позволяет успешно решать многие селекционные проблемы, но с использованием неполных, в основном эмпирических данных.

Исследование генотипической структуры потенциала продуктивности постепенно даст более детальные и точные сведения о комбинационных возможностях отдельных ее звеньев у новых сортов, полученных методами гибридизации (в будущем даже соматической гибридизацией). В связи с требованиями практики исследования должны быть направлены на уточнение тех звеньев структуры, которые в соответствии с экспериментальными данными или на основе закона параллельной изменчивости единицы или комплекса могут представлять различные варианты индуцирования мутаций. Очень ценны также данные о возможностях сенсibilизации клеток и регулирования восстановительных систем, с помощью которых можно улучшать результаты мутационного процесса.

Цель изучения фенотипической и генотипической структур потенциала продуктивности заключается в сопоставлении данных о взаимовлиянии звеньев обеих структур, отдельных звеньев в рамках каждой структуры и о конечном воздействии всех звеньев на проявление продуктивности как комплексного признака. Таким способом будет уточнена также картина онтогенетической и функциональной обусловленности степени проявления потенциала продуктивности растений в отдельных случаях. Одновременно будут созданы реальные возможности овладения сложными авторегулируемыми процессами в клетке, которые содействуют постепенной реализации потенциала продуктивности в действительную продуктивность.

УСЛОВИЯ ДЛЯ ПРОЯВЛЕНИЯ ПОТЕНЦИАЛА ПРОДУКТИВНОСТИ

Лишь при оптимальной гармонии между генотипом растения и условиями среды, необходимыми для полного и неослабленного проявления всех генотипических звеньев в фенотипе, создаются хорошие предпосылки для достижения высокой продуктивности. В таком случае можно было бы ожидать полной реализации ее потенциала. Часто возникает вопрос: какой доли этой полной реализации удастся достигнуть в данных условиях (место произрастания, агротехника, климат)? Ответ на этот вопрос непрост, так как достоверных методов таких определе-

ний нет. Иногда в качестве показателя потенциала продуктивности сортов используют среднюю продуктивность, которая была достигнута в сортоиспытаниях, однако это не совсем верно.

С теоретической точки зрения очень часто трудно решить, удалось ли вообще полностью реализовать потенциал продуктивности определенного вида растений, если его генотипическая и фенотипическая структура не изучена. Определение условий, при которых можно ожидать полной реализации потенциала, — еще не решенная проблема даже для лабораторий, оборудованных фитотроном [182].

НАСЛЕДУЕМОСТЬ ПОТЕНЦИАЛА ПРОДУКТИВНОСТИ И ЕГО ГЕНЕТИЧЕСКИ ОПРЕДЕЛЯЕМЫХ КОМПОНЕНТОВ

Наследуемость качественных (постепенно изменяющихся признаков) — это та часть их общей изменчивости, которая в данных условиях обусловлена разницей в генотипах сравниваемых сортов растений. Для правильного определения величины наследуемости решающее значение имеет проведение опытов, в результате которых она выявляется. Известно, что высокая степень наследуемости признака создает предпосылки для эффективного его улучшения. В узком смысле слова наследуемость определяет возможности, вытекающие из новых комбинаций целых комплексов, хорошо дополняющих друг друга, или существенных отдельных частей генотипов растений. Наследуемость в широком смысле слова включает все составные части генотипа, участвующие в проявлении признака.

Необходимо обратить внимание на опасность, вытекающую из некритического обобщения данных о наследуемости признаков без основательного и тщательного анализа опытов, в которых эти данные были получены. Продуктивность растений и значительная часть ее компонентов выражены изменчивыми признаками с широкими пределами колебания величин в зависимости от условий. Проявление компонентов структуры потенциала продуктивности, характеризующихся низкой наследуемостью, можно эффективно усилить различными физиологическими и фитотехническими методами. Компоненты с высокой наследуемостью, комбинирование и передача которых от поколения к поколению происходят довольно легко, представляют собой хорошие объекты для генетических и селекционных методов их улучшения. Выбор какого-либо метода — дело простое. Очень часто необходима большая осторожность при решении вопроса о выборе физиологической и фитотехнической или генетической и селекционной альтернативы.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ

Различия в степени проявления продуктивности растений одного вида (со сходным потенциалом продуктивности) в пример-

но одинаковых условиях среды свидетельствуют о довольно легкой изменчивости проявления основных компонентов всей структуры. Тщательное изучение большинства данных показало, что изменчивость продуктивности в значительной степени определяется генотипом и всегда является результатом его взаимодействия с окружающей средой, причем ослабление модификационного действия фактора обычно сопровождается усилением взаимодействия генотипа и этого фактора. В настоящее время работы ведутся с относительно высокопродуктивными растениями, и при анализе их фенотипа и генотипа особое внимание нужно уделять взаимодействию последнего с основными факторами интенсификации продуктивности (методы агротехники, питание, орошение) [202]. Новые данные, полученные в этой области исследований, убеждают, что такое взаимодействие необходимо учитывать при генетических анализах и селекции растений на высокую продуктивность. В физиологических и фитотехнических исследованиях повышенное внимание следует уделять поведению сортов под влиянием факторов интенсификации производства (сортовая агротехника, питание, режим орошения и др.).

Анализ общей изменчивости продуктивности растений

Изменения в структуре генотипа потенциала продуктивности и во влиянии факторов внешней среды вызывают изменчивое проявление комплексных признаков. Кривые изменчивости продуктивности генетически определенных популяций, находившихся в контролируемых условиях, позволяют, как правило, довольно точно анализировать их общую изменчивость. Первым этапом при таком анализе должно быть очень точное выявление участия наследуемых и ненаследуемых факторов и их взаимовлияния в общей изменчивости. Полученные показатели следует подвергнуть более детальному анализу, выделив соответствующий ненаследуемый фактор и компоненты основных факторов роста и продуктивности и определив необходимость анализа остальных факторов в зависимости от их значимости. Далее устанавливают роль и взаимодействие главных генов, т. е. факторов сильного влияния, и полигенов — факторов слабого влияния [97].

При определении всех этих данных используют лишь параметры кривой вариации (ширина, асимметрия, эксцесс); их изменения во многих случаях позволяют оказывать влияние на регулируемые факторы. По изменению параметров кривых вариации в генетически неоднородных популяциях или в совокупности выделенных из них особей можно судить об изменениях в генетической структуре тех и других. При отборе особей и проверке их потомства получают представление об их индивидуальных генотипах.

В зависимости от характера изменений параметров вариации можно предположить, что генотипы исходных форм и потомства, полученного при их гибридизации, соответствуют какой-то определенной структуре генотипа по потенциалу продуктивности. Для анализа изменчивости как факторов, изменяющихся под влиянием среды, так и факторов, вызванных изменениями в структуре генотипа, разработаны многочисленные методики [97]. Основой успеха исследований общей изменчивости служит правильная методика проведения опытов и применение необходимых статистических обработок.

ОБЩАЯ И СПЕЦИФИЧЕСКАЯ КОМБИНАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ И ЕЕ ПРОЯВЛЕНИЕ

Наилучшие результаты при повышении потенциала продуктивности обеспечивают в основном три генетических метода: гибридизация (комбинирование дополняющих друг друга генетических структур), использование гетерозиса и отбор спонтанных или индуцированных мутаций. В первых двух случаях успех обусловлен общей (ОКС) или специфической (СКС) комбинационной способностью исходных родительских пар [8, 39]. Например, при постоянном комбинировании гомозиготных генотипов путем гибридизации можно достигнуть значительных трансгрессий по степени продуктивности лучшей исходной формы. Использование эффекта гетерозиса допускает высокую продуктивность лишь у гетерозиготных организмов. Затем она быстро снижается со скоростью, соответствующей ослаблению степени их гетерозиготности в последующих семенных поколениях. Степень гетерозисного эффекта относительно продуктивности иногда в довольно существенной мере зависит от какой-либо из двух форм гибридной комбинации, т. е. от ОКС формы, определяющей этот фактор, а иногда от комбинации двух определенных форм, и в этом случае речь идет о СКС. Существуют, однако, и такие ситуации, когда некоторые формы определенного растения проявляют не только ОКС в большом количестве гибридов; в определенной комбинации с другой формой они достигают повышенной СКС при гетерозисе. Отсюда можно сделать вывод о возможности появления особо высокой степени гетерозисности при комбинировании гетерозиготных растений. В нескольких случаях этого удавалось добиться. Специфическую комбинационную способность гетерозигот с успехом применяют при селекции растений на гетерозис по продуктивности.

Эффект гетерозиса часто становится очевидным лишь при конечном проявлении продуктивности. Однако для того чтобы установить, что определяет этот эффект — вся генотипическая структура потенциала продуктивности или только некоторые ее компоненты, необходим более подробный динамический анализ. Очевидно, таким образом удастся получить новые факты для убедительного выяснения гетерозисного эффекта.

Для математического выражения общей и специфической комбинационной способности отдельных видов культурных растений разработаны статистические методы, позволяющие проводить количественные сравнения, хотя при их применении нужна определенная осторожность.

СЕЛЕКЦИЯ НА ВЫСОКИЙ ПОТЕНЦИАЛ ПРОДУКТИВНОСТИ

Если прав Холл [59], что генетика — это научная основа селекции вообще, то в селекции растений на высокую продуктивность данное положение правомерно в максимальной степени. Как видно из предыдущих глав данной книги, наши знания о фенотипической и генотипической структурах комплекса продуктивности высших растений до настоящего времени еще относительно слабы. Поэтому искусство селекционера в этой области будет заключаться в умении максимально использовать имеющиеся разрозненные данные о фенотипической структуре продуктивности и генотипической структуре ее потенциала и перешагивать через слабо изученные вопросы относительно обеих структур. Едва ли можно количественно охарактеризовать составные части фенотипической структуры продуктивности у большого числа гибридных популяций, необходимых для достоверного генетического анализа. Наши знания вопросов о потенциале продуктивности должны быть по возможности подробными и обширными, чтобы в каждом конкретном случае можно было выбрать самое необходимое. Именно в этом и будет заключаться настоящее искусство селекции. Совершенно очевидно, что такие сложные задачи должны решать не отдельные лица, а хорошо сработавшиеся коллективы селекционеров.

Концепции моделирования высокопродуктивных растений

Целью селекции на высокую продуктивность должно быть максимальное приближение выводимого растения к его модели, составленной на основе последних достижений науки и проверенной на практике. Современная изученность функций продуктивности автотрофных зеленых растений позволяет получить соответствующие представления об идеальном растении, имеющем хорошо развитые признаки их фотосинтетической и общей продуктивности. Основой для создания такой селекционной модели должны служить результаты фенотипического и генотипического анализов структуры значимых признаков соответствующей культуры, хотя их изученность до настоящего времени относительно низка. Устранение пробелов в этой области способствует как дальнейшему расширению исследований, так и подбору методов решения нерешенных вопросов.

Однако если считать селекцию на высокий потенциал продуктивности в настоящее время задачей, превышающей возмож-

ности одного селекционера, то создание идеальной конструкции модельного высокопродуктивного растения (идеотипа) — это еще более трудная задача. Она осложняется еще и тем, что модельный организм должен представлять не просто набор признаков, которые в определенной степени проявляются в процессе онтогенеза. С его помощью должны быть определены пути для внедрения этих признаков в те звенья структуры, где они отсутствуют, и для улучшения их там, где они уже есть. Чем раньше будут созданы предпосылки для комплексных работ такого вида и чем раньше удастся заинтересовать в них нужное количество специалистов, тем быстрее будут созданы условия быстрого прогресса в селекции на высокую продуктивность.

Для этого необходимо рассортировать обширный экспериментальный материал, выявить ценные элементы и использовать их при синтезе фенотипической и генотипической структур. Те звенья обеих структур, о которых нет данных, а возможности их получения в настоящее время отсутствуют, необходимо пока просто исключить. Создание идеотипа высокопродуктивного растения определенного вида еще на долгое время останется нерешенной проблемой. Вопрос этот необходимо постоянно изучать, используя новые материалы, и корректировать в зависимости от получения более точных данных.

Селекция генеративно размножающихся растений

Современной относительно высокой продуктивности культурных растений удалось достичь прежде всего с помощью классических методов гибридизации. Комбинирование подходящих, дополняющих друг друга генотипов довольно часто происходило случайно, без учета основных признаков потенциала продуктивности. Сведения о фенотипической структуре продуктивности и генотипической структуре потенциала продуктивности в последнее время настолько расширились, что комбинирование родительских пар по генотипической структуре потенциала продуктивности должно стать предметным и может быть направлено на создание модельного растения соответствующего вида [138]. Это относится как к уже полученным стабильным гомозиготным высокопродуктивным формам, так и к возможным комбинациям для достижения высокого гетерозисного эффекта продуктивности в поколениях F_1 или для получения сложных гибридов путем насыщающих скрещиваний на высокую продуктивность. Установлено, что гетерозис можно использовать для выведения высокопродуктивных сортов не только у перекрестноопыляющихся, но и у самоопыляющихся растений. Получение гибридных семян самоопыляющихся растений в большой мере облегчено использованием мужской автостерильности, генетически введенной в соответствующие исходные формы. Размножение этих форм позволяет использовать их в качестве восстановителей фертильности.

При генетической подготовке гомозиготных, стабильно высокопродуктивных форм растений существенное значение имеют те из них, которые при использовании в комбинациях с сильно различающимися генотипами затем показывают существенную трансгрессию по продуктивности лучшего из родителей [8]. Их часто получают при скрещивании представителей разных генотипов или форм с резко различающимся происхождением [42]. Нельзя недооценивать также роль комбинационного скрещивания в низших звеньях генотипической структуры потенциала продуктивности. Повышения потенциала продуктивности часто добавляются, устраняя самое слабое звено в его структуре. Если комбинации более важных звеньев необходимо дополнить менее значительными, промежуточными комбинациями, то исходные формы, подобранные на основе детального изучения их фенотипа и генотипа, также могут дать положительный результат. Необходимо обращать внимание и на реципрокные скрещивания и использовать их в тех случаях, когда это возможно.

Условием постоянного успеха в улучшении потенциала продуктивности у генеративно размножающихся растений является максимальная степень гомозиготности генотипической структуры, но достижение этого иногда требует больших затрат труда и времени.

Селекция вегетативно размножающихся растений

В то время как для использования генотипической структуры генеративно размножающихся растений ее необходимо довести до гомозиготного состояния, у вегетативно размножающихся растений довольно сложную гетерозиготную структуру потенциала продуктивности можно использовать в период размножения. Реализация гетерозисного эффекта в поколении возможна в течение всего периода нормального развития растения. Проблема долгосрочной стабильности слишком сложных гетерозиготных генотипических структур потенциала продуктивности при постоянном вегетативном размножении еще не решена, но заслуживает глубокого и детального изучения. Известно, что определенный тип гетерозисного эффекта по продуктивности проявляется также у некоторых анеуплоидных растений, и вегетативное их размножение дает возможность повышения потенциала продуктивности, тем более что генеративное размножение анеуплоидов довольно проблематично из-за довольно частых мейотических нарушений. Высокопродуктивные анеуплоидные формы получают путем перевода исходных растений на уровень большей пloidности. Высокую продуктивность некоторых полиплоидов легче использовать в работе с вегетативно размножающимися растениями, поскольку, как уже отмечалось, у генеративно размножающихся форм, особенно у гетероплоидов, возникают мейотические нарушения.

В последние годы достигнут значительный прогресс в размножении растений с помощью культуры тканей и клеток. Этот способ может стать пригодным в работе с теми видами культурных растений, которые вегетативно не размножаются.

Использование мутагенеза при выведении растений с высоким потенциалом продуктивности

При селекции на высокий потенциал продуктивности могут иметь значение не только точковые, но и в первую очередь комплексные хромосомные и геномные мутации, которые вызывают существенные изменения в общей генотипической структуре растения. Мутации особенно ценны тогда, когда они охватывают один или большее число признаков, улучшение которых другим способом трудно осуществимо. Это относится в первую очередь к тем случаям в генетическом коде, когда благоприятные и неблагоприятные по продуктивности гены очень тесно связаны друг с другом, а новые их комбинации при гибридизации возникают очень редко. Мутации признаков, относящихся к лимитирующим элементам структуры потенциала продуктивности, также могут вызвать его повышение. Разные изменения устойчивости к неблагоприятным условиям среды, вредителям и болезням существенно отражаются на степени проявления потенциала продуктивности, хотя его собственная генотипическая структура при этом не меняется. Отдельные признаки такого рода могут быть лишь косвенно связаны с функциональной структурой потенциала, но их необходимо включать в общий комплекс, так как они являются необходимым условием полной степени его проявления. В перспективе селекционное значение имеет высокий потенциал продуктивности растения, который очень редко реализуется в генотипе или совсем не реализуется в фенотипе. Многие мутации, непригодные в качестве новых высокопродуктивных форм, представляют собой отличный исходный селекционный материал.

Значение негативных и позитивных отборов при селекции на высокий потенциал продуктивности

Многочисленные опыты показали, что отборы позитивных форм-модификантов не ведут к постоянному повышению продуктивности растений. В некотором противоречии с этими данными находятся часто приводимые результаты длительных экспериментов с позитивными и негативными отборами популяций, которые уже при закладке опытов считались генетически довольно стабильными. Однако постоянное повторение простых отборов приводило к такой степени дивергенции в проявлении этих признаков, что в результате возникали генетически зафиксированные отклонения. С таким комплексным признаком, как потенциал продуктивности, подобные опыты, очевидно, еще не проводились,

однако допустить такую возможность необходимо. Существование большого числа полигенов (или плеiotропных генов) в сложных генотипических структурах комплексных признаков, а также повышенные частоты микромутаций все чаще используют при объяснении результатов многих точных опытов с комплексными признаками, фенотипически проявляющимися еще очень слабо. По-видимому, для фиксации более существенных и доказуемых их проявлений нужно более длительное время.

Позитивный индивидуальный отбор на высокий потенциал продуктивности в зависимости от фенотипа растения остается основным методом при обработке обширных гибридных популяций.

Значение концепций модели высокопродуктивного организма для таких отборов очевидно без объяснений.

Негативные отборы для поддержания стабильного высокопродуктивного типа культурного растения и в дальнейшем останутся важным мероприятием при размножении посевного материала для производственных целей. Однако следует отметить, что негативные отборы суживают вариабильность в сторону сокращения минус-вариантов и не дают возможности исключать большие и поврежденные растения. Поэтому подробный анализ фенотипа с высокой продуктивностью становится более интенсивным.

Из посева будут удалены даже здоровые растения, но имеющие неблагоприятную фенотипическую структуру в зависимости от значимости ее отдельных признаков, хотя модельная форма соответствующего растения и здесь играет существенную роль.

Селекция на высокий потенциал продуктивности в условиях фитотрона

В естественных условиях возделывания высокопродуктивные формы растений в течение вегетации не всегда находятся в оптимальных условиях. В то же время в ограниченном пространстве с контролируемыми условиями можно создать оптимальную среду для растений в течение всего онтогенеза и их фенотип сформируется в зависимости от генотипической структуры потенциала продуктивности. Далее продуктивность таких растений можно считать соответствующей их потенциалу. В поле она составила бы определенную часть потенциала продуктивности, полученной в искусственных условиях выращивания, и оба показателя легко можно было бы сравнить.

К сожалению, даже изучение экологии культурных растений с точки зрения физиологии еще не позволяет достоверно программировать оптимальные условия для них. Поэтому фитотроны служат в большей степени для уточнения соответствующих программ оптимальных изменений среды, и только в будущем

их будут использовать для определения потенциалов продуктивности новых сортов культурных растений.

Необходимо отметить также другую современную задачу фитотронов: они позволяют быстрее чередовать семенные поколения растений, поэтому сложные скрещивания в селекционных программах можно осуществлять в более короткие сроки. Кроме того, фитотрон позволяет сближать фазы цветения растений с очень различным вегетационным периодом. Очевидно, их роль еще более возрастет при использовании соматической гибридизации для выведения высокопродуктивных сортов.

Селекция на уровне культуры тканей и клеток

Успехи в селекции множества популяций одноклеточных микроорганизмов способствовали тому, что у генетиков, работающих с растениями, появилось стремление использовать эти возможности и в своей науке. Поиски одного или нескольких индивидуумов с требуемым генотипом среди многомиллионного их количества являются многообещающими. Критерии селекции в таких случаях могут быть очень строгими. В последние годы в литературе все чаще появляются труды, свидетельствующие о том, что методы, успешно применяемые в генетике и селекции микроорганизмов, в ближайшем будущем можно будет использовать и в работе с высшими организмами, следовательно, и с культурными растениями. Основное условие для этого — перевод растений на уровень изолированных клеток, способных расти и размножаться в культурах, применяемых для выращивания бактерий, дрожжей, одноклеточных водорослей и др. Использование различных генетических методов (соматическая гибридизация, направленная селекция, мутагенез, трансформация и др.) даст возможность индуцировать у отобранных особей сложный процесс дифференциации, ведущий к возникновению зародышей и новых растений.

Огромные перспективы в обработке генотипов высших растений открывает возможность получения до настоящего времени еще неосуществленных комбинаций с помощью соматической гибридизации, объединения второстепенных чужеродных генных звеньев после их трансформации или трансдукции в клетку, диплоидизации (полиплоидизации) мутационно измененных гаплоидных хромосомных наборов для быстрого достижения гомозиготности и т. д.

Некоторые предсказания возможности использования культуры клеток в селекции высших растений пока еще слишком оптимистичны, и к ним необходимо подходить критически, но в будущем такие возможности необходимо учитывать и готовиться к полной их реализации при селекции на высокий потенциал продуктивности.

ОСНОВНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНИРОВАНИЯ НОВЫХ ВЫСОКОПРОДУКТИВНЫХ СОРТОВ

До настоящего времени районирование новых сортов культурных растений проводилось на основе результатов госсортоиспытаний. Однако вопрос о том, для какой области данный сорт предназначен, было бы правильнее решать на основе изучения фенотипической и генотипической структур его продуктивности. Это позволило бы сократить сроки испытаний новых сортов и скорее внедрять их в производство. Данные о генотипической структуре потенциала продуктивности нового сорта, об изменчивости и пределах влияния внешних условий на полное проявление хотя бы основных его составных частей позволят проводить районирование с большей точностью, чем на основе эмпирических результатов сортоиспытаний. Для районирования необходимо также сравнить новый сорт с селекционной моделью растения в соответствующей производственной области.

Селекция растений на высокий потенциал продуктивности — сложная задача. Ее целенаправленное решение требует использования всех имеющихся данных и методик, основанных на динамическом понимании комплексного признака в его постепенном проявлении. Статистический подход, построенный на данных о конечной степени проявления признака без учета промежуточных звеньев, с помощью которых реализуется фенотип, не дает возможности для принятия рациональных решений. Использование же современных достижений в изучении экологической физиологии и физиологии процесса продуктивности растений на молекулярном, субклеточном и клеточном уровне позволяет уже в настоящее время улучшать и ускорять процессы выведения новых высокопродуктивных сортов.

ЗЕРНОВЫЕ В ЭКОСИСТЕМЕ НА ПАХОТНЫХ ЗЕМЛЯХ

Зерновые культуры занимают основное положение в экосистеме на пахотных землях: в зоне умеренного климата их возделывают более чем на 50 % пашни, т. е. шире, чем другие полевые культуры.

Человек стал применять зерновые в пищу давно, еще прежде чем их начали возделывать специально для хранения от урожая до урожая. Создание запасов зерна и, следовательно, обеспечение возможности длительного существования лишь при потреблении этого зерна привели к тому, что зерновые стали основными культурами на земле.

Зерновые, как и все злаковые травы (ботаническое семейство мятликовых), росли и растут в монокультуре, и поэтому человек мог без особого труда собирать зерно для питания. Еще совсем недавно североамериканские индейцы в штате Миннесота собирали растения зизании (*Zizania aquatica*), зерно которой похоже на рис. Дикie заросли зизании занимают около 7 500 га.

От характера выращивания зерновых зависит и структура растений и посевов. В начале развития растения имеют длинные узкие листовые пластинки и образуют приземистые кусты, при переходе в генеративную фазу развития у них формируются высокие тонкие стебли.

С постепенным окультуриванием диких видов зерновых менялись многие признаки и свойства этой группы растений. Почти в 20 раз увеличались размеры зерновок и площадь листовой поверхности, более медленным стало старение верхних листьев, более длительным — срок накопления ассимилятов в зерновках, сдержанным — чрезмерное кущение и накопление ассимилятов в корнях. Изменилась динамика образования и распределения сухого вещества, особенно в пользу самого ценного органа — зерновки. В результате селекции, особенно выведения короткостебельных сортов, еще более рациональным стало распределение ассимилятов. Все эти изменения привели, с одной стороны, к ослаблению конкуренции в смешанных сообществах, особенно с сорняками, и к формированию определенных требований к условиям среды, а с другой, к более высокой отзывчивости на интенсификацию возделывания. Из всех культурных растений зерновые отличаются наибольшей способностью максимально использовать факторы вегетации и окружающей среды при формировании урожая.

Распространение зерновых на земном шаре и соответственно адаптация их к условиям среды чрезвычайно широки. Например, пшеницу возделывают от 40° южной до 60° северной широты, ячмень — до 70° северной широты и выше 3500 м над уровнем моря. Способность использовать различные условия внешней среды для формирования урожая характерна и для других видов зерновых. По-видимому, это связано с их большим видовым и сортовым разнообразием и со способностью куститься.

Зерновые дают преобладающую часть энергии, потребляемой населением Земли с пищей. Во всем мире они служат важнейшим источником питания (зерно и продукты его переработки, хлеб и т. д.). В развивающихся странах за счет зерновых, особенно риса, среднедушежная потребность в энергии покрывается на 70 %, потребность в белке — на 60 %. Прямое потребление зерна и продуктов его переработки в странах с высоким жизненным уровнем составляет 20—40 % от общего потребления энергии, а потребность в белке покрывается зерновыми на 17—39 %. Однако в развитых странах большое количество зерна используется на корм скоту, в кормовых рационах оно служит источником белка. Все это приводит к значительному расходу зерна на душу населения в год. Таким образом, при современном росте народонаселения на Земле и повышении жизненного уровня потребление зерна существенно возросло, и между количеством зерновой продукции и ее расходом возникли противоречия. Поэтому в настоящее время во всем мире зерновые культуры как стратегическое сырье имеют огромное политическое и хозяйственное значение. Отсюда возникла необходимость интенсификации производства зерна в СССР, постепенного сокращения импорта и достижения самообеспеченности зерном.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗЕРНОВЫХ И ФОРМИРОВАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО УРОЖАЯ

Формирование высокопродуктивного посева зерновых требует большего, чем у других культур, регулирования многочисленных факторов, определяющих высокий биологический и особенно хозяйственный урожай. Это вызвано тем, что в течение вегетации происходят рост и дифференциация вегетативных и генеративных органов, а также процессы, обуславливающие не только количество производимого вещества, но и его распределение по растению, в частности накопление в органе, имеющем наибольшее хозяйственное значение. Поэтому формирование продуктивности необходимо рассматривать одновременно с теми факторами, от которых зависит величина как общей биологической продукции, так и основной ее части — урожая зерна.

Агрономические и биологические исследования позволили накопить значительный материал об отдельных факторах, влияющих на величину и фотосинтетическую активность частей растений, ответственных за формирование высоких урожаев. В

настоящее время для разработки системы возделывания необходимо установить взаимодействие всех компонентов, формирующих урожай, и решить вопрос о том, как изменение одного фактора влияет на продуктивность такой сложной системы, какой является посев зерновых.

Изучение процессов формирования урожая в посевах показало, что высокие биологические и хозяйственные урожаи получают при оптимизации факторов, определяющих:

- размер ассимиляционного аппарата и время его активной деятельности;
- производительность ассимиляционного аппарата — скорость фотосинтеза;
- скорость перемещения и распределения ассимилятов между органами;
- число зерновок, их величину и активность в накоплении ассимилятов.

Размер ассимилирующей поверхности

Индекс листовой поверхности посева (ИЛП) определяет активность поглощения солнечных лучей как основной фактор, от которого зависит величина биологического урожая. Внедрение в сельскохозяйственное производство новых высокопродуктивных сортов и усовершенствование агротехники возделывания оказали существенное влияние на размеры листовой поверхности современных посевов. В среднеурожайных посевах озимой пшеницы максимальные величины ИЛП, по данным некоторых авторов [121], достигают $6-8 \text{ м}^2/\text{м}^2$, а урожай зерна — $5-7 \text{ т/га}$. При получении рекордных урожаев зерна пшеницы максимальные величины ИЛП составляли $8-10 \text{ м}^2/\text{м}^2$. У сортов ржи Данае и Кустро с урожаем зерна $5-6 \text{ т/га}$ максимум ИЛП был равен $5-6 \text{ м}^2/\text{м}^2$. Высокие показатели ИЛП характерны также для ярового ячменя, яровой пшеницы и овса. Согласно расчетам Вроча, при таких индексах на 1 т зерна озимой пшеницы необходимо $0,8-1,4 \text{ м}^2$ площади листьев на 1 м^2 поверхности. Репка с соавт., определив фотосинтетический потенциал в весенне-летний период вегетации, установили довольно различные величины листовой поверхности, необходимой для формирования 1 кг зерна различными сортами пшеницы. Например, в 1974 г. у сорта Бисерка на 1 кг зерна потребовалось $252,4 \text{ м}^2$ листовой поверхности, у сортов Сава, Мироновская 808, Золотая Долина — от 313 до 330, у Кавказа, Авроры, Либелулы — от 313 до 423 м^2 .

Приведенные данные позволили оценить зависимость урожая от ИЛП. Результаты экспериментов иногда подтверждают, а иногда отрицают известную зависимость между урожаем зерна и величиной листовой поверхности. Это вызвано тем, что при определении ИЛП, как правило, не учитывают площади остальных (кроме листовых) фотосинтетически активных частей растений, например стебля, колоса, его органов (чешуйки, ости). В

связи с этим функции общей ассимилирующей поверхности расширяются; например, после колошения значительную часть ассимилятов создает колос.

В создании общего биологического урожая большую роль играет фотосинтетический потенциал суммарной листовой поверхности, который определяется не только общей поверхностью листьев, но и скоростью ее образования и временем активной деятельности в период формирования генеративных органов (от выметывания до уборки). В сортоиспытательных посевах ярового ячменя в зависимости от года возделывания и сорта (Дукат, Эльгина, Диамант, Вальтички, Янтарь и Денар) фотосинтетический потенциал посева составил $1,56-2,27 \cdot 10^2 \text{ м}^2$ в день при урожаях зерна в пределах $4,0-5,8 \text{ т/га}$. В 1974 г. посевы озимой пшеницы в весенне-летний период вегетации достигали фотосинтетического потенциала $2,22-2,50 \cdot 10^2 \text{ м}^2$ в день при урожае $5,4-8,4 \text{ т/га}$.

На зависимость между ИЛП, фотосинтетическим потенциалом посева и урожаем влияет целый ряд других факторов, например чистая продуктивность фотосинтеза, скорость прироста сухого вещества на единицу поверхности и особенно величина индекса урожайности, т. е. коэффициента использования ассимилятов на формирование хозяйственно ценного органа — зерновки. Все эти компоненты в значительной мере зависят от величины ИЛП, причем сильное увеличение индекса сопровождается снижением чистой продуктивности фотосинтеза и в результате падением прироста сухого вещества и индекса урожайности. Поэтому формирование листовой поверхности и ее оптимальные величины необходимо рассматривать с учетом изменений в скорости фотосинтеза и прироста сухого вещества. Несмотря на некоторые разногласия, многие авторы считают, что различия в величинах ИЛП и фотосинтетического потенциала посева являются причиной получения различных урожаев.

Размер и динамика развития листовой поверхности находятся под воздействием многочисленных агротехнических, климатических и биологических факторов: сортовых особенностей, характера кущения, высоты растений и др. Оба эти параметра существенно зависят от густоты стояния растений. Беранек [12] на основе двухлетних опытов показал влияние нормы высева и доз азотных удобрений на величину листовой поверхности и их значение при формировании урожая яровой пшеницы (рис. 23).

Посевы наиболее урожайного сорта Соло развили листовую поверхность с ИЛП $5-6 \text{ м}^2/\text{м}^2$ и общей ассимилирующей поверхностью $9-14 \text{ м}^2/\text{м}^2$ при норме высева $600-700$ всхожих семян на 1 м^2 и дозе азота 120 кг/га . Максимальный урожай сортов Янус и Карола получен при ИЛП $4-5 \text{ м}^2$, общей ассимилирующей поверхности $8-13 \text{ м}^2$ на 1 м^2 , норме высева 500 всхожих семян на 1 м^2 и дозе азота 60 кг/га . Дальнейшее увеличение ИЛП под влиянием более высоких норм высева и доз азота сопровождалось снижением урожая.

На размер и динамику образования листовой поверхности оказывают влияние сроки посева. Югославский сорт Сава при посеве 5 октября и 4 ноября развивал разную листовую поверхность: при оптимальном сроке посева уже на 60-й день весеннего периода вегетации она равнялась 6—7 м²/м², при более позднем посеве листья росли медленно и ИЛП достиг максимальных величин на 50 дней позже, чем в первом варианте. Различная динамика формирования листовой поверхности сказалась на урожае: при своевременном посеве он был равен 7,35 т/га, а при более позднем — 4,63 т/га (рис. 24).

Погодные условия вегетационного периода также играют существенную роль при формировании листовой поверхности различными сортами. Например, у сортов ярового ячменя, включенных в сортоиспытания в 1972 г., средние величины ИЛП составляли 2,46 и максимальные — 4,96 при урожае зерна 3,97 т/га. В 1973 г. средний индекс был равен 3,73, максимальный — 6,37 м²/м², урожайность зерна — 5,7 т/га.

Динамику листовой поверхности у сортов озимой пшеницы в госсортоиспытаниях в течение двух лет изучал Паты [116]. В 1971—1972 гг. динамика ИЛП и его величины приблизились к модельным (рис. 25, А, Б). В благоприятных по температуре и влажности условиях ассимилирующая поверхность быстро увеличивалась, и уже в начале мая показатели ИЛП достигли максимальных величин, которые сохранялись в течение всего месяца. В 1972—1973 гг. в связи с низкой температурой и малым количеством осадков рост листовой поверхности шел очень медленно, и ИЛП стал оптимальным лишь в конце мая — начале июня, т.е. на 20—30 дней позже. Под влиянием поздних осадков рост листовой поверхности во вторую половину вегетации усилился, экстремальные показатели ИЛП достигли 11—14 м²/м². В результате изменений освещенности в посеве (затенение) листья начали быстро отмирать, и ИЛП резко снизился. Такой характер формирования листовой поверхности оказался очень неблагоприятным для хозяйственного урожая, который был на 0,3—2,0 т/га ниже, чем в 1971—1972 гг.

Существенное влияние погодных условий на формирование листового аппарата и образование сухого вещества установлено также по данным анализов продуктивности посевов пшеницы в 1973—1974 и 1974—1975 гг. в условиях Восточно-Словацкой низменности (рис. 26). Различия в показателях ИЛП в зависимости от метеорологических условий года были особенно заметны в начале весенне-летнего периода вегетации, тогда как колебания в количестве сухого вещества оказались более значительными во второй половине вегетации. Следовательно, изменения ИЛП в первой половине вегетации сказываются на накоплении сухого вещества в конце вегетации, и это косвенно подтверждает значение формирования листовой поверхности в создании биомассы. Урожай зерна в данных условиях составил 5,2—

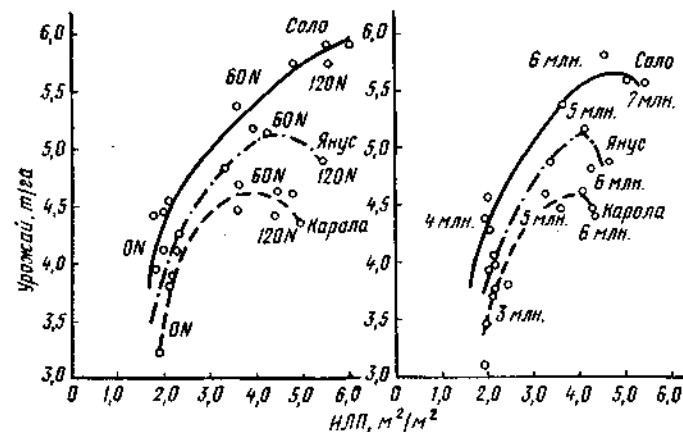


Рис. 23. Величина листовой поверхности и урожай зерна трех сортов яровой пшеницы при возрастающих дозах азота (кг/га) и различных нормах высева (млн. семян/га) в среднем за 2 года [Беранек, 1975].

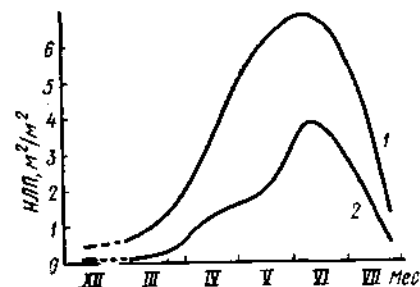


Рис. 24. Влияние сроков посева на величину и динамику нарастания листовой поверхности у сорта Сава [по Петру и Корейсе, 1977]:

1 — посев 5.10, урожай 7,35 т/га;
2 — посев 4.11, урожай 4,63 т/га.

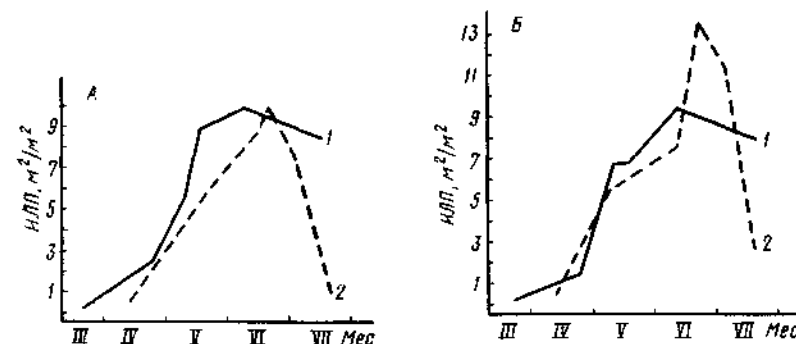


Рис. 25. А — динамика нарастания листовой поверхности у озимой пшеницы Мироновская 808 [по Паты, 1960]:

1 — 1972 г., урожай 5,84 т/га; 2 — 1973 г., урожай 4,37 т/га. Б — динамика нарастания листовой поверхности у озимой пшеницы Грана [по Паты, 1972]:

1 — 1972 г., урожай 7,42 т/га;
2 — 1973 г., урожай 6,48 т/га.

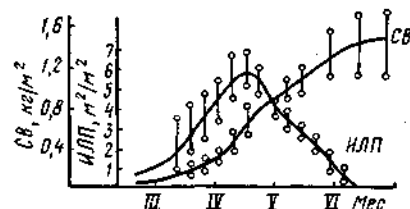


Рис. 26. Формирование листовой поверхности (ИЛП) и суммарного сухого вещества (СВ) у озимой пшеницы в зависимости от метеорологических условий в 1973–1975 гг. [по Репке].

6,8 т/га при колебаниях максимальных показателей ИЛП в пределах 5–7 м²/м².

По данным Паты [116], у продуктивных сортов основное влияние на формирование листовой поверхности оказывают листья главного стебля (табл. 14). В то же время Ходан считает,

14. Ассимилирующая поверхность главного и боковых стеблей озимой пшеницы относительно общей листовой поверхности (%) [Петр, Паты, 1974]

Сорт	Полное* цветение			Молочная* спелость			Восковая* спелость		
	ГС	БС ₁	БС ₂	ГС	БС ₁	БС ₂	ГС	БС ₁	БС ₂
Мироновская 808	63	28	9	60	32	8	78	19	3
Ильичевка	70	30	—	76	24	—	—	—	—
Грана	71	29	—	86	14	—	68	32	—
Юбиляр	58	29	13	70	25	5	64	27	9

* ГС — главный стебель; БС₁ — первый боковой стебель; БС₂ — второй боковой стебель.

что у интенсивно кустящейся озимой ржи большое значение имеют листья боковых стеблей (табл. 15). Это, по-видимому, связано с ролью, которую отдельные стебли играют в формировании урожая.

15. Участие (%) листьев главного и боковых стеблей озимой ржи в общей листовой поверхности [Петр, Ходан, 1975]

Срок определения	Данае*				Кустро*			
	ГС	БС ₁	БС ₂	БС ₃	ГС	БС ₁	БС ₂	БС ₃
10.03	100	—	—	—	100	—	—	—
31.03	60	32	8	—	67	29	4	—
28.04	55	25	18	2	39	28	25	8
09.05	35	27	23	15	36	34	24	3
02.06	54	38	5	3	53	30	15	2
18.07	65	17	17	1	80	10	10	1

* ГС — главный стебель; БС₁ — первый боковой стебель; БС₂ — второй боковой стебель; БС₃ — остальные боковые стебли.

Величина листовой поверхности тесно связана с биологическими особенностями сортов. Зихова [210] установила разные

величины ИЛП у четырех сортов ярового ячменя, особенно в неблагоприятные годы, и одновременно пришла к выводу, что для получения высокого урожая зерна высокие показатели ИЛП не обязательны. Ее работы показывают, что на урожай зерна отрицательно сказывается как чрезмерное образование листьев в начальные фазы развития растений, так и запаздывание в росте листовой поверхности, при котором ИЛП достигает максимальных значений во второй половине вегетации. На продуктивность ячменя отрицательно влияет также быстрое уменьшение листовой поверхности после достижения максимального ИЛП.

Особенностью динамики формирования ассимиляционного аппарата у озимой ржи является активный рост листовой поверхности в конце апреля — начале мая (рис. 27), когда за две недели ИЛП увеличивается с 1 до 5–8 м²/м², однако при неблагоприятных условиях резко сокращается ассимилирующая поверхность. Для производства 5–6 т/га зерна величины ИЛП должны были составлять 5–8 м²/м².

При сравнении развития листовой поверхности у современных сортов ярового ячменя и овса и у почти 150-летних старых сортов (Нюрнбергский с 1832 г.) существенной разницы в динамике ИЛП не установлено [127]. У Нюрнбергского ячменя отмечено лишь некоторое ускорение начального роста листовой поверхности: по ИЛП и интервалам сохранения его величин этот сорт уступает современным ячменям (рис. 28).

В зависимости от изменений в формировании листовой поверхности, происходящих в посевах современных сортов, меняются также показатели продуктивности, выраженные в чистой

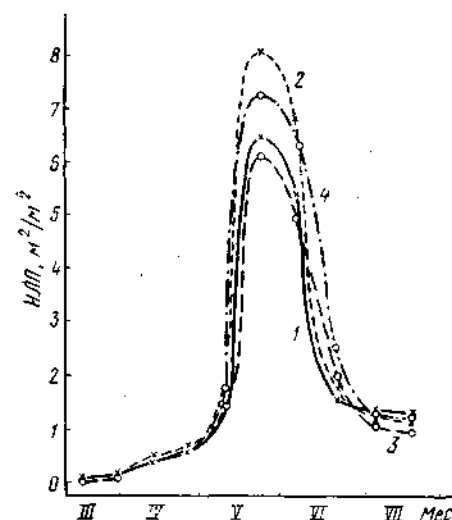


Рис. 27. Развитие листовой поверхности у сортов озимой ржи Данае и Кустро [Петр, Ходан 1975]:

1 — Данае, норма высева 300 семян/м²; 2 — Данае, 500 семян/м²; 3 — Кустро, 300 семян/м²; 4 — Кустро, 500 семян/м².

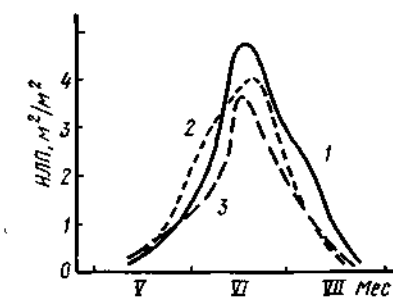


Рис. 28. Динамика нарастания листовой поверхности у различных сортов ярового ячменя:

1 — Диамант; 2 — Янтарь; 3 — Нюрнбергский.

продуктивности фотосинтеза и приросте сухого вещества. Результаты анализа посевов различных сортов озимой пшеницы, полученные в 1974 г. в условиях южной Словакии [154], показали, что высокая биологическая продуктивность сорта Сава сопровождается не только высокими показателями листовой поверхности, но и максимальными величинами чистой продуктивности фотосинтеза и прироста сухого вещества (табл. 16).

16. Урожай и показатели продуктивности сортов озимой пшеницы в условиях южной Словакии в 1974 г. [по Репке, Кострею и Клобушнику, 1978]

Сорт	Показатели продуктивности						
	урожай, кг/м ²		коэффициент хозяйственной эффективности	ИЛП (среднее значение), м ² /м ² ·сут	чистая продуктивность фотосинтеза, г/м ²	Прирост сухого вещества, г/м ² ·сут	фотосинтетический потенциал посева, 10 ³ /м ² ·сут
	биологический	хозяйственный					
Сава	1,97	0,81	0,41	3,16	8,62	27,56	2,54
Бисерка	1,80	0,84	0,46	2,49	7,98	24,56	2,12
Мироновская 808	1,62	0,68	0,42	2,71	7,17	20,76	2,25
Золотая долина	1,55	0,74	0,48	2,92	7,39	21,02	2,45
Кавказ	1,48	0,60	0,40	2,74	7,06	20,04	2,24
Аврора	1,36	0,61	0,45	3,05	6,19	14,39	2,50
Либелула	1,28	0,54	0,42	3,07	5,96	14,87	2,50

У сорта Бисерка наибольший хозяйственный урожай получен при низких значениях площади листьев, но высоких показателях чистой продуктивности фотосинтеза, прироста сухого вещества и коэффициента хозяйственной эффективности. Приведенные данные показывают, что современные высокопродуктивные сорта реализуют свой потенциал продуктивности благодаря не только нарастанию ассимилирующей поверхности, но и ее активной деятельности и эффективному транспорту продуктов ассимиляции в колосья. Значительный фотосинтетический потенциал сортов Аврора и Либелула в данных условиях возделывания не обеспечил высокого урожая из-за низких показателей чистой продуктивности фотосинтеза и прироста сухого вещества.

При рассмотрении основных показателей продуктивности за период вегетации становится ясно, что высокие хозяйственный и биологический урожай дали сорта с максимальной чистой продуктивностью фотосинтеза и приростом сухого вещества, а также низкими величинами ИЛП в ранневесеннем периоде вегетации (апрель). В результате быстрого накопления сухого вещества в этот срок сформировалось достаточное количество пластических веществ для дифференциации структуры будущего

колоса и вместе с тем возникли морфологические предпосылки для отложения ассимилятов в хозяйственно ценных органах. Высокие показатели чистой продуктивности фотосинтеза и прироста сухого вещества в конце вегетации выразились в более активном накоплении суммарного сухого вещества и в снижении коэффициента хозяйственной эффективности.

На значение ИЛП и продуктивную способность посевов существенное влияние оказывают свойства почвы. Это доказывают данные опытов с озимой пшеницей и яровым ячменем на различных типах почвы (луговая, иловатая и луговая оглеенная), проведенных в условиях Восточно-Словацкой низменности. Анализ фактора продуктивности показывает, что на низкоплодородных почвах (иловатые, глеевые) листовой аппарат формируется очень медленно, растение накапливает незначительное количество сухого вещества в начальных фазах вегетации [155]. Такое отставание в росте не компенсируется увеличением площади листовой поверхности во второй половине вегетационного периода.

Детально изучен вопрос о влиянии питания и орошения на характер образования ассимиляционного аппарата. Оба эти фактора способствуют усилению роста листовой поверхности, причем при оптимальном режиме питания и увлажнения удлиняется срок и повышается активность деятельности листьев. Особенно положительно реагируют на оптимизацию этих факторов высокопродуктивные сорта.

Проведенные до настоящего времени исследования продуктивности зерновых показали, что их урожайность возрастает параллельно увеличению листовой поверхности до определенного уровня, оптимального для данного сорта, структуры посева, экологических условий (годы возделывания) и агротехники. После достижения этих оптимальных величин хозяйственный урожай снижается. Следовательно, помимо показателя ИЛП, существуют и другие факторы зависимости хозяйственного урожая от ассимиляционного аппарата.

Свойства ассимиляционного аппарата высокопродуктивных посевов хорошо проанализированы в работах Устенко [192]. В них подчеркивается, что каждое агротехническое мероприятие, которое проводится с целью повышения хозяйственного урожая, может быть эффективным лишь в том случае, если оно способ-

— ускорению развития листовой поверхности и достижению оптимального ИЛП;

— сохранению оптимальной величины ассимиляционного аппарата в активном его состоянии;

— повышению скорости фотосинтеза;

— использованию продуктов фотосинтеза для создания хозяйственного урожая.

Активность ассимиляционного аппарата и ее продолжительность после цветения растений

Обобщение вышеприведенных данных о величине ассимиляционного аппарата показало, что наличие максимальной листовой поверхности — это не основное условие для формирования высокого урожая. Безусловно, что с ростом продуктивности новых сортов растет и листовая поверхность, однако для определенного урожая необходимы и соответствующие величины ИЛП. Ассимиляционный аппарат растений и посевов нужно оценивать не только с количественной, но и с качественной точки зрения, т.е. по динамике его формирования, активности в решающих фазах развития посевов, развитию наиболее важных для хозяйственного урожая частей растений.

Известно, что продуктивные органы (зерновки) образуются в ассимилирующих органах. Поэтому в фазы их формирования листовая поверхность должна быть максимальной, срок активности ассимилирующего аппарата — более длительным, а скорость фотосинтеза в ассимилирующих органах — по возможности более высокой.

Для определения зависимости урожая от указанных факторов используют фотосинтетический потенциал посева ФПП, представляющий собой интегральную (суммарную) величину листовой поверхности от фазы колошения (цветения) до созревания и отражающий фактический срок ее активности в генеративные фазы развития.

Установлена очень тесная зависимость урожая зерна от величины ФПП, причем некоторые исследователи указывают на положительную и высокодостоверную корреляцию ($r=0,96$) между урожаем и сроком активной деятельности листьев после цветения. Такая зависимость проявляется во влиянии на абсолютную массу зерна, что, например, было установлено у нескольких сортов ярового ячменя [121]. Данные таблицы 17 не отражают четкой зависимости хозяйственного урожая от величины суммарной листовой поверхности, однако при определении корреляционной зависимости массы 1000 зерен от ФПП установлена прямая и достоверная корреляция. В 1968 г. коэффициент корреляции (r) был равен $+0,85$ и в 1969 г. $+0,75$.

Изучение процесса передвижения ассимилятов в зерновки (особенно с применением $^{14}\text{CO}_2$) показало, что основное количество запасных веществ, отложенных в зерновках, — это продукты фотосинтеза верхней части растений — колоса, остей (у остистых сортов), пластинок и влагалищ верхних листьев, междоузлий.

Существуют различные взгляды на участие отдельных ассимилирующих органов в создании общего количества запасных веществ в зерновках. Наиболее часто в литературе ссылаются на результаты опытов Стоя, в соответствии с которыми колосья (включая ости) создают до 45 % запасных веществ, верхнее

17. Фотосинтетический потенциал посева и урожай сортов ярового ячменя [Петр, 1971]

Сорт	ФПП	Масса 1000 зерен. г	Урожай зер- на, т/га
1968 г.			
Вальтички	70	41,2	4,00
Бранишовски	70	42,8	4,36
Диамант	45	40,0	4,35
Янтарь	82	46,4	4,64
1969 г.			
Вальтички	12	40,1	4,12
Бранишовски	23	39,8	4,69
Диамант	8	33,2	4,82
Янтарь	25	43,6	4,99

междоузлие, пластинка и влагалище флагового листа — 45, пластинка и влагалище второго листа — 8, а нижняя часть растения — лишь 2 % общего количества ассимилятов, отложенных в зерновке.

Эти результаты подтверждены данными Симпсона, который установил положительную корреляцию ($r=0,72$) между величиной ассимилирующей поверхности верхней части растения и его общей фотосинтетической активностью. Кроме того, выявлена зависимость ($r=0,50$) числа зерен в колосе от площади верхнего листа.

На сроки деятельности листовой поверхности в период после цветения растений воздействуют многочисленные факторы. По данным Спиртца, положительное влияние оказывает температура в пределах $10-15^\circ\text{C}$, при которой ассимилирующая поверхность флагового листа сохраняла зеленый цвет наиболее долго (табл. 18).

Высокие температуры в период после цветения растения ускоряют старение листьев и пожелтение остальных зеленых органов. При 25°C полное старение листьев произошло за 4 недели, при 10°C определенная часть листовой поверхности оставалась зеленой еще через 11 недель. Однако при температуре ниже

18. Влияние температур на величину зеленой поверхности флагового листа (% от листовой поверхности в период цветения) [по Спиртцу, 1977]

Температура, $^\circ\text{C}$	Число недель после цветения		
	2	4	6
10	100	89	42
15	100	69	36
20	100	31	0
25	100	2	0

10°C активность листьев может снизиться. Интенсивность света незначительно влияет на старение ассимиляционного аппарата, хотя зеленая окраска листьев сохраняется дольше при слабой освещенности. Решающую роль, однако, играет скорость фотосинтеза.

Скорость фотосинтеза (C_f) флагового листа возрастает параллельно освещенности. Наибольших величин ($\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$) она достигала при максимальной интенсивности света и относительно низкой температуре (15°C), при 25°C C_f была наиболее низкой. Влияние этих факторов сказывается на массе зерновок и в конечном итоге на урожае.

Сроки посева также влияют на продолжительность активности листовой поверхности. Фотосинтетический потенциал двух сортов яровой пшеницы Опал и Орка при раннем посеве был выше, чем при позднем (табл. 19).

19. Влияние сроков посева на фотосинтетический потенциал посева яровой пшеницы [по Спиртцу с сотр., 1971]

Показатель	Опал			Орка		
1967 г.						
Срок посева	17.03	12.04	05.05	17.03	12.04	05.05
ФПП	20,9	21,5	14,9	26,4	23,6	16,4
Урожай, т/га	4,51	4,52	3,33	5,10	4,70	2,94
Масса 1000 зерен, г	38,3	35,9	33,3	38,7	38,3	33,4
Число зерен на 100 см ² зеленой поверхности	8,2	7,5	10,9	7,8	8,1	11,0
1968 г.						
Срок посева	04.03	16.04	—	04.03	16.04	—
ФПП	23,5	16,5	—	21,9	12,2	—
Урожай, т/га	4,44	3,00	—	4,02	2,37	—
Масса 1000 зерен, г	33,8	30,6	—	35,0	29,2	—

Данные таблицы 19 отражают зависимость урожая и особенно массы 1000 зерен от фотосинтетического потенциала посева: чем больше число зерен на единицу ассимилирующей поверхности, тем ниже масса 1000 зерен. В английской научной литературе зависимость урожая зерна от фотосинтетического потенциала посева выражают коэффициентом GLR (grain leaf ratio, отношение массы зерна к листьям) или, по Торну, буквой «G».

На величину листовой поверхности и продолжительность ее активности после цветения растений несомненное влияние оказывают удобрения, особенно азот при позднем внесении. Данные опытов Стоу [169], проведенных на примитивных старых и высокопродуктивных новых сортах ярового ячменя, показывают по-

ложительную корреляцию между величиной дозы азота и размерами листовой поверхности в фазу формирования зерна: на фоне низкой дозы ассимилирующая поверхность одного растения составила 195 см², средней — 232 и на фоне высокой — 248 см².

Отмечена также положительная роль достаточного обеспечения влагой, например при орошении. В условиях оптимального водного режима ассимилирующая поверхность увеличивается и срок работы ассимиляционного аппарата удлиняется (рис. 29).

Следует, однако, отметить, что и применение удобрений, и орошение могут служить причиной развития различных заболеваний (мучнистой росы, ржавчины, септориоза и др.), поражающих листья верхней части растений и колосья. В результате падает урожайность, особенно из-за низкой массы 1000 зерен.

Эллен и Спиртц [33] изучали влияние разных доз азота и обработки посевов фунгицидом бенлатом (для защиты от болезней листьев и колоса) на величину зеленой поверхности флагового и второго листьев. Установлено, что с возрастанием доз азота увеличивалась и зеленая ассимилирующая поверхность обоих верхних листьев. Такое положительное влияние удобрений связано с действием фунгицида, который сдерживал поражение растений септориозом (*Septoria tritici*) (табл. 20).

Внесение азота и защита растений от болезней листьев и колосьев благоприятно отразились на общем урожае сухого вещества и зерна. На фоне высоких доз азота обработка бенлатом

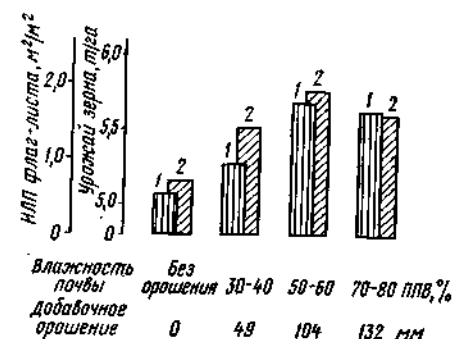


Рис. 29. Зависимость урожая зерна от ИЛП флагового листа при разной влажности почвы и при орошении [по Викку, Стокку и Сингху, 1972]:

1 — ИЛП флагового листа; 2 — урожай зерна, т/га.

20. Ассимилирующая поверхность (%) двух верхних листьев пшеницы при внесении различных доз азота и обработке бенлатом 10 июля 1975 г. [по Эллену и Спиртцу, 1975]

Доза N, кг/га	Дозы бенлата, кг/га					
	без фунгицида		0,2		0,4	
	флаговый лист	второй лист	флаговый лист	второй лист	флаговый лист	второй лист
30	75	13	71	45	63	30
60	75	38	89	61	84	53
120	88	68	93	89	93	89

была особенно эффективной: при дозе N_{60} и 0,2 кг/га фунгицида прибавка зерна составила 0,74 т/га, при дозе N_{120} и том же расходе бенлата — 1,12 т/га. В приведенных опытах было также установлено, что бенлат благоприятно влияет на поступление NPK в растения и их транспорт из стеблей в зерно.

Исследования последних лет указывают, что некоторые физиологически активные вещества положительно воздействуют на величину и срок функционирования ассимиляционного аппарата верхней части растений и на передвижение ассимилятов в зерно.

Расположение листьев и структура посевов

Изучение зависимости формирования урожая от величины и активности ассимиляционного аппарата растений привело многих ученых к необходимости исследования расположения листьев в посевах. Это особенно важно в густых и сомкнутых посевах, где ИЛП превышает $3 \text{ м}^2/\text{м}^2$.

Ориентация листьев в пространстве оказывает влияние на степень проникания солнечных лучей в посев и фотосинтез и, следовательно, на урожай. В первую очередь это относится к прямостоячим листьям (эректофильным посевам).

В посевах зерновых культур отдельные листья ориентированы по-разному. В течение вегетации соотношение листьев с различной ориентацией меняется, и вследствие этого меняется взаимосвязь между структурой посевов и формированием урожая. На первых фазах развития (после всходов), когда ИЛП и интенсивность освещения бывают низкими, более целесообразна горизонтальная ориентация листьев. Позднее, когда возрастает площадь листовой поверхности и начинается загущение посевов, для формирования урожая более благоприятно вертикальное расположение листьев. Это подтверждают опыты Таннера с различными сортами овса, имеющими вертикальное или горизонтальное расположение листьев (табл. 21).

Ангус с сотр. сравнивали поведение сорта ярового ячменя Лента (с прямостоячими листьями) и сорта Рисерч (с длинными

21. Листовая поверхность и продуктивность сортов овса с вертикальным и горизонтальным расположением листьев (по Таннеру, 1969)

Год исследований	ИЛП		Продуктивность, г/м ² в день	
	расположение листьев			
	вертикальное	горизонтальное	вертикальное	горизонтальное
1964*	9,3	9,5	30,6	25,7
1965**	3,2	3,5	23,6	23,9

* Достаточное количество влаги и низкая температура в течение вегетации.

** Недостаток влаги, температура близка к средней многолетней.

свисающими листьями) при двух нормах посева: 78,5 и 157 кг семян на 1 га. Повышенная норма оказала влияние лишь на урожай сорта Лента. У сорта Рисерч при ИЛП 6,1 все листья были направлены к поверхности посева, скорость фотосинтеза при ФАР $313 \text{ W}/\text{м}^2$ составила 3,8 г $\text{CO}_2/\text{м}^2$ в час. Листья сорта Лента при ИЛП 7,0 были направлены в центр посева, и при равномерной освещенности и одинаковом уровне ФАР скорость фотосинтеза составила 4,3 г $\text{CO}_2/\text{м}^2$ в час. Следовательно, сорта с прямостоячими листьями пригодны для возделывания при более высокой густоте стояния; в благоприятных условиях питания и влажности они дают достаточно высокие урожаи.

Ориентация листьев в пространстве и их общая поверхность относятся к основным, но не единственным показателям структуры высокоурожайных посевов. При подробном анализе структуры посевов необходимо учитывать, с одной стороны, распределение ассимилирующей поверхности по отдельным ярусам посева, размер, форму, толщину отдельных листьев и их ориентацию относительно стран света и, с другой, погодные условия. Структура в какой-то степени определяет распределение света в посевах и скорость обмена газов, особенно CO_2 , т. е. основные элементы микроклимата посевов. При этом в данном микроклимате скорость фотосинтеза отдельных листьев будет зависеть от их физиологических особенностей, особенно от фотосинтетической характеристики.

Структура влияет не только на взаимодействие отдельных растений в посевах (конкуренция за свет и др.), но и на межвидовые зависимости, особенно на конкуренцию с сорняками. На это обращает внимание Таннер, изучавший конкуренцию в посевах пшеницы с различной ориентацией листьев (табл. 22). Из приведенных данных видно, что низкорослые сорта с типично прямостоячими листьями характеризуются очень низкой межвидовой конкурентоспособностью. Разница в урожаях обработанных и не обработанных гербицидами посевов составила

22. Конкуренция между растениями пшеницы и сорняками в посевах с различным расположением листьев [Таннер, 1969]

Вариант	Обработка гербицидами против двудольных сорняков		Без гербицидов	
	высота растений, м	урожай, т/га	высота растений, м	урожай, т/га
Контрольный сорт I с прямостоячими листьями	1,14	3,76	1,14	3,33
Низкорослый сорт с прямостоячими листьями	0,86	3,78	0,79	2,13
Высокорослый, сильно облиственный сорт	1,12	3,18	1,19	3,09
Контрольный сорт II с прямостоячими листьями	1,12	4,02	1,14	2,88

1,65 т/га. У высокорослых, обильно облиственных сортов разница в урожаях колебалась в пределах 90 кг/га. Выведение короткостебельных сортов с вертикальным положением листьев приводит, таким образом, к повышению продуктивности культур, но одновременно и к необходимости контроля за развитием сорняков в посевах.

Скорость фотосинтеза

Как уже отмечалось во вступлении к данной книге, скорость фотосинтеза — фактор, оказывающий существенное влияние на формирование сухого вещества. Известно, что образование ассимилятов в посевах при определенной скорости фотосинтеза обусловлено оптимальным распределением света, углекислого газа и действием других факторов. По данным исследований последних лет, регулирование структуры посева — эффективный способ повышения урожайности, однако дальнейший рост продуктивности культуры будет зависеть от роста скорости фотосинтеза.

Следует еще раз подчеркнуть, что увеличение скорости фотосинтеза представляет собой один из наиболее существенных резервов для дальнейшей интенсификации производства зерна. При этом, однако, необходимо учитывать, что до настоящего времени физиологические и генетические закономерности этого процесса еще не изучены в той степени, которая позволила бы целенаправленно регулировать его скорость [4]. И все же из следующего далее краткого обобщения вытекает целенаправленность использования имеющихся данных на практике.

В исследованиях физиологов на первом месте стоит определение у отдельных видов зерновых культур сортовых различий в скорости фотосинтеза, существование которых, как и у других видов культурных растений, доказано. Однако данный вопрос решен еще не полностью, так как определение сравнимых и воспроизводимых показателей скорости фотосинтеза — методически довольно сложная задача. Известна общая закономерность развития этого процесса в течение роста и старения листьев: после разворачивания листовой пластинки скорость фотосинтеза быстро возрастает и достигает до максимума в тот период, когда лист достиг 50—80 % своей полной величины. В этот период он является «фотосинтетически зрелым» [174]. Далее скорость фотосинтеза в большей или меньшей степени снижается до тех пор, пока дневной баланс фотосинтеза не станет отрицательным. На скорость фотосинтеза существенное влияние оказывают условия минерального питания и световой режим в период вегетации.

При изучении скорости фотосинтеза установлены многочисленные сортовые различия, например у сортов озимой пшеницы в пластинке последнего листа [104]. Эйпл и Леман [3], определяя скорость фотосинтеза у родительских пар озимой пшени-

цы и их гибридов, установили, что при измерении в оптимальных условиях возделывания она имеет полигенную основу и по родительским формам нельзя судить о скорости фотосинтеза гибридов.

У сортов яровой пшеницы, выращенной в условиях фитотрона, различия в скорости фотосинтеза колебались в пределах 22 % [28]. Эйпл [2] измерял этот показатель в пластинках флагового листа растений многорядных сортов ячменя. В условиях, близких к оптимальным, были получены величины от 8,2 до 19,8 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$; на основании полученных данных автор считает, что этот показатель можно использовать при селекции. Определяя скорость фотосинтеза во втором листе молодых растений 115 сортов ярового ячменя, Эйпл и Леман [3] нашли, что для семи современных высокопродуктивных сортов величины этого показателя распределились в области высоких значений на кривой вариабельности.

В период после цветения скорость фотосинтеза в колосьях различных сортов ячменя сильно колеблется. У 20 генотипов овса достоверные различия по этому показателю установили Крисвел и Шайблс, причем закономерности в течение двух последующих лет были одинаковыми. По данным Дантумы [28], колебания в скорости фотосинтеза у разных сортов ярового ячменя находятся в пределах ~22,5 %.

Интересные данные об изменении скорости фотосинтеза в процессе эволюции пшеницы впервые опубликовали Эванс и сотр. Они привели к довольно неожиданным выводам. Исследования различных линий и видов семейств *Aegilops* и *Triticum*, возделываемых в стандартных контролируемых условиях, показали, что с развитием пшеницы увеличивались размер зерновок и площадь листовой поверхности и одновременно резко падала скорость фотосинтеза. Наибольшие ее значения — в пределах 50—60 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ — отмечены у *Aegilops* и *Triticum boeoticum*. Между сортами культурных видов пшеницы также были найдены определенные различия, однако в целом скорость фотосинтеза у них была существенно ниже. В последующих работах эти авторы установили, что листья самых высокопродуктивных сортов анатомически частично схожи с листьями растений C_4 . Такие изменения в фотофосфорилировании диких и культурных форм пшеницы полностью соответствуют установленному ходу эволюции скорости фотосинтеза.

Таким образом, можно считать, что скорость фотосинтеза как сортовой признак зерновых культур доказана разными методами и при различных условиях возделывания. Гораздо труднее обобщить данные о наличии положительной корреляции между урожаем зерна и скоростью фотосинтеза. Предпосылки для существования такой общей количественной зависимости между урожаем и одним фактором (или одним процессом) минимальны, поскольку формирование урожая связано с большим количеством процессов и признаков, принимающих участие в

этом процессе. Однако при рассмотрении вопроса о скорости фотосинтеза необходимо учитывать, что при ее росте увеличивается также скорость трансформации энергии солнечных лучей в энергию химическую и соответственно образуется больше органического вещества. Следует отметить также, что в определенных условиях рост скорости фотосинтеза может оказаться нежелательным явлением. Целенаправленное повышение скорости фотосинтеза при формировании урожая зерна требует, помимо прочего, и целенаправленного сочетания этого положительного признака со всем механизмом формирования урожая.

Образование и распределение сухого вещества

Образование сухого вещества у зерновых культур характеризуется определенной биологической кривой. У озимых культур начальные темпы прироста сухого вещества относительно невелики, что в основном связано с низкой температурой окружающей среды. У яровых культур в начальные стадии развития растений он идет более энергично (рис. 30).

В фазу кущения прирост сухого вещества также лимитируется низкой температурой и, по-видимому, межвидовой конкуренцией, которая проявляется, как правило, при густоте стояния 40—50 растений на погонный метр. Медленный рост осенью и ранней весной дает озимым определенное преимущество перед яровыми зерновыми, поскольку у них лучше развивается корневая система (что связано с кущением) и удлиняется срок заложения колоса. При этом у озимой ржи и озимого ячменя накопление сухого вещества весной идет быстрее, чем у озимой пшеницы, особенно западно-европейских сортов. Раннеспелые восточно- и южно-европейские сорта озимой пшеницы весной возобновляют рост раньше, чем западно-европейские, и по этому признаку мало отличаются от новых сортов озимой ржи. Однако озимый ячмень и многие южно-европейские сорта пшеницы зимой часто страдают от мороза или болезней, из-за чего теряют часть надземной биомассы.

Существенные различия в динамике прироста сухого вещества отмечены у сортов зерновых, особенно у раннеспелых и позднеспелых, короткостебельных и длинностебельных.

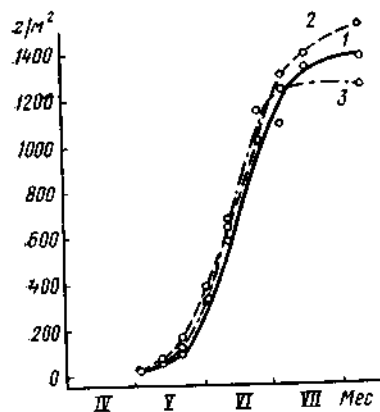


Рис. 30. Динамика образования сухого вещества надземной биомассы у трех сортов ярового ячменя при норме высева семян 300 шт./м² [по Петру и Липавскому]:

1 — Диама́нт; 2 — Дворан; 3 — Нюрнбергский.

По-разному идет накопление сухого вещества у стародавних и современных сортов зерновых культур. Например, сорт ярового ячменя Нюрнбергский (с 1832 г.) в начале вегетации отличался от новых сортов более быстрым накоплением сухого вещества, однако в генеративных фазах развития была отмечена противоположная картина [136].

Существенное влияние на количество и скорость образования сухого вещества надземной биомассы оказывают экологические условия, особенно почвенные и метеорологические. Действие этих факторов выражается во временном сдвиге динамики прироста, т. е. в более раннем или более позднем окончании вегетации и достижении максимального уровня продуктивности [202а], как видно на рисунке 30.

У зерновых культур прирост сухого вещества надземной биомассы вплоть до фазы колошения идет параллельно приросту листовой поверхности и, как установил Вржоч, высоте растений. Примерно за 10—15 дней до полной спелости количество сухого вещества достигает максимума, затем начинает уменьшаться. Лишь в годы с поздней весной или при запоздалом посеве накопление сухого вещества надземной биомассы продолжалось до уборки. Вржоч указывает, что максимальные урожаи зерна, как правило, получали в тех случаях, когда урожай надземной биомассы также был максимальным. Однако в опытах с современными сортами подобную зависимость доказать не удалось, и это же подтверждают выводы де Во́за, по данным которого максимальное накопление сухого вещества не всегда обеспечивает высокие урожаи зерна и чрезмерное образование вегетативной массы может отрицательно сказаться на хозяйственном урожае зерновых культур.

Таким образом, как при развитии листовой поверхности, так и при образовании сухого вещества надземной биомассы решающее значение имеет не ее количество, а динамика образования. Из практики известно, что быстрые начальные темпы прироста сухого вещества посевов, особенно в фазы кущения и стеблевания, никогда не приводят к высоким урожаям зерна. С этой точки зрения отрицательную роль играет и чрезмерная кустистость.

Наибольшее значение для урожая зерна имеет образование сухого вещества в период после цветения. Это наглядно доказывают результаты опытов по сравнению динамики его накопления у стародавних и современных сортов зерновых культур. Опыты показали, что у новых высокопродуктивных сортов максимальный прирост сухого вещества происходит после колошения (рис. 30), однако это не значит, что предшествующий ход роста растений не имеет никакого значения для конечного урожая. Наоборот, в периоды вегетации и максимального роста формируется такая структура и такой ассимиляционный аппарат, которые обеспечивают образование необходимого количества сухого вещества (ассимилятов) для реализации продук-

тивности растения. Однако это зависит от способности самого растения перераспределять продукты ассимиляции — направлять их в зерно.

По данным де Воза, в период после колошения продукты ассимиляции в растениях озимой пшеницы распределяются следующим образом: стебель—44 %, первый и второй листья — 30 %, колос — 12 % и остальные листья — 14 %. Аналогичные данные получены и в исследованиях распределения сухого вещества после цветения у сортов озимой пшеницы Мироновская 808 и Грана. В фазу полного цветения в двух верхних листьях, включая влагалище и междоузлия стебля, сосредоточено 31—37 %, в нижней части растений — 54—58 % и в колосе — 9—10 % ассимилятов. У Мироновской 808 содержание сухого вещества в нижней части растений не меняется, а у сорта Грана снижается, по-видимому, в связи с оттоком продуктов ассимиляции в зерновки. У обоих сортов отмечено уменьшение количества сухого вещества в верхней части растений. До вступления в фазу молочной спелости количество сухого вещества колоса возрастает на 15—18 %, а перед восковой спелостью снижается на 11—12 %. В фазу восковой спелости зерно Мироновской 808 содержит 14 % сухого вещества, зерно сорта Грана—36,5 %. В первом и втором боковых стеблях сухое вещество составляет лишь незначительную часть общей массы сухого вещества растения.

Из приведенных данных видно, что в период формирования зерновки некоторые органы растения служат временными резервуарами ассимилятов, которые затем в фазу налива зерна транспортируются в зерновки. В этом случае применимы такие понятия, как продуктивная емкость растений (source) и емкость накопления ассимилятов (sink). Распределение продуктов ассимиляции в растении — важный показатель его продуктивности. Простым критерием оценки данного фактора является уборочный индекс, или отношение зерно : солома.

В приведенных выше сравнительных опытах со старыми (нюрнбергскими) сортами ярового ячменя и овса также было установлено, что одна из основных причин результативности селекции заключается в выведении сортов с более экономичным распределением ассимилятов, их накоплением в важнейших органах, т. е. в зерне. С этим связаны и успехи селекции на короткостебельность: при примерно одинаковом суммарном урожае сухого вещества современных сортов зерно содержит его больше, чем солома. Отношение зерно : солома у ячменя Нюрнбергский составляет 1 : 2,4—2,6, а у современных сортов—1 : 0,8—1,2.

ФОРМИРОВАНИЕ ХОЗЯЙСТВЕННОГО УРОЖАЯ

Урожай зерна отражает лишь определенную часть продуктивности всей биомассы зерновых культур. Из имеющихся в ли-

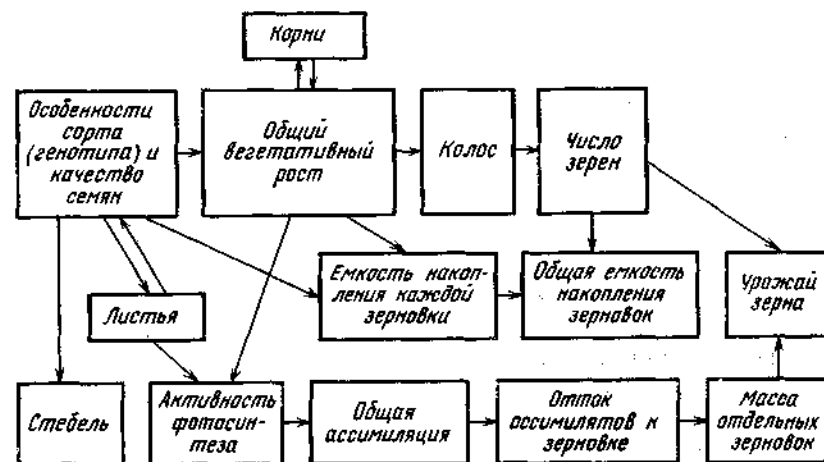


Рис. 31. Схематическое изображение основных физиологических факторов, влияющих на формирование урожая озимой пшеницы [Бингхэм, 1969].

тературе данных известно, что высокий хозяйственный урожай новых сортов положительно коррелирует с биологическим при соответствующей динамике образования надземной биомассы и экономном распределении сухого вещества.

Для высокопродуктивных посевов большое значение имеет ритмичное развитие ассимиляционного аппарата и корневой системы в течение вегетации и высокий прирост сухого вещества при формировании генеративных органов. На эти процессы существенно влияют такие факторы, как оптимальный размер листовой поверхности, продолжительность активности ассимиляционного аппарата (особенно верхней части растения) и скорость фотосинтеза.

Следовательно, формирование урожая происходит во взаимодействии процессов продуктивности и образования элементов хозяйственного урожая, причем важную роль играет способность растений трансформировать ассимиляты в зерновки. Отсюда вытекает сложность зависимости накопления хозяйственного урожая зерновых культур от процессов его образования по сравнению с другими сельскохозяйственными культурами. Эта сложность обусловлена тем, что оптимальные условия для формирования максимального биологического урожая могут отличаться от условий, необходимых для создания максимального хозяйственного урожая. Данные этой зависимости схематически изобразил Бингхэм (рис. 31).

Урожай зерна обусловлен тремя основными компонентами:

- 1 — числом колосьев на единице площади;
- числом растений,
- числом продуктивных стеблей на 1 растение;

- числом зерен в колосе;
- числом колосков,
- числом фертильных цветков;
- 3 — массой 1000 зерен.

Урожай ($У$, т/га) определяют по формуле:

$$У = \frac{K \cdot 3 \cdot A}{100},$$

где K — число колосьев на 1 м²; 3 — число зерен в колосе; A — масса 1000 зерен.

На число колосьев влияют следующие факторы:

A — число растений на 1 м²;

B — продуктивность кущения.

A . Число растений зависит от:

- а) биологической полноценности посевного материала;
- б) нормы, способа, глубины и срока посева;
- в) всхожести семян;
- г) снижения числа растений под влиянием неблагоприятных факторов (погода, вредители, болезни, химические и механические повреждения);
- д) межвидовой и внутривидовой конкуренции.

B . На продуктивность кущения влияют:

- а) генетически обусловленная способность отдельных видов и сортов к кущению;
- б) условия погоды (влажность, температура, освещение, длина дня и т. д.);
- в) площадь питания;
- г) условия питания (обеспеченность почвы доступными питательными веществами);
- д) агротехника, особенно сроки, норма, глубина и способы посева;
- е) конкуренция между отдельными растениями и стеблями;
- ж) скорость роста и развития отдельных стеблей растения;
- з) повреждение растений (болезнями, вредителями и др.).

Число зерен в колосе зависит от:

- а) генетического потенциала продуктивности колоса (длина колоса, число колосков и цветков);
- б) условий погоды в период формирования колоса, колосков и цветков;
- в) погодных условий в фазу цветения и при оплодотворении;
- г) размера и активности фотосинтетического аппарата в период образования колоса, колосков и цветков, а также от способности транспортировать ассимилянты в колос;
- д) конкуренции между отдельными растениями, стеблями;
- е) влияния неблагоприятных факторов — болезней, вредителей.

На массу зерновок существенно влияют:

- а) размер и срок активности ассимиляционного аппарата верхней части растения;
- б) способность растения транспортировать ассимилянты в зерно;

- в) продолжительность периода формирования зерновки;
- г) условия погоды и питания в период созревания (влажность, температура, питательные вещества);
- д) наличие болезней (листьев и колосьев) и вредителей.

ДИНАМИКА ФОРМИРОВАНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ УРОЖАЙНОСТИ

Отдельные элементы урожайности в процессе онтогенеза зерновых культур развиваются постепенно. В общих чертах это происходит следующим образом: вначале всходит лишь определенное число растений на единице площади; в фазу кущения каждое растение образует куст и определенное число боковых стеблей. При переходе от вегетативной к генеративной фазе развития кущение обычно прекращается, и на конусе нарастания, который является основой будущего колоса, образуются колосковые бугорки, дифференцирующиеся в цветочные бугорки с последующим формированием завязи, пестика и пыльников. Это составляет основу потенциального числа зерен в колосе (более подробно данный вопрос будет рассмотрен при изучении онтогенеза конуса нарастания).

Однако не все образовавшиеся стебли являются продуктивными. Часть их в течение вегетации отмирает, часть остается непродуктивной. Точно так же не каждый заложенный колосок и цветок в колосе образует зерновку, эти элементы урожайности претерпевают количественную редукцию. Следовательно, при формировании данных компонентов — числа стеблей и зерновок — можно выделить три этапа: 1 — заложение, 2 — максимальное развитие и 3 — количественная редукция.

Последовательность прохождения указанных этапов и конкуренция между растениями позволяют компенсировать на последующих этапах недостатки предыдущих и таким образом в какой-то мере стабилизировать урожай. Например, при недостаточном формировании предыдущего элемента урожайности усиливается развитие последующих элементов, и наоборот, при массовом образовании предыдущего элемента ослабевает образование последующего (т. е. произойдет снижение его числа или массы). Это явление называется компенсацией элементов урожайности и у зерновых культур служит основой авторегулирования их развития в посевах. Оптимальные величины основных элементов урожайности можно получить в принципе двумя способами: активизацией формирования нового элемента или ослаблением количественной редукции уже образовавшихся.

Отсюда видно, какое значение для получения высокого урожая имеют исследования закономерностей формирования и редукции продуктивных органов, определение критических фаз и изученность факторов, влияющих на эти два процесса: формирование и редукцию.

Если известен оптимальный уровень элементов урожайности для получения запланированного урожая, то, используя за-

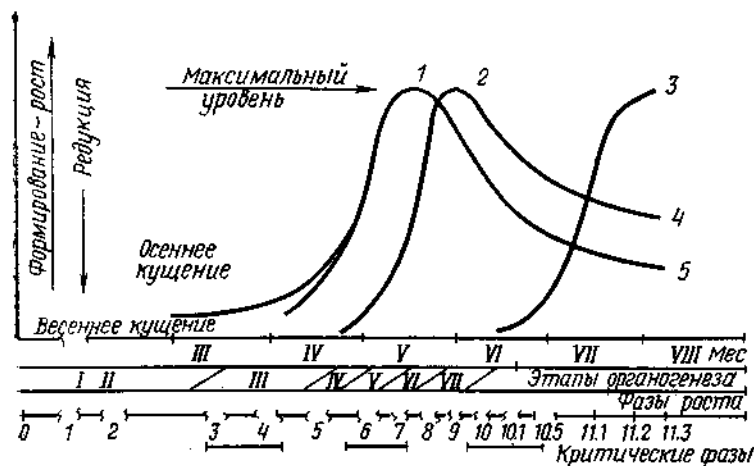


Рис. 32. Динамика формирования урожая зерновых культур:
1 — число стеблей; 2 — число колосков, цветков, зерен; 3 — масса зерновок;
4 — число зерен; 5 — число колосьев.

кон компенсации, можно с помощью соответствующих агротехнических мероприятий создать условия для максимального проявления потенциала продуктивности возделываемых видов и сортов зерновых культур.

Динамика формирования урожая зерновых, по представлениям Гензеля [52], обработанная согласно результатам исследований Петра и Ходана [122], показана на рисунке 32.

Факторы, определяющие число колосьев на единице площади

Основным условием образования оптимального числа колосьев в высокопродуктивном посеве является определенное число растений на единице площади, которое зависит от нормы высева и всхожести семян. Однако фактическое число растений на единице площади можно определить только после появления всходов, и, как правило, оно ниже числа высеванных всхожих семян. Это первый критический период, при котором происходит уменьшение числа растений.

Всхожесть зависит в основном от:

- качества посевного материала;
- условий прорастания и появления всходов;
- способа, срока посева и глубины заделки семян;
- повреждения проростков болезнями и вредителями;
- предшественника и обработки почвы.

Важнейшее условие хорошей всхожести — высокое качество посевного материала, параметры которого определены Государ-

ственными нормативами ЧССР (ČSN). Согласно этим нормативам, посевной материал хорошего качества должен обязательно обладать высокой всхожестью, чистотой, выравненностью семян при отсутствии больных и поврежденных. Необходимо подчеркнуть, что посевной материал со всхожестью на нижней границе нормы не создаст высокопродуктивный посев даже при увеличении нормы высева.

В последнее время определено большое значение биологической ценности посевного материала, которая определяется так называемой энергией роста. Энергия роста — это способность посевного материала давать нормальные растения даже в стрессовых условиях. Существенную роль играет также происхождение посевного материала, которое зависит от экологических условий места размножения и агротехники, примененной при возделывании культуры, давшей семена. Эти факторы семенной контроль, к сожалению, не учитывает.

Всхожесть семян в значительной мере зависит от размера и химического состава зерновок, величины зародыша и микроскопических повреждений зерновки.

Большое влияние на всхожесть семян оказывают условия после посева, среди которых решающее значение имеют обеспеченность влагой и температура почвы. При недостаточном содержании влаги в почве всхожесть снижается, и чем дольше период всходов, тем относительно меньше число взшедших растений. При повышенной влажности почвы период посев — всходы также удлиняется, а число проросших семян существенно снижается. Это обусловлено недостатком воздуха около зерновки, для прорастания которой необходим кислород. Чрезмерное количество воды в почве после посева вызывает у растений стрессовое состояние, в результате которого тормозится последующий рост, ослабевает укоренение и уменьшается прирост сухого вещества.

Минимальная температура, необходимая для прорастания семян, зависит от вида и сорта культуры, но обычно колеблется от 3 до 5°C. При более высоких температурах и достаточной обеспеченности влагой прорастание и появление всходов протекают более быстрыми темпами.

Влияние предшественника на всхожесть тесно связано с разложением пожнивных остатков, при котором иногда высвобождаются токсические вещества, отрицательно влияющие на прорастание семян и развитие всходов. Такое явление, например, отмечается при посеве по клеверо-злаковым травосмесям с высокой долей злакового компонента или по чистому злаковому травостой, когда зерновую культуру высевают вскоре после заделки стерни предшественника. Поэтому клеверо-злаковые травосмеси при использовании их в качестве предшественника зерновых рекомендуется запахивать за 5—6 недель до посева.

Однако отрицательное влияние на всхожесть зерновых иногда может оказывать и хороший предшественник. Это возможно,

например, при посеве зерновых после картофеля, сильно засоренного пыреем ползучим. Этот сорняк выделяет в почву токсические вещества, действие которых проявляется в последующие фазы вегетации зерновых, выражаясь в ослаблении роста и кустистости. Установлены также случаи прямого повреждения корней пшеницы и ржи — их почернение и отмирание.

Предшественник может отрицательно влиять на всхожесть зерновых и в том случае, если он служит резерватом болезней и вредителей. Это часто происходит при возделывании зерновых в монокультуре, когда, кроме патогенных организмов, на всхожести отрицательно сказывается комплекс факторов, известный под названием утомления почвы.

В условиях кукурузной производственной области ЧССР, а также при сухой погоде плохим предшественником зерновых является люцерна. Она настолько иссушает почву, что семена следующей за ней озимой пшеницы плохо и долго всходят.

Существенное влияние на всхожесть зерновых оказывает подготовка почвы. Для хорошего прорастания и развития всходов озимых культур необходима естественно уплотненная почва, которая обеспечивает капиллярное поступление воды к семенам, но слой почвы над зерновкой должен быть рыхлым. Такую структуру пахотного слоя обеспечивает своевременная предпосевная вспашка, которую под озимые необходимо проводить за три недели до посева (после клеверо-злаковых травосмесей — за 5—6 недель) с одновременным боронованием. Влияние разных сроков вспашки на всхожесть, перезимовку и урожай озимых зерновых показано в таблице 23. Из приведенных данных видно, что посев в свежую борозду снизил всхожесть озимых на 5,7—16,6 %; кроме того, растения хуже перезимовали. Более низкий урожай зерна был получен за счет уменьшения числа колосьев на единице площади.

23. Влияние срока вспашки* на появление всходов, перезимовку и урожай озимых зерновых (средние трехлетние данные опытов в Угржине-весе) [Петр с сотр., 1966]

Культура	Всхожесть, %		Число перезимовавших растений, %		Урожай, т/га	
	своевременная вспашка	поздняя вспашка	своевременная вспашка	поздняя вспашка	своевременная вспашка	поздняя вспашка
Озимая пшеница	100 (276 растений)	94,3	81,6	77,4	5,42	4,79
Озимая рожь	100 (275 растений)	84,1	79,6	74,9	4,38	4,14
Озимый ячмень	100 (274 растений)	83,4	63,5	58,4	3,38	3,14

* Своевременная вспашка — за 4—5 недель до посева, поздняя — за 4—5 дней до посева.

При обработке почвы основное условие для обеспечения хорошей всхожести и дальнейшего удовлетворительного роста и развития растений — это рыхление пахотного слоя на глубину посева и формирование более плотного семенного ложа. Этого достигают путем применения тяжелых лапчатых борон, но не лапчатых культиваторов, которые рыхлят и иссушают почву на большую глубину.

Влияние почвенной засухи на всхожесть нивелируется прикатыванием. При критически засушливой погоде используют очень тяжелые (луговые) катки.

Минеральные удобрения, которые в последние годы вносят в относительно высоких нормах, могут быть еще одной причиной снижения всхожести зерновых, обусловленного ростом концентрации солей в поверхностном слое почвы. Зерновые культуры менее чувствительны к засолению почвы, чем зернобобовые или крестоцветные, и тем не менее этот фактор может оказать существенное влияние на уменьшение густоты стояния растений.

Влияние болезней на всхожесть зерновых

Некоторые болезни, переносимые с семенами, могут уже на ранних фазах развития растений снизить количество всходов. Это хорошо видно из данных Великовского, в опытах которого у зараженных фузариозом семян озимой ржи существенно снижались прорастание и всхожесть (табл. 24).

24. Влияние зараженности семян фузариозом на прорастание и всхожесть озимой ржи [Великовский, 1961]

Качество семян	Прорастание, %	Всхожесть, %
Незараженные	98,0	97,6
Слабо зараженные	89,2	68,2
Сильно зараженные	74,4	52,1

Болезни, передаваемые с семенами, не только снижают число всходов, но и отрицательно влияют на развитие растений в последующих фазах вегетации. К ним относятся, например, снежная плесень, тифулез и корневая гниль.

Надежной защитой от болезней служат протравливание посевного материала различными препаратами, применение для посева семян здоровых растений (например, озимой ржи из незараженных фузариозом областей), соответствующий подбор предшественника, более глубокая запашка пожнивных остатков, включение в севооборот культур с фунгистатическим действием, повышение нормы высева, хороший режим питания и правильная агротехника.

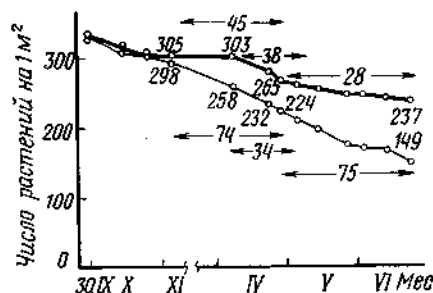


Рис. 33. Динамика числа растений озимой пшеницы при двух нормах высева на Мироновской опытной станции в 1968—1969 гг. [по 151].

при недостаточных дозах не была обеспечена хорошая защита растений.

Всхожесть можно повысить с помощью предпосевной обработки семян химическими веществами — стимуляторами, особенно теми, которые изменяют гидратацию клеток. Существуют также физические способы обработки посевного материала: облучение, прогревание или охлаждение, применение ультразвука, лазера и др., которые положительно сказываются на всхожести семян.

Как видно из вышесказанного, развитие в период посев — всходы в значительной мере определяет исходное число растений, создающих травостой. Процесс уменьшения числа растений, однако, продолжается и в последующие периоды их вегетации вплоть до уборки урожая. В качестве примера можно привести данные Ремесла [151] о динамике числа растений в течение всей вегетации, от всходов до восковой спелости (рис. 33).

На рисунке видны основные периоды снижения числа растений, причем степень их повреждения существенно зависела от года возделывания, сорта и агротехники. Например, при высеве Мироновской 808 20 августа число растений снизилось к уборке на 65 %, а при посеве 20 сентября — лишь на 37 %.

Основное уменьшение числа растений озимых зерновых от всходов до уборки происходит в следующие периоды:

- зимой (при перезимовке)*;
- ранней весной и весной (главным образом под влиянием патогенных организмов);
- с весны и до уборки, когда существенное влияние оказывают патогены, межвидовая конкуренция и повреждение расте-

* А также под воздействием низких температур, особенно после схода снега. — Прим. пер.

Положительный эффект протравливания обусловлен соблюдением определенных мер: точной дозировкой препарата и техникой протравливания, обеспечивающей равномерную обработку всех семян. Из практики известно много случаев, когда некачественное протравливание, в частности превышение доз препарата, приводило к повреждению проростков, особенно всходов, торможению начального роста растений и, наоборот,

25. Снижение числа растений озимых зерновых в отдельные периоды вегетации [Петр, 1974]

Период и причина	Снижение, %	
	в оптимальных условиях	в экстремально неблагоприятных условиях
Посев — всходы	15—20	До 40 и больше
Перезимовка	10—20	До 50 и больше
Вредители и болезни	5—10	До 70
Механические повреждения посевов	5—10	15
Повреждение пестицидами	1—3	До 10
Конкуренция (сорняки)	—	10—15
Погодные условия	—	20—50 и больше

ний при проведении агрохимических и агротехнических мероприятий.

У яровых зерновых число растений сокращается, помимо послепосевного периода, также в последующие фазы развития и под влиянием тех же причин, что и у озимых культур.

Снижение числа растений у озимых и яровых зерновых и причины, его вызывающие, приведены в таблицах 25 и 26. Анализ этих данных показывает, что при нормальных условиях вегетации, когда погода соответствует средним многолетним данным, число растений озимых культур от посева до уборки снизилось почти наполовину, а яровых — несколько меньше (≈ 25 —30 %). Следовательно, для формирования оптимального числа колосьев в последней трети вегетационного периода должно быть какое-то определенное число растений.

Согласно методике агробиологического контроля, число растений хорошо кустящихся сортов озимой пшеницы, произрастающих в благоприятных условиях, должно быть в пределах 225—325 на 1 м², в менее благоприятных условиях и для менее кустящихся сортов — примерно на 20—25 % больше [84].

Несомненную проблему представляет определение страхового запаса нормы высева, с помощью которого компенсируются

26. Снижение числа растений яровых зерновых культур [Петр, 1974]

Период и причина	Снижение, %	
	в оптимальных условиях	в экстремально неблагоприятных условиях
Всходы	8—12	До 30 и больше
Вредители и болезни	3—5	То же
Механические повреждения посевов	5—8	15
Повреждения пестицидами	1—5	10—15 и больше
Конкуренция (сорняки)	3—5	10—15
Погодные условия	—	30—40 и больше

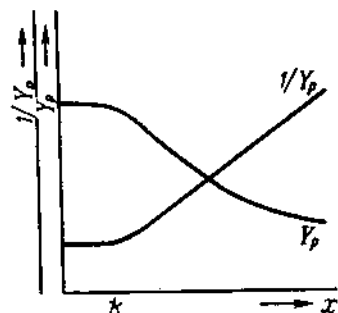


Рис. 34. Схема зависимости массы растений (Y_p) от плотности стояния [по 60]:
 x — критическая, x — возрастающая.

качество посевного материала. Следует отметить, что при выборе сортов необходимо учитывать их способность к кущению для получения максимального коэффициента продуктивной кустистости, которая тесно связана с количеством активных корней на единицу площади.

Следующее, на что необходимо обращать внимание, это обилие верхних частей растений, расположение и ориентация верхних листьев и вся структура растения и посева. Это все следовало бы приводить в описании свойств и признаков новых районированных сортов.

Изучению зависимости урожая от плотности стояния растений и их числа на единицу площади уделено много внимания. Наиболее известны работы Холлидея [60], Близдела и Нелдера [16], в которых авторы попытались выразить эту зависимость с помощью математических уравнений. Они исходили из того, что при низкой густоте стояния растения не мешают друг другу, каждое достигает своего максимального размера, который определен лимитирующими факторами, например светом. Масса одного растения (Y_p) при низкой густоте стояния растений — величина постоянная (рис. 34).

При возрастании густоты посева в определенный момент K растения занимают такое жизненное пространство, при котором начинают конкурировать друг с другом. Эта конкуренция носит физический характер, поскольку идет не только за пространство, но и за свет, воду, минеральные питательные вещества и углекислый газ. Когда густота стояния превысит критическую величину K , наступает резкое уменьшение массы отдельных растений (Y_p). Если учесть взаимосвязь между густотой x и $\frac{1}{Y_p}$, то выявляется следующая линейная зависимость:

$$\frac{1}{Y_p} = a + bx \text{ или } Y_p = \frac{1}{a + bx}.$$

В результате суммарную массу растений Y_A на единицу площади можно выразить следующим уравнением:

$$Y_A = Y_p x = \frac{x}{a + bx};$$

$Y_A = \frac{Ax}{1 + Abx}$ при $A = \frac{1}{a}$ максимальной величины Y_p (масса одного растения),

где Y_A — урожай на единицу площади; x — число растений на единицу площади; b — коэффициент линейной регрессии взаимозависимости урожая одного растения и всего посева; $1 + Abx$ — ограничение урожая конкуренцией растений (коэффициент конкуренции).

Если допустить, что Y_A (урожай на единицу площади) зависит от густоты x , то эта зависимость имеет асимптотический характер, и, по мнению Холлидея [60], это типично для урожая надземной биомассы.

Максимальный урожай надземной массы получают при наибольшей густоте стояния растений. Очень изреженные посевы по сравнению с густыми существенно менее продуктивны.

Зависимость урожая зерна от густоты посевов выражается параболической кривой. Это значит, что существует оптимальная густота стояния растений, и при большем их числе на единицу площади урожай снижается. Однако с возрастанием загущенности может произойти авторегуляция густоты посева, в результате которой зависимость урожая зерна от этого признака также приобретет асимптотический характер. Например, это наблюдал де Вит [207] у ярового ячменя.

Результаты исследований и передовой опыт хозяйств показывают, что и при низких, и при более высоких нормах высева можно получать высокие урожаи одного порядка. Объясняется это тем, что во втором случае число растений перед уборкой существенно снижается под действием целого ряда причин.

В изреженных посевах, как отмечают вышеприведенные авторы, действует так называемая «заполняющая сила», которая при достаточной обеспеченности питательными веществами вызывает повышенную кустистость растений. Математически ее можно выразить так же, как и зависимость урожая от густоты стояния, однако на нее существенно влияют вид, сорт, возраст культуры и внешние условия.

Единого мнения о том, при какой густоте стояния растений можно получить максимальный урожай, не существует, поскольку не установлено, происходит ли это за счет большего числа растений на единицу площади или за счет повышения массы каждого отдельного растения при низкой густоте посева. Для выяснения проблемы необходимо понимать процесс формирования урожая в его динамике с учетом развития элементов урожайности и их взаимной компенсации. Все эти процессы протекают по-разному в зависимости от вида, сорта культуры и особенно от конкретных условий возделывания. Поэтому нормы

высева меняются соответственно внешним условиям и особенностям вида и сорта.

Однако достижения в селекции на урожайность показывают, что чем выше потенциал продуктивности растений, тем больше могут быть нормы высева. Это, по-видимому, связано со структурой растения и посева, изменением распределения ассимилятов, удельной массой отдельных элементов урожайности, участвующих в создании урожая.

Таким образом, очевидно, что единую норму высева установить нельзя; ее необходимо определять с учетом данных экологических и производственных условий и конкретно для каждого отдельного сорта. Это положение легло в основу Государственных нормативов ЧССР и методики Министерства сельского хозяйства и продовольствия, в которых для каждого районированного сорта, каждой производственной области, типа почвы и предшественника рекомендованы нормы высева (число всхожих семян на 1 м² или на 1 га).

Для получения необходимого числа растений и, следовательно, оптимального числа колосьев и общего урожая определенное значение имеет способ посева и особенно ширина междурядий. Оптимальной считается ширина междурядий 100—150 мм.

Способ посева должен обеспечить такое распределение растений на площади, чтобы они имели достаточную площадь питания, а ее форма способствовала бы оптимальному распределению корней в почве и надземной массы в пространстве. На основании теоретических расчетов Фолтын, Шкопик и Бобек пришли к выводу, что расстояния между сошниками современных сеялок (105, 125 и 150 мм) при соблюдении оптимальной нормы высева обеспечивают необходимую густоту стояния зерновых и равномерное их распределение на участке.

При оптимальной норме высева растения расположены в шахматном порядке, который способствует их лучшей освещенности и укоренению, а в связи с этим и получению высоких урожаев.

Из этого вытекает практическое заключение: необходим такой уровень агротехники, защиты от вредителей и от неблагоприятных условий, при котором гибель растений в течение вегетации была бы минимальной. Совершенно недопустима часто применяемая на практике нивелировка недостатков в агротехнике завышенными нормами высева.

Целесообразно также отметить, что при более высоких нормах высева уже в фазе всходов число растений сильно уменьшается, так как всхожесть в этом случае снижается. Изреживание густых посевов, кроме того, происходит в последующие фазы вегетации.

Высокая (сверхоптимальная) густота стояния в фазу кущения тормозит кустистость и снижает формирование корней растений, а также сказывается на III—IV этапе органогенеза

конуса нарастания, когда при загущенном посеве закладывается меньшее число колосков и цветков. Следовательно, даже дальнейшее снижение густоты стояния растений или авторегулированием, или с помощью механических мероприятий не может обеспечить полной реализации потенциала продуктивности.

На число растений к уборке и на число колосьев существенно воздействуют сроки посева. Их влияние на прорастание, всхожесть и выпадение растений в течение вегетации проявляется в зависимости от условий (благоприятных или неблагоприятных), при которых проводился посев. В таблице 27 приведены данные о влиянии сроков посева на число растений пшеницы-двуручки Ческа пшезивка.

27. Влияние сроков посева на число растений и урожай пшеницы-двуручки Ческа пшезивка [по Петру, 1958]

Срок посева	Число растений весной на 1 м ²	Урожай, т/га	Занимаемое место по урожайности
27.07	38	1,71	8
13.08	79	2,34	5
26.08	86	2,78	3
15.09	286	3,91	1
12.10	370	3,84	2
10.11	126	2,43	4
30.11	135	2,31	6
13.12	140	2,19	7

Яровые культуры лучше и быстрее всходят при более поздних сроках посева, когда уже потеплеет и почва содержит достаточное количество влаги. Однако на формирование урожая достоверно положительное влияние оказывают ранние сроки посева.

Глубина посева сказывается на прорастании семян как непосредственно, так и косвенно—при перезимовке, поражении болезнями (особенно гнилью корневой шейки), экстремальных водных режимах почвы и т. д. При мелком посеве в достаточно влажную почву всходит больше растений, чем при глубоком (в условиях засухи отмечена противоположная картина); кроме того, мелко высеянные растения более устойчивы к корневой гнили. В то же время зерновые лучше зимуют при глубоком посеве, что связано с местом закладки узла кущения, который развивается не у поверхности почвы, а на определенной глубине. Таким образом, высокую всхожесть и хорошие условия в те критические сроки, когда возможны выпадения растений, обеспечивает оптимальная глубина посева. Она меняется в зависимости от вида и сорта, от почвенных и климатических условий и для пшеницы колеблется от 40 до 60 мм, для озимой ржи—от 30 до 40, для ярового ячменя и овса—от 30 до 50 мм.

28. Влияние глубины посева на полевую всхожесть и глубину образования узла кушения у озимой пшеницы [по Чамберсу]

Глубина посева, см	Число взошедших растений, %		Полевая всхожесть, %	Глубина залегания узла кушения, см
	нормальных	ослабленных		
2,5	92,7	2,8	95,5	1,95
5,0	76,1	15,3	91,4	2,03
7,5	31,6	52,3	84,1	3,22
10,0	4,9	45,9	50,8	3,75
12,5	0,5	32,5	33,0	—

Необходимо, однако, подчеркнуть, что приведенные данные показывают глубину расположения семян в уплотненной (прикатанной) после посева почве. Для размещения семян озимой пшеницы на глубину 50 мм их высевают на 70 мм, после прикатывания почва опускается примерно на 20 мм.

Влияние глубины посева на всхожесть и глубину закладки узла кушения у озимой пшеницы хорошо демонстрируют данные Чамберса (табл. 28), которые показывают ослабление всхожести и кустистости при глубоком посеве относительно к посеву на оптимальную глубину. Это обуславливается недостатком ассимилятов, запасы которых исчерпываются в течение удлиненного срока прорастания.

Повреждение озимых зерновых культур в зимний период

Условия перезимовки в ЧССР оказывают существенное влияние на состояние озимых культур. Основным критерием оценки посевов при весеннем обследовании является фактическое число жизнеспособных растений на единице площади. Экономически серьезные потери возникают не только в суровые зимы, из-за плохой перезимовки в ЧССР приходится ежегодно весной перепаживать 3—6 % от общей площади озимых культур, поскольку частично поврежденные и слаборослые посевы даже при интенсивном уходе не дадут хорошего урожая.

Размеры повреждения посевов озимых зерновых и других культур зависят от температурных условий и особенно от их нестабильности. В течение всей зимы короткие периоды, когда даже ночные температуры поднимаются выше нуля, часто чередуются с периодами суровых морозов. Непостоянным бывает и снежный покров. Существенную роль играют длительность и интервалы колебаний температур ниже нуля, наличие очень суровых морозов, а также частота смены таких изменений в климатических условиях.

Анализ конкретных данных за несколько зимних периодов показал, что перезимовка посевов в Средней Европе, особенно при умеренной зиме, обусловлена взаимодействием температур и

меняющейся влажности верхних слоев пахотного горизонта. Эффект осадков (дожди и снег), вызывающих изменения влажности почвы, зависит от температур в данный или последующие периоды, причем он определяет один из вредных факторов (вымокание, выпирание, ледяная корка, выпревание, зимняя засуха), играющих важную роль. Влажность пахотного слоя резко модифицирует тип замерзания растений и размеры их прямых повреждений морозом, а также обуславливает косвенные эффекты других вредных факторов зимовки. Если вымокание или выпревание ведет к резкому ослаблению морозостойкости растений, то выпирание или ледяная корка изменяют условия комплексного стресса. В Средней Европе такие косвенные эффекты особенно часты и опасны для слабо развитых в осенний период всходов озимой пшеницы, которые резко повреждаются даже относительно слабыми морозами.

Вымокание озимых — стресс, вызванный в зимний период затоплением озимых, особенно в пониженных местах, талой водой или дождями. Под водой в таких случаях находятся обыкновенно лишь базальные части растений, но возникающие при этом анаэробные условия нарушают процессы их дыхания. Если в конце зимы такие условия сохраняются длительное время, то, кроме нарушения самого дыхания и его энергетической эффективности, возможны и нарушения в обеспечении растений азотом, который вымывается в нижележащие слои почвы. В результате нарушаются рост и кушение слаборазвитых растений. Перенасыщение пахотного слоя в начале зимы водой очень сильно снижает способность озимых к закаливанию.

Когда воды талого снега или выпавших зимних дождей накапливаются и замерзают, на поверхности почвы возникает *ледяная корка*. В этом сплошном слое льда растения плотно замкнуты. При слабых морозах даже длительное наличие ледяного слоя не вызывает сильного повреждения, однако нарушения и замедления последующих фаз роста и развития растений, вызванные сильными морозами, достигают значительных размеров.

Выпревание всходов — повреждение озимых под сплошным, лежащим длительное время покровом снега. Снег служит хорошим изолятором и обычно предохраняет растения от повреждения морозами. Однако, когда снег ложится на незамерзшую почву высоким слоем и лежит свыше 80 суток, создаются иные условия. В приземном слое под снегом в этом случае температура держится в пределах 0°C. Недостаток света тормозит фотосинтетическую ассимиляцию, пониженная интенсивность дыхания приводит к истощению запасов углеводов и других веществ, в результате чего нарушается энергетический баланс в тканях и многие озимые гибнут от истощения. Ослабленные растения неспособны сопротивляться корневым гнилям (*Fusarium nivale*, *Sclerotinia graminearum*), которые под снегом успешно развиваются. Поскольку в такой ситуации морозостойкость очень низка и отрицательный энергетический баланс препятствует повторной закалке, растения после схода снега страдают даже от очень слабых морозов.

Зимняя засуха особенно опасна для озимых в конце зимы, когда листья при повышенных температурах в дневное время довольно активно транспирируют, но поглощение воды из замерзшей почвы еще ограничено. Ветер и относительная сухость атмосферного воздуха усугубляют потери воды и способствуют нарушению водного баланса, и в базальной части растений наступает критический дефицит воды. Отрицательное влияние засухи усиливается в тех случаях, когда надземные части растений и их корни обжигаются ветровой эрозией или механически повреждены уносимыми частицами пахотного слоя.

Выпирание посевов на поверхность пахотного слоя — причина повреждения озимых при последующем наступлении засухи или мороза. Вертикальные передвижения пахотного слоя вызываются не увеличением объема за-

мерзшей воды при чередующихся морозе и оттепели ранней весной, а слоем льда, который при слабых морозах образуется на границе замерзшего слоя почвы. Размер или число таких ледяных прослоек тем больше, чем медленнее промерзает почва и чем выше поступление воды из нижележащих незамерзших слоев почвенного профиля. Особенно четки такие движения на тяжелых сулинных почвах. Поверхностный слой почвы вместе с вмерзшими в него растениями под влиянием напора льда приподнимается, что ведет к отрыву корней. Когда верхний слой почвы после оттаивания вновь опускается, растения остаются на поверхности почвы с обнаженными корнями и базальной частью. Размеры повреждений тем больше, чем слабее развита корневая система. Однако опасность заключается не только в механических нарушениях корней, но и в прямом воздействии следующего мороза на обнаженные части растений, а также в ограниченном поступлении воды из почвы.

Механизм отрицательных влияний зимних морозов заключается в том, что при температурах ниже нуля в тканях растений образуются кристаллы льда. Если температура воздуха или верхних слоев почвы снижается медленно, то кристаллы возникают вне протопласта. Лед имеет более низкий водный потенциал, чем содержимое клетки, и кристаллы льда начинают увеличиваться в объеме благодаря диффузии воды из протопласта. Дальнейшее снижение температуры приводит к постепенной дегидратации обезвоженного протопласта, его сжатию и механической деформации. Одновременно падает активность биохимических реакций в клетках.

С точки зрения дальнейшей функциональной стабильности мембранных систем клетки и связанных с ними ферментов при замерзании особенно опасны определенные концентрации солей неорганических и органических кислот и даже некоторые аминокислоты. Наоборот, различные глициды и ряд аминокислот действуют, как криопротекторы, хотя дают специфические (защитные) или неспецифические (коллагитивное разжижение) эффекты. В этом отношении важна не абсолютная начальная концентрация этих соединений, а их содержание и соотношение в момент стрессовой ситуации. Если исходить из гипотез осморегуляции, то влияние таких соединений на ослабление морозового стресса и вызванной им редукции объема и поверхности протопласта исключить нельзя.

Для клеток в меристематических тканях и тонкостенной паренхиме с низким содержанием воды типично равномерное замерзание, но в сильно гидратированных и дифференцированных тканях одного и того же органа (например, нижняя часть узла кушения) может параллельно протекать так называемое неравномерное замерзание, губительное для клеток. Особенно опасен и част этот процесс, когда узел кушения плотно окружен промерзлой почвой с высоким содержанием воды. Вследствие локального переохлаждения и при очень быстром изменении удельной теплоемкости замерзания кристаллы льда быстро образуются даже в протопластах. Таким образом, в близкорасположенных частях одного и того же органа могут протекать различные типы замерзания, вызывая количественно или качественно различное их повреждение.

Узел кушения — важнейший орган жизнедеятельности растений озимой пшеницы, причем процесс замерзания его тканей зависит от изменений, происходящих в окружающей почве. Повреждение узла кушения ведет к уничтожению уже заложенных конусов нарастания стебля или побегов и меристематических основ будущих корешков. Поэтому большое значение имеет глубина залегания узла кушения; интенсивность морозов на глубине даже нескольких сантиметров бывает существенно ниже, чем на поверхности почвы благодаря градиенту температуры в почве.

Способность сопротивляться стрессам, вызванным отрицательными температурами, не является постоянной, она развивается в клетках и тканях растений постепенно, на ранних этапах их развития. Процессы закалки — это сложный комплекс физиологических, биохимических и физических изменений, которые под влиянием экологических и особенно температурных условий протекают как на молекулярном уровне, так и в целом организме и ведут к достижению временного и обратимого состояния устойчивости.

Несмотря на то, что выдвинутая 40 лет назад теория Туманова [188] представляет собой очень простую схему, пока еще не удалось более верно охарактеризовать формирование зимостойкости с точки зрения решающих экологических факторов на основе важнейших параметров физиологических и биохимических реакций, протекающих на различных уровнях в организме. Результаты опытов, проведенных в регулируемых условиях, показали, что эффект индукции морозостойкости при температурах ниже 0°C зависит от степени устойчивости, достигнутой под влиянием температур выше 0°C. В Средней Европе нередко уже осенью возможны короткие, обычно только ночные, морозы, при которых происходит комбинирование влияния обоих интервалов температур, индуцирующих закалку. Воспроизведение таких условий в точных опытах показало достоверное повышение эффективности процессов закалки озимой пшеницы в целом.

Влияние экологических и особенно температурных условий на устойчивость проявляется не только в течение ее индуцирования. Чередование коротких оттепелей и более или менее сильных морозов вызывает резкие изменения фактического уровня морозостойкости пшеницы. Растения озимой пшеницы способны зимой абсорбировать воду и минеральные соединения даже при температурах около нуля, метаболически трансформировать и транспортировать их в разные органы. Опыты показали, что уже через два часа после перемещения растений озимой пшеницы из отрицательной температуры в положительную (+2°C) корни возобновляют свою митотическую деятельность, а спустя 48 часов уже можно измерить рост неповрежденных растений (особенно листьев). В условиях ЧССР зимой в растениях пшеницы происходит накопление сухого вещества, идет рост листьев, новых побегов и корней. Детальные исследования

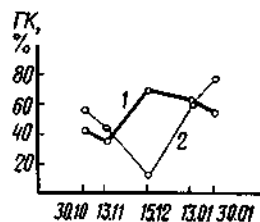


Рис. 35. Динамика содержания гибберелловой кислоты в надземных частях (1) и корнях (2) растений озимой пшеницы в зимний период [по Репке и Юрековой].

показали, что разница в приросте сухой массы корней и надземной части растений озимой пшеницы более заметна в отдельные зимние периоды или же в растениях разного срока посева, чем между сортами. Изменения активности роста отражают также колебания в содержании эндогенных ростовых веществ в корнях и надземных частях (рис. 35).

Таким образом, в условиях Средней Европы у озимой пшеницы, видимо, нет зимнего покоя в физиологическом смысле слова. Наоборот, физиологическая и особенно ростовая активность в течение зимы позволяет называть (даже в условиях ЧССР) ее поведение в этот период криптовегетацией.

Динамический характер морозостойкости озимой пшеницы, определяемый критической температурой (LT_{50}), проявляется в ЧССР не только в процессе закалки, но и в течение всей зимы резкими изменениями уровня устойчивости. Рост морозостойкости (рис. 36) соответствует изменению температуры в течение каждого отдельного зимнего периода, а абсолютный ее уровень отражает изменения, вызванные краткосрочным колебанием температур в верхнем слое пашни.

Снижение морозостойкости происходит также под влиянием других неблагоприятных факторов, например вымокания или перенасыщения пахотного слоя водой, даже если их летальное влияние не проявилось.

В начальные этапы зимнего периода слабо развитые (2—3 листа) растения озимой пшеницы обладают более низкой морозостойкостью и адаптационной способностью, чем хорошо развитые, однако в течение зимы они достигают (или даже превышают) степени морозостойкости озимых, высеваемых в более ранние сроки.

При неблагоприятных условиях, когда можно предполагать возможность сильного повреждения растений, необходимо еще до наступления весенней вегетации проверить жизнеспособность

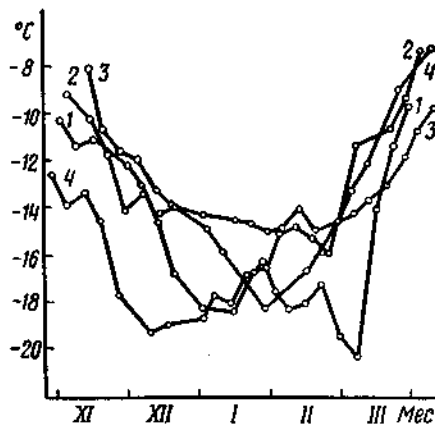


Рис. 36. Динамика морозостойкости (LT_{50}) озимой пшеницы Мироновская 808:

1 — 1970/71 г.; 2 — 1971/72 г.; 3 — 1972/73 г.; 4 — 1973/74 г.

озимых. Простой способ такой проверки при ранневесеннем обследовании посевов основан на способности растений к регенерации после удаления надземной части. При подборе мероприятий, которые должны обеспечить хорошие условия для регенерации, роста и развития посевов, необходимо учитывать также состояние верхних слоев пашни, особенно влажность почвы, изменения ее структуры, связанные с вертикальными передвижениями, и обнажение узла кущения озимых.

Влияние поражения болезнями в весенний период на густоту стояния озимой пшеницы

При большой доле зерновых в севообороте возникает необходимость их повторного выращивания на одном и том же поле. Возделывание пшеницы по пшенице создает опасность ее заражения фитопатогенными грибами видов *Cercospora*, *Ophiobolus*, *Fusarium*, *Helminthosporium* и *Rhizoctonia*, которые существенно снижают число растений в ранневесенний период. У восточноевропейских сортов озимой пшеницы, например, выпадение растений в результате поражения корневыми гнилями составляет в среднем 40—60 %, у сортов Зора — 12 % и Грана — 8 %.

Определяя интенсивность поражения озимой пшеницы корневой гнилью с помощью индекса Нильсона, Кос установил, что при наличии одного процента больных растений в посеве урожай снижается на 30 кг/га, т. е. на 0,7 %. Это происходит за счет сокращения всех компонентов урожая: числа растений (изреживание посевов), колосьев, зерен в колосе и массы 1000 зерен.

Меры защиты от болезней в весенний период определяются степенью пораженности культур. Обработка различными препаратами (согласно методикам по защите растений, изданным Министерством сельского хозяйства и продовольствия ЧССР) посевов восприимчивых сортов в фазе развития 5—7-го листа, по Фикесу, проводится при 5 %-ной пораженности, менее predisposed сортов — при 14—20 %-ной пораженности ломкостью стебля (возбудитель гриба *Cercospora herpotrichoides*).

Для устранения отрицательного воздействия корневых гнилей необходимо использовать комплекс агротехнических мероприятий, направленных на общее повышение плодородия почвы, применять правильные севообороты, подбирать выносливые виды и устойчивые сорта зерновых, протравливать семена, вносить более высокие нормы удобрений, проводить посев в оптимальные агротехнические сроки и заделывать семена на небольшую глубину.

Влияние межвидовой и внутривидовой конкуренции на густоту стояния

Межвидовые и внутривидовые взаимоотношения растений в посевах очень сложны. В принципе они разделяются на три группы: отрицательные, биологически индифферентные и положительные. При положительных взаимоотношениях оба вида оказывают друг другу помощь, примером может служить симбиоз бобовых с клубеньковыми бактериями. Биологически индифферентные отношения формируются в том случае, когда в биоценозе растения не стимулируют и не подавляют друг друга; взаимовлияние на физиологию или анатомию отсутствует. Отрицательные отношения растений в природе легко заметны, они выражаются в подавлении одного вида другим, что может привести к гибели первого. Типичным примером служат отношения между сорняками и культурными растениями.

Растения могут по-разному влиять друг на друга. Один из видов такого взаимовлияния — конкуренция за воду, питательные вещества, свет и жизненное пространство. Наиболее острую конкуренцию обычно отмечают в тех случаях, когда требования к условиям питания у всех растений одинаковы, но условия для полного обеспечения их потребностей не созданы. Однако это положение не всегда верно. Конкуренция может возникнуть и за какой-нибудь один определенный фактор. Например, при оптимальной обеспеченности растений элементами минерального питания они могут конкурировать за свет или площадь питания и т. д.

Взаимоотношения растений в онтогенезе тесно связаны с их способностью реагировать на изменения среды. Вопрос о конкуренции за питательные вещества, влагу, свет и площадь питания решается в зависимости от конкретного состояния растения, его сорбционной способности, скорости роста, размера листьев, специфических требований к качеству питания с учетом фазы роста и др. При аллелопатических отношениях важное значение имеет образование растениями физиологически активных веществ, корневых выделений и др., которые могут включаться во взаимоотношения в зависимости от количества питательных веществ, осадков, температуры и т. п. В результате налицо стимуляция одного вида при подавлении жизнедеятельности другого в данных условиях и обратная картина в иных, но характер взаимоотношений остается одинаковым, т. е. отрицательным.

Следующим существенным фактором взаимодействия, оказывающим косвенное влияние, является выделение в окружающую среду одними растениями определенных специфических веществ, отражающихся на росте и развитии других растений (аллелопатические отношения). Это фитонциды, глюкозиды, антибиотики и подобные им вещества, обладающие стимулирующим, ингибирующим или токсическим действием.

Любое преимущество данного конкурирующего растения создает условия для его выживания и подавления жизнедеятельности остальных растений. Многие авторы отмечают следующие свойства растений, позволяющие им подавлять конкурирующий вид:

- скорость роста (относительно к конкуренту);
- использование резервов окружающей среды;
- энергия роста и развития;
- более высокая устойчивость к неблагоприятным условиям, вредителям, болезням;
- способность занять большую площадь;
- прямое подавление других растений с помощью корневых выделений, физиологически активных веществ и др.

Сукачев [171] считает, что для успешной межвидовой конкуренции, помимо приведенных свойств, решающее значение имеют:

- активность и периодичность плодоношения, интенсивность и способ вегетативного размножения;
- сроки прорастания, скорость и способ роста;
- относительные требования к окружающей среде и скорость усвоения необходимых для жизни элементов (питательные вещества, солнечные лучи, влага и др.);
- размер корневой системы.

В антагонистических взаимоотношениях сорняков и культурных растений действуют все вышеуказанные факторы, причем применение гербицидов способствовало появлению форм сорняков с высокой конкурентоспособностью, в то время как селекция на короткостебельность и высокую продуктивность зерновых культур привела к снижению их способности к конкуренции. Применение различных морфорегуляторов, например хлорхлоридов, как показывает Бюнге, также ослабляет это свойство зерновых.

Для наглядной иллюстрации вредного влияния сорняков можно привести данные о снижении урожая ярового ячменя при засоренности посевов овсягом (табл. 29).

Сильное распространение овсяга в 1977 г. было вызвано тем, что яровые культуры высеяли рано (в первой декаде марта) и после посева наступила холодная погода. Такие условия благоприятствовали росту сорняков и тормозили развитие ячменя. При теплой погоде ячмень, как правило, обгоняет в росте овсяг, который меньше кустится и не дает много боковых стеблей.

Эффективность химической борьбы с овсягом хорошо вид-

29. Влияние степени засоренности овсягом на урожай ярового ячменя в Едином сельскохозяйственном кооперативе «Хроустов» в 1977 г. [по Когоуту, 1977]

Число растений овсяга на 1 м ²	Число стеблей овсяга на 1 м ²	Урожай ярового ячменя, т/га
0 (контроль)	0	4,3
3	11	4,1
12	38	3,4
30	79	2,9

на в опытах Бенады [11]: при наличии 100 метелок овсяга на 1 м² и применении гербицидов с эффективностью, равной 90 %, урожай ярового ячменя Денар возрос на 30 %; на посевах яровой пшеницы Соло (200 метелок овсяга на 1 м² и 80 %-ная эффективность препарата) прирост урожая составил 45 %.

Изучение межвидовых и внутривидовых взаимоотношений зерновых культур имеет актуальное и практическое значение. В последние годы часто возделывают злаковые смеси — овес с ячменем или пшеницу и рожь. В смеси пшеницы и ржи вторая культура, как правило, подавляет рост первой, причина этого — аллелопатическое действие корневых выделений ржи, которые ингибируют рост пшеницы.

О взаимоотношениях овса и ячменя в смеси существуют различные мнения. По данным одних авторов, овес как более агрессивный компонент подавляет рост ячменя, другие авторы приводят противоположные результаты. Таким образом, имеющиеся в научной литературе данные о поведении этих двух культур в смешанных посевах носят противоречивый характер. Очевидно, однако, что в интенсивном земледелии смешанные посевы овса и ячменя не найдут применения. Урожайность обоих компонентов в чистых посевах обычно существенно выше, чем в смеси, и лишь в исключительно неблагоприятных погодных условиях или на очень бедных почвах смесь культур имеет какое-то преимущество перед раздельным их возделыванием.

Совершенно иная картина создается при возделывании бобово-злаковых смесей. Некоторые виды зерновых дают очень хорошие результаты при совместном посеве с зернобобовыми. Это относится, например, к возделыванию кукурузы с кормовыми бобами. Что же касается смеси овса с горохом или пелюшкой, то положительные результаты получают в том случае, когда к длинностебельным сортам бобовых подсевают лишь небольшое количество овса.

На практике иногда используют смеси различных сортов. Например, в изреженные посевы озимых, вышедших из зимовки в ослабленном состоянии, подсевают другие сорта или одновременно высевают сорта с разной зимостойкостью или хлебопекарными качествами. Однако изучение таких посевов не позволяет рекомендовать данный прием для широкого использования. Урожай смесей не достигают того уровня, который можно получить при раздельном выращивании более продуктивного компонента, хотя они и выше получаемых при возделывании в чистом виде менее урожайного компонента смеси. Это обусловлено повышением ее отзывчивости на условия внешней среды (расширением пластичности).

При возделывании смеси сортов под влиянием внутривидовых взаимоотношений изменяется исходная доля компонентов: удельная масса сорта, более приспособленного к данным условиям возделывания и погоде, возрастает на 10 %. При совместном возделывании различных видов растений это увеличение

под влиянием межвидовой конкуренции бывает более значительным.

Таким образом, вкратце было показано, что межвидовые и внутривидовые взаимоотношения в течение вегетационного периода очень изменчивы. Конечный результат конкуренции определяется урожаем культурных растений. Основное требование, вытекающее из взаимоотношений между культурными и сорными растениями, — это высокий уровень агротехники, который должен способствовать всемерному подавлению сорняков. Что же касается внутривидовой конкуренции, то соответствующая агротехника и оптимальное обеспечение питательными веществами создают условия для нормального развития растений и снижают конкуренцию в посевах. Однако создать растениям идеальные условия для роста и развития на практике пока невозможно, и поэтому нужно рассчитывать на гибель определенной части растений и на снижение продуктивности в результате межвидовой и внутривидовой конкуренции.

ХИМИЧЕСКОЕ И МЕХАНИЧЕСКОЕ ПОВРЕЖДЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Химические средства защиты от сорняков, вредителей и болезней в ЧССР вносят наземными средствами, но иногда — с помощью самолетов и вертолетов. При неправильно проведенных обработках возможно повреждение растений из-за слишком высокой концентрации препарата или же какая-то часть посева остается необработанной. Кроме того, некоторые пестициды обладают специфическим последствием, которое может отрицательно отразиться на росте последующих культур. Это относится в первую очередь к гербицидам группы триазинов.

При каждом проходе по полю машин, в том числе и для внесения пестицидов, снижается густота посева, тормозятся рост и развитие поврежденных растений, и в результате урожай падают примерно на 0,73 %. Каждое опрыскивание гербицидами, морфорегуляторами или жидкими удобрениями вызывает потерю 1,83 % урожая. При высоком уровне агротехники, когда за вегетационный период проводят 3—4 защитных мероприятия, урожай снижается примерно на 6 %. Некачественная обработка пестицидами приводит к тому, что одни участки посева опрыскиваются два раза, другие остаются неопрысканными. По данным многочисленных (924) опытов, в ГДР площадь таких неправильно обработанных участков составляет 11,8 %. Для эффективного использования пестицидов и ослабления механического повреждения растений рекомендуется при посеве культуры оставлять незасеянными рядки для прохода опрыскивателей. При авиаобработке средствами защиты растений необходима надежная сигнализация.

Ущерб растениям наносят не только защитная техника, но и машины по уходу за посевами, например волокуши, бороны. Несвоевременная обработка ими — от фазы 1-го листа до куще-

ния, когда растения еще не укоренились, — существенно снижает число растений на единице площади. При проходе волокуш поперек рядков, как показывают данные Шпичка, выдергивается около 6 % растений, вдоль рядков — 13 %. Опасна для посевов и высокая скорость обработки волокушами.

Исследования авторов главы показали, что при движении волокуш или борон косо по направлению к длине рядка погибает 8—11 % растений, при двойном проходе машин — 17—32 %. Однократная обработка вызывает гибель 10—12 % сорняков, двукратная — 22—26 %, причем эффективность ее зависит от числа сорняков на 1 м².

Следует, однако, отметить, что использование волокуш или боронование в конечном итоге не отражается на продуктивной густоте посева. Благоприятные условия освещенности и регенерация поврежденных корней сопровождаются усилением синтеза цитокининов, которые ослабляют апикальное доминирование, в результате чего усиливается кушение. Применение волокуш и борон способствует также улучшению воздушного режима почвы и соответственно более активному высвобождению питательных веществ. Этим можно объяснить тот факт, что при использовании данного агроприема, несмотря на гибель определенной части растений, продуктивная густота посева повышается.

КУШЕНИЕ ЗЕРНОВЫХ

Кушение — это формирование боковых стеблей на растении. Побегов, на которых образуется колос (т. е. продуктивных), принимают участие в создании урожая. Способность к побегообразованию позволяет растениям использовать жизненное пространство для формирования максимального урожая. Следовательно, кушение представляет собой основной способ авторегулирования густоты посева и, таким образом, обуславливает частичное нивелирование ущерба от неблагоприятной погоды, развития патогенных организмов и агротехнических ошибок в течение вегетационного периода. Поэтому мнение Дональда [29] о необходимости выведения сортов без способности куститься для условий ЧССР — рискованная и нецелесообразная идея.

Формирование побегов

На нижней стороне конуса нарастания, в пазухах формирующихся листьев образуются пазушные почки, которые служат основой будущих побегов. Первый побег образуется в пазухе первого листа, а при мелком посеве довольно часто в пазухе coleoptиле. Такие побеги, как правило, отмирают, так как coleoptиле не может обеспечить их питанием до фазы 3-го листа, когда они становятся автономными.

Второй побег образуется в пазухе 2-го листа, третий — в пазухе 3-го и т. д. В свою очередь, в пазухах листьев побегов фор-

мируются придаточные почки стеблей второго порядка. Это происходит у первого побега, причем он может дать боковой побег раньше, чем третий побег основного (главного) стебля.

Активизация пазушной почки и ее превращение в побег вызваны остановкой роста соответствующего листа, в котором накапливаются вещества ингибирующего действия и уменьшается количество гиббереллинов. Это, по-видимому, связано с апикальным доминированием конуса нарастания главного стебля и с содержанием фитогормонов в конусе нарастания и узле кушения.

Апикальное доминирование предопределено гормонами. При его ослаблении формируется большее число побегов, при усилении — меньшее. Следует отметить, что эндогенные ауксины, гиббереллины и абсцизовая кислота усиливают апикальное доминирование, а эндогенные цитокинины, ССС (хлорхоллин-хлорид), этрел (2-хлорэтилфосфоновая кислота), ТИБК (2, 3, 5-тригидроксибензойная кислота) и ТМК (гидразид малеиновой кислоты) ослабляют его.

На кушение можно воздействовать, изменяя режим питания: недостаточная обеспеченность питательными веществами усиливает апикальное доминирование, повышенное их содержание — ослабляет, поскольку падает коррелятивная чувствительность растений.

Кушение поддается регулированию и с помощью экзогенно действующих физиологически активных веществ. Например, при опрыскивании посевов гибберелловой кислотой число побегов уменьшается, тогда как при применении ССС (ретацеля, ТУР), этефона (этрела, кампозана) и других ретардантов оно возрастает. На практике эти препараты можно использовать для обработки изреженных посевов, где их внесение способствует существенному приросту числа колосьев на единице площади.

Содержание фитогормонов в растениях определяется фазой развития, на которое существенно влияют температура и длина дня. Например, при высоких температурах озимая пшеница и рожь не заканчивают яровизацию, развитие их замедляется, растения постоянно кустятся и не переходят в генеративную фазу развития. При коротком дне развитие зерновых тормозится, апикальное доминирование ослабевает, растения сильнее и равномернее кустятся. Отсюда вытекает значение раннего посева яровых зерновых в условиях короткого дня.

Одновременно с активизацией пазушных почек под поверхностью почвы образуется узел кушения, представляющий собой группу бугорков — основы будущих стеблей, плотно размещенных в субапикальной меристеме (рис. 37).

Узел кушения — очень чувствительный орган растения, особенно у озимых культур, поскольку их перезимовка зависит в основном от температуры почвы в зоне узла кушения. Его повреждение морозом препятствует регенерации, так как непосредственно за узлом кушения расположены апикальная меристема



Рис. 37. Продольный разрез узла кушения и конуса нарастания основного стебля и первого бокового побега.

главного стебля и побегов — конусы нарастания, на которых формируются основные листья, а в их пазухах — следующие побеги. Из узла кушения вырастают придаточные корни, ткани узла содержат запасные вещества для регенерации. Таким образом, роль узла кушения в жизни растения очень велика; он не должен быть поврежден, и поэтому глубина его расположения в почве имеет существенное значение.

Глубина закладки узла кушения связана с особенностями роста coleoptile и меняется в зависимости от вида и сорта. Coleoptile прорастает через почву под влиянием света, проникающего до поверхностных ее слоев; на определенной глубине ингибирующие ростовые вещества останавливают рост, в этом

месте образуется узел кушения. Большое значение для данного процесса имеет предпосевная обработка: почва должна быть рыхлой на глубину посева. Кроме того, существенное влияние оказывает глубина заделки семян, так как при заглубленном посеве узел кушения формируется слишком низко. Зависимость между глубиной посева и глубиной закладки узла кушения регулируется вышеприведенными особенностями роста coleoptile. На глубину закладки узла кушения определенное влияние оказывает также срок посева, точнее температура от посева до определенного периода после всходов. Предпосевная обработка семян хлорхлоридом позволяет добиться более глубокой закладки узла кушения.

Как уже отмечалось, из узла кушения вырастают придаточные корни, которые играют важную роль в создании основной массы корневой системы зерновых культур. У ржи и овса эти корни образуются одновременно с побегами, у пшеницы и ячменя — несколько позже.

Формирование придаточных корней зависит от числа побегов. Опыты Пинтуса показали, у раннеспелых сортов при наличии в среднем 9,6 побега растение имело 72 придаточных корня, т. е. 7,5 корня на побег. У позднеспелых сортов образовалось 12,3 побега и 106 корней, т. е. на побег 8,6 корня. Однако по этому признаку существуют сортовые различия.

Побеги образуются до периода дифференциации основы колоса, точнее терминального колоска на конусе нарастания. Интенсивный рост придаточных корней отмечается в период от IV этапа органогенеза до колошения, когда происходит их максимальный прирост. Следовательно, число побегов в значительной мере зависит от длины периода до дифференциации, а число придаточных корней — от длины периода между IV этапом

органогенеза и колошением. Побеги 2-го порядка появляются из побегов 1-го порядка в фазу выхода в трубку главного стебля и первых побегов, особенно у позднеспелых сортов; они ухудшают освещенность посева, повышают склонность к полеганию и поражению болезнями листьев. В результате их появления в посевах возникает конкуренция между стеблями и усиливается конкуренция между растениями.

У раннеспелых сортов, как отмечает Пинтус, образование побегов прекращается уже в начале выхода в трубку в результате изменений, протекающих в растении при интенсивном росте главного стебля и первых двух побегов. Для этих сортов, однако, характерно дополнительное, или позднее, кушение, особенно при низких температурах и достаточном количестве осадков к концу фазы выхода в трубку и при колошении. Экспериментальные данные последних лет [209] показывают, что этот процесс связан с изменениями в активности фитогормонов, которые влияют на апикальное доминирование главного стебля и первых побегов. Аналогичные закономерности отмечены и в опытах с короткостебельными раннеспелыми сортами зерновых культур [133].

Главный стебель образует больше придаточных корней, чем побеги. Укоренение главного стебля, первого и второго побегов завершается в фазу колошения или сразу же после ее окончания. При этом рост корней и побегов, образовавшихся в более поздние сроки, часто задерживается из-за плохой обеспеченности питанием и они отмирают.

Условия, необходимые для кушения

Потенциальная способность зерновых культур образовывать боковые побеги очень велика и зависит от соотношения степени роста и развития. При торможении развития (т. е. когда переход от вегетативных к генеративным фазам затруднен) в благоприятных условиях на растении может образоваться до 60 побегов, но обычно формируется 10—20 побегов. Следовательно, на кушение положительно влияют факторы, сдерживающие развитие, т. е. дифференциацию конуса нарастания, и, кроме того, оптимальный режим питания, влажности и освещенности.

Из факторов, влияющих на развитие растений, необходимо отметить длину дня. Короткие осенние и весенние дни вызывают ослабление апикального доминирования главного стебля, меняют соотношение стимуляторов и ингибиторов, и в результате кушение длиннодневных зерновых усиливается.

Примерно такое же влияние на кушение оказывает и температура. В условиях ЧССР оптимальный интервал температур колеблется в пределах 8—15°С, причем для озимых зерновых благоприятны более низкие температуры, для яровых — более высокие. И в этом случае определенное значение имеют видовые и сортовые особенности.

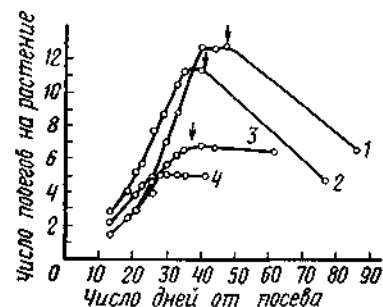


Рис. 38. Влияние температуры на кущение разных сортов яровой пшеницы [по Роусону, 1917]:

1 — сорт Мехико 120 (днем 15 °С, ночью 10 °С); 2 — то же, днем 21 °С, ночью 16 °С; 3 — сорт Габо (днем 15 °С, ночью 10 °С); 4 — то же, днем 21 °С, ночью 16 °С.

в соответствии с чем уменьшается число закладываемых побегов. Как показали исследования Роусона (рис. 38), при дневных температурах около 15 °С и ночных около 10 °С яровая пшеница формирует больше побегов, чем при температуре днем 21 °С и ночью 16 °С. Температура выше 20—25 °С вызывает в растениях разрушение ингибирующих веществ, и интенсивность кущения ослабевает.

Уже отмечалось, что торможение развития прошедших яровизацию озимых под воздействием низких температур приводит к удлинению периода кущения и в связи с этим к развитию большего числа побегов. Этим можно объяснить положительную роль ранних сроков посева в обеспечении максимального кущения.

Затормозить развитие зерновых можно с помощью экзогенного применения регуляторов роста. Например, обработка ретацелом (хлорхолинхлоридом) озимых зерновых в 3—7-й фазе по Фикесу замедляет органогенез конуса нарастания примерно на 1—1,5 этапа, что положительно влияет не только на кущение, но и на число колосков, цветков и зерен в колосе.

На практике это положение используют в том случае, когда посевы вышли из-под снега изреженными. В опытах Петра [121] положительные результаты дало ранневесеннее опрыскивание ССС в дозе 2 л/га растений, находящихся в 2—3-й фазе развития по Фикесу. Высокоэффективным было также совместное внесение ретацеля и жидких азотных удобрений (табл. 30).

Не менее результативно осеннее опрыскивание посевов ССС в дозе 2 л/га. Культуры, для которых характерно быстрое развитие с осени (например, озимый ячмень, некоторые сорта озимой пшеницы югославской и советской селекции), при про-

Опубликованные в литературе данные о влиянии температуры на кущение довольно противоречивы. Это связано, по-видимому, с тем, что она по-разному отражается на скорости развития растений (от которой зависит кущение) и на их росте (особенно росте побегов). Например, температура выше 15—20 °С тормозит прохождение зерновыми яровизации, а также переход к генеративным фазам развития, в результате закладывается большое число побегов. У яровых культур, не проходящих яровизацию, эта же температура ускоряет развитие, в соот-

30. Влияние ССС и азота на кустистость и урожай озимой пшеницы Грана [по 121]

Вариант опыта	Число растений на 1 м ² (весной)	Число продуктивных стеблей на растении	Повышение кустистости, %	Число колосков на 1 м ²	Масса 1000 зерен, г	Урожай зерна, т/га
N, 45 кг/га	238	1,54	111,6	361	46,4	3,46
N, 90 кг/га	259	1,62	118,0	383	46,3	3,40
ССС, 1,5 кг/га д. в.	240	1,71	124,0	394	46,3	3,55
ССС, 1,5 кг/га д. в. + N, 45 кг/га	236	1,84	133,0	427	46,0	3,69
Контроль	226	1,38	100,0	311	46,1	3,38

ведении такого мероприятия не только интенсивно кустились, но и хорошо зимовали [131].

На посевах ярового ячменя обработки смесями ССС и этефона вызвали усиление кустистости и увеличение общего числа колосков на единице площади, причем при стимулировании морфорегуляторами процесса кущения образовавшиеся побеги не отставали в развитии от главного стебля, большое их число выжило и стало продуктивным. Следует, однако, отметить, что применение ССС на пивоваренном ячмене в ЧССР запрещено.

Большое влияние на кущение зерновых культур оказывают условия минерального питания, особенно доступность азота. По данным опытов Савицкого [160], наибольшую кустистость обеспечивает внесение азотных удобрений или азота с фосфором (табл. 31).

Как показывают опыты Хейланда, в начале кущения решающее влияние оказывает азот, а в конце процесса для формирования продуктивных стеблей необходимы азот и фосфор. В этот период на обеспеченность растений азотом влияют степень его вымывания из почвы в течение зимы и условия высвобождения из почвенных запасов, предшественник, фаза развития растений и густота посева.

Для эффективного использования азота почвенных запасов необходимо достаточное количество почвенной влаги. Высокой кустистости можно ожидать, когда 20 % годовой суммы осадков выпадает осенью, в противном случае засуха существенно ограничит процесс кущения. В условиях

31. Влияние удобрений на кустистость зерновых культур [по 160]

Удобрение	Число побегов	%
O	7	100
N	19,3	273
P	3,5	50
K	5,6	80
NP	28,8	410
NK	13,3	190
PK	3,6	51,4
NPK	8,6	123

ЧССР после засушливой осени к весне почва накапливает достаточное количество влаги, и все же посевы развиваются лучше, если 20 % общей суммы осадков выпадает в период весенней регенерации до начала выхода в трубку. Опыты Славика [167] показали, что в мае недостаток осадков влияет на конечное число колосьев сильнее, чем в апреле, вызывая более значительную гибель побегов.

Следующим фактором, заметно влияющим на кустистость зерновых, является интенсивность освещения. По данным Шайде и Эллемана [164], при нормальном полном освещении растения давали пять побегов, при 50 %-ном — только три. Азотные удобрения нивелировали отрицательное влияние недостаточной освещенности на кустистость.

Чрезмерное число побегов в посевах — нежелательное явление. В загущенных посевах развивается конкуренция между стеблями, многие побеги отмирают, снижается количество остальных элементов урожайности и в конечном итоге хозяйственный урожай. Причиной загущения посевов являются ранний посев, чрезмерные нормы высева и избыток азота, внесенного в период весенней регенерации без учета тех обстоятельств, которые решают вопрос о сроках и дозах азотных удобрений. У яровых культур загущенные посевы формируются при высоких нормах высева и внесении разовой нормы азота перед посевом.

Регулировать густоту стояния растений в загущенных посевах механическими или химическими средствами довольно сложно. На средних и легких почвах густые посевы зерновых в фазе второго узла (7-я фаза по Фикесу) удавалось частично изредить боронованием участка тяжелыми боронами, получив высокий урожай. На тяжелых переувлажненных почвах этот прием оказался неэффективным и даже вредным. В литературе опубликованы данные о возможности химического изреживания загущенных посевов с помощью грамоксона в определенной концентрации или некоторых видов удобрений, которые отрицательно влияют на развитие молодых побегов. Однако применение химических средств для регулирования густоты посевов — очень рискованное мероприятие, требующее обстоятельной проверки в каждом конкретном случае.

В условиях ЧССР максимальные урожаи получают при оптимальной динамике процесса кущения, который имеет фазы прироста, максимального уровня и количественной редукции. Кроме оптимального исходного числа растений на единицу площади для каждого вида, сорта и экологических условий, существует также оптимальное число побегов (стеблей) на единицу площади, причем не все стебли продуктивны. Однако Пальфи и Десси в опытах установили, что хорошо развитые непродуктивные побеги переводят ассимиляты в стебли продуктивные, улучшая таким образом режим их питания и повышая продуктивность. Одновременно была отмечена положительная роль побегов в формировании корневой системы.

Динамика кущения

При ранних сроках посева формирование боковых стеблей у озимых зерновых начинается уже с осени. Образование одного или двух побегов в это время имеет большое значение для лучшего укоренения растений, их перезимовки и будущего урожая. Основное кущение происходит весной, как правило с середины марта до конца апреля, при максимуме в последней декаде апреля — первой декаде мая (рис. 39).

Кущение яровых зерновых обычно начинается в фазе 3—4-го листа (II этап органогенеза) и достигает максимума на V этапе, т. е. в середине мая.

Число побегов в период их максимального формирования зависит от видовых и сортовых особенностей культур. Именно в это время целесообразно оценивать способность к кущению отдельных сортов. Результаты оценки в сроки максимального образования побегов и при уборке выражаются коэффициентом продуктивного кущения и степенью выживаемости побегов.

Уменьшение числа побегов

После периода максимального кущения численность побегов начинает уменьшаться. Их отмирание обусловлено главным образом недостатком влаги и питательных веществ, дефицитом света в загущенных посевах, повреждением вредителями, а также другими, рассмотренными выше причинами. Быстрота отмирания зависит, помимо прочего, от фазы развития: вначале отмирают более молодые, позже образовавшиеся побеги. Однако раньше других отмирает побег, появившийся из колеоптиле, хотя он формируется на растении одним из первых.

Степень сокращения числа побегов зависит от сортовых особенностей (рис. 40), причем у сортов с высокой кустистостью они отмирают больше и быстрее. Например, в опытах Петра с соавт. [133] максимальная кустистость старого чешского сорта озимой пшеницы Хлумецка 12 достигала 5,78, а ко времени уборки на растении в среднем осталось 1,66 побега, т. е. 29 %. Сорт Безостая сформировал всего 2,83 побега, к уборке сохранилось 1,48, т. е. более 50 %. В среднем при густоте стояния 200 растений на 1 м² к 17 июня в опытах сохранился 51 % стеблей, к уборке — лишь 27 % продуктивных стеблей. В загущенных посевах (500 растений на 1 м²) из-за неблагоприятных погодных

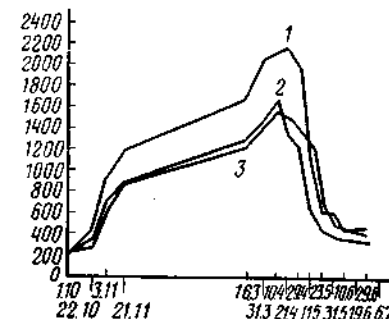


Рис. 39. Динамика кущения озимых зерновых [по Броуверу]. По оси ординат — число стеблей на 1 м²; по оси абсцисс — даты определения: 1 — ячмень; 2 — пшеница; 3 — рожь.

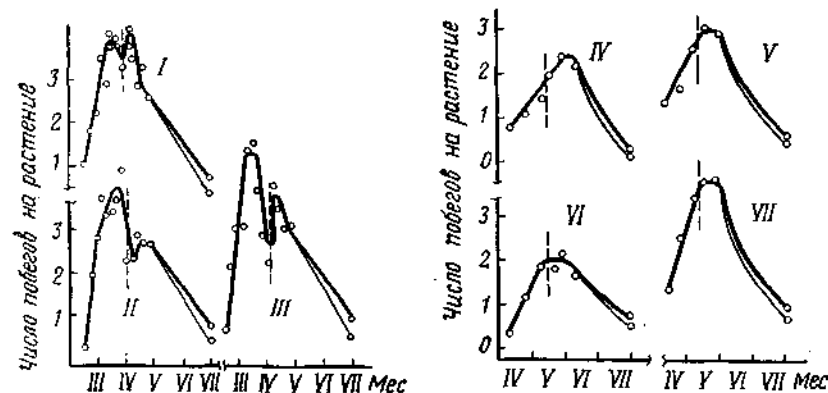


Рис. 40. Динамика кущения разных сортов пшеницы [по 133]. Слева — сорта Грана (I), Юбилей (II), Орlando (III). Справа — Ильичевка (IV), Мироновская 808 (V), Кавказ (VI), Зора (VII). Жирная линия — общее число побегов; тонкая — число продуктивных побегов; штрих — сроки подкормки азотом.

условий погибло 80 % побегов и к уборке осталось 20 %, в том числе лишь 10 % продуктивных. При уборке обнаружены также растения с крепкими и здоровыми, но неплодоносящими побегами, что было обусловлено внутривидовой конкуренцией.

Отмирание побегов в посевах — явление вполне закономерное, и его нельзя оценивать так же, как гибель растений. Однако чем позже начинается этот процесс, тем выше продуктивность данного сорта и посева.

При холодной погоде во второй половине мая и в июне отмирание побегов замедляется и в посевах остается больше продуктивных стеблей. Однако иногда такие условия вызывают дополнительное кущение, при котором формируются поздние или активизируются слаборазвитые побеги, образующие ко времени уборки колос с невызревшими зернами. Это происходит у ярового ячменя, особенно у сортов типа Диамант. В 1970—1971 гг. после обильных осадков в конце мая и в июне дополнительное кущение происходило и у озимой пшеницы, причем большую склонность к формированию поздних побегов имели короткостебельные сорта. Например, Безостая образовала 17,5 % поздних побегов, Кавказ — 11,1, а длинностебельные Мироновская 808 и Хлумецка 12 — лишь 3,9 и 2,5 %. По-видимому, формирование поздних побегов зависит при таких внешних условиях от изменения концентрации стимуляторов и ингибиторов в растениях. Для короткостебельных сортов в фазу выхода в трубку характерен повышенный уровень ингибиторов роста.

В результате постепенного побегообразования доля стеблей разных порядков в посеве меняется в течение вегетации. Опыты с 13 сортами озимой пшеницы в 1970/71 г. [133] показа-

32. Число побегов разного порядка (%) в посевах ярового ячменя в 1972 г. [по 125]

Норма высева, сорт	Глав- ный стебель	Побеги (по порядкам)						Непродук- тивные побеги	
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й		
300 семян на 1 м ² :									
Диамант	28,9	20,5	15,4	9,2	4,1	2,9	2,7	15,6	
Дворан	27,8	22,0	14,5	7,1	1,1	0,5	0,5	26,3	
Нюрнбергский	27,3	16,6	10,7	5,9	0,9	0,6	—	38,0	
500 семян на 1 м ² :									
Диамант	29,6	20,3	12,1	5,4	2,2	—	—	30,2	
Дворан	34,3	21,9	15,2	4,2	2,1	0,7	—	21,3	
Нюрнбергский	25,3	15,1	9,6	3,2	1,7	—	—	45,0	

ли, что в изреженном травостое (180—200 растений на 1 м²) главные стебли составляли к уборке 52,9 %, побеги первого порядка — 22, второго — 11,7, третьего — 4,4, четвертого — 0,6, пятого — 0,1 и дальнейших порядков — 8 %. Наибольшее число побегов (62 %) обнаружено у старого сорта Хлумецка 12. В опытах последующих лет и при высокой загущенности участие главных стеблей в посевах было более высоким — 71—72,6 %, побеги 1-го порядка составляли 25,3—21,7 %, 2-го — 3,7—5,7 %. Доля стеблей разных порядков в посевах различных сортов ярового ячменя указана в таблице 32.

Участие отдельных стеблей в формировании урожая имеет практическое значение. По данным опытов с различными сортами пшеницы, в изреженных посевах средняя доля главного стебля составляла 64,5 %, побегов 1-го порядка — 20,6, 2-го — 9,9 и остальных побегов — около 5 %. У сорта Кавказ главные стебли составляли 75 % травостоя, у старого сорта Хлумецка 12 — 46 %. Численность отдельных побегов при средней густоте стояния растений и урожай сортов пшеницы приведены в таблице 33.

Из приведенных данных видно, что урожай новых интенсивных сортов озимой пшеницы формируется в основном за счет главного стебля. До недавнего времени существовало мнение, что продуктивность озимых зерновых культур определяется главным образом побегами, а яровых зерновых — главными стеблями. Однако это положение относится лишь к старым сортам. Как показали исследования Петра, участие главных стеблей в создании урожая старого сорта озимой пшеницы Хлумецка 12 составило 46,0 %, а боковых побегов — 54 %. Урожай старейшего сорта ярового ячменя Нюрнбергский, наоборот, был получен за счет главных стеблей. В то же время новые сорта ярового ячменя типа Диамант формируют урожай в основном за счет побегов (рис. 41).

В посевах наиболее распространенных сортов яровой пшеницы Янус, Карола и Соло, по данным Беранека [12], основная

33. Количественное соотношение отдельных стеблей в посеве и их участие в формировании урожая [132]

Сорт	Год	Наличие продуктивных стеблей в посеве, %			Участие продуктивных стеблей в создании урожая, %			Число растений на 1 м ²	Число стеблей в начале выхода в трубку на 1 м ²	Число колосов при уборке на 1 м ²	Урожай, т/га
		главный стебель	боковые стебли		главный стебель	боковые стебли					
			пер-вый	вто-рой		пер-вый	вто-рой				
Ильичевка	1972	64,7	31,0	4,3	80,1	18,8	1,1	504	1542	748	7,04
	1973	80,7	19,3	—	92,0	8,0	—	648*	1768	644	4,98
Мироновская 808	1972	67,4	28,2	4,4	81,6	17,0	1,4	496	2147	724	5,84
	1973	65,1	24,5	10,4	80,5	16,1	3,7	527	1738	652	4,37
Кавказ	1972	74,4	25,6	—	90,4	9,6	—	624*	1572	704	7,30
	1973	75,4	22,7	1,9	81,3	18,7	0,1	626*	1485	616	5,42
Зора	1972	63,6	27,8	8,6	74,6	21,0	4,4	476	2225	648	6,83
	1973	60,0	25,2	14,8	74,4	21,7	3,9	554	1588	548	5,76
Грана	1972	76,3	20,6	3,1	88,6	11,0	0,4	628*	3197	776	7,42
	1973	73,5	22,5	4,0	83,8	14,9	1,3	514	1909	604	6,48
Юбиляр	1972	72,7	21,7	5,6	85,2	12,8	2,0	508	2340	644	5,76
	1973	72,3	20,0	7,7	82,4	15,0	2,6	534	1654	520	5,40
Орlando	1972	78,0	22,0	—	90,7	9,3	—	468	2641	508	6,15
	1973	81,2	18,0	0,8	88,5	11,3	0,2	528	1858	532	4,51

* Норма высева 600 всхожих семян на 1 м² (у остальных сортов 500 семян/м²).

масса травостоя представлена главными стеблями (37—57 %), боковые побеги составляют 43—63 %, урожай зерна формируется за счет главных стеблей на 55—75 %. При более высоких нормах высева доля главных стеблей возрастает, а при увеличении норм азота снижается, так как удобрения способствуют росту продуктивных боковых побегов.

Одна из основных причин более высокой продуктивности колоса главного стебля в сравнении с остальными продуктивными побегами заключается в следующем: сильные, но непродуктивные стебли передают свои ассимилянты главному стеблю и другим продуктивным побегам. Этим объясняется тот факт, что участие главного стебля в создании урожая больше, чем его доля в посеве.

Подробный анализ продуктивности колосов отдельных стеблей на растении [133] показал наибольшее число колосков на главном стебле, у боковых побегов оно немного снижается. То же относится и к числу цветков, хотя на боковых побегах оно уменьшалось сильнее (рис. 42). Существенную роль при этом играют сортовые особенности: у новых сортов это снижение идет более резко, у старых (Кавказ и Хлумеца 12) — слабее.

Различия в массе 1000 зерен, полученных с главного стебля и побегов 1-го порядка, в принципе незначительны. Более резкое снижение этого показателя происходит у последующих (3-го и 4-го порядка) побегов (рис. 43). Аналогичные законо-

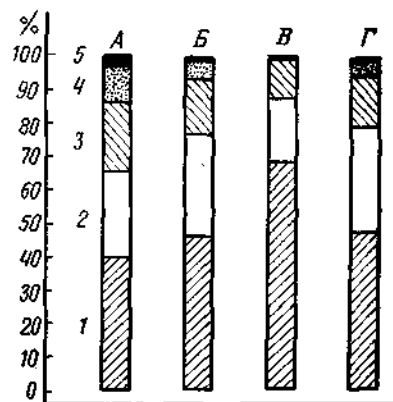


Рис. 41. Участие главного стебля и боковых побегов в формировании урожая разных сортов ячменя в 1970 г. [по Петру]:

А — Диама́нт; Б — Янтарь; В — Нюрнбергский; Г — Дворан; 1 — главный стебель; 2, 3, 4, 5 — побеги первого — четвертого порядка соответственно.

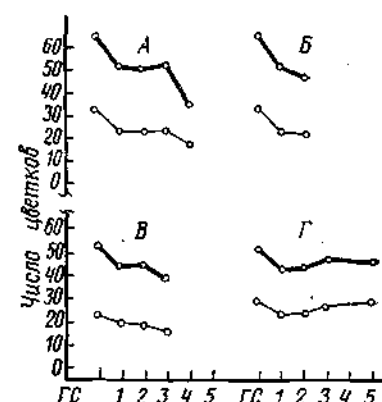


Рис. 42. Число цветков на главном стебле и боковых побегах сортов Безостая (А), Кавказ (Б), Мироновская 808 (В), Хлумеца 12 (Г) [по 132]:

ГС — главный стебель; 1, 2, 3, 4, 5 — побеги 1-5-го порядка соответственно.

мерности найдены и по выравненности зерна. В конечном итоге по всем показателям продуктивности колоса заметна тенденция к их снижению у заложенных в более поздние сроки побегов по отношению к главному стеблю, причем здесь проявляются определенные сортовые особенности.

Урожай зерна чехословацких сортов ярового пивоваренного ячменя формируется в основном

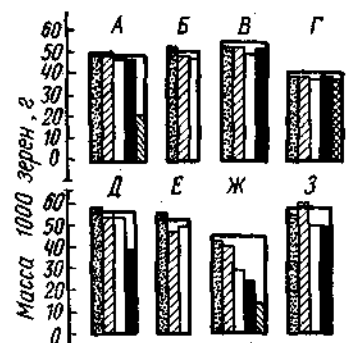


Рис. 43. Масса 1000 зерен главного стебля и боковых побегов у разных сортов озимой пшеницы [по 132]:

А — Безостая; Б — Кавказ; В — Мироновская 808; Г — Хлумеца 12; Д — Ива; Е — Кошутска; Ж — новый гибрид 142; З — новый гибрид 138.

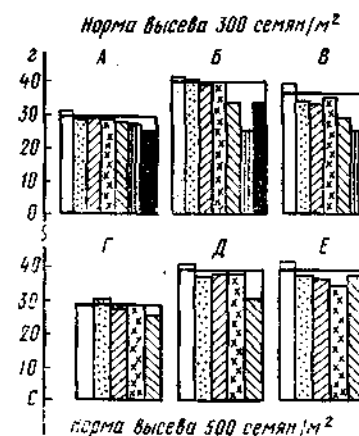


Рис. 44. Масса 1000 зерен в колосе главного стебля и боковых побегов ярового ячменя при разной норме высева (данные 1972 г.): А, Г — Диама́нт; Б, Д — Дворан; В, Е — Нюрнбергский.

Этап	Срок определения														
	4.05			10.05			18.05			27.05			3.06		
	Б	М	Х	Б	М	Х	Б	М	Х	Б	М	Х	Б	М	Х
I															
II	2	—	5	—	—	7	—	1	3						
III	2	7	27	9	7	23	—	1	7						
IV	10	6	18	6	10	18	9	7	19						
Va	15	10	23	8	15	6	—	8	9						
Vб	15	37	26	18	11	27	3	14	2				4	—	—
VI	48	40	1	29	36	19	9	4	2	6			3	—	—
VII	8	—	—	30	21	—	79	65	2	19	26	100	—	—	4
Колошение									58	73	74	—	25	63	96
Цветение									2	—	—	—	68	37	—

Примечание. Б — Безостая; М — Мироновская 808; Х — Хлумецка 12.

за счет боковых побегов. Число зерен на главном стебле обычно существенно выше, чем на боковых побегах, однако масса 1000 зерен колоса главного стебля и боковых побегов первых трех, а иногда и четырех порядков примерно одинакова (рис. 44). В 1972 г. этот показатель был высоким даже у последующих побегов. Содержание азота в сухом веществе зерна главного стебля несколько ниже, чем в боковых побегах.

Следует, однако, отметить, что у старого (с 1832 г.) сорта ячменя Нюрнбергский наблюдается более существенное снижение всех показателей продуктивности боковых побегов по сравнению с главным стеблем.

Продуктивность отдельных стеблей на растении зависит от условий в травостое в период образования колосков, цветков и зерновок [121]. Кроме того, она связана с разницей в развитии побегов, обусловленной постепенным образованием и длиной периода формирования отдельных компонентов продуктивности колоса (табл. 34). Установлено, что у побегов, заложенных позднее, период формирования колосков и цветков идет более быстро, и в результате образуется меньшее их число. Наконец, на массе зерновок отражается более короткий срок созревания и меньшая листовая поверхность поздних побегов.

Основа дифференциации побегов на продуктивные и непродуктивные до настоящего времени неясна. Можно лишь предположить, что, помимо всего прочего, этот процесс зависит от массы сухого вещества, накопленного побегом, и особенно от степени развития — дифференциации конуса нарастания. Те побеги, которые при полной дифференциации основания колоса главного стебля (окончание дифференциации терминального колоска) в своем развитии не достигли IV этапа органогенеза, отмирают раньше других. Под влиянием постепенного прироста числа побегов в посевах возникает определенная разнородность

34. Количество (%) растений озимой пшеницы, находящихся на различных этапах органогенеза конуса нарастания

Этап	Срок определения											
	23.02			15.04			22.04			29.04		
	Б	М	Х	Б	М	Х	Б	М	Х	Б	М	Х
I												
II	100	25	100	50	—	—	10	10	15	—	—	1
III	—	75	—	—	50	100	24	22	18	1	—	18
IV				50	50	—	31	54	46	11	30	28
Va							14	9	1	15	12	18
Vb							17	—	—	31	19	2
VI							4	—	—	30	26	—
VII												
Колошение												
Цветение												

в их развитии, которая, однако, в течение вегетации выравнивается (см. табл. 34). В наибольшей мере она проявляется в период от II до VI этапа органогенеза. Именно разнородностью в развитии можно объяснить появление различных ненормально развитых растений после обработки посевов некоторыми гербицидами или регуляторами роста (МСПА, 2,4-Д и др.). Эти препараты, примененные в соответствующие для большинства стеблей сроки, повреждают те стебли, которые находятся на другом этапе органогенеза.

Следующей причиной образования продуктивных и непродуктивных побегов является, по-видимому, масса сухого вещества побега. Между этим показателем и урожаем зерна на побеге существует прямая зависимость. По данным Роусона, коэффициент корреляции между ними составляет +0,94. Основные регуляторы этого явления — гормональные изменения в растении, синтез ростовых веществ, их содержание и активность в отдельных побегах. Кроме указанных внутренних причин, существуют и причины внешние, в основном конкуренция за свет, питательные вещества, влагу, что в конечном итоге связано с густотой стояния растений.

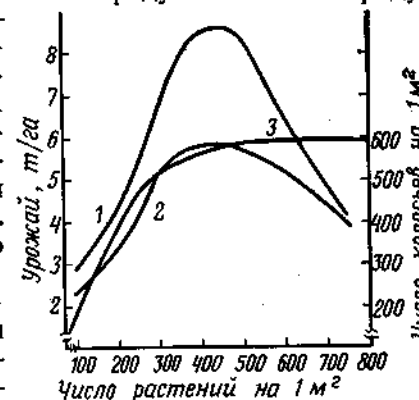


Рис. 45. Зависимость между урожаем пшеницы и числом растений и колосов на 1 м² [По Гнилице]:

1 — кривая средних урожаев сорта Мироновская 808; 2 — средние максимальные урожаи различных сортов пшеницы; 3 — среднее число колосов у Мироновской 808.

В фазу выхода в трубку посевы высокопродуктивных культур должны иметь оптимальное число сильных стеблей; ориентировочные данные для разных культур приведены в таблицах 35 и 36.

35. Ориентировочные показатели густоты стояния растений в посевах озимой пшеницы в фазу выхода в трубку [131]

Травостой	Число сильных стеблей на 1 м ²	Травостой	Число сильных стеблей на 1 м ²
Загущенный	>1600	Изреженный	700—1100
Средний	1100—1600	Сильно изреженный	<700

36. Ориентировочные показатели густоты стояния ярового ячменя (фаза выхода в трубку в разных условиях возделывания) [131]

Травостой	Производственная область		
	кукурузная	свекловичная	картофельная
	сильнокустящиеся сорта		
Загущенный	>1700	>1900	>1900
Средний	1200—1700	1300—1900	1300—1900
Изреженный	800—1200	900—1300	1000—1300
Сильно изреженный	<800	<900	<1000

Продолжение

Травостой	Производственная область		
	кукурузная	свекловичная	картофельная
	среднекустящиеся сорта		
Загущенный	>1500	>1700	>1800
Средний	1000—1500	1200—1300	1300—1800
Изреженный	800—1000	900—1200	1000—1300
Сильно изреженный	<800	<900	<1300

На рисунке 45 графически изображена зависимость между числом растений и колосьев на 1 м² и урожаем зерна озимой пшеницы, установленная по результатам многочисленных опытов и на основе коэффициента корреляции структуры посева.

ФОРМИРОВАНИЕ И РЕДУКЦИЯ ЭЛЕМЕНТОВ ПРОДУКТИВНОСТИ КОЛОСА

Формирование второго элемента урожайности — числа зерен в колосе происходит после перехода растений от вегетативного развития к генеративному. Этот переход характеризуется

качественными различиями между клетками, тканями и органами растений и называется дифференциацией. Он определяется внешними условиями, специфическими для каждого вида и сорта, следовательно, это индивидуальное развитие растения.

Среди факторов внешней среды основное влияние на развитие растений оказывают температура и длина дня. Отзывчивость растений на эти два фактора тщательно изучалась до настоящего времени.

Когда мы говорим о яровизации, фотопериодической реакции, реакции на интенсивность и качество освещения, количестве и качестве питательных веществ, то при этом подразумеваются не точно ограниченные фазы или периоды, а реакции приспособления, которые обеспечивают регулирование скорости развития и формирование цветков и плодов. Именно потому, что эти реакции зависят от степени приспособленности растений к условиям, в которых они находились в течение филогенеза, их нельзя рассматривать относительно ко всем растениям.

Зерновые в своем филогенетическом развитии приспособились к климатическим условиям ЧССР, что позволяет возделывать их как озимые и яровые культуры.

Для озимых зерновых характерна генетически закрепленная потребность в низких температурах в начальных фазах вегетации, получившая название яровизации. Это период, в течение которого растения под действием низких температур приобретают способность формировать вегетативные органы. Требования наиболее распространенных в ЧССР сортов зерновых культур к условиям яровизации приведены в таблице 37.

В соответствии с реакцией на длину дня произрастающие в ЧССР зерновые относятся к растениям длинного дня; это значит, что для формирования генеративных органов или ускоре-

37. Сроки яровизации* озимых пшеницы, ржи и ячменя [Петр, 1964, 1970; Балкова, 1973]

Сорт	Продолжительность яровизации		
	при длинном дне	при коротком дне	при круглосуточном освещении
Озимая пшеница:			
Мироновская 808	42—49	Не выколо-силась	63
Юбилейная	42	49	—
Кавказ	35	63	—
Юблярь	42	Не выколо-силась	63—70
Позднеспелые сорта ГДР	50—60		—
Югославские сорта	28—35	42	42
Озимый ячмень	22—24	—	—
Озимая рожь	~45—50	—	—

* Минимальная длина воздействия низких температур в днях, которая способствовала выколашиванию растений.

Продолжительность фотопериодической реакции, дни	Реакция на короткий день	Критическая длина дня, ч*	Культуры, сорта
>40 (от всходов без яровизации)	Очень сильная; развитие при коротком дне существенно замедляется	14	Чешские двуручки
30—40 (от всходов без яровизации)	Сильная; при коротком дне развитие замедляется	14	Чешские полуозимые сорта, Хлумецка 12
30—40	Средняя	13	Западно-европейские сорта Юбилей, Грана; Мирововская 808
~30—35	Слабая	13	Советские раннеспелые сорта Юбилейная, Кавказ
~25—35	Очень слабая	12—13	Югославские сорта
25—32	Очень слабая	13	Озимый ячмень
30—40	Средняя	13	Озимая рожь
20	Очень слабая	12	Яровые зерновые, кроме ячменя Диамант
20—25	Средняя	12	Яровой ячмень Диамант

* Минимальная длина дня, при которой возможны колошение и индукция цветения.

ния дифференциации им требуется 12—16-часовой день. Следует отметить, однако, некоторые различия, связанные с происхождением сортов: северным сортам необходим более длинный день, южно-европейские могут развиваться и при коротком. Результаты опытов с различными зерновыми культурами [118, 119] показали, что многие из них по продолжительности фотопериодической реакции и чувствительности к короткому дню ориентировочно можно разделить на соответствующие группы (табл. 38).

Из приведенных выше данных вытекает, что озимость сортов пшеницы зависит, помимо генетической основы, от скорости осеннего развития под длительным воздействием пониженных температур и определенной освещенности в период яровизации, а также от ослабленного развития в условиях короткого осеннего дня или же от взаимодействия этих факторов. Для хорошей перезимовки необходимо, чтобы растения до прихода зимы вступили в III этап органогенеза, иначе они замерзнут, что часто происходит с главными стеблями озимого ячменя. После благоприятной осени, в течение которой растения ускоренно развиваются, хорошие результаты дает торможение роста опрыскиванием посевов некоторыми ингибиторами, например ССС; его применение особенно целесообразно на озимом рапсе и озимых зерновых.

Корреляции между развитием растений и формированием элементов урожайности

Температура и длина дня оказывают влияние на скорость дифференциации основных элементов урожайности. Установлено, что медленное течение вегетационного периода приводит к активизации кущения и при хороших условиях роста к формированию большего числа колосьев. Эти процессы тормозятся как низкими температурами, так и коротким днем. Сорта с удлиненным периодом яровизации обладают большей энергией кущения.

Сорта, чувствительные к короткому дню или имеющие продолжительный интервал фотопериодической чувствительности, также активно кустятся и часто формируют колосья с большим числом колосков и цветков. Внутренний механизм этих явлений зависит от активности гиббереллинов, концентрации ингибиторов и других физиологически активных веществ.

Показателем скорости развития растений служит дифференциация конуса нарастания, в котором локализованы все изменения в развитии растения. В процессе развития на конусе нарастания постепенно и постоянно образуются новые органы, развитие которых можно наблюдать и регистрировать. Формирование каждого органа проходит этапами, которые в отличие от фаз развития растений в целом были названы этапами органогенеза.

По Куперман, каждый из 12 таких этапов характеризуется определенными требованиями к комплексу внешних условий, а также формированием определенных морфологически тождественных органов, выполняющих одноименные функции в растительном организме.

Ниже приведена характеристика первых семи этапов органогенеза по Куперман, так как остальные можно определять по макрофенологической шкале Фикеса.

I. Формирование первичного конуса нарастания стебля. В этот период он представляет собой почти плоский недифференцированный бугорок с широким основанием, его размер ~0,3—0,6 мм, иногда больше. У основания конуса нарастания видны первые листья, нижние части которых еще свернуты в трубку. Растения могут находиться на разных фазах развития, от прорастания семян до кущения.

II. Конус нарастания удлиняется, его размеры достигают 0,5—0,8 мм. Начинают дифференцироваться зачаточные узлы и междоузлия стебля, зачатки влагалищ листьев. В пазухе каждого листа формируется новый конус нарастания — основа будущих побегов.

III. Вытягивание и рост в длину верхней части конуса нарастания и дифференциация нижней его части на отдельные сегменты; одновременно формируются листовые бугорки. Для пшеницы характерно большое количество листовых бугорков, конус нарастания представляет собой основу будущего колоса. Его длина может колебаться от 0,7 до 1,5 мм. От условий протекания этого периода и от остальных факторов роста (питание, влага, температура) зависит длина будущего колоса.

IV. Начало формирования органов плодоношения — колосковых бугорков. Конус нарастания становится плоским и начинает принимать форму будущего колоса. В зависимости от наследственности сорта, условий роста и

развития формируется определенное количество колосков. Удлиняются и отделяются друг от друга бугорки, сгруппированные под конусом нарастания, — это начало фазы выхода в трубку. IV этап — переходный от вегетативного к генеративному периоду развития растений.

V. Начало формирования цветков и закладка колосовых чешуй в колосках. Этот этап довольно длителен, поэтому его подразделяют на следующие подэтапы:

Va — процесс усиленной дифференциации покровных органов. В нижней части колоскового бугорка формируются два полувалика, из которых образуются широкие чашеобразные основания колосковых чешуй;

Vб — дальнейшая дифференциация колоскового бугорка у пшеницы на четыре и больше полушарообразных образования (основания отдельных цветков). Валики, расположенные под основаниями будущих цветков, дают начало покровным компонентам цветка — цветочным чешуям и пленкам. В данный период формируется важный фактор структуры урожая — число зерен;

Vв — образование основы пыльников и пестиков, начало формирования их спорогенной ткани.

VI. Дальнейшая дифференциация пыльников и пестиков, образование покровных компонентов колосков и цветков. На этом этапе идет интенсивный рост растений.

VII. Заканчивается формирование пыльников и пестиков. Удлиняются тычинки, интенсивно растут колосковые и цветочные чешуи, остевидные образования у безостых форм пшеницы и ости у остистых разновидностей. На этом этапе в основном заканчиваются все скрытые процессы органогенеза, протекающие во влагалище последнего листа.

Дальнейшие этапы органогенеза можно характеризовать фенологическими фазами: VIII этап соответствует фазе колошения, IX — фазе цветения, X — формированию зерновки, XI — молочной спелости, XII — восковой и полной спелости.

Описание макрофенологических фаз по шкале Фикеса (рис. 46):

- 0 — фаза всходов (появление coleoptиле на поверхности почвы);
- 1 — фаза первых листьев (появление новых листьев отмечается цифрой, следующей за номером фазы; например, при наличии трех листьев фаза записывается как 1.3);
- 2 — фаза начала кущения (появление первого побега длиной от 0,5 до 1 см из влагалища листьев);
- 3 — фаза полного кущения (приземные листья скручиваются и вместе с несколькими побегами, число которых фиксируется следующей цифрой, например 3.1, образуют характерную форму роста — габитус: ползучий, полустоячий, стоячий);
- 4 — фаза начала удлинения влагалища листьев (влагалища и побеги удлиняются, растения начинают выпрямляться);
- 5 — фаза быстрого удлинения и выпрямления (влагалища листьев — ложный стебель — удлиняются, растения выпрямляются);
- 6 — фаза появления первого узла (на нижней части главного стебля заметен первый узел);
- 7 — фаза образования второго узла (четко заметен второй узел главного стебля);
- 8 — фаза появления последнего листа (скрученный последний лист выпирает из влагалища предыдущего листа, влагалище верхнего листа начинает набухать; о том, что это последний лист, можно убедиться, надорвав влагалище верхнего листа);
- 9 — фаза появления язычка последнего листа;
- 10 — фаза набухания влагалища последнего листа;
- 10.1 — фаза начала колошения (влагалище верхнего листа лопается, появляются колос или ости колоса);
- 10.2 — фаза выхода $\frac{1}{4}$ колоса из листовой обертки;

- 10.3 — фаза выхода $\frac{1}{2}$ колоса;
- 10.4 — фаза выхода $\frac{3}{4}$ колоса;
- 10.5 — фаза полного выхода колоса из листовой обертки;
- 10.5.1 — фаза начала цветения (появление пыльников в средней части колоса у пшеницы и ржи);
- 10.5.2 — фаза полного цветения в верхней части колоса (появление пыльников в верхней части колоса);
- 10.5.3 — фаза полного цветения нижней части колоса (появление пыльников в нижней части колоса);
- 10.5.4 — фаза завершения цветения и начало формирования зерна (в колосе остается лишь несколько засохших пыльников, в средней его части формируются зерновки размером примерно $\frac{1}{2}$ нормального);
- 11.1 — фаза молочной спелости (нижние листья желтеют, нижняя часть стебля и узлы остаются зелеными, сочными, колос и зерновки имеют зеленую окраску; содержимое зерновки молочной консистенции);
- 11.2 — фаза восковой спелости (листья засыхают, но узлы продолжают оставаться зелеными, полова желтая, иногда слегка зеленая; зерно приобретает типичную окраску, мягкую полужидкую консистенцию, при разминании между пальцами напоминает восковой шарик);
- 11.3 — фаза желтой спелости (листья и стебли желтеют, узлы темнеют, нижние начинают засыхать; колос и зерно приобретают типичную для сорта окраску; при надавливании ногтем на зерновку остается вмятина; окончание фазы можно точно установить методом окрашивания эозином или эриоглюцином);
- 11.4 — фаза полной спелости (все части растения отмерли, зерно имеет типичную окраску, блестит, трудно ломается, узлы стебля твердые и засохшие).

Наступление фазы регистрируется в том случае, когда 50—75 % растений достигло данной ступени развития. Оценивать необходимо большое количество растений (не менее 30), отбирая их с различных мест исследуемого посева.

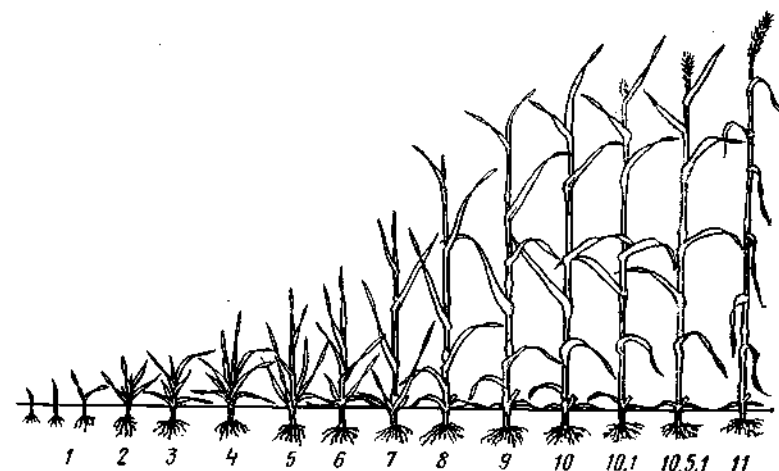


Рис. 46. Макрофенологическая шкала развития зерновых по Фикесу.

Уточненная макрофенологическая шкала развития зерновых
и международное обозначение ее фаз в сравнении со шкалой Фикеса
и микрофенологической шкалой по Куперман [Петр]

Фаза роста и развития	Шкала				Этапы органогенеза конуса нарастания	
	по Фике- су	применяемая		по новому между- народно- му обоз- начению	озимая пшеница	яровой ячмень
		в ГДР	в ФРГ			
1	2	3	4	5	6	7
Прорастание						
Сухая зерновка				00		
Набухшая зерновка				03		
Появление первичного корешка				05		
Появление coleoptile				07		
Всходы						
Появление coleoptile на поверхности почвы (1-й лист свернут вну- три)	1	1	A	10	I	I
Первые листья						
Фаза 1-го листа (2-й лист вырастает из вла- галища 1-го листа)	1.1		B	11	I	I
Фаза 2-го листа, начи- нает расти 3-й лист	1.2		C	12	I	II
Фаза 3-го листа, начи- нает расти 4-й лист	1.3		D	13	I	II
Фаза 4-го и последую- щих листьев	1.4—1.9			14—19	I	
Кущение						
Растение не кустится, боковой побег нахо- дится внутри влагали- ща листа				20	I	II
Начало кущения, разви- ты главный и 1-й бо- ковой стебли	2	2	E	21	I—II	III
Полное кущение, глав- ный и пять заметных боковых стеблей	3	3	F	25	II	III—IV
Конец кущения: развит главный стебель, 9 и более боковых стеб- лей, образуется лож- ный стебель без узла	4	4	G	29	III—IV	IV
Выход в трубку						
Начало выхода в труб- ку, главный и боковые стебли выпрямляются	5	5	H	30	IV	IV—Va
1-й узел на главном стебле (находится над поверхностью почвы, его можно нащупать)	6	6	I	31	Va	Vb—VI

Продолжение

Фаза роста и развития	Шкала				Этапы органогенеза конуса нарастания	
	по Фике- су	применяемая		по новому между- народно- му обоз- начению	озимая пшеница	яровой ячмень
		в ГДР	в ФРГ			
1	2	3	4	5	6	7
Заметен 2-й узел	7	7	J	32	Vb—VI	VI—VII
Заметен 3—6-й узел				33—36		
Появление последнего листа из влагалища	8	8	K	37	VI—VII	VII
Появление язычка по- следнего листа	9	9	L	39	VII	VII
Набухание листового влагалища						
Начало набухания вла- галища верхнего листа	10	10		43		
Влагалище набухло	10.1	10	M	45	VII	VII
Влагалище лопается				47		
Из влагалища появляю- тся ости	10.1	11		49		
Колошение						
Начало колошения, ви- ден первый колосок	10.2	12	N	51	VIII	VIII
Видна 1/4 колоса	10.2	12		53		
Видна 1/2 колоса	10.3	13		55		
Видны 3/4 колоса	10.4	14		57		
Виден целый колос	10.5	15	O	59		IX
Цветение						
Начало цветения, в се- редине колоса появля- ются первые пыльники	10.5.1		P	61	IX	
Полное цветение, боль- шинство колосков имеют зрелые пыль- ники	10.5.2	16	Q	65	IX	
Конец цветения, боль- шинство колосков от- цвело, в колосе оста- ются единичные за- сохшие пыльники	10.5.3	17		69		
Созревание						
Формирование зернов- ки; первые зерновки достигли конечного размера, имеют вода- нистое содержимое	10.5.4	17	R	71	X	X
Молочная спелость						
Ранняя молочная спе- лость				73		

Фаза роста и развития	Шкала				Этапы органогенеза конуса нарастания	
	по Фикс-су	применяемая		по новому между-народно-му обозначению	озимая пшеница	яровой ячмень
		в ГДР	в ФРГ			
1	2	3	4	5	6	7
Средняя молочная спелость, все зерновки достигли конечного размера, имеют молочное содержимое	11.1		S	75	XI	XI
Поздняя молочная спелость				77		
Восковая спелость						
Ранняя восковая спелость				83		
Восковая спелость: содержимое зерновки мягкое, при раскатынии между пальцами образуется шарик	11.2	18	T	85		
Желтая спелость						
Содержимое зерновки упругое, при нажатии ногтем образуется вмятина, зерновку можно сломать	11.3	19	U—V	87		
Полная спелость						
Зерновка твердая, растение полностью засохло	11.4	20	V	91	XII	XII
Мертвая спелость		21	W	92		
Переспелость				94		
Фаза покоя				95		
Жизнеспособные зерновки прорастают на 50 %				96		
Потеря фазы покоя				97		
Возникновение вторичной фазы покоя зерновок				98		
Потеря вторичной фазы покоя зерновок				99		

Формирование колосков, цветков и зерен в колосе

Формирование генеративных органов — колоса или метелки — следует за процессом оплодотворения и завязывания зерна. Это решающий этап в развитии растений, от которого в значительной степени зависит будущий урожай.

Колосковые бугорки, по данным Куперман [91], начинают закладываться на IV этапе органогенеза. Однако Саидлова в своих исследованиях обнаружила начало образования колосковых бугорков уже на III этапе. При наступлении IV этапа органогенеза узлы, находившиеся под конусом нарастания, начинают удаляться от него, что указывает на начало фазы выхода в трубку и переход от вегетационного к генеративному периоду. Заложение колосков начинается в нижней части средней трети колоса и передвигается к его основанию и верхушке. У пшеницы их фомирование останавливается после заложения терминального (верхушечного) колоска, который морфологически отличается от остальных. Образование колосков ячменя протекает так же, как и у пшеницы, за исключением того, что соцветие не заканчивается верхушечным колоском. Его отсутствие не играет существенной роли, так как заложение заканчивается обычно ко времени появления цветковых бугорков. В метелке овса заложение колосков тоже не регулируется верхушечным колоском, несмотря на то, что каждая веточка различного порядка заканчивается терминальным колоском. Оно начинается с конца веточки и постепенно передвигается к ее основанию, дифференциация длится дольше, чем у пшеницы или ячменя, и закладывается большее число колосков.

Число заложённых и развитых колосков обусловлено генетическими и негенетическими факторами. Оно существенно зависит от внешних условий в течение II—III этапа органогенеза. Особенно важную роль играют факторы, которые в этот период тормозят развитие, т. е. дифференциацию конуса нарастания. Петр [125] установил у озимой пшеницы достоверную положительную зависимость ($r = +0,91$) числа колосков от продолжительности II—III этапа органогенеза. Между длиной III этапа и числом колосков коэффициент корреляции составил $+0,75$. Однако зависимости между продолжительностью указанных этапов и длиной колоса при уборке не были достоверными. Фотопериодические опыты показали, что для увеличения длины колоса, по-видимому, необходимо более интенсивное торможение роста, например под влиянием короткого дня [125]. Кроме того, путем ингибирования развития на определенном этапе органогенеза удалось получить сильноветвистый колос озимого ячменя [127] (рис. 47).

Аналогичные закономерности установлены и у ярового ячменя (табл. 39), где коэффициент корреляции между продолжительностью III этапа органогенеза (до его максимального уровня) и числом колосков до начала их редукции был высокостойким ($+0,98$) [127].

У пшеницы и ячменя заложение колосков и цветков происходит во второй половине апреля и особенно в мае. Поэтому достаточное количество влаги, питательных веществ и относительно низкая температура способствуют более интенсивному формированию элементов продуктивности колоса, и этим объ-

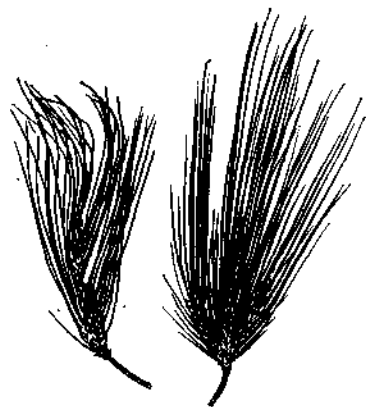


Рис. 47. Ветвистые колосья озимого ячменя [по 127].

ясняется известная пословица «май холодный — год хлебобородный».

Своевременная подкормка азотом удлиняет сроки прохождения решающих этапов органогенеза, если ее проводят перед наступлением II—III этапа, увеличивается число колосков, цветков и зерен в колосе.

Погодные условия при прохождении зерновыми культурами отдельных этапов органогенеза также оказывают влияние на урожай. На рисунке 48 показаны макро- и микрофенологические спектры озимой ржи, где отчетливо видны сдвиги в наступ-

лении и длине отдельных этапов органогенеза под влиянием различных метеорологических условий. Поэтому на практике необходимо следить за ростом и развитием посевов, чтобы, установив критические для формирования элементов продуктивности сроки, точно и своевременно проводить соответствующие агрохимические или агротехнические мероприятия.

На IV и V этапах органогенеза формируется максимальное количество колосков. Редукция уже заложенных колосков начинается в конце VI и продолжается в течение VII этапа органогенеза. Следовательно, конечное их число определяется разницей между числом заложенных и затем редуцированных колосков.

39. Формирование и редукция колосков у ярового ячменя [125]

Сорт	Максимальное число заложённых колосков	Редуцированное число колосков	% редуциции	Анализ после уборки урожая		
				общее число колосков	число пустых колосков	число зерен в колосе
1968 г.						
Валтички	31,3	24,0	22,3	25,4	3,7	22,6
Бранишовски	31,0	24,0	22,6	23,3	3,2	21,7
Диамант	32,2	23,2	28,0	25,5	3,5	23,3
Янтарь	31,7	23,2	26,8	24,7	3,4	23,2
В среднем	31,5	23,6	24,9	24,5	3,4	22,7
1969 г.						
Валтички	35,2	22,2	36,9	25,87	2,53	21,2
Бранишовски	38,4	22,5	41,4	23,93	2,43	20,4
Диамант	37,5	20,0	46,7	25,57	2,47	22,9
Янтарь	34,8	20,7	40,5	23,60	3,03	21,6
В среднем	36,5	21,3	41,4	24,74	2,62	21,53

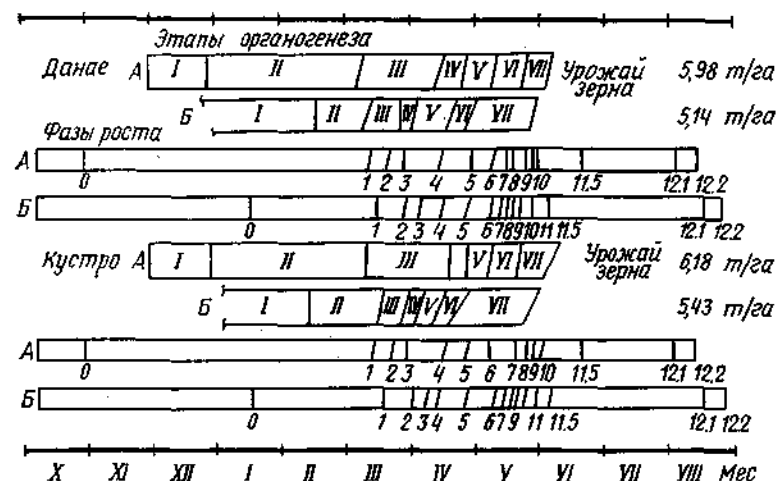


Рис. 48. Микро- и макрофенологические спектры сортов озимой ржи Даная и Кустро, выращенных на сортоучастке Красне Удоль в 1972/73 (А) и 1973/74 (Б) гг. [по Ходану 1975].

Куперман с сотр. [91], Петр [125] и Натрова [107], подробно изучив закономерности снижения числа колосков в колосе главных стеблей яровой и озимой пшеницы, пришли к выводу о редуцировании 1—3 колосков.

Следующим существенным элементом, оказывающим влияние на озерненность колоса, является число заложенных и развитых цветков в колоске и в целом колосе. Заложение цветочных бугорков и развитие цветков происходит на V и VI этапах органогенеза, начинаясь в нижней части средней трети колоса и продолжаясь по направлению к его верхушке и основанию примерно так же, как заложение и формирование колосковых бугорков. В отдельных колосках пшеницы одновременно с заложением новых дифференцируются ранее заложенные цветки. Основы первых трех цветков появляются в течение трех дней, основы четвертого — в течение следующих 2—3 дней. Интервал между заложением последующих цветков удлиняется на 4—5 дней или даже больше в зависимости от условий внешней среды. В колоске, расположенном в середине колоса, может образоваться до 10 цветков, причем два последних не дифференцируются и погибают примерно через неделю. Предпоследние, т. е. 7-й и 8-й, цветки развиваются подобным образом, хотя иногда у них заметна определенная дифференциация. У некоторых сортов при исключительно хороших условиях оставшиеся шесть цветков могут полностью дифференцироваться, цвести и образовывать зерновки. Этот процесс протекает примерно с суточными интервалами по направлению от основания колосков к

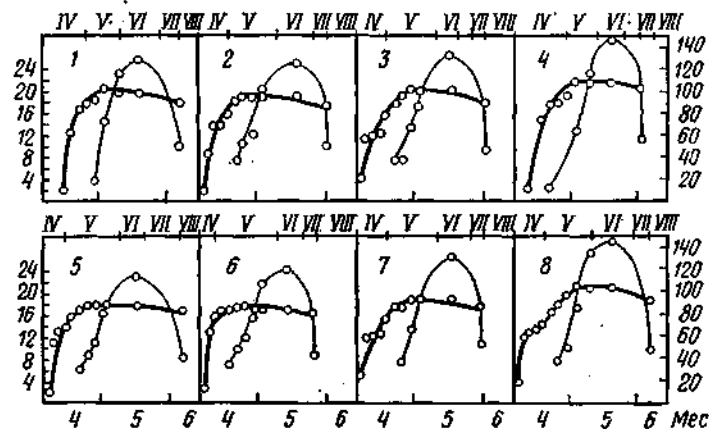


Рис. 49. Динамика образования колосков и цветков на IV—VIII этапе органогенеза у различных сортов озимой пшеницы [107]. Жирная линия — колоски, тонкая — цветки:
1 — Мироновская 808; 2 — Ильичевка; 3 — Юбилейная; 4 — Юбиляр; 5 — Прибой; 6 — Сава; 7 — Мироновская 25; 8 — Мироновская 11.

верхушке колоса. Обычно цветут 3—4 колоска, но лишь два или три из них завязывают зерновки.

Максимальное число колосков на конусе нарастания формируется на VI этапе органогенеза. Затем оно начинает снижаться: происходит или засыхание заложенных, или образование бесплодных цветков. По данным Куперман и Мурашова [93], в колосе сортов Мироновская 808, Безостая 1, Ульяновка было заложено 128—168 цветков. Натрова [107] обнаружила у сортов Мироновская 808, Юбилейная, Ильичевка, Юбиляр, Сава, Мироновская 11 и Мироновская 25 115—147 цветков. Динамика образования колосков и цветков озимой пшеницы на IV—VIII этапе органогенеза показана на рисунке 49.

К концу VII этапа у озимой пшеницы сохраняется от 19 до 42 % общего числа цветков, развившихся на V—VI этапе, причем у более продуктивных сортов этот процент ниже, чем у менее продуктивных.

У ячменя в отличие от пшеницы каждый уступ колосового стержня несет три колоска, каждый с одним цветком, причем у шестирядных сортов цветки фертильны, а у двурядных зерно образует лишь цветок центрального колоска. В результате озерненность колосьев ячменя является более стабильным, а число колосков — более управляемым компонентом урожая, чем у пшеницы.

Овес имеет многоцветковые колоски, но чаще всего лишь два цветка образуют зерно. Как и у пшеницы, озерненность метелки овса сильно колеблется, однако это обусловлено преимущественно изменениями в числе колосков.

При большем числе заложенных органов или при меньшей их редукции в период вегетации можно добиться высокого количества отдельных компонентов, обуславливающих максимальную продуктивность. С течением времени максимальной численности достигают вначале стебли, затем колоски, цветки и, наконец, зерновки. Сокращение числа компонентов урожайности также не происходит одновременно. Интервалы между качественным усилением и ослаблением роста и развития создают возможность для определенной компенсации отдельных компонентов. Закладка меньшего числа тех органов, которые формируются на ранних фазах развития растений, может быть в более поздние сроки и при благоприятных условиях нивелирована за счет органов, образующихся на более поздних этапах развития колоса. На основании этого можно сделать заключение, что стадийно молодые органы растений влияют на продуктивность менее значительно, чем органы, образовавшиеся в более поздние сроки. Однако те компоненты продуктивности, которые формируются в конце развития колоса, уже не могут быть компенсированы, поэтому каждое их изменение отражается непосредственно на урожае.

Недостаток продуктивных побегов в процессе развития растений может быть компенсирован за счет большего числа фертильных колосков в колосе, меньшее число фертильных колосков — за счет большего числа развитых зерен в колоске, малое количество образовавшихся зерен — за счет повышенной массы 1000 зерен. Заложение какого-либо органа в малом количестве может быть также компенсировано более слабой его редукцией в последующие фазы развития. Противоположная ситуация складывается в том случае, когда при заложении большого числа побегов под влиянием благоприятных условий внешней среды формируется повышенное число колосков и цветков. Однако в дальнейшем (под влиянием компенсации) общая озерненность колосьев обычно ниже, чем у растений, на которых первоначально образовалось меньшее число побегов.

Снижение численности и массы зерен при большей энергии кушения растений вызвано усилением конкуренции между побегами. Способность к максимальному компенсированию ослабевает по мере сокращения вегетационного периода. При сокращении числа зерен масса отдельных зерновок повышается, но незначительно, и в конечном итоге урожай падает.

Хензель [52] считает, что существуют генотипические различия как в общей, так и в специфической компенсационной способности отдельных органов. Одни генотипы лучше компенсируют недостаточное количество ранее заложенных органов, другие не в состоянии выровнять возникающие различия.

В естественных условиях растения подвержены неблагоприятным воздействиям в разные периоды роста и развития. Стабильность урожайности определенного сорта в различных почвенно-климатических условиях может зависеть от его компенсационной способности.

Опыление

Изучение оплодотворения культурных растений в связи с решающим его влиянием на продуктивность занимает одно из центральных мест в биологии. Оплодотворение представляет собой несколько последовательных процессов. Пыльца после попадания на рыльце проходит относительно длинный путь, пока не передаст мужские спермии и свое содержимое в завязь, где происходит оплодотворение, образуется зигота и начинает развиваться зародыш. Формирование мужских и женских половых клеток и процесс оплодотворения происходят в среде, которая существенно влияет на течение всех отдельных процессов образования зерна и, следовательно, на величину урожая. Важную роль играют температура и относительная влажность воздуха, возраст рыльца и пыльцы, ее количество и качество. Все эти факторы определяют не только скорость всего процесса оплодотворения, но и жизнеспособность образовавшихся зерен. Пыльца и ткани пестика, через которые она прорастает, взаимосвязаны сложными физиологическими и биохимическими процессами, от которых в значительной степени зависит, состоится или не состоится слияние мужских и женских половых клеток, т. е. сам процесс оплодотворения.

Формирование и развитие репродуктивных органов

У большинства видов растений мужские и женские половые клетки образуются на одном и том же цветке, но в разных его частях. В эмбриологии поэтому можно наблюдать за двумя самостоятельными процессами: макро- и микроспорогенезом. В результате этих процессов образуется пыльца с мужскими половыми клетками и завязь—зародышевый мешок—с яйцеклеткой. После формирования половых клеток и оплодотворения растений начинается эмбриогенез: рост и развитие нового организма внутри старого.

Формирование зерна

Формирование зерна, протекающее на X этапе органогенеза по шкале Куперман, имеет решающее значение для озерненности колоса. Не во всех сформировавшихся цветках колоса образуются зерновки, поскольку этот процесс существенно зависит от фертильности генеративных органов и оплодотворения всех цветков, что, в свою очередь, обусловлено генотипом и метеорологическими условиями при цветении.

Степень фертильности цветков зависит от различных факторов окружающей среды. Высокая температура и засуха отрицательно сказываются на формировании генеративных органов, так как способствуют образованию стерильной пыльцы. Под влиянием этих факторов урожай зерна снижается особенно силь-

но, если они воздействуют в период от образования пыльцевых материнских клеток из спорогенных тканей и пыльников до цветения и оплодотворения. В этот же период развивающаяся пыльца чувствительна и к недостатку света. Слабая интенсивность освещения при формировании тетрад и одноядерной пыльцы приводит к образованию меньшего числа пыльцевых зерен в пыльниках.

На сроках жизнеспособности пыльцы погодные условия также отражаются в значительной мере, причем к отклонениям оптимальных параметров пыльца более чувствительна, чем яйцеклетка и завязь. Особенно низкую жизнеспособность имеет пыльца поздно зацветающих цветков. Следовательно, на первых и вторых цветках колосков образуется пыльца с большей жизнеспособностью. Неблагоприятное влияние на прорастание пыльцы оказывают низкая влажность воздуха, высокая температура и прямые солнечные лучи. При цветении пшеницы опыление и оплодотворение могут происходить при максимальной температуре 32°C с оптимумом от 18 до 24 и с минимумом около 10°C. Интервал между опылением и оплодотворением колеблется от 3,5 ч при 30°C до 8,5 ч при 10°C. Оптимальная температура для оплодотворения ячменя равна 25°C, интервал между опылением и оплодотворением — 3 ч. Скорость оплодотворения зависит от азотного питания, причем особенно заметно при экстремальных температурах.

Исследования Уордлоу показали, что оптимальное течение процессов опыления и оплодотворения и, следовательно, образование максимального количества зерен происходят при относительно низких температурах и высокой интенсивности освещения, когда растения медленно растут и усиленно накапливают ассимиляты. При 27—22°C и интенсивности освещения, соответствующей 17,5 % солнечной радиации, один колос в среднем формирует 28 зерен, а при 15—10°C и полной солнечной радиации — 49. Ослабление репродуктивной способности при низкой интенсивности освещения отмечали многие исследователи, объясняя этот факт падением активности фотосинтеза.

Высокая температура почвы, воздуха и дефицит влаги в период цветения способствуют образованию стерильных цветков

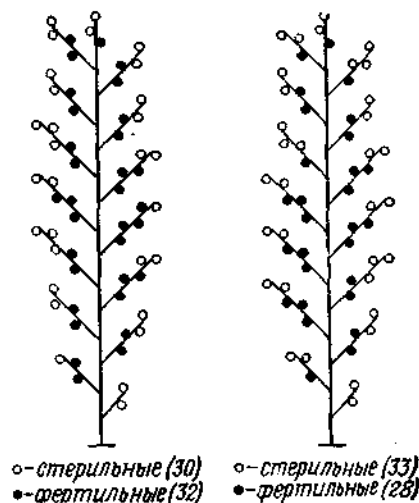


Рис. 50. Влияние орошения на фертильность цветков озимой пшеницы Сава [по 32]. Слева — при орошении, справа — контроль (без орошения).

и нарушают процесс оплодотворения, а это приводит к снижению урожая. По данным Душека [32], в условиях орошения у озимой пшеницы Сава образовалось и выжило больше цветков, чем при возделывании ее на естественном водном режиме, когда большая часть цветков погибла (рис. 50).

Райские установила прямую зависимость между числом образовавшихся зерен и продолжительностью цветения пшеницы, причем в первые дни цветения формировалось больше зерен, чем в последние. Максимальное их количество образуется на 3—4-й день. Крупные и хорошо развитые зерновки формируются в первых и вторых цветках колосьев, расположенных в средней части колоса и раскрывающихся в начале цветения. Зерновки составляют в них 75—80 % общего числа зерен в колосе, остальные образуются во второй фазе цветения колоса. Под влиянием дефицита влаги в период цветения озерненность колосьев пшеницы и ячменя снижается. Недостаток азота отрицательно сказывается на формировании зерен в верхних цветках.

После цветения и оплодотворения яйцеклетки начинается развитие эндосперма и зародыша. Развитие эндосперма можно разделить на фазу деления клеток и фазу синтеза и накопления крахмала в эндоспермальных клетках. Зародыш развивается позднее, чем эндосперм, но его рост продолжается в течение всего периода формирования зерна. У пшеницы оплодотворенная яйцеклетка начинает делиться при достижении эндоспермом 12—16-ядерной стадии. Первые 3—4 дня после оплодотворения происходит быстрое деление ядер эндосперма и формирование клеточных стенок. Крахмал накапливается очень рано, сразу же после того, как ядра эндосперма начинают отделяться друг от друга стенками клеток; максимум накопления отмечается в течение 15—20 дней после опыления.

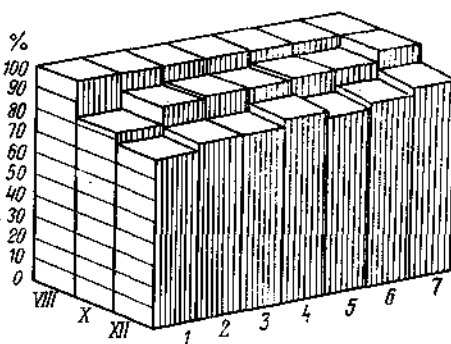
Влияние внешних факторов на число развитых зерен в колосе

При цветении колоса происходит постепенное (в зависимости от быстроты опыления рыльца и оплодотворения яйцеклетки) формирование зерен, которое достигает максимума после оплодотворения всех фертильных цветков. В дальнейшем под взаимодействием генотипа и окружающей среды рост определенного числа зерен тормозится и они прекращают развитие. У сортов пшеницы этот процесс носит специфический характер. На рисунке 51 графически изображено число зерен в колосе, образовавшихся на X и развившихся на XII этапе органогенеза по отношению к общему количеству цветков, определенному на VIII этапе. Степень редукции зерен отдельных колосков в колосьях побегов 1—4-го порядка показана на рисунках 52, а и б.

Развитие зерен в значительной мере определяется количеством доступных ассимилятов. При недостаточном обеспечении

Рис. 51. Количество зерен, образовавшихся на X и развившихся на XII этапе органогенеза в сравнении с общим количеством цветков в колосе, определенном на VIII этапе (100 %) у различных сортов пшеницы:

1 — Сава; 2 — Юбилар; 3 — Мироновская 808; 4 — Прибой; 5 — Кавказ; 6 — Ильичевка; 7 — Юбилейная.



почвы влагой или неудовлетворительном состоянии растений отток ассимилятов к репродуктивным органам ограничен, и в результате некоторые зерновки не развиваются. В течение всего периода от оплодотворения и начала образования зерна до полной спелости в нем идет накопление запасных веществ и происходят качественные изменения. Удобрение азотом положительно влияет на формирование и развитие зерна лишь при достаточной обеспеченности почвы влагой. Под влиянием засухи азотные удобрения, внесенные под яровую ячмень и яровую пшеницу, могут оказывать на развитие зерновок в колосе отрицательное влияние, особенно заметное при длительной засухе.

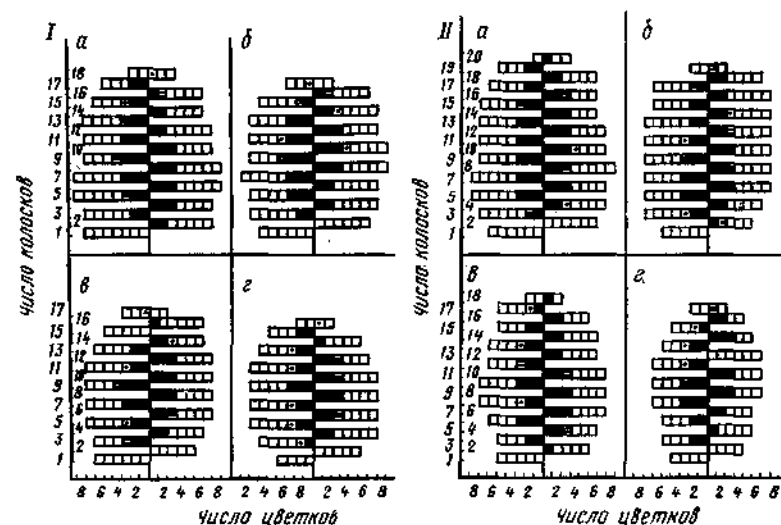


Рис. 52. Степень редукции зерен в колосе 1—4-го побега озимой пшеницы. Модель колоса изображает число зерен по отношению к общему числу заложённых цветков в отдельных колосках колосьев 1—4-го побега:

I — сорт Сава; II — Мироновская 11; □ — редукционные цветки на VI—VII этапе органогенеза; • — то же, VIII—IX этап; ■ — цветки с зернами, рост и развитие которых прекратились на X—XI этапе; ■ — цветки с развитыми зернами.

Герат и Кумелевска [45], обобщив экспериментальные данные многих исследователей об отрицательном влиянии на развитие зерна азотных удобрений в условиях длительной засухи, пришли к выводу, что азот, в большом количестве поступивший в растения и накопившийся в различных его частях, в том числе и в цветках, токсичен для развивающегося зародыша.

На основании вышеизложенного можно сделать следующий вывод: конечное число развитых зерен в колосе — это результат формирования колосков и цветков на двух этапах развития растения. Первый этап включает цветение, оплодотворение яйцеклетки и образование возможного числа зерен в колосе. На втором этапе происходят развитие зерен до полной зрелости и в зависимости от генотипа и условий внешней среды различная их редукция.

Влияние стрессовых факторов среды связано со сроками и длительностью их воздействия. В фазы, определяющие число развитых зерен, растения очень чувствительны к условиям внешней среды. Следовательно, данные о реакции репродуктивных органов можно использовать в качестве характеристики адаптации генотипа к засухе и высоким температурам. Искусственное воспроизведение условий среды позволяет детально изучить репродуктивные показатели генотипов. Полученные результаты можно использовать при выяснении причин получения экстремально низких или высоких урожаев на отдельных участках посевов зерновых культур в условиях производства.

Снижение продуктивности колоса в результате полегания

Полегание — отрицательное свойство зерновых культур, из-за которого в условиях ЧССР часто теряется 10—30 % урожая в зависимости от срока и степени его проявления. Снижение урожая определяется сокращением числа и массы зерен. Кроме того, ухудшается и качество зерна. К причинам полегания относятся следующие:

- развитие слабых, особенно в нижней части, стеблей, которые временно или постоянно сгибаются при дождливой и ветреной погоде или при наливе тяжелого колоса;
- надлом или полный перелом стебля при физической нагрузке, чаще всего в фазу молочной спелости;
- плохое укоренение, когда при относительно крепких стеблях (например, у короткостебельных сортов) в неблагоприятных погодных условиях вырываются с корнями целые растения;
- поражение болезнями, например ломкостью стебля и др. (*Cercospora herpotrichoides* Fron., *Ophiobolus graminis* Sacc.).

Снижение числа зерен в колосе под влиянием полегания связано с тем, что в полегшем посеве не происходит полного опыления. Еще одна причина заключается в изменении освещенности, когда при недостатке света тормозится фотосинтез

в верхней части растения, а также отток ассимилятов. Кроме того, при полегании перекручиваются проводящие пучки, в результате чего ослабевает поступление воды, минеральных веществ и продуктов фотосинтеза в растения и нарушаются все процессы метаболизма. Все это сказывается в основном на уменьшении массы зерновок.

При вырывании растений с корнями прекращается или тормозится поступление воды и минеральных веществ, заложенные цветки не развиваются и формирующиеся зерновки засыхают.

Неблагоприятные последствия полегания проявляются особенно сильно при раннем повреждении посевов и относительно меньше в том случае, когда полегание происходит непосредственно перед уборкой. На размеры потерь зерен в колосе и массы 1000 зерен влияет также степень полегания посева (табл. 40).

Кроме снижения урожайности, связанного с уменьшением числа и массы 1000 зерен, происходит также выпадение зерновок из колоса, ухудшение их качества и повышение потерь при уборке.

Система мероприятий по предупреждению полегания основана на подборе неполегающих сортов, правильном чередовании культур в севообороте, рациональном внесении удобрений, особенно азотных, создании оптимальной структуры посевов и защите растений от болезней. Эффективным методом борьбы с полеганием является обработка посевов регуляторами роста, особенно теми, которые укорачивают стебель, — хлорхлоринхлоридом, этрелом и др.

Масса зерновки

Еще в начале двадцатых годов Харлан, изучая изменения длины и массы отдельных зерновок в колосе, а также содержания азота и зольных элементов в зерне ячменя Ханнхен в период от цветения до полной спелости, пришел к заключению, что на размер зерновки влияют два фактора: возраст и расположение ее в колосе. Роль этих факторов меняется в течение отдельных фаз развития колоса. Зерновка достигает наибольшей длины через семь дней после цветения, затем до конца созревания несколько укорачивается. После достижения максимальной длины в течение 14 дней существенно возрастает ее сухая масса, этот срок автор считает самым ответственным. К внутренним факторам, имеющим важное значение в данный период, Хар-

40. Влияние срока и степени полегания на урожай озимой пшеницы [по Пендлтоу]

Срок полегания после колосения, дни	Степень полегания (угол), град.	Урожай в сравнении с неполегшим контролем (100 %)
4	45	86
4	90	63
20	45	97
20	90	83

лан относит максимальное содержание воды, быстрый прирост сухой массы и накопление зольных элементов. Затем до полной спелости развитие зерновки связано с ослаблением метаболизма.

Аналогичные результаты получили Эванс и Роусон [36], которые установили, что максимальный прирост колоса идет в течение примерно 14—20 дней после цветения. Одновременно в этот срок существенно, хотя и временно, снижается масса сухого вещества стебля и оси колоса. Отмечена также различная скорость накопления сухой массы зерновок у некоторых сортов пшеницы, причем высокая скорость коррелирует с повышением урожая и озерненностью колоса и с медленным начальным ростом зерновок.

Рост зерновки проходит в три этапа:

- медленное накопление сухого вещества в течение 10—15 дней после цветения;
- фаза быстрого роста в течение 15—35 дней после цветения;
- фаза постоянного снижения скорости роста, продолжающаяся до полной спелости зерновки.

Следует, однако, отметить, что сроки накопления сухого вещества, а также азота и фосфора нельзя считать типичными для всех сортов ярового ячменя и озимой пшеницы, они меняются под влиянием различных факторов. Основной ход накопления сухого вещества и фосфора в зерновке указывает на целесообразность количественной характеристики этих процессов.

Уолпоул и Морган [по 105], подробно изучив развитие зерновок у пшеницы, разделили этот процесс на две фазы. В первой скорость роста относительно высока и более или менее постоянна для всех зерновок в колосе. В течение этой фазы отсутствует конкуренция за ассимилянты, т. е. их количество не лимитирует скорость роста зерновки. Однако к концу первой фазы лишь некоторые зерновки продолжают наращивать массу, так как начинается конкуренция за продукты ассимиляции. При переходе ко второй фазе развития зерновки количество ассимилятов становится лимитирующим фактором, начинается внутри- и внеколосковая конкуренция, в результате которой объем и масса возрастают лишь у тех зерновок, которые развивались сразу после цветения в средней части колоса.

Абдул-Баки и Бейкер [по 105] характеризуют развитие цветка и зерна от цветения до спелости двумя фазами:

- в первой, продолжающейся 4 недели после колошения, резко увеличивается масса сухого вещества и одновременно скорость респирации;
- во второй, которая заканчивается при полной спелости зерна, респирация сильно сокращается, масса сухого вещества существенно не меняется.

Несколько иные результаты получили Апель и Чэпе, по данным которых скорость респирации достигает максимума уже за 10 дней до цветения, а затем постепенно снижается. Прирост

сухого вещества зерновки идет не параллельно динамике кривой респирации, в фазу максимальной ее скорости он очень низкий.

Противоположные данные о зависимости прироста сухого вещества зерновок от дыхания получил в своих опытах Дамиш, который пришел к заключению, что скорость дыхания колосьев относительно высока в течение примерно 20 дней после цветения, причем ее максимум совпадает с периодом максимального накопления сухого вещества в зерновках. В процессе созревания зерновки количество и активность цитокининов снижаются. Непосредственно после оплодотворения их содержание очень невелико, а максимальная активность наблюдается на две недели позже. Различия в конечной массе зерновки положительно коррелировали с различиями в содержании цитокининов. Это явление авторы объясняют тем, что цитокинин, транспортируемый из корней, влияет на величину зерновки как через увеличение емкости накопления, так и путем торможения процессов старения колоса и удлинения срока накопления сухого вещества.

Рост зерновки зависит от многих факторов, обуславливающих процессы формирования общей сухой массы растения и управляющих ими. При сопоставлении влияния температуры и света на синтез крахмала в зерновках неповрежденных колосьев и колосьев, срезанных и помещенных в раствор сахарозы, оказалось, что изменения освещенности во втором варианте опыта не играли существенной роли. Однако если в раствор сахарозы помещали лишь изолированные зерновки или части колоса, крахмал не синтезировался. При 30°C накопление крахмала было более интенсивным, чем при 15°C.

Изучая влияние температуры и освещенности на начальные формы развития зерновок пшеницы непосредственно после цветения, Уордлоу пришел к выводу, что повышенная температура (>25°) ускоряет процесс, вызывая более интенсивное деление клеток эндосперма. Одновременно ослабевает рост стеблей. При тех же температурах в поздние фазы развития (15—20 дней после цветения) масса отдельных зерновок снижалась, в результате падал урожай.

Торн в аналогичных опытах [182] установила следующее: температуры выше 25°C в период образования сухого вещества зерновки вызывают усиленный отток ассимилятов из остальных частей растения в колос. Однако под длительным воздействием высоких температур в период формирования зерна ускоряется старение ассимилирующих органов, уменьшается общее количество ассимилятов и в конечном итоге масса сухого вещества зерновки.

Японские исследователи нашли, что высокие температуры ускоряют созревание, но при этом в результате сокращения числа образовавшихся зерен и меньшей массы зерновок формируется низкий урожай. Оптимальной при созревании считают температуру 20—25°C.

Затенение посевов на 50 % от полной освещенности после колошения снижает скорость прироста сухого вещества зерновок, причем в фазу полной спелости конечная их масса уменьшается на 20 % по отношению к незатененному контролю [169]. Торн, отмечавшая увеличение урожая зерна при возрастающей освещенности посевов после цветения, одновременно обращает внимание на сокращение индекса урожайности (т. е. удельной массы зерна в сравнении с общей сухой массой растения), поскольку одновременно с ростом массы сухого вещества зерновок повышается масса соломы и корней.

Недостаток азота тормозит образование цветков примерно на 14 дней и цветение на 8 дней. Снижение урожая зерна при дефиците азота обусловлено в первую очередь существенным сокращением числа колосьев на единице площади, числа зерен в колосе и массы одной зерновки. Однако азотные удобрения вызывают рост урожая лишь при достаточном обеспечении влагой. Продуктивность сортов можно существенно повысить путем скрещивания генотипов, у которых хотя бы 70 % азота из листьев и стеблей транспортировалось бы в развивающиеся зерновки.

По данным Павлова, 50 % общего количества азота поступает в зерно после цветения непосредственно из питательной среды. Усиленная транспирация влияет на отток азотистых веществ, в первую очередь в те органы, которые отличаются высокой метаболической активностью. В фазу цветения такими органами являются колос и образующиеся в нем зерновки.

При достаточной обеспеченности растений азотом и интенсивной технологии возделывания зерновых увеличение площади флагового листа и фотосинтетического потенциала посева эффективно лишь в том случае, если при этом одновременно повышается емкость накопления колоса.

Транспорт аминокислот из стебля в колос непосредственно после цветения протекает очень медленно, но постепенно усиливается, достигает максимума примерно через четыре недели после цветения и затем опять ослабляется вплоть до созревания. Чем больше азота содержится в вегетативных органах, тем больше его накапливается в зерновках. При удалении флагового листа в фазу колошения содержание азота в зерновках существенно снижается, что доказывает значение последнего листа в процессе мобилизации азота и транспорта его в развивающиеся зерновки. Этот факт подтверждается также тем обстоятельством, что после цветения в флаговом листе усиливается активность нитратредуктазы.

По данным Иванко и Красновой, до наступления молочной спелости зерна в зерновках усиливается накопление азота из почвы. После фазы молочной спелости транспортируется лишь азот из остальных вегетативных органов, причем в зерновке аккумулируется до 60 % общего его количества.

Затенение растений в фазы развития колоса вызывает снижение урожая в результате уменьшения озерненности колоса, но при наливе зерна существенного влияния не оказывает. Отсюда возникло предположение, что число зерен на единице площади служит важным показателем емкости накопления колоса и урожай зерна зависит именно от этого показателя. В загущенных посевах, например, урожай снижается в результате сокращения числа зерен на единице площади пашни, причем это вызвано ослабленным накоплением сухого вещества при развитии колосьев, а не различиями в его распределении в колосьях и остальных органах растений. Работы Коусаловой и Натра показывают, что урожайность зависит в первую очередь от числа зерен на единице площади. Для получения более высоких урожаев скорость накопления сухого вещества в зерновке должна быть высокой в первых фазах ее развития. При этом продукты ассимиляции расходуются не только на быстрый рост зерновок, но и на образование достаточного их числа. Этот факт приводит к важному теоретическому заключению о необходимости правильного соотношения между продуктивностью и емкостью накопления, что является новым подходом к теории формирования урожая зерновых культур. Дальнейшие исследования и подробный анализ отдельных аспектов процесса формирования урожая позволяет использовать полученные данные как в сельском хозяйстве, так и в селекционной работе.

Массу зерновок можно существенно повысить, проводя поздние азотные подкормки, и это имеет существенное значение для практики.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЕВ В УСЛОВИЯХ ПРОИЗВОДСТВА

Из вышесказанного видно, что до настоящего времени не существует общей теории формирования урожая, которая послужила бы основой для растениеводства в целом. В то же время известны многие закономерности, использование которых в практике интенсивного земледелия является первоочередной задачей.

Уже с первых шагов целенаправленного возделывания культурных растений агротехника базируется на проведении мероприятий по максимальному удовлетворению потребностей растений. Это возможно лишь при точном их знании, следовательно, уровень агротехники будет зависеть от степени изученности и возможностей обеспечения этих потребностей.

Современное понятие «агротехника» строится в основном на эмпирических заключениях. Производство получает лишь те рекомендации, которые достоверно способствуют повышению урожая или качества возделываемой культуры. Однако каждый агроном подтвердит, что положительный результат рекомендованных мероприятий существенно зависит от почвенных и погод-

ных условий, конкретного состояния посева и т. д. Именно поэтому тот или иной способ, с помощью которого удастся существенно повысить урожай в одних почвенных и погодных условиях, часто совершенно неэффективен в других условиях. В этом и заключается сложность процессов формирования урожая, свойственная всем биологическим процессам.

Современная агротехника представляет собой цепь мероприятий для создания оптимальных условий роста, развития растений и формирования ими урожая. При этом, однако, редко учитывают тот факт, что каждое агротехническое мероприятие можно использовать для максимальной интенсификации фотосинтетического процесса и что основы растениеводства необходимо разрабатывать с учетом образования органического вещества, поскольку все жизненно необходимые функции растительного организма в той или иной степени зависят от фотосинтеза. С другой стороны, метаболические процессы, рост и развитие растений определяют структуру фотосинтетического аппарата и его деятельность [174].

Это не означает, что фотосинтетический процесс однозначно определяет продуктивность растениеводства. Из вышеприведенных глав о формировании биологического и хозяйственного урожая видно, что с физиологической точки зрения данный процесс более емко и отражает комплексную детерминацию отдельных жизненных функций растения и их взаимосвязь.

Главное заключается в том, что в новом понимании агротехника рассматривает процесс формирования урожая более полно, т. е. с учетом создания оптимальных условий для высокой фотосинтетической продуктивности, и целенаправленно исследует факторы, которые ее обуславливают. Из полученных закономерностей на практике необходимо использовать основные данные о роли факторов, оказывающих непосредственное влияние на формирование хозяйственного урожая. К таким факторам относятся, например, размер листовой поверхности (ИЛП), фотосинтетический потенциал посева, чистая продуктивность ассимиляции, скорость фотосинтеза, сухое вещество и его распределение. Необходимо также использовать на практике закономерности формирования хозяйственного урожая. Положительные результаты можно получить лишь в том случае, если этот процесс рассматривать в динамике. Первые два элемента урожайности зерновых имеют интервалы максимального прироста и редукции и могут оказывать влияние друг на друга. И все же можно установить критические сроки образования каждого из них и определить условия, стимулирующие прирост сухой массы или ограничивающие количественную редуцию. Более глубокое изучение процессов формирования урожая позволит установить степень зависимости элементов урожайности от внешних и внутренних факторов.

Обобщение вышеприведенного материала позволяет сформулировать основные принципы современной агротехники возде-

лывания культур для объективной практической деятельности агронома. К ним относятся:

- определение критических периодов в формировании отдельных элементов урожайности;
- определение уровня каждого из них;
- изучение оптимального уровня каждого из элементов урожайности высокопродуктивных посевов;
- использование различных мероприятий для усиления процессов формирования и ослабления процессов редукции элементов урожайности;
- использование закона компенсации при регулировании уровня элементов урожайности.

Способом практического применения этих положений служит система агробиологического контроля в агротехнике.

Агробиологический контроль при возделывании зерновых

Агробиологический контроль — это система получения информации об условиях, создающихся в посевах, о процессах формирования отдельных элементов урожайности в течение вегетации, о благоприятных и неблагоприятных факторах, влияющих на процессы формирования урожая, и о количественной и качественной оценке структуры полученного урожая.

Эта система представляет собой наиболее существенное рациональное мероприятие в растениеводстве, направленное на полное использование потенциала продуктивности современных высокоурожайных сортов. Изучение процесса формирования урожая на практике в конкретных условиях приводит агронома к необходимости принятия объективных решений и вследствие этого к более рациональному использованию вложенных средств, особенно удобрений и пестицидов. Зная влияние погодных условий на формирование отдельных элементов урожайности, можно использовать эти знания для частичной компенсации неблагоприятных последствий этого влияния на урожай.

Важной составной частью агробиологического контроля является изучение факторов, снижающих урожай, например сорняков, вредителей, болезней. Правильное определение причин, отрицательно сказывающихся на развитии посевов (идентификация патогенов и определение их распространенности), позволяет своевременно организовать эффективные защитные мероприятия и таким путем снизить потери урожая. Защита растений играет важную роль в системе агробиологического контроля и находится на высоком качественном уровне. Этому способствует также изучение макро- и микрофенологических фаз, позволяющее точно определять оптимальные сроки применения пестицидов, внесения удобрений и проведения других агротехнических мероприятий.

41. Основы агробиологического контроля посевов зерновых [Петр, 1974]

№ посе- ва	Дата проведения	Фаза развития по Фиксу	Агротехническая информация	Фитопатологическая информация	Данные для ЭВМ и вышестоящих организаций
I	Осеннее об- следование до 15 ноября		Первичная проверка: оцен- ка посевного материала, степе- ни и качества протравливания, качества вспашки и предпосев- ной обработки. Текущая про- верка: разбивка контрольных метровок в посевах озимых, определение числа всходов, фазы развития, глубины посе- ва и глубины заделки семян	Определение по- раженности посевов. Появление озимых сорняков, болезней сорняков, болезней	Вид культуры, сорт, две предшествующие культуры, сроки вспашки и посева (со- блюдение агротехнических сро- ков), норма высева, дозы удоб- рений в д. в., внесенных перед посевом или при посеве, оцен- ка предпосевной обработки почвы, число всходов на 1 м ² , фаза роста
II	Весеннее об- следование озимых	Примерно 3-я фаза после перезимовки	Число перезимовавших рас- тений, фаза роста, причины повреждения озимых; опреде- ление способа защиты озимых; определение дозы азотной под- кормки, необходимости обра- ботки посевов ССС для загу- щения изреженных посевов	Учет взошедших сорняков, их вид, число на 1 м ² ; уточ- нение гербицидов для борьбы с метли- цей полевой и дву- дольными сорняками за роста	Число растений на 1 м ² пос- ле перезимовки (густота стоя- ния растений), причины по- вреждения посевов при пере- зимовке (вымерзание, выпира- ние, выпревание, поражение корневыми гнилями и др.); фа- за роста
	Обследова- ние яровых культур	Срок опре- деляет агроно- мическая служ- ба вышестоя- щих органов	Первичная проверка анало- гична проверке озимых куль- тур	Учет сорняков в посевах яровых и подбор соответству- ющих гербицидов	После посева яровых опреде- ляются: вид, сорт, две пред- шествующие культуры, удоб- рение предшествующих, сро- ки и норма высева, число всхо- дов (густота посева), фаза ро- ста, оценка качества предпо- севной обработки почвы

Продолжение

№ посе- ва	Дата проведения	Фаза развития по Фиксу	Агротехническая информация	Фитопатологическая информация	Данные для ЭВМ и вышестоящих организаций
III	С 20.04 по 10.05 (в зави- симости от кон- кретных усло- вий)	4—5-я фаза, кущение	Определение степени куще- ния, густоты посева (уточнение дозы регулятора роста при применении его для защиты от полегания); взятие образцов для агрохимических анализов с целью определения дозы азо- та при подкормке озимых и яровых	Уточнение герби- цидов для борьбы с устойчивыми дву- дольными сорняка- ми и овсяком; опре- деление необходимой за- щиты от грибных за- болеваний	Сведения о вспышках появ- ления сорняков и болезней; уточнение потребности в при- менении регуляторов роста
IV	В фазу вы- хода в трубку	6—8-я фаза	Подсчет сильных стеблей и заложенных генеративных ор- ганов, в зависимости от полу- ченных результатов решение о поздней подкормке азотом	Определение необ- ходимости в химиче- ской борьбе с грибо- выми заболеваниями листьев озимой пше- нцы и ярового яч- меня	Информация о поражении посевов озимой пшеницы и ярового ячменя грибными за- болеваниями
V	В фазу коло- шения	10-я фаза	К 15.06 и 15.07 оценка по- сева для прогноза урожая; определение структуры посева перед уборкой (число колось- ев, число зерен в колосе, мас- са 1000 зерен)	Определение необ- ходимости в химиче- ской защите от бо- лезней колосов и от тли	Результаты определения структуры урожая для прогно- за урожая; информация о сильном поражении посевов болезнями колосов и тлей; ин- формация об урожае (или о его структуре)

42. Критерии оценки посевов озимой пшеницы и озимой ржи перед зимовкой и после нее

Посев	Число растений на 1 м² по сортам					
	сильнокустящиеся Миронская 808, Хела, Юна, Мира, Грана, Солярис		слабокустящиеся Юбилейная, Славия, Ильичевка, Сава, Златна долина		озимая рожь	
	области, специализирующиеся на производстве					
	сахарной свеклы	кукурузы, картофеля, горные области	сахарной свеклы	кукурузы, картофеля; горные области		
Загущенный	>350	>400	>500	>550	>280	
Средний	250—350	300—400	350—500	400—550	200—280	
Изреженный	150—250	200—300	200—350	250—400	120—200	
Плохой	<150	<200	<200	<250	<120	

Система агробиологического контроля состоит из нескольких этапов: первичного, текущего и конечного. Характеристика этих контрольных этапов зависит от вида культуры, но в своей основе содержит общие критерии. Для зерновых культур основные положения агробиологического контроля приведены в таблице 41, критерии для оценки посевов зерновых — в таблицах 42—44.

Из приведенных данных видно, что иногда существуют точные, а иногда лишь ориентировочные представления об уровне развития элементов урожайности в отдельные периоды их формирования. Однако объем информации уже настолько велик, что даже на небольшом сельскохозяйственном предприятии нельзя обойтись без соответствующего учета основных производственно-экологических данных о каждом отдельном участке (поле). Эти данные имеют долгосрочный характер, поэтому их целесообразно заносить на карту поля и в будущем использовать для обработки на ЭВМ. Технологические карты возделывания отдельных

43. Критерии оценки посевов ярового ячменя, яровой пшеницы и овса после появления всходов

Посев	Яровой ячмень			
	среднекустящиеся сорта		сильнокустящиеся сорта	
	зона, специализирующаяся на производстве			
	сахарной свеклы	кукурузы, картофеля; горные области	сахарной свеклы	кукурузы, картофеля; горные области
Густой	>350	>400	>300	>350
Средний	250—350	300—400	250—300	250—350
Изреженный	200—250	200—300	150—250	150—250
Плохой	<200	<200	<150	<150

Продолжение

Посев	Яровая пшеница		Овес	
	зона, специализирующаяся на производстве		сильнокустящиеся сорта	среднекустящиеся сорта
	сахарной свеклы	картофеля		
Густой	>400	>500	>450	>500
Средний	300—400	350—500	300—450	350—500
Изреженный	200—300	250—350	200—300	250—350
Плохой	<200	<250	<200	<250

культур включают однолетние данные, например исходные, текущие и конечные результаты биологического контроля, и записи о тех мерах, которые были предприняты. Для полной характеристики на картах можно регистрировать также изменения погодных условий.

44. Оптимальное число колосьев и зерен в посевах зерновых

Зона, специализирующаяся на производстве	Число колосьев на 1 м²		Число зерен, тыс./м²	
	озимая пшеница	яровой ячмень	озимая пшеница	яровой ячмень
кукурузы	550—600	600—800	11—12	13—17
сахарной свеклы	550—700	800—1000	14—15	15—19
картофеля	600—800	900—1100	12—13	14—18
Горная область		700—900		14—17

Технологические карты служат исходным материалом при обработке данных для выходящих органов и статистики. Уже в настоящее время она ведется математическими методами, и в ближайшем будущем взаимосвязи между ростом, развитием посева, процессами формирования урожая и погодными условиями позволят с помощью счетно-решающих устройств перейти к автоматизированным системам управления растениеводством. Поэтому моделирование процессов формирования урожая, хотя бы на его отдельных этапах, актуально уже в настоящее время.

Определение структуры урожая

Определение структуры урожая перед уборкой и его прогнозирование основаны на следующем уравнении:

$$У (т/га) = \frac{\text{число колосьев} \times \text{число зерен в колосе} \times \text{масса 1000 зерен (г)}}{100000}$$

Первые два элемента можно определять прямо в посеве, а массу 1000 зерен взять из материалов по характеристике сортов для сравниваемых производственных условий.

При анализе структуры урожая после уборки исходные данные могут несколько отличаться, поскольку фактический урожай уже известен.

На основе следующих формул можно определять все слагаемые урожая:

$$\text{Число зерновок на } 1 \text{ м}^2 = \frac{\text{урожай (т/га)} \times 100\,000}{\text{масса 1000 зерен (г)}};$$

$$\text{Число колосьев на } 1 \text{ м}^2 = \frac{\text{число зерновок/м}^2}{\text{среднее число зерновок в колосе}}.$$

Число зерновок на единицу площади — ценный показатель характеристики посева, так как он включает два основных элемента урожайности: число колосьев и число зерен в колосе. По массе 1000 зерен и числу зерновок на 1 м^2 оценивают отношения между потенциалом продуктивности и емкостью накопления посева, которые, например у озимой пшеницы, могут иметь четыре возможных варианта.

1. Высокое число зерновок на 1 м^2 ($>15\,000$) и высокая масса 1000 зерен ($>45 \text{ г}$): посев высокопродуктивный, с хорошим отношением продуктов ассимиляции к емкости накопления;

2. Высокое число зерновок на 1 м^2 , но низкая масса 1000 зерен ($<35 \text{ г}$): а — в начальных фазах посев характеризовался недостаточным развитием ассимиляционным аппаратом; б — в течение вегетации посев был изреженным, краткосрочно загущенным, с последующим резким изреживанием, пострадал от засухи или был сильно поражен болезнями и т. д.

3. Низкое число зерновок на 1 м^2 ($<11\,000$) и высокая масса 1000 зерен: относительно активное образование продуктов ассимиляции, но урожай ограничен низким числом зерновок; это произошло в результате слабой энергии кущения или же по каким-либо иным причинам, густота стояния растений или озерненность колосьев были недостаточными.

4. Низкое число зерновок на 1 м^2 и низкая масса 1000 зерен; под влиянием неблагоприятных погодных факторов или агротехнических мероприятий были нарушены основные условия для создания высокого урожая; растения накопили невысокое количество ассимилятов, и сам посев характеризовался недостаточной емкостью накопления.

Необходимо отметить, что оптимальные и максимальные величины массы 1000 зерен или числа зерновок на 1 м^2 у сортов различны, поэтому приведенные в данных примерах цифры являются лишь ориентировочными.

Для более наглядного представления вышеприведенных закономерностей на рисунке 53 показана зависимость урожая от его структуры. Одновременно рисунок показывает, при каком

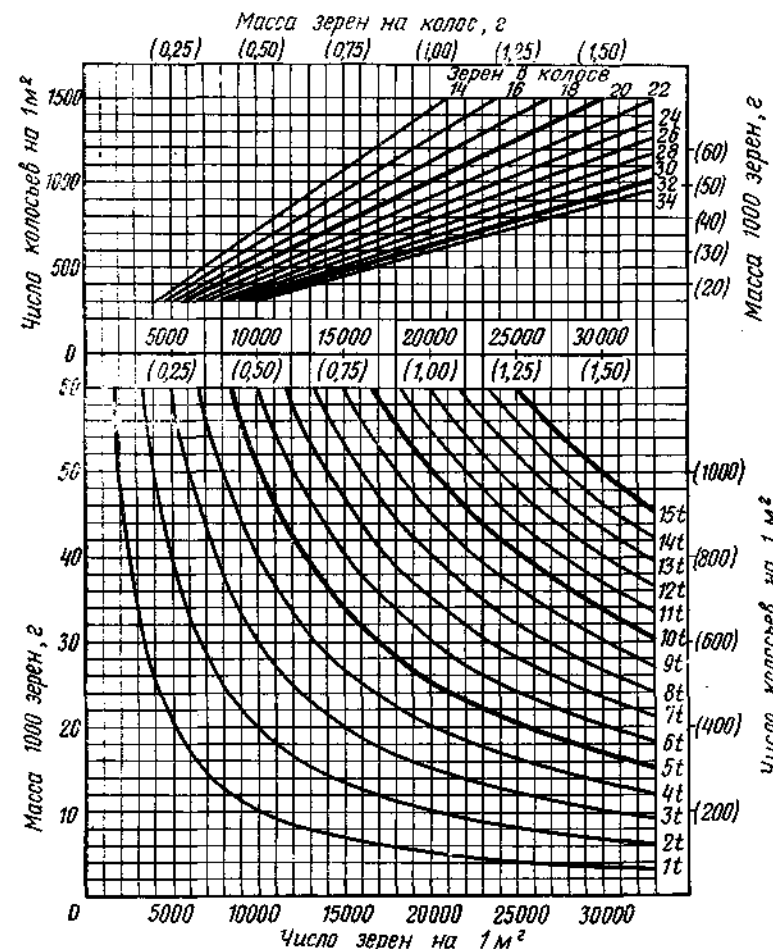


Рис. 53. Взаимосвязь между урожаем и его отдельными компонентами [по Натру].

сочетании отдельных элементов урожайности формируется максимальный урожай.

В нижней части рисунка изображена зависимость между урожаем зерна с 1 га и основными элементами урожайности (масса 1000 зерен и число зерновок на 1 м^2). По любому сочетанию этих двух показателей можно быстро и точно определить урожай зерна. В верхней части рисунка показатель числа зерновок на 1 м^2 можно разложить на его составные элементы, т. е. на число колосьев на 1 м^2 и на число зерновок на один колос. Одновременно величину любого урожая можно разложить на число колосьев на 1 м^2 и массу зерен на колос, используя для этого цифры, заключенные в скобках.

Таким же образом в верхней части рисунка можно точно определить массу зерен в колосе в зависимости от массы 1000 зерен, используя для этого опять же данные в скобках. Весь рисунок основан на простых математических зависимостях урожая зерна от его двух или трех основных составляющих компонентов.

Ниже приведены некоторые примеры использования данного рисунка на практике:

1. Урожай зерна 5 т/га (в нижней части графика) будет получен при массе 1000 зерен 50 г и числе зерновок 10 000 на 1 м² или при массе 1000 зерен 30 г, но при наличии 17 000 зерен на 1 м². Такое высокое число зерен возможно при наличии 500 колосьев на 1 м² (см. верхнюю часть графика) в том случае, если каждый колос будет содержать 33 зерновки. При более низком содержании зерновок в колосе (например, 17) для урожая 5 т/га потребуется 1000 колосьев на 1 м².

2. При наличии 800 колосьев на 1 м² (см. верхнюю часть рисунка) на 1 м² будет лишь 11 000 зерен (при условии, что в одном колосе содержится 14 зерновок) или 24 000 зерен (при наличии 30 зерновок в колосе). Средняя масса 1000 зерен 40 г (нижняя часть рисунка) обеспечила бы в первом случае урожай 4,4 т/га, во втором 10,8 т/га.

3. Повышение массы зерновок (см. нижнюю часть рисунка) лишь на 1 г соответствует приросту урожая 0,1 т/га при наличии 10 000 зерен на 1 м². В посевах, где это число достигает 20 000, такое же повышение их абсолютной массы (на 1 г) увеличило бы урожай на 0,2 т/га.

4. Получение урожая в размере 10 т/га в настоящее время вполне реально как в ЧССР, так и в других странах. На рисунке (нижняя часть) видно, что в таком посеве необходимо иметь 20 000 зерновок на 1 м², так как у современных сортов масса 1000 зерен, как правило, никогда не превышает 50 г. На верхней части рисунка можно определить необходимое для такого числа зерновок число колосьев на 1 м² и число зерновок в одном колосе.

Приведенные примеры не исчерпывают полностью возможности применения на практике данного рисунка. Они скорее всего представляют собой руководство по использованию данных о структуре урожая, полученных на основе изучения физиологии его формирования, для более глубокого анализа урожая, получаемых в сельскохозяйственной практике.

Еще не так давно кукурузу относили к пропашным культурам. Однако в последнее время благодаря применению гербицидов технология ее возделывания существенно изменилась, и теперь кукурузу причисляют к зерновым. В настоящее время ее выращивают при полной химизации и механизации без применения ручного труда.

Кукуруза относится к ботаническому семейству мятликовых (*Poaceae*), как и все густовысеваемые зерновые культуры. Однако по сравнению с ними она имеет ряд морфологических и физиологических различий.

В Европе кукурузу на зерно возделывают до 52° северной широты и на силос — до 60°. Ботанические признаки ее — размер и окраска зерна, габитус растения — очень разнообразны. Относительно высокие требования к условиям освещения и температуры связаны с происхождением и развитием кукурузы, а способность к произрастанию относительно далеко на севере (при помощи человека) свидетельствует о высокой пластичности этой культуры. Однако без человека кукуруза как вид культурного растения не могла бы существовать, так как у нее отсутствует механизм распространения семян.

За последние десятилетия в производстве получили распространение гибриды кукурузы, выведенные с использованием гетерозиса. Современные гибриды не кустятся и не обладают способностью компенсировать снижение густоты стояния в посеве за счет увеличения числа продуктивных побегов. Это относится к отрицательным свойствам кукурузы. Положительным, однако, является то, что структуру ее посевов можно точно регулировать.

По типу фотосинтетического цикла кукуруза относится к растениям C₄, и это определяет ее высокую продуктивность. Из одного зерна кукурузы получают 600—1000 семян, тогда как пшеница дает лишь 50. Исследования показывают, что возможности селекционного улучшения кукурузы огромны. Кроме того, существуют технологические способы устранения относительно слабого использования высокого потенциала продуктивности этой культуры в производственных условиях по сравнению с густовысеваемыми хлебными злаками.

В настоящее время различия при возделывании кукурузы на зерно и силос заключаются лишь в густоте посева, ширине междурядий и сроках уборки. С физиологической точки зрения посевы кукурузы на силос обладают более высоким индексом листовой поверхности (ИЛП) и более низким коэффициентом хозяйственной эффективности ($K_{хоэ}$). При возделывании кукурузы на силос основной целью является получение не только высокого урожая сухой массы с 1 га, но и определенного количества початков, содержание сухого вещества в которых должно колебаться в пределах 27—32 %. В ЧССР кукурузу на силос выращивают в областях, специализированных на производстве картофеля, где распространены раннеспелые гибриды. Желательно, чтобы и в этих условиях убираемая зеленая масса содержала более 25 % сухого вещества.

Онтогенетические факторы формирования урожая

Высокие урожаи кукурузы обеспечивает применение полного комплекса агротехнических мероприятий и использование новых высокопродуктивных гибридов. Однако внедрение в производство каждого нового элемента агротехники требует тщательной экономической оценки. Стоимость нового мероприятия должна быть ниже, чем затраты (в денежном выражении) на получение прибавки урожая. Практические рекомендации по агротехнике возделывания кукурузы и подбору гибридов для отдельных производственных областей публикуются в различных методических указаниях Научно-исследовательского института кукурузы в Трнаве [139].

Физиологи растений совместно с исследователями в других отраслях науки создали в последние годы комплексную теорию фотосинтетической продуктивности посевов, которая является основой формирования урожая вообще. Урожай растения и посева формируется в процессе фотосинтеза, роста и развития. Все остальные физиологические процессы, например минеральное питание, водный режим и др., оказывают на урожай такое же влияние, как и на вышеприведенные процессы. С физиологической точки зрения высокий урожай обусловлен оптимальным уровнем агроэкологических факторов, наличием гибридов с высоким потенциалом продуктивности и взаимодействием (как во времени, так и в пространстве) агроэкологических факторов и гибридов в течение их индивидуального развития — онтогенеза. По современным представлениям, онтогенез растений представляет собой поток информации и поток энергии и массы, связанных между собой механизмом регулирования. Основная информация — генетическая — заложена в семени. После его прорастания формирование каждого последующего органа до самого

конца онтогенеза обусловлено потоком энергии и массы из окружающей среды и потоком информации из семени и ранее сформировавшегося органа. Оба эти источника существенно обусловлены информацией, которую поставляют факторы внешней среды, и информацией, исходящей из нового, образующегося органа. В онтогенезе кукурузы решающее значение имеют следующие группы факторов и процессов.

Всходы, которые должны быть выравненными, полными и дружными. Оптимальное число растений на единице площади должно обеспечить развитие оптимальной листовой (ассимилирующей) поверхности на 1 га. В связи с этим необходимо помнить, что кукуруза не способна компенсировать погибшие растения за счет усиленного кущения. С другой стороны, точный посев сеялками с автоматически регулируемым высевальными аппаратами может и должен обеспечить оптимальное число растений, размер листовой поверхности и емкость накопления, т. е. число зерен на 1 м² посева. Отсюда же вытекают и высокие требования к биологическому качеству посевного материала кукурузы.

Развитие фотосинтетического аппарата. В дальнейших фазах развития необходим хорошо развитый фотосинтетический аппарат, характеризующийся оптимальными размерами, пространственной структурой (угол отхождения листьев, структура листовой поверхности), микроструктурой (анатомия листовой пластинки), биохимическим составом и активностью. На развитие фотосинтетического аппарата в этот период онтогенеза существенное влияние оказывают как признаки генотипа, так и управляемые факторы внешней среды. Поэтому процесс его развития во всех проявлениях необходимо оптимизировать с помощью регулируемых человеком факторов: условий минерального питания, орошения, густоты стояния растений и т. д.

Развитие цветочных зачатков. У кукурузы в начале формируются мужские соцветия и лишь на V этапе онтогенеза образуются завязи женских соцветий — початков. Початок представляет собой верхушечное соцветие боковых ветвей стебля и развивается из пазушной почки листа. На начальных этапах онтогенеза почки закладываются в пазухах всех листьев, однако развиваются обычно лишь 1—2 початка. Число оплодотворенных зерновок (зерен) на 1 м² посева довольно часто является причиной низкого урожая зерна. Это вызвано тем, что растение кукурузы после оплодотворения не может формировать новые зерновки, так как емкость накопления ассимилятов, образующихся при фотосинтезе, в этой фазе онтогенеза достигает своего максимума. Следовательно:

Емкость накопления = число зерновок на 1 м² × размер зерновки.

Снижение емкости накопления происходит по следующим причинам:

— более высоко расположенные завязи подавляют развитие нижележащих завязей, которые отмирают;

— в фазу цветения лишь из некоторых цветков появляются рыльца, следовательно, оплодотворяется только часть яйцеклеток, т. е. остается один початок на растении (иногда два);
— лишь часть оплодотворенных яйцеклеток развивается в зерновки;
— некоторые зерновки не наполняются ассимилятами (в том случае, когда ухудшаются условия фотосинтеза и ослабевает отток ассимилятов).

Важным фактором высокой урожайности, кроме емкости накопления, является реализация этой емкости, т. е. наполнение формирующихся зерновок ассимилятами. Существенную роль в этом процессе играет скорость наполнения, которая зависит от активности фотосинтеза после цветения, от величины ИЛП в этот период и от продолжительности периода накопления. Математически эти зависимости можно выразить следующей формулой:

$$\text{Урожай зерна} = ABC + D,$$

где A — скорость фотосинтеза в период наполнения зерновок; B — ИЛП в период наполнения зерновок; C — продолжительность периода наполнения зерновок; D — количество подвижных ассимилятов в вегетативных органах, которые могут быть использованы для формирования зерна.

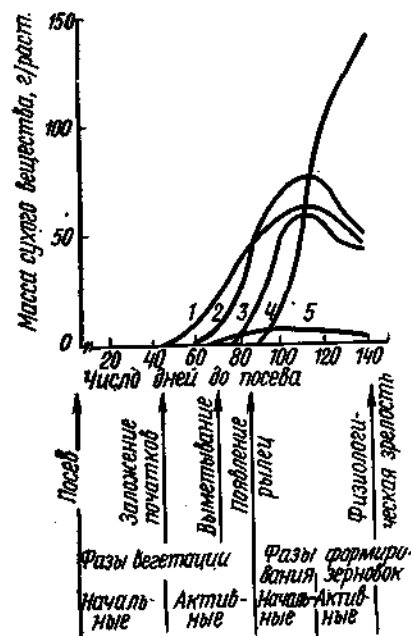


Рис. 54. Фазы онтогенеза и нарастание сухого вещества в отдельных органах стандартного гибрида кукурузы [по 181]:

1 — листья; 2 — стебель; 3 — стержень початка + оберточные листья; 4 — зерновки; 5 — метелки.

Рост и развитие, динамика нарастания и распределения сухой массы в онтогенезе

В онтогенезе кукурузы Такаки и Ямагучи [181] выделяют следующие периоды (рис. 54).

Начальные вегетативные фазы. После прорастания семян растение в первую очередь образует корневую систему и листья. Примерно через 30—40 дней после посева, когда сформировалось оптимальное количество листьев (многие из них еще не появились, но уже заложены в конус нарастания), начинает удлиняться конус нарастания. На растении появляется 8—10 листьев. Затем через несколько дней начинает формироваться зачаток метелки. Число узлов, которое закладывается перед ней, обусловлено генотипом, температурой и длиной дня.



Рис. 55. Снижение урожая зерна кукурузы под влиянием искусственно созданной засухи на различных этапах онтогенеза в условиях, сходных с условиями Южной Словакии [по Барлоу и Дюрану, 1971]:

а — дифференциация мужского соцветия; б — цветение мужского соцветия; в — цветение женского соцветия.

Активный вегетационный период начинается с образования цветочных зачатков. В течение этого периода пол-

ностью формируются листья, стебель и завязи репродуктивных органов, наконец появляются нити. Через 4—5 недель после заложения из обертки верхушечных листьев появляется метелка и зацветает мужское соцветие — падает пыльца. Появление столбиков с рыльцами и цветение женских соцветий происходят через 5—6 недель. После образования зародышевой метелки начинают удлиняться нижние междоузлия стебля, растение интенсивно растет, быстро развиваются корневая система и листья. Сразу же после заложения метелки на главном конусе нарастания закладываются недифференцированные конусы нарастания боковых ветвей, из которых через 2—3 недели медленно развиваются зачатки женских соцветий — цветочные завязи початка. При этом завязь, находящаяся непосредственно под главным початком, иногда развивается во вторичный початок, особенно при хорошей обеспеченности растений светом, влажностью и питанием (например, в изреженных посевах) и при генетической предрасположенности сорта к многопочатковости.

Активный вегетационный период характеризуется высокой интенсивностью роста, фотосинтеза, поглощения воды и питательных веществ. Почти все междоузлия стебля и листья в этот период достигают своего конечного размера. Когда появляются репродуктивные органы, растение «бросает» всю свою энергию на формирование метелки, пыльцы, нитей початков. При этом доминирует формирование метелки и пыльцы, причем неблагоприятные условия внешней среды влияют на этот процесс слабее, чем на образование початков и нитей. Размер початка устанавливается в течение трех недель, начинается этот процесс через шесть недель после появления всходов растений. Сначала определяется число продольных рядов яйцеклеток — довольно стабильный генетический признак. От числа яйцеклеток в ряду зависит число будущих цветков, которые, развиваясь, выдвигают из листовой обертки столбики с рыльцами. Этот период, особенно за 10—14 дней до высвобождения пыльцы и появления

нитей, наиболее важен в онтогенезе кукурузы, когда дефицит воды, питательных веществ, солнечного освещения (например, в загущенных посевах) и ослабленные обменные процессы (фотосинтез, метаболизм азота), а также нарушения в транспорте ассимилятов приводят к непоправимым потерям урожая зерна. В экологических условиях ЧССР особое значение имеет недостаток воды (рис. 55). Активность метаболизма и рост в этой фазе онтогенеза находятся на максимальном уровне.

Скорость развития растений от посева до цветения зависит от температуры и интенсивности фотосинтеза, причем здесь существует одно кажущееся противоречие. Чем ниже температура, тем продолжительнее данная фаза онтогенеза, дольше длится процесс фотосинтеза и выше фотосинтетический потенциал. Однако если температура снижается слишком сильно, скорость фотосинтеза в листьях падает и все указанные преимущества аннулируются. Хэнуэй и Рассел, подробно изучавшие динамику нарастания сухого вещества в течение онтогенеза у 11 гибридов кукурузы, пришли к выводу, что период от всходов до появления 10-го листа (фазы 0—2,5) у всех гибридов примерно одинаков и равен 44 ± 1 день. Продолжительность периода от фазы 2,5 до появления нитей (фаза 5) колебалась у различных гибридов от 16 до 35 дней. Общая масса сухого вещества надземных вегетативных частей растений в фазу физиологической спелости составляла 6,26—13,44 т/га, в зависимости от гибрида. Скорость накопления сухого вещества в фазе 0—5 была примерно стабильной — 238—243 кг/га в сутки. Масса сухого вещества вегетативных частей растений возрастала и после фазы 5

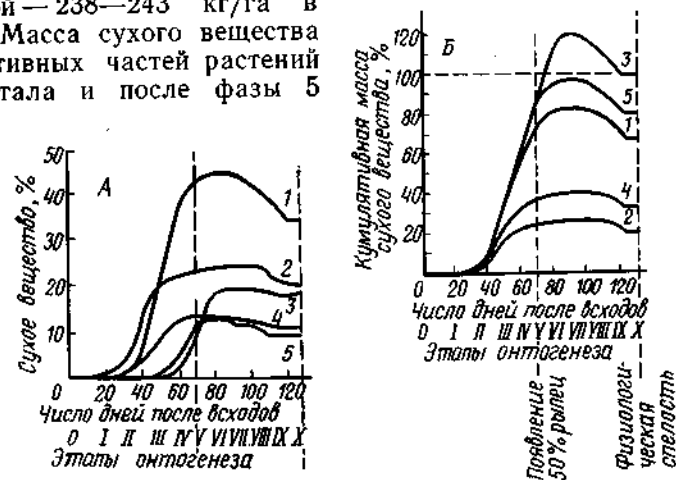


Рис. 56. Содержание сухого вещества (А) и кумулятивная масса сухого вещества (Б) отдельных вегетативных органов по отношению к общей вегетативной массе кукурузы в отдельных фазах онтогенеза [по Хэнуэю и Расселу, 1969]:

1 — стебель+метелка; 2 — листовые пластинки; 3 — стержень+рыльце основного початка; 4 — влагалища листьев; 5 — листовые обертки+нижний початок.

(рис. 56). Примерно 90 % углеводов, содержащихся в зерновках при уборке, — это прямые продукты фотосинтеза, протекающего в период налива зерна. Поэтому всегда нужно рассчитывать на значительный отток азотистых веществ из листьев и стеблей в зерновки в период налива зерна.

Начальные фазы налива зерна наступают при оплодотворении яйцеклетки. Они характеризуются замедлением роста массы листьев и стеблей, дальнейшим повышением массы оберток и стержня и очень медленным нарастанием массы зерновок. Один початок обычно несет 700—1000 яйцеклеток, расположенных в 14—18 рядов. Их оплодотворение происходит в тот период, когда рыльца созреют, покажутся из листовых оберток и на них попадает достаточное количество биологически полноценных пыльцевых зерен. На одной метелке созревает примерно 2—5 млн. пыльцевых зерен, т. е. по 2000—5000 на одно рыльце. Метелка пылит в течение 5—8 дней, причем не непрерывно: максимум отмечается примерно на 3-й день. При излишней влажности, засухе или холоде выброс пыльцы останавливается. Пыльца сохраняет жизнеспособность 18—24 ч и при попадании на рыльце начинает прорастать в течение нескольких минут. Рыльца каждого растения могут принимать пыльцу 10—14 дней; они выходят из початков через 1—3 дня после начала выброса пыльцы и при хороших условиях появляются в течение 3—5 дней. За этот срок все яйцеклетки могут быть оплодотворены, причем 97 % растений оплодотворяется пыльцой другого растения.

Количества пыльцы, как правило, достаточно для оплодотворения яйцеклеток. Плохое оплодотворение связано с поздним появлением нитей в результате дефицита воды или азота, недостатка подвижных метаболитов, углеводов и азота. Аккумуляция азота, а также фосфора и калия в этот период несколько опережает накопление сухого вещества, а в остальные фазы идет почти параллельно ему (рис. 57).

При засухе и жаркой погоде нити быстро засыхают, пыльца на них не прорастает. Особенно критическими являются первые дни после оплодотворения. Недостаток углеводов и азотистых веществ, а возможно, и гормональные нарушения в результате засухи, затенение в чрезмерно загущенных посевах или при высокой облачности (все это факторы,

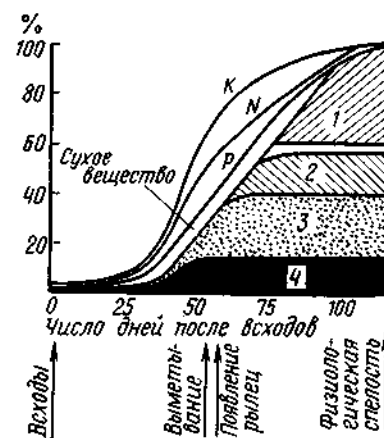


Рис. 57. Относительный прирост сухого вещества и усвоение питательных веществ (по оси ординат, %) в течение онтогенеза кукурузы. Физиологическая спелость 100 % (по Хэнуэю, 1960):

1 — зерно; 2 — стержень; 3 — стебель; 4 — листья.

влияющие на фотосинтез, транспорт ассимилятов, рост, метаболизм азота) служат причиной того, что зерновки в початке перестают наливаться и отмирают, хотя яйцеклетки были оплодотворены. После того как число зерновок окончательно установилось, начинается их налив, или «заполнение» ассимилятами. На развитие початков, их число и размер существенно влияют почвенные условия (влаги и питательные вещества), освещенность и конкуренция, обусловленная степенью загущенности посева. Оптимизация этих условий — необходимое условие использования генетического потенциала гибридов.

Активные фазы налива зерна характеризуются снижением массы сухого вещества стебля, листьев, в том числе и оберточных, стержня и резким возрастанием массы зерновок. Определенное количество сухого вещества накапливается в зерновках в результате транспорта из вегетативных органов, но большая его часть — это продукты фотосинтеза в данный период. Поэтому все факторы, которые могут активизировать процесс фотосинтеза после цветения растений, содействуют повышению скорости налива зерна, однако лишь на фоне оптимальной листовой поверхности и, следовательно, экономного распределения ассимилятов у данного генотипа. При каждом удлинении срока налива зерна, особенно за счет вегетативных фаз онтогенеза, создаются условия для повышения урожая. Следует, однако, отметить, что абсолютная продолжительность вегетационного периода определяется числом безморозных дней, в частности дней с температурами, оптимальными для активного фотосинтеза и роста растений. Необходимая сумма температур тех дней, когда среднесуточная температура составляет 10 °C или выше, по данным Курпеловой, равна 2400, 2700 и 2900 °C соответственно для среднеспелых, среднепоздних и позднеспелых гибридов. При возделывании кукурузы на силос суммы среднесуточных температур могут быть ниже на 150—300 °C.

По данным Хенуэя и Рассела, сухая масса зерна у различных гибридов составляет 35—52 % общего сухого вещества надземной массы ($K_{хоз}$). Быстрый и равномерный налив зерновок начинается через 6—12 дней после появления 50 % нитей, скорость формирования зерна составляет 163—181 кг/га в сутки, сроки появления нитей (физиологическая спелость) — 43—60 дней при достоверной их корреляции с хозяйственным урожаем. Многие работы свидетельствуют о том, что формирование высокого хозяйственного урожая может быть результатом сочетания высокой скорости налива зерновок и непродолжительности этого процесса. Данное положение имеет существенное значение для выведения гибридов кукурузы на зерно в условиях ЧССР. В странах, географически расположенных севернее, кукурузу на зерно возделывать нельзя.

Следовательно, масса 1000 зерен кукурузы зависит от скорости и продолжительности периода налива зерновок. Неблаго-

приятные внешние условия могут оказать существенное влияние на эти процессы. Большинство исследований показывает, что снижение урожайности гораздо чаще связано с уменьшением числа развитых зерен, чем со снижением массы 1000 зерен.

Физиологическая спелость зерна наступает, когда масса сухого вещества в нем достигает максимума (зерновка содержит примерно 65 % сухого вещества). Хорошим индикатором физиологической спелости зерна служит появление черного слоя на кончике зерновки (рис. 58), который служит показателем окончания оттока ассимилятов в нее. При наличии черного слоя у 75 % зерновок в средней части початка он считается физиологически спе-



Рис. 58. Черный слой на кончике зерновки — показатель физиологической спелости кукурузы.

45. Урожай, содержание сухого вещества и питательных веществ в надземной массе кукурузы на отдельных этапах ее онтогенеза [Дедек, 1970; по 144]

Этап онтогенеза	Сухое вещество, %	Урожай, т/га				Кра-мальные единицы	Удельная масса, %	
		зеле-ная масса	сухое ве-щество	азо-тистые ве-щества	пере-варимые азо-тистые ве-щества		почат-ки	стебли и листья
Цветение	17	35,0	5,9	0,56	0,31	3570	15	85
Молочная спелость	20	45,0	9,0	0,66	0,45	5292	40	60
Молочно-восковая спелость	25	42,5	10,6	0,94	0,64	6360	50	50
Восковая спелость	30	40,0	12,0	0,96	0,64	7399	57	43
Полная спелость	40	35,0	14,0	1,04	0,62	8680	60	40

Продолжение

Этап онтогенеза	Содержание питательных веществ, %							
	зеленая масса				сухое вещество			
	крахмальные единицы	азо-тистые ве-щества	пере-варимые азотис-тые ве-щества	клет-чатка	крах-мальные единицы	азо-тистые ве-щества	пере-варимые азотис-тые ве-щества	клет-чатка
Цветение	10,3	1,61	1,00	4,60	60,50	9,41	5,20	27,05
Молочная спелость	11,7	1,46	1,00	5,35	58,50	7,30	5,00	26,75
Молочно-восковая спелость	15,0	2,21	1,50	5,60	60,00	8,84	6,00	22,40
Восковая спелость	18,5	2,40	1,60	6,30	61,66	8,00	5,30	21,00
Полная спелость	21,7	2,60	1,56	7,00	62,00	7,40	4,45	22,00

лым. Далее влажность зерна продолжает снижаться до тех пор, пока не наступит уборочная спелость, при которой сухая масса зерновки составляет 70—80 %. У кукурузы на силос уборочная спелость характеризуется содержанием в зеленой массе надземной части растений 27—32 % сухого вещества. Этот показатель соответствует фазам молочно-восковой и восковой спелости, при которых сочетание процента и урожая сухого вещества, переваримых азотистых веществ, крахмальных единиц и силосуемой зеленой массы является оптимальным (табл. 45).

Специфические особенности фотосинтеза

Энергетическую и материальную основу формирования урожая кукурузы составляет фотосинтетическая ассимиляция углерода совместно с усвоением воды и питательных веществ. Кукуруза обладает множеством признаков, позволяющих относить ее к растениям с фотосинтезом типа C_4 или к растениям с так называемым «эффективным» или «кооперативным» типом фотосинтеза. Хлоропласты кукурузы диморфны: в мезофилле они имеют грани относительно небольшого размера, а в сосудисто-волокнистых пучках влагалищ содержат более крупные ламеллы. В клетках мезофилла локализованы ферменты цикла фиксации углерода Хетч — Слэка (C_4), в клетках пучков — ферменты цикла Кальвина (C_3). Продукты цикла Хетч — Слэка — дикарбоновые кислоты (яблочная и аспарагиновая) — транспортируются из клеток мезофилла к хлоропластам сосудисто-волокнистых

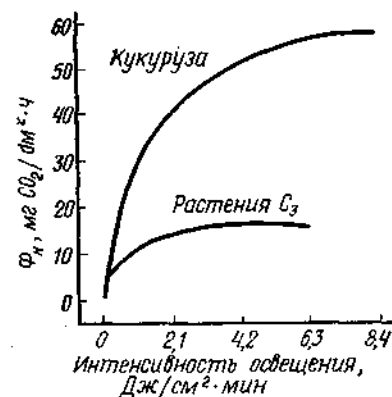


Рис. 59. Зависимость чистой скорости фотосинтеза (Φ_n) листьев кукурузы и растений C_3 от интенсивности освещения при 30 °C и концентрации CO_2 в воздухе 300 мг/л; искусственное освещение силой 5,02 Дж/см² в минуту эквивалентно полному солнечному освещению в летний полдень [по Хескету, 1963].

пучков влагалищ, где карбонил C_4 отщепляется и подвергается вторичной фиксации карбоксилазой рибулозо-1,5-дифосфата; в рамках цикла Кальвина образуются 3-фосфоглицериновая кислота, углеводы и другие продукты метаболизма. Процессы, противоположные синтезу, — это потери CO_2 при темновом дыхании (R_D), в результате которых чистая скорость фотосинтеза (Φ_n) как решающий фактор положительного дневного баланса образования сухого вещества (рис. 59) равна: $\Phi_n = P_G - R_D$, где P_G — общая скорость фотосинтеза. Растения типа C_3 в приведенном уравнении, кроме R_D , характеризуются еще одним отрицательным показателем, а именно фотореспирацией, т. е.

дыханием на свету, которая может существенно снизить величину Φ_n . У кукурузы фотореспирации нет или она бывает очень слабой, но существует высокоэффективная система карбоксилирования со значительной скоростью перемещения ассимилятов из ассимилирующих клеток. В сравнении с C_3 -растениями насыщающая интенсивность освещения (рис. 59) кукурузы очень высока, и фотосинтез протекает довольно энергично при обычных и даже низких концентрациях CO_2 в воздухе. Этому способствует характерная для этой культуры максимальная скорость фотосинтеза и соответствующая активность роста. Высокая скорость фотосинтеза — существенный фактор продуктивности кукурузы.

Кукуруза хорошо переносит потери воды из тканей листьев, однако на процессы роста и фотосинтеза дефицит влаги оказывает большое влияние. Оптимальная для скорости фотосинтеза температура колеблется в пределах 30—33 °C. Однако, по мнению некоторых авторов, интервал температурного оптимума гораздо шире (24—36 °C); он сложился в результате селекции и процессов адаптации. Суточный баланс ассимилятов может существенно ухудшиться под влиянием полуденной депрессии скорости фотосинтеза, вызванной дефицитом влаги в жаркую и сухую погоду. При этом Φ_n достигает максимума не в полуденное время при полной интенсивности освещения, а в 9 ч утра. Температура листьев оказывает влияние на фотосинтез лишь в течение дня, но рост и развитие растений находятся под ее влиянием в любое время суток. Оптимальные ночные температуры, с одной стороны, будут ускорять развитие, но с другой, уменьшать дыхание в темноте и сокращать продолжительность данного этапа онтогенеза. Поэтому для роста растений в условиях, когда посевы не страдают от недостатка влаги, оптимальной является температура листьев 30 °C в течение дня при относительно прохладных ночах.

Роль отдельных органов в формировании урожая; источники ассимилятов и емкость накопления

Значение отдельных органов растения для формирования урожая определяется не только скоростью фотосинтеза на единицу ассимилирующей поверхности, но и размером этой поверхности, продолжительностью ее активности и количеством ассимилятов, транспортируемых из листьев в зерно. В отличие от густовысеваемых зерновых у кукурузы сухое вещество зерна в основном формируется при фотосинтезе верхних ярусов посева, а в изреженных посевах или у генотипов, толерантных к густоте стояния, также за счет фотосинтеза листьев средних ярусов на начальных генеративных этапах онтогенеза. При этом такие вегетативные органы растения, как стержень початка, листовые обертки и стебель, служат временным хранилищем ассимилятов, образованных в период начала налива зерна. Далее эти продукты постепенно и равномерно перемещаются в зерновки, причём

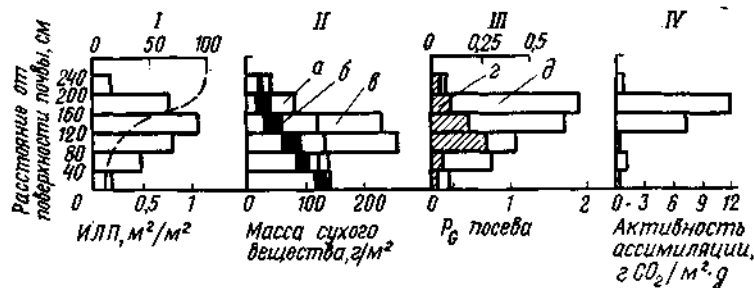


Рис. 60. Основные физиологические параметры посева в разных его ярусах [по 181]:

I — степень проникания (%) солнечных лучей в посев при полном освещении в полдень; II — масса сухого вещества, г/м² (а — стебель; б — листовые влагалища, в — листья и початки); III — скорость дыхания посева (R_D , г $\text{CO}_2/\text{м}^2 \cdot \text{ч}$) при соответствующей скорости фотосинтеза (P_D , г $\text{CO}_2/\text{м}^2 \cdot \text{ч}$) и полном освещении в полдень (а — общая скорость фотосинтеза, б — скорость темнового дыхания на 1 м²); IV — синтез ассимилятов ($\Phi_H = P_D - R_D$, г $\text{CH}_2\text{O}/\text{м}^2$ в день) при среднесуточной интенсивности освещения и ИЛП-3,6.

они составляют примерно 10 % сухого вещества зерна. Эта величина относительно невелика, но продукты ассимиляции из вегетативных органов имеют важное значение для поддержания постоянной скорости прироста сухого вещества зерна в течение его активного налива без учета существенных суточных колебаний фотосинтеза [30]. Следовательно, примерно 90 % сухого вещества зерновки образуется непосредственно при фотосинтезе в фазу налива зерна.

В ходе вегетативных этапов онтогенеза должны сформироваться достаточно большая и фотосинтетически активная листовая поверхность (источник ассимилятов) и необходимое количество завязей женских соцветий и затем зерновок (акцептор ассимилятов — емкость накопления). После выметывания основным акцептором продуктов ассимиляции становятся початки, в более поздние фазы — зерновки, а источником ассимилятов — листовые пластинки, расположенные под основным початком. Между источником и акцептором продуктов ассимиляции существует обратная связь. Акцептор ассимилятов зависит от количества продуктов ассимиляции, образующихся при фотосинтезе, и в то же время стимулирует его скорость. Торможение развития зерновки, т. е. создание искусственной стерильности (например, удалением рылец), вызывает снижение емкости фотосинтеза, или же Φ_H остается постоянной, а дыхание (R_D) усиливается. У фертильных растений в генеративной фазе при дыхании расходуется 40 % продуктов ассимиляции, а если зерновки не образуются — даже более 50 %. Стерильные растения имеют более низкую массу, но повышенную концентрацию углеводов в стеблях по сравнению с фертильными; в этом случае запасным акцептором ассимилятов служат стебли. Однако к концу онтогенеза скорости фотосинтеза стерильных и фертиль-

ных растений начинают выравниваться, и перед полной спелостью Φ_H стерильных растений может быть даже выше, чем у фертильных. В загущенных посевах, где накопление сухого вещества зерна бывает относительно слабым, существенные различия между массой сухого вещества стерильных и фертильных растений часто отсутствуют.

В вертикальном профиле посева зависимости между источником и акцептором ассимилятов определяются не только внутренними генетически и онтогенетически обусловленными физиологическими показателями (содержанием минеральных веществ, оводненностью тканей листа, наличием пигментов, активностью ферментов и др.), но и такими признаками, как величина органов растения, градиенты всех внешних факторов — интенсивности освещения, концентрации CO_2 и воды, температура и т. д. Все эти факторы во взаимодействии определяют вертикальное расположение листовой поверхности, массу сухого вещества и соотношение Φ_H и R_D , т. е. количество ассимилятов, транспортируемых из данного яруса посева (рис. 60).

Степень проникания солнечных лучей, т. е. интенсивность освещенности листьев, падает с глубиной посева, одновременно уменьшается и скорость фотосинтеза. Наиболее высокой она бывает в верхних и средних ярусах. В верхнем ярусе (200—240 см) определенное затенение дает метелка. Дыхание идет особенно интенсивно в ярусе 120—80 см, где размещается початок. В ярусе 200—160 см синтезируется больше всего продуктов ассимиляции, которые затем транспортируются в другие органы. В нижних ярусах посева образуется лишь незначительное количество ассимилятов.

Скорость роста посева и его компонентов

Биологический урожай ($U_{\text{биол}}$) — это сумма скоростей роста посева (в г сухой массы на 1 м² площади в сутки) в течение вегетационного периода. Средняя скорость роста посева представляет собой произведение средней чистой продуктивности фотосинтеза на среднюю площадь листовой поверхности за вегетационный период. У кукурузы, возделываемой на зерно, урожай зерна ($U_{\text{хоз}}$) — это лишь часть биологического урожая ($U_{\text{биол}}$), т. е. $U_{\text{хоз}} = U_{\text{биол}} \cdot K_{\text{хоз}}$, где $K_{\text{хоз}}$ — коэффициент хозяйственной эффективности урожая, т. е. индекс урожайности.

На биологический и хозяйственный урожай влияют следующие факторы:

- почва и ее свойства;
- способность листьев формировать листовую поверхность, которая обуславливает скорость фотосинтеза;
- индекс листовой поверхности, ее структура и продолжительность периода фотосинтетической активности;
- климатические факторы;
- абсорбционная и синтезирующая активность корневой системы;

— различные физиологические и биохимические особенности растений, например способность к транспорту продуктов ассимиляции и др.

Все эти факторы обусловлены агроэкологическими условиями, генотипом растений и их взаимодействием.

В данном разделе процесс образования урожая рассматривается лишь с точки зрения аналитических показателей роста, т. е. чистой продуктивности фотосинтеза, и в первую очередь по скорости фотосинтеза, ИЛП и $K_{хоз}$, который представляет собой удельную массу сухого вещества зерна от общей надземной сухой массы. Кроме продолжительности периода фотосинтетической деятельности какого-либо хозяйственного ценного органа растения, центральную роль в проблеме синтеза сухого вещества на единицу поверхности посева за сутки играет чистая продуктивность фотосинтеза, которая является генотипическим признаком, и ее отношение к возрастающей площади листовой поверхности (ИЛП). Для кукурузы установлено, что при достаточной обеспеченности водой, питательными веществами и углекислым газом ИЛП превышает 0,6, а скорость фотосинтеза в посевах не достигает полного светового насыщения [56]. Следовательно, в таких посевах необходимо повышать ИЛП и соответственно количество абсорбированной солнечной энергии.

Простой способ повышения ИЛП — увеличение густоты стояния растений; кроме того, оптимизация минерального питания, водного режима (орошение) и др. оказывает не менее существенное влияние на увеличение площади листовой поверхности. Однако при этом чистая продуктивность фотосинтеза снижается, даже если скорость роста ИЛП достигает величины, соответствующей оптимальным его показателям (ИЛП_{опт}). Эта зависимость ИЛП от скорости роста отмечена практически во всех посевах кукурузы.

Вторая возможность появляется в тех случаях, когда рост усиливается параллельно повышению ИЛП и лишь при ИЛП, равном 18, становится постоянным. Следует, однако, отметить, что при высоких показателях ИЛП идет прирост вегетативной массы, часто сопровождающийся полеганием растений. Таким образом, с ростом ИЛП в посевах усиливается поглощение солнечной энергии и усвоение CO_2 растениями и в то же время возрастает конкуренция

за освещенность, влагу, питательные вещества и CO_2 [192]. На единицу листовой поверхности приходится меньшее число параметров фотосинтеза и роста. Кроме того, распределение этих факторов в посевах ухудшается, причем нижние листья страдают в наибольшей степени. Результатом этого является прекращение продуктивной деятельности нижних листьев, снижение чистой продуктивности фотосинтеза целого посева и уменьшение участия единицы листовой поверхности в создании общей массы сухого вещества и особенно сухого вещества зерна.

Общие тенденции основных физиологических процессов, происходящих в посевах при изменении густоты стояния растений, отражены на рисунке 61. График показывает, что уже при ИЛП 0,5 в посевах кукурузы начинается конкуренция за азот и воду, а позднее и за свет. Конкуренция между корневыми системами способствует перераспределению корней в почве: в поисках воды и питательных веществ они уходят в глубину и слабо ветвятся. Неудовлетворительное развитие корневой системы ограничивает фотосинтез и рост надземной массы даже раньше, чем возрастает листовая поверхность и начнется конкуренция за освещенность. Интенсивность освещения нижних листьев и чистая продуктивность фотосинтеза снижаются. С увеличением ИЛП ухудшаются не только условия для фотосинтеза и площадь листьев одного растения, но снижается также число оплодотворенных яйцеклеток и образовавшихся зерновок, т. е. уменьшается емкость накопления для запасаания продуктов ассимиляции. Соответственно при этом возрастает число стерильных растений, падает масса зерна с одного початка (рис. 62) и уменьшается коэффициент хозяйственной эффективности посева. На процессе оплодотворения особенно отрицательно сказывается запоздалое появление нитей (удлинение протандрии), причем с увеличением густоты стояния до 10 тыс. растений на 1 га появление нитей запаздывает примерно на день. Установлено, что протандрия возрастает в результате затенения посевов, нарушения метаболизма азота в растениях и недостатка воды. В общем можно сказать, что развитие большого числа зерновок на единицу листовой поверхности при высоком ИЛП — основной фактор получения высокого урожая зерна кукурузы.

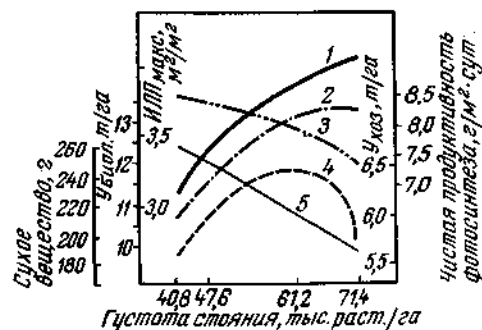


Рис. 61. Основные показатели функционирования посевов кукурузы при различной густоте стояния растений [по Устенко и Гайдукову, 1959]:

1 — индекс листовой поверхности; 2 — биологический урожай; 3 — чистая продуктивность фотосинтеза; 4 — хозяйственный урожай; 5 — масса сухого вещества на одно растение.

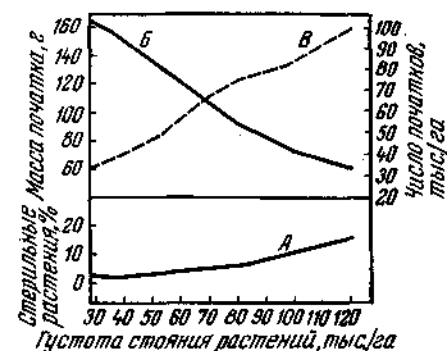


Рис. 62. Влияние густоты стояния на число стерильных растений (А), массу сухого вещества зерна на початок (Б) и число початков на 1 га (В) у гибрида СЕ-IV [по Видовичу и Покорному, 1973].

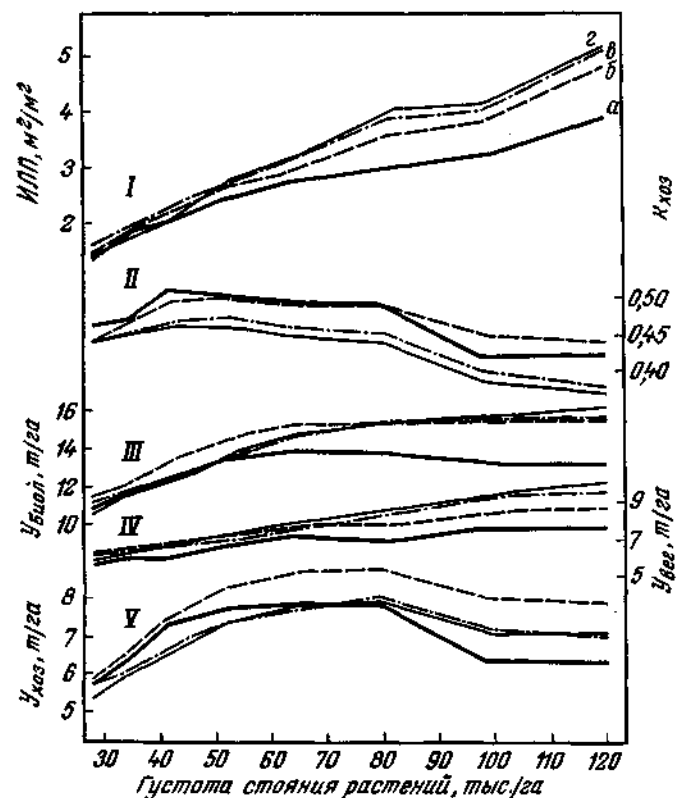


Рис. 63. Влияние густоты стояния растений и возрастающих норм удобрений на урожай зерна (при 14 %-ной влажности) и надземной вегетативной массы, коэффициент хозяйственной эффективности и индекс листовой поверхности у гибрида СЕ-IV [по Видовичу и Покорному, 1973]:

I — индекс листовой поверхности; II — коэффициент хозяйственной эффективности; III — биологический урожай; IV — урожай вегетативной массы; V — хозяйственный урожай (зерно); а — без удобрений; б — NPK (260 кг/га $N+P_2O_5+K_2O$ или 209 кг/га $N+P+K$); в — 2NPK (520 или 419 кг/га соответственно); г — 3NPK (760 или 628 кг/га соответственно).

Размеры оптимальной листовой поверхности кукурузы зависят от целевого назначения посевов. У кукурузы на силос ИЛП_{опт} обычно выше, чем у кукурузы на зерно, поскольку хозяйственно ценный продукт при ее уборке — это вся надземная масса с определенным количеством початков. Коэффициент хозяйственной эффективности ($K_{хоз}$) снижается одновременно с ростом ИЛП довольно быстрыми темпами, поэтому у кукурузы на силос $K_{хоз}$ может быть низким, но ИЛП_{опт} должен быть выше, и, наоборот, у кукурузы на зерно $K_{хоз}$ должен быть высоким, а ИЛП_{опт} может быть ниже.

Многие данные свидетельствуют о том, что при возделывании кукурузы на зерно оптимальная густота стояния растений

должна быть в пределах 40—80 тыс. растений на 1 га. Для позднеспелых и сильнопозднеспелых гибридов среднее число растений колеблется от 40 до 57 тыс., для среднеспелых — от 40 до 67 тыс., для среднеранних и ранних — от 47 до 80 тыс. и для очень раннеспелых — до 100 тыс. растений на 1 га. Более высокие цифры показывают густоту стояния в условиях интенсивной культуры. При орошении оптимальное число растений на 1 га повышается на 10—30 %, в зависимости от бонитета почвы и поливных норм в критические фазы онтогенеза. У кукурузы на силос оптимальное число растений на 1 га возрастает на 20—30 тыс., а ширина междурядий снижается на 10—25 см [140]. Однако более правилен учет не оптимальной густоты стояния растений, а ИЛП_{опт}, который для хозяйственного урожая колеблется в среднем от 2,5 до 5, а для биологического — от 3,5 до 18 [198]. При интенсификации возделывания (применения орошения, удобрений, борьбы с сорняками) и с внедрением в производство генотипов, хорошо отзывавшихся на загущение посевов, ИЛП_{опт} для хозяйственного и биологического урожая возрастает и одновременно увеличивается урожай, но лишь при условии сохранения оптимальных уровней этих факторов для данных экологических условий и гибридов [152, 197]. В 1970 г., который в условиях ЧССР характеризовался относительно благоприятным распределением осадков (сумма за вегетационный период 289 мм, в том числе в июле 70 мм) эти зависимости были установлены для гибрида СЕ-IV (рис. 63).

Результаты опытов 1970 г., а также данные, полученные в годы с меньшей суммой и более неравномерным распределением осадков при густоте стояния растений в пределах 28—121 тыс/га и нормах удобрений в действующем веществе от 0 до 780 кг $N+P_2O_5+K_2O$ (628 кг $N+P+K$), позволили сделать следующие заключения:

Для получения высокого урожая зерна ($U_{зер}$) оптимальная густота стояния растений равна 65—80 тыс/га, а оптимальная листовая поверхность (ИЛП) — 2,7—3,9 м²/м². Биологический урожай возрастает в соответствии с ростом норм удобрений при колебаниях ИЛП от 2,65 (в неудобренном контроле) до 5,2. Увеличение норм NPK положительно отражается на ИЛП лишь при густоте стояния растений > 65 тыс/га. Возрастание ИЛП в пределах всех измерений положительно коррелировало с биологическим урожаем и урожаем вегетативной массы, однако после достижения ИЛП величин 2,0—2,7 коэффициент хозяйственной эффективности начал снижаться.

Повышение ИЛП путем изменения условий минерального питания и густоты стояния растений лимитируется снижением участия листовой поверхности в образовании продуктов ассимиляции и одновременно отставанием накопления сухого вещества зерна от нарастания вегетативной массы. Интенсификация процесса формирования урожая на фоне усиленного минерального питания заключается в использовании высокопродуктивных генотипов, а в годы с недостаточным количеством осадков или их неблагоприятным распределением в течение вегетации — в проведении дополнительных поливов.

Число листьев на растении положительно коррелирует с длиной вегетационного периода, поэтому позднеспелые гибриды имеют большую листовую поверхность, чем раннеспелые. Этот фактор, а также более длинный вегетационный период при возделывании позднеспелых гибридов в областях, где экологические условия позволяют им созреть, способствуют удлинению сроков налива зерна и созданию более высокого фотосинтетического потенциала. Меньшая листовая поверхность у раннеспелых гибридов в сравнении с позднеспелыми компенсируется более высокой густотой стояния растений, и в результате ИЛП этих разных по скороспелости групп гибридов выравниваются. Раннеспелые гибриды характеризуются более высокой скоростью нарастания листовой поверхности на вегетативных этапах онтогенеза, быстрее достигают максимальных величин ИЛП, и в течение генеративных этапов чистая продуктивность фотосинтеза у них выше, чем у позднеспелых гибридов [10]. По урожайности раннеспелые гибриды не всегда уступают позднеспелым. Перед селекционерами стоит задача создания высокопродуктивных гибридов с коротким вегетационным периодом.

Эффективность использования солнечной радиации в процессе формирования урожая

Коэффициент эффективности использования энергии падающих солнечных лучей при фотосинтезе, т. е. в процессе создания урожая, (ξ) — это показатель, включающий данные об эффективности солнечной энергии и общей метаболической активности посева и отражающий степень ее интенсификации, а следовательно, и общей продуктивности. В отличие от максимального ξ при длине волны $\lambda=680$ нм, равного 34,2 %, максимальный коэффициент фотосинтетически активной радиации (ФАР) в течение онтогенеза посева равен 5—6 %. Например, сумма ФАР для районов Гурбаново в южной Словакии составляет $1,57 \times 10^{10}$ кДж/га за вегетационный период. При $\xi=5$ % максимальный биологический урожай кукурузы должен составить 47 т/га сухого вещества, однако для этого необходимо соответствующее обеспечение посевов влагой, питательными веществами, углекислым газом, «идеальными» агротехникой и генотипом. Если эти условия не соблюдены, ξ для неорошаемых районов южной Словакии в средних посевах кукурузы на зерно не превышает 1,3 %. К основным причинам такого снижения относятся: — потери в процессе формирования урожая (дыхание); — недостаточное (50 %) использование посевом фотосинтетически активной радиации в течение вегетации; — отсутствие количественной, временной и пространственной корреляции в использовании радиации и остальных внешних факторов (влаги, питательных веществ).

Неполное использование солнечной радиации посевами кукурузы связано с рядом факторов. В начале вегетационного пери-

ода (май), когда в почве достаточно влаги и интенсивность освещения высока, лимитирующим фактором является слабое развитие листовой поверхности. В июле и августе, когда ИЛП и интенсивность освещения уже достигли оптимума, использование солнечной радиации тормозится недостатком влаги.

Следующим неблагоприятным фактором в процессе формирования урожая кукурузы может служить снижение чистой продуктивности фотосинтеза в период между двумя максимальными ее показателями: при выметывании и при наливе зерна. Эта депрессия может усугубляться недостатком воды, питательных веществ или загущением посевов.

Высокопродуктивный посев кукурузы с биологическим урожаем 24 т/га сухого вещества и хозяйственным 11 т/га должен иметь следующие физиологические показатели (в пересчете на всю вегетацию): ИЛП_{макс}—3,7; суммарная площадь листьев — 2,9 млн. м²·сут; средняя чистая продуктивность фотосинтеза — 8,2 г/м²·сут; $K_{хоз}$ —0,45; ξ от величины ФАР для всего посева — 2,8 %; ФАР— $1,55 \cdot 10^{10}$ кДж/га; потребление воды на транспирацию—4320 т и потеря воды при эвапотранспирации и за счет стока—1730 т (всего 6050 т воды, или 605 мм); потребление N+P+K—500 кг/га и CO₂—60 т/га. Комплекс мероприятий, позволяющих контролировать запрограммированное развитие физиологических показателей, лежит в основе метода программирования урожая [200]. Однако до тех пор, пока в условиях ЧССР программирование урожаев кукурузы не будет разработано полностью вплоть до его реализации на практике, необходимо использовать методики выращивания кукурузы, которые в настоящее время широко используются в хозяйствах, и «Агробиологическое контролирование возделывания кукурузы» — книгу, подготовленную для применения в условиях производства.

В настоящее время необходимо также учитывать, что полевые посевы не только получают солнечную энергию, но и расходуют ее. По данным Алдрича с сотр. [1], отношение между энергией, затраченной в процессе создания урожая (сельскохозяйственная техника, удобрения, химикаты, топливо, труд и т. д.) и полученной в результате формирования урожая (зерно) при $U_{хоз}=6,4$ т/га, составляет 1:5,7. Следовательно, кукуруза с энергетической точки зрения — это перспективная культура, и в будущем ее способность накапливать энергию надо развивать.

ПЕРСПЕКТИВЫ ВОЗДЕЛЫВАНИЯ КУКУРУЗЫ

В физиологии растений, растениеводстве и других дисциплинах, особенно в физиологии культурных посевов, накоплено огромное количество данных о зависимостях между физиологическими и биохимическими процессами. Обобщение этих данных, составляющих основу сложного комплекса формирования урожаев, позволило создать в последние два десятилетия матема-

тические модели фотосинтеза посева. Посев в них выступает как система, обменивающаяся с окружающей средой энергией и веществом. Использование моделей и автоматических счетно-решающих устройств для воспроизведения процесса продуктивности одновременно с экспериментальной проверкой результатов этого воспроизведения в конкретных условиях дало много положительных идей как для создания новых генотипов, так называемых идеотипов, так и для технологии их возделывания. Кукуруза — классический пример того, как экспериментальная проверка математической модели фотосинтеза посева подтвердила правильность результатов моделирования. В географических широтах ЧССР растения с прямостоячими листьями (особенно в верхних ярусах) при достаточно развитой листовой поверхности (ИЛП 4), оптимальном обеспечении влагой и питательными веществами на критических этапах онтогенеза дают высокие биологические и хозяйственные урожаи. Найдено также благоприятное сочетание параметров идеотипа кукурузы на зерно (на уровне отдельного растения и целого посева) для орошаемых условий, которое будет постепенно реализоваться с помощью селекции (табл. 46).

46. Условия внешней среды и современные параметры идеотипа кукурузы на зерно [по 199]

Условия среды, для которых идеотип предложен

1. Высокое плодородие почвы, высокий уровень агротехники, своевременный посев.
2. Условия влажности не служат лимитирующим фактором на критических этапах онтогенеза.
3. Посев в достаточной степени загущен (ИЛП 4 и более), тенденция к сужению междурядий и созданию квадратной площади питания растений.

Параметры идеотипа кукурузы на зерно

1. Прямостоячие листья в верхней части растения, постепенно переходящие в горизонтальные над початком.
2. Высокая скорость и эффективность фотосинтеза.
3. Высокоэкономное распределение продуктов ассимиляции, активное участие листовой поверхности в формировании зерна.
4. Короткий период выброс пыльцы — появление нитей (рост толерантности к загущению посева).
5. Удлинение срока налива зерна за счет вегетативных этапов онтогенеза.
6. Тенденция к уменьшению размера листьев и их числа.
7. Малый размер метелки.
8. Морозостойкость при прорастании и в ранних фазах вегетации.
9. Тенденция к низкорослости растений с относительно высоко посаженным початком.
10. Многопочатковость (повышение емкости накопления ассимилятов, более высокая толерантность к загущению посевов).
11. Фотопериодическая нечувствительность.

Каковы же перспективы возделывания кукурузы в условиях ЧССР?

1. В передовых хозяйствах при орошении минимальные урожаи зерна будут составлять не менее 10 т/га.
2. Возрастет густота стояния растений, и в орошаемых условиях существенно уменьшатся междурядья.
3. Значительно расширятся орошаемые посевы кукурузы.
4. Система питания растений, борьба с сорняками, болезнями и вредителями будет усовершенствована.
5. Высокопроизводительная техника позволит быстрее и точнее проводить агромероприятия.
6. В управление процессами формирования урожаев будут введены новые методы, например агробиологический контроль и позднее программирование урожаев.
7. Улучшение генотипов будет проводиться в следующих направлениях:
 - повышение морозостойкости и ускорение начального роста с целью проведения раннего сева;
 - габитус растений и другие параметры идеотипа;
 - повышение толерантности к загущению посева;
 - удлинение периода налива зерна за счет сокращения вегетативных этапов онтогенеза;
 - повышение содержания лизина и белка в зерне;
 - улучшение фотосинтетического аппарата растений.

ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР

ЗЕРНОБОБОВЫЕ В ЭКОСИСТЕМЕ НА ПАХОТНЫХ ЗЕМЛЯХ

Бобовые культуры в земледелии играют важную роль, которая связана с их способностью фиксировать с помощью бактерий-симбионтов *Rhizobium* атмосферный азот и обогащать им почву.

В производстве известны многие виды зернобобовых из разных родов семейства бобовых; их распространение определяется климатическими условиями. В сельском хозяйстве ЧССР возделывают те культуры, которые соответствуют высокому уровню механизации и интенсификации земледелия. По данным сравнительных испытаний (табл. 47) и передовой практики, наибольшей продуктивностью обладают горох и кормовые бобы. Перспективной становится и культура люпина.

Виды зернобобовых различаются по габитусу, зависящему от характера стеблей растений — прямостоячих, стелющихся или

47. Урожай зерна и сбор белка с 1 га у отдельных видов зернобобовых (в среднем за 1968—1977 гг.) [по 51]

Культура	Уро- жай, т/га	Культура	Сырой белок, %	Культура	Сбор белка кг/га
Горох зерновой	3,91	Соя	37,73	Кормовые бобы	1052
Кормовые бобы	3,75	Люпин жел- тый	36,50	Горох зерновой	849
Горох универ- сальный	2,56	Люпин белый	34,58	Люпин белый	808
Люпин белый *	2,56	Вика яровая	33,50	Соя	663
Пелюшка яровая	2,27	Люпин узко- листный	33,50	Горох универсаль- ный	560
Фасоль обыкно- венная	2,21	Кормовые бо- бы	32,36	Пелюшка яровая	527
Вика яровая	2,01	Вика озимая	29,47	Вика яровая	510
Соя	1,70	Чечевица	29,41	Фасоль обыкно- венная	483
Чечевица	1,64	Пелюшка яро- вая	27,75	Люпин узколист- ный	435
Люпин узколист- ный	1,50	Фасоль обык- новенная	27,40	Чечевица	420
Люпин желтый	1,20	Горох универ- сальный	25,05	Люпин желтый	390
Вика озимая	1,02	Горох зерно- вой	23,92	Вика озимая	263

* Данные за более короткий опытный период.

вьющихся. Этим показателем определяется и структура посе-
вов. По строению листьев зернобобовые подразделяют на три
подгруппы: с перистыми, тройчатыми и пальчатыми листьями.
Сложные листья образуются по мере роста стебля и развивают-
ся постепенно, снизу вверх. В результате меняется световой ре-
жим в посевах. У многих видов стебли достигают значительной
длины, стелются и нижние листья, отмирая, перестают быть фо-
тосинтетически активными. Высокая облиственность и структу-
ра посевов зернобобовых обуславливают их большую конкурент-
тоспособность по отношению к сорнякам.

Современные селекционные сорта зернового типа, например
гороха, имеют растения с сильно укороченными стеблями, но с
прежним количеством листьев, что приводит к загущению посе-
вов. Поэтому перед селекционерами стоит задача выведения
форм с более мелкими листочками в сложном листе, которые
позволят создать в посевах оптимальные условия освещения.

Отличительная черта бобовых растений, в том числе и зерно-
бобовых, — слабая отзывчивость на факторы интенсификации,
т. е. на высокий уровень удобрения и агротехники. Зернобобовые
слабее реагируют на улучшение условий внешней среды, чем
другие культуры, но по продуктивности практически не уступа-
ют им, хотя удельная масса зерна в общем биологическом уро-
жае бывает низкой и очень нестабильной по годам. Следует,
однако, отметить высокое содержание белков в зерне и надзем-
ных органах этих растений.

Бобовые были введены в культуру относительно недавно.
Долгое время они служили лишь для обеспечения потребностей
самих земледельцев без выхода на рынок зерна, и поэтому воп-
росам их селекции не уделялось должного внимания. Лишь в
последние годы зернобобовые культуры были оценены по досто-
инству и в настоящее время играют существенную роль в реше-
нии белковой проблемы в чехословацком земледелии.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ФИКСАЦИЯ АЗОТА ЗЕРНОБОБОВЫМИ КУЛЬТУРАМИ

Высшие культурные растения, как правило, не способны ис-
пользовать для питания атмосферный азот, несмотря на его ог-
ромные естественные запасы. Таким свойством обладают лишь
некоторые свободноживущие и симбиотические организмы. Зер-
нобобовые и другие культуры семейства бобовых способны жить
в симбиозе с азотфиксирующими бактериями.

Симбиотическая фиксация азота бобовыми культурами

Свободноживущие в почве палочковидные бактерии рода
Rhizobium должны проникнуть в организм растения-симбионта.
Такая инокуляция видоспецифична, т. е. данный вид ризобиума

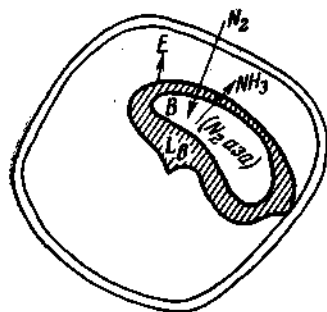


Рис. 64. Схема инокулированной клетки азотфиксирующего клубенька:

В — бактероида как видоизмененная форма клетки; Е — эндоцитоплазматическая мембранная система растительного происхождения, окружающая каждый отдельный бактероида (клубеньки клевера) или группу бактерондов (например, у сои); L — лейкопласт — красное вещество (по химическому составу напоминающее гемоглобин животных), регулирующее оптимальное осмотическое давление O_2 в непосредственной близости от бактерондов; $Nase$ — фермент нитрогеназа, локализованный в бактерондах; при участии других ферментов восстанавливает N_2 до NH_3 .

может инокулировать лишь определенный вид бобовой культуры. Кроме видовой, существует и сортовая специфичность: тот или иной штамм бактерии способен инокулировать лишь определенный сорт соответствующего вида растения.

Инокуляция происходит в несколько этапов и примерно следующим образом: растение-симбионт своими корневыми выделениями стимулирует рост и размножение бактерий, которые концентрируются особенно сильно в зоне корневых волосков, через них проникают в ткани корня и, образуя слизистые тяжи, прорастают в клетки.

В клетках растения бактерии меняют форму, становясь бактероидами и приобретая способность связывать молекулярный азот атмосферы. Повышенная меристематическая активность корневой ткани и дальнейшая постепенная инокуляция клеток приводят к образованию корневого клубенька. Схема процесса фиксации азота в инокулированной клетке изображена на рисунке 64.

Химизм биологической фиксации молекулярного азота

В 1965 г. после открытия нитрогеназы — фермента, непосредственно отвечающего за восстановление N_2 до NH_3 , было установлено, что он способен также восстанавливать другие субстраты, в том числе ацетилен (C_2H_2), до конечного продукта — этилена (C_2H_4). Присутствие этилена можно легко выявить методом газовой хроматографии, таким образом косвенно определить активность нитрогеназы и после проведения соответствующих расчетов точно установить количество N_2 , восстановленного до аммиака. Источником электронов в процессе восстановления, т. е. источником энергии восстановления, служат соединения углерода, включающиеся в систему как продукты фотосинтеза растения-симбионта (органические кислоты и углеводы).

Реакция восстановления молекулярного азота, по-видимому, проходит следующим образом:

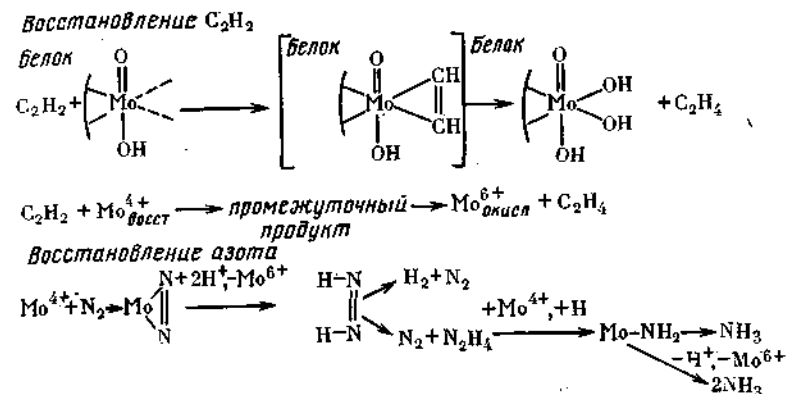


Рис. 65. Восстановление C_2H_2 и азота [по Шраузеру, 1977].

Более подробное представление об этом процессе дает рисунок 65.

Образовавшийся NH_3 проникает в цитоплазму клетки растения и под воздействием ферментативных систем включается в аминокислоты и амиды, используемые для построения белковых соединений в растении. Таким образом, растение должно накопить достаточное количество продуктов ассимиляции, которые служат источником энергии, необходимой для восстановления молекулярного азота.

Многие авторы, в том числе и Уилсон [по 175], обращают внимание на то, что для бобовых культур характерно сравнительно постоянное соотношение углеродистых и азотистых соединений (C:N) и что даже внесение удобрений или другие мероприятия существенного влияния на это соотношение не оказывают. Приведенная гипотеза объясняет и тот факт, что при увеличении количества углеводов возрастает способность как ассимилировать усвоенный минеральный азот, так и фиксировать усвоенный биологический азот, и наоборот. Следовательно, при возделывании бобовых культур все мероприятия, направленные на активизацию деятельности ассимиляционного аппарата, способствуют одновременно фиксации растением атмосферного азота или усвоению минерального азота из почвы.

Азотное питание бобовых культур, следовательно, может осуществляться тремя путями: 1 — вся потребность в азоте покрывается минеральным азотом почвы или азотом минеральных удобрений; 2 — вся потребность в азоте покрывается азотом семян и фиксацией атмосферного азота; 3 — растение использует как минеральный, так и биологически связанный азот атмосферы. При этом следует отметить, что третий вариант — сочетание минерального и биологического азота, по-видимому, наиболее целесообразен. Очевидно, на первых фазах развития растение зависит от содержания азота в почве, при его наличии создает

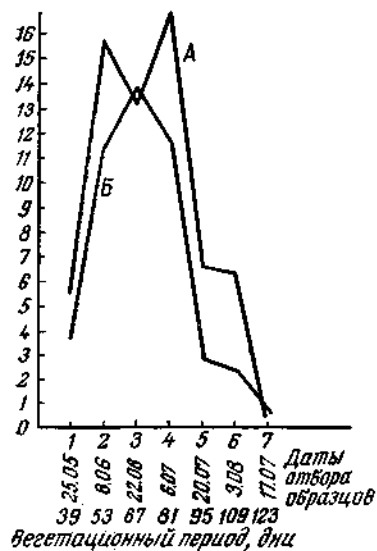


Рис. 66. Активность нитрогеназы в отдельные фазы роста кормовых бобов [по Вондрайзу, 1977].

По оси ординат — C_2H_4 , мкмоль/растение; по оси абсцисс — фенологические фазы (1 — появление полностью развернутого листа, 2 — фаза зеленых бутонов, 3 — полное цветение, 4 — формирование бобов, 5 — зеленая спелость, 6 — желтая спелость, 7 — плотная спелость); А — вариант с удобрениями; Б — без удобрений.

ассимиляционный аппарат и после истощения запасов минерального азота может быть в достаточной степени обеспечено азотом из атмосферы.

По данным Харпера и др., сочетание обоих источников азота создает необходимые условия для максимального формирования биомассы сои. В опытах Вон-

дрыса с кормовыми бобами высокая активность фиксации N_2 (или активность нитрогеназы) на отдельных этапах онтогенеза проявилась как на фоне минерального азота, так и в неудобренном контроле. Результаты этих опытов, приведенные на рисунке 66, показывают ферментативное восстановление C_2H_2 до C_2H_4 инокулированными корнями в отдельные фазы роста культуры. Минеральный азот отрицательно влиял как на образование клубеньков, так и на активность нитрогеназы и в конечном итоге на фиксацию N_2 атмосферы. Емкость фиксации, особенно в неудобренном контроле, была максимальной в фазе образования бобов. Это противоречит некоторым литературным данным, в соответствии с которыми фиксация N_2 однолетними бобовыми культурами достигает максимума в период от фазы бутонизации до цветения.

Сводить азотное питание бобовых культур лишь к применению минеральных удобрений не только экономически невыгодно, но и нецелесообразно. При внесении удобрений повышается себестоимость продукции, возрастают потери азота за счет вымывания, что может привести к загрязнению подземных вод. Кроме того, при формировании генеративных органов растения страдают от недостатка азота, им необходима дополнительная подкормка. Внесение более 80 кг/га азота тормозит инокуляцию и образование клубеньков, так как азот вызывает утолщение радиальных слоев корневой ткани.

В то же время азотное питание зернобобовых культур, основанное лишь на биологически фиксированном атмосферном азоте, не менее рискованно, поскольку растения получают необходимое количество N_2 лишь при условии достаточно развитого азотфиксирующего аппарата, а его эффективность зависит от

многих факторов внешней среды. К ним относятся благоприятная кислотность почвы (нейтральная или слабощелочная), наличие некоторых питательных веществ (особенно фосфора и кальция), аэрированность и оптимальная влажность почвы (от 40 до 80 % полной полевой влагоемкости), а также погодные условия: температура почвы должна быть не ниже 14 °С. Из внутренних факторов на фиксацию азота влияют определенные свойства бактерий — активность, вирулентность и специфичность того или иного штамма для данного вида и сорта. Поэтому одна из основных задач агротехники возделывания зернобобовых и других видов бобовых культур заключается в создании оптимальных условий для развития азотфиксаторов и максимального связывания атмосферного азота. При этом существенно снижаются затраты энергии на возделывание зернобобовых, ослабевает опасность загрязнения окружающей среды (подземных вод) нитратами, растет биологизация сельскохозяйственного производства.

ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ

Горох

Горох, как и другие зернобобовые, — широко распространенная сельскохозяйственная культура. Его возделывают на зеленый корм, убирая всю надземную биомассу, и на зерно (*Pisum sativum* ssp. *sativum* Alef.); мозговые сорта подвита *P. sativum* ssp. *medullare* Alef. и горох сахарный (*P. sativum* ssp. *saccharatum* Ser.) служат овощными культурами. С агрономической точки зрения важное значение имеют также пожнивные и корневые остатки гороха, которые повышают содержание органической массы и азота в почве. Многие зернобобовые, в том числе горох полевой, или пелюшку (*Pisum sativum* ssp. *speciosum* Alef.), используют на зеленое удобрение.

По хозяйственному назначению современные сорта гороха подразделяют на две основные группы:

- зерновые, характеризующиеся низким или средним ростом и возделываемые исключительно на зерно;
- универсальные — высокорослые, выращиваемые преимущественно на зеленую массу в смеси или в чистой культуре; к этой группе относятся горох обыкновенный посевной (*P. sativum* ssp. *sativum* Alef.) и пелюшка (*P. sativum* ssp. *speciosum* Alef.). Сорта этих подвидов можно также возделывать на зерно, однако по урожаям они обычно уступают зерновым сортам (табл. 48).

Выведение низкорослых сортов гороха селекционерами Голландии дало мощный толчок широкому применению этой культуры в пищевой промышленности, но главным образом как белкового компонента кормосмесей для сельскохозяйственных животных.

Потенциал продуктивности новых сортов гороха чрезвычайно высок, приближаясь к потенциалу современных сортов зерновых

48. Урожай зерна различных сортов гороха в среднем за 1975—1977 гг. [По 51]

Низкорослые сорта (высота 50—70 см)	Урожай, %	Среднерослые сорта (высота 75—85 см)	Урожай, %	Универсальные сорта (высота 120—150 см)	Урожай, %
Метеор	100	Юпитер	103	Орион	85
Далибор	105	Протеус	101		
Борек	104	Дукат	108		

культур. По данным сортоиспытаний, проведенных в ЧССР в 1973 г., новые сорта дали урожай около 5,5 т/га. В условиях производства при благоприятной погоде и низких потерях в процессе уборки урожай зерна гороха может превышать 4 т/га. Однако большой проблемой при возделывании зернобобовых культур являются невыравненность их урожаев и значительные потери при уборке. Стабильность урожаев некоторых зернобобовых культур в сравнении с яровым ячменем приведена в таблице 49.

49. Стабильность урожаев зернобобовых в сравнении с яровым ячменем

Культура	Сорт	Коэффициент вариации		Расположение культур в порядке стабильности
		абсолютный показатель	%	
Ячмень яровой	Диамант	12	100	1
Горох универсальный	Орион	30	250	2
Горох зерновой	Метеор	36	300	3
Пелюшка	Арника	48	400	4
Кормовые бобы	Иновец	53	442	5
Чечевица	Ленка	89	740	6

Листовая поверхность у низко- и высокорослых сортов гороха

Оптимальные величины листовой поверхности для обеих групп сортов гороха колеблются в пределах 6 м²/м². По данным Петра и др. [120], при такой площади листьев горох дает максимальный урожай (рис. 67).

В 1968 г., когда урожай зерна некоторых сортов были почти в два раза ниже, чем в 1967 и 1969 гг., нарастание листовой поверхности шло очень быстро, и в обеих группах сортов ИЛП достиг максимума — 7,5—8,5 м²/м². В результате усилилось взаимное затенение растений, а накопление продуктов фотосинтеза в генеративных органах было относительно слабым.

Разница между высоко- и низкорослыми сортами заключается в том, что у первых, универсальных, ИЛП примерно на 1 м² выше, чем у вторых, зерновых, сортов и, кроме того, у них быстрее разрастается листовая поверхность. Это свойство вполне со-

ответствует задаче их возделывания (получение значительного объема зеленой массы в ранние сроки на кормовые цели) и определяет высокую конкурентоспособность растений по отношению к сорнякам.

Для получения максимального урожая гороха, как и других культур, решающее значение имеет оптимальный размер листовой поверхности, который у изученного сорта составлял около 6 м² на 1 м² почвы. В этих же опытах была обнаружена зависимость хозяйственного урожая, особенно массы 1000 зерен, от фотосинтетического потенциала посева (ФПП) в процессе генеративного развития растений.

Размеры общей листовой поверхности или величины ФПП, определенные в трехлетних опытах, показаны в таблице 50. В соответствии с этими данными максимальные величины ФПП

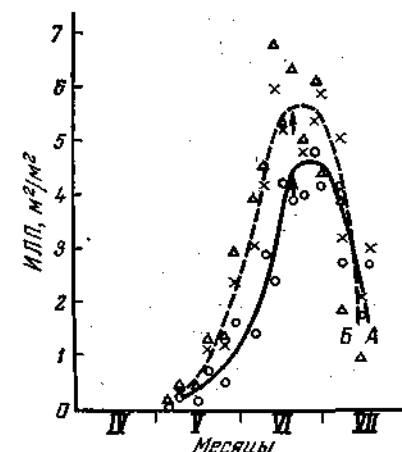


Рис. 67. Поверхность листьев у низкорослого сорта Раман (А) и высокорослых сортов Либлицкий Бастард и Пирам (Б) по данным трехлетних опытов [по 120].

50. Фотосинтетический потенциал посева гороха, начиная от фазы зеленых бобов [по Петру, 1970]

Сорт	Тип сорта	1967 г.		1968 г.	
		26.06—6.06	6.06—17.07	20.06—27.06	27.06—4.07
Раман	Низкорослый	548,5	510,5	511,0	389,0
Пирам	Высокорослый	497,5	378,0	484,0	312,5
Либлицкий тард	Бас- Высокорослый	522,5	465,0	453,5	339,0

Продолжение

Сорт	Тип сорта	1968 г.	1969 г.		
		4.07—11.07	23.06—30.06	30.06—7.07	7.07—14.07
Раман	Низкорослый	179,5	281,0	237,0	165,0
Пирам	Высокорослый	155,0	319,5	216,0	108,0
Либлицкий тард	Бас- Высокорослый	194,5	364,5	307,5	199,0

имел низкорослый сорт Раман. Относительно высокий ФПП по старому сорту Либлицкий Бастард определялся нарастанием у него новых ярусов листьев: в 1969 г. их образовалось 14, тогда как у Пирама и Рамана 6 и 4 соответственно. Однако более целесообразно сравнение указанных показателей по данным 1967 г., когда все изученные сорта сформировали одинаковое число (семь) плодоносящих ярусов. Наибольший ФПП также был отмечен у самого урожайного сорта Раман, в целом же фотосинтетический потенциал посева, урожай и масса 1000 зерен по всем сортам были выше, чем в остальные годы исследований. Этим подтверждается предположение, что для формирования высокого урожая зерна гороха важное значение имеет размер ассимилирующей листовой поверхности в генеративных фазах развития от образования первого зеленого боба.

Указанные зависимости, однако, менее тесны, чем у зерновых культур, поскольку в формировании ассимилятов, откладываемых в створках бобов и затем в семенах, основное участие принимает лист, в пазухе которого образовался боб. Важную роль при этом играет и наследуемость размера семян отдельных сортов.

Относительная облиственность, выражаемая отношением листовой поверхности к общей массе сухого вещества, отражает более мощное развитие ассимиляционного аппарата высокорослых сортов в начальные фазы роста по сравнению с низкорослыми. Однако в последующие фазы развития относительная облиственность несколько увеличивалась у низкорослого сорта Раман, хотя сортовые отличия в данном случае были незначительными.

Чистая продуктивность ассимиляции. Трехлетние опыты с низко- и высокорослыми сортами гороха, проведенные в свекловодческой зоне средней Чехии, показали, что максимальная чистая продуктивность ассимиляции гороха достигала 13 г на 1 м² листовой поверхности в день. Наибольшие дневные приросты установлены в начальные периоды быстрого роста (первая половина мая) и в конце вегетации (первая половина июля), когда средние величины колебались в пределах 6—7 г/м² в день. За весь вегетационный период среднесуточные величины не превышали 4 г/м². Ход чистой продуктивности ассимиляции был точным отражением общей и фотосинтетически активной радиации, а также других показателей погодных условий.

Опыты показали, что самый продуктивный низкорослый сорт Раман имел большие показатели ассимиляции, чем сорта высокорослого типа. Эти универсальные сорта развивают мощный фотосинтетический аппарат и обладают, по-видимому, более интенсивной респирацией, однако чистая продуктивность ассимиляции у них снижается. Высокие величины чистой продуктивности ассимиляции, отмеченные в варианте с Раманом в период образования генеративных органов, связаны с тем, что в это

время прирост вышерасположенных плодоносящих ярусов происходит менее интенсивно, чем у универсальных, высокорослых сортов (рис. 68).

Скорость фотосинтеза. По данным Глажевского, у гороха скорость фотосинтеза снижается при максимальной концентрации ассимилятов в тканях. Потенциальная активность источников ассимилятов в этот период выше активности акцепторов ассимилятов. Следовательно, емкость накопления становится решающей для продуктивной способности растений гороха.

Одним из факторов, неблагоприятно влияющих на фотосинтетическую продуктивность растений, является дефицит воды. Глажевский установил, что стресс, связанный с недостатком воды, отражается на снижении емкости накопления в большей степени, чем на ослаблении активности фотосинтетического аппарата растений.

По данным Петра и др. [120], скорость фотосинтеза листьев и прилистников генеративных и вегетативных частей растений гороха примерно одинакова.

Показатели ассимиляции створок бобов на свету были положительными лишь у молодых бобов (в фазе удлинения), в последующие сроки они становились отрицательными, что свидетельствует о преобладании диссимиляции над ассимиляцией. Это связано, по-видимому, со значительными расходами энергии на превращение и передвижение ассимилятов из створок в семена.

Изучение содержания хлорофилла в отдельных частях листа показало, что у молодых растений его содержится больше в листочках, чем в прилистниках. Прилистники более старых растений сортов Раман и Пирам также содержали меньше хлорофилла, чем листья, причем в листьях вегетативной и генеративной частей растений Пирама концентрация его была примерно одинаковой, а в листьях генеративной части растений Либлицкий Бастард — на $\frac{1}{3}$ выше, чем в вегетативной части. Усики содержат примерно на $\frac{1}{3}$ хлорофилла меньше, чем листочки. В целом же количество хлорофилла на 1 г сухого вещества было наибольшим у высокопродуктивных сортов.

С помощью радиоактивного фосфора ³²P прослежено передвижение ассимилятов в растениях гороха. В листьях вегетативной части растений преобладало движение фосфора вверх — в створки бобов и семена. В листьях генеративной части растения фосфор передвигался в близлежащий боб, т. е. в формиру-

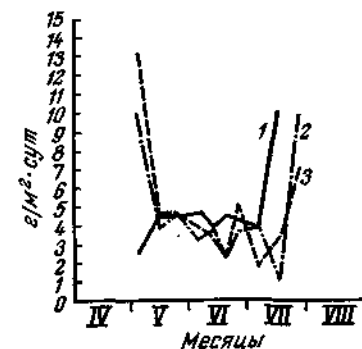


Рис. 68. Чистая продуктивность ассимиляции у сортов Раман (1), Либлицкий Бастард (2) и Пирам (3) в 1967 г. [по 121].

вании пазушного боба наибольшее участие принимал соответствующий лист. Определенное участие в транспорте ассимилятов принимают и створки бобов.

Образование и распределение сухого вещества

Урожай сухого вещества надземной биомассы у низко- и высокорослых сортов гороха примерно одинаков и колеблется в пределах 8—10 т/га, однако динамика его нарастания различна. У сортов с длинным стеблем в начальные периоды роста масса сухого вещества нарастает интенсивно, что связано с ускоренным образованием ассимилирующей поверхности. Низкорослые сорта в этот период характеризуются более медленным приростом листовой поверхности и соответственно сухого вещества (рис. 69). Причину этих различий нужно искать в разном количестве ростовых веществ — ауксинов и гиббереллинов, синтез которых у высокорослых сортов преобладает над синтезом в низко- и среднерослых сортах.

В растениях сорта Раман нарастание сухого вещества идет более интенсивно в генеративные фазы развития, особенно в период образования семян. По данным трехлетних опытов, максимальный суточный прирост сухого вещества надземной биомассы составил 50 г/м², т. е. 500 кг/га, а среднесуточный прирост в генеративные фазы развития — около 20 г/м².

Однако для формирования хозяйственного урожая большое значение имеет распределение сухого вещества в органах растений, показанное на рисунке 70 (а и б) для обеих групп сортов гороха. Наибольшими различиями в содержании сухого вещества в зависимости от сорта характеризуются стебли: у длинно-стебельного сорта Пирам оно составляет 35—40 %, а у низкорослого сорта Раман — 10—15 % от общего сухого вещества растения.

Сухая масса листьев сначала очень быстро возрастает, достигая максимума в фазе пятого листа, т. е. примерно в первой половине мая. По этому показателю на первом месте стоял сорт Либлицкий Бастард (в 1968 г. — до 85 %), что подчеркивает целесообразность возделывания его на зеленую массу.

Частью листьев являются усики, на которые приходится в среднем 2—4 % общего сухого вещества растения. В начальные фазы развития доля усиков у высокорослых сортов выше, чем у

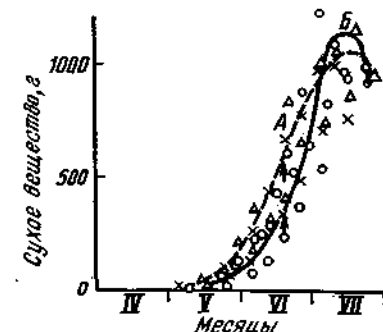


Рис. 69. Награждение массы сухого вещества в растениях низкорослого сорта Раман (А) и высокорослых сортов Пирам и Либлицкий Бастард (Б) в среднем за три года [по 121].

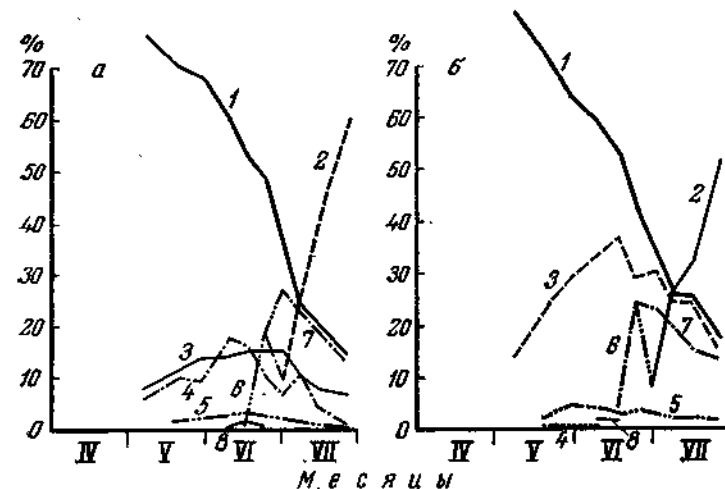


Рис. 70. Содержание сухого вещества (%) в отдельных органах растений сортов Раман (а) и Пирам (б), по данным 1969 г. [по 121]:

1 — листья; 2 — семена; 3 — стебель; 4 — черешки листьев; 5 — усики; 6 — бобы; 7 — створки бобов; 8 — цветки.

низкорослых, но позднее, в фазы генеративного развития, ситуация меняется: у сорта Раман она была выше, чем у двух других сортов. Этот фактор имеет большое значение, так как усики принимают участие в фотосинтезе и, кроме того, поддерживают растения в более выпрямленном положении, в результате чего посевы менее полегают.

Содержание сухого вещества в черешках листьев высокорослых сортов относительно невелико, тогда как у зерновых сортов может быть довольно высоким. У сорта Раман оно составляет 15—20 % от общей надземной биомассы, а в 1968 г. достигло даже 35 %.

В конце июня начинает быстро возрастать процент сухого вещества в бобах, причем наиболее интенсивно у низкорослого сорта Раман: в последний период формирования плодов на семена приходится 50 %, а в наиболее высоком урожае гороха, полученном в данных опытах, — 60 % общего сухого вещества растения. У сортов с длинными стеблями прирост сухого вещества плодов идет более медленно и доля их в общей биомассе бывает относительно низкой.

Таким образом, изучение содержания сухого вещества показывает более экономное распределение ассимилятов в низкорослых сортах: основная часть их накапливается в хозяйственном урожае — семенах, и этим определяется их высокая продуктивность. Еще одним важным фактором, влияющим на распределение продуктов ассимиляции в растениях, являются экологические и погодные условия (табл. 51).

51. Влияние условий года на урожай надземной массы и семян гороха зернового типа Метеор [по Хоснедлу, 1971]

Показатель	I опыт		II опыт
	1968 г.	1969 г.	1969 г.
Урожай надземной массы, кг/м ²	0,94	1,08	0,92
Удельная масса семян, %	42,70	31,10	57,00

КОРМОВЫЕ БОБЫ

В условиях ЧССР бобы — наиболее продуктивная зернобобовая культура. По данным Центрального контрольно-исследовательского сельскохозяйственного института, кормовые бобы дают свыше 10 т/га сухой массы и около 1 т/га белка, а при уборке растений на травяную муку сбор белка достигает 1,6—1,9 т/га (табл. 52). В некоторых странах, например в Великобритании и Голландии, бобы используют в качестве овощной культуры. Для этих целей пригодны крупносемянные бобы (*Faba vulgaris* Moench var. *major*).

Сорта кормовых бобов чешской селекции относятся к мелкосемянным разновидностям (*Faba vulgaris* Moench var. *minor*), масса 1000 зерен у них варьирует от 280 до 650 г.

Возделывание кормовых бобов на травяную муку широко распространено в практике благодаря простоте возделывания и уборки этой культуры, высоким продуктивности надземной массы и выхода сырого белка с 1 га. Относительным их недостатком являются необходимость затраты энергии на высокотемпературную сушку и высокое содержание клетчатки в высушенной массе, что ограничивает возможность использования травяной муки для кормления жвачных животных. Уборка растений в фазе зеленой спелости бобов для высокотемпературной сушки обоснована лишь при недостаточном завязывании бобов (например, под влиянием неблагоприятных погодных условий), при использовании культуры для подсева в бобовые и злаковые

52. Продуктивность некоторых зернобобовых культур при возделывании на сено, средние данные сортоиспытаний в 1968—1977 гг. [по 51]

Культура	Урожай, т/га	Содержание сырого белка, %	Сбор сырого белка, кг/га
Кормовые бобы	10,34	Вика яровая	22,45
Пелюшка яровая	4,54	Пелюшка яровая	22,04
Вика яровая	3,10	Вика озимая	21,54
Вика озимая	2,94	Кормовые бобы	17,20
		Кормовые бобы	1754
		Пелюшка яровая	956
		Вика озимая	580
		Вика яровая	501

травостой, при сильном поражении некоторыми патогенными организмами или при неудовлетворительном развитии посевов.

Как уже отмечалось, в решении белковой программы зернобобовые культуры представляют основной источник высокобелкового компонента кормовых смесей для моногастричных животных. Поэтому одно из важнейших направлений в селекции кормовых бобов — это получение сортов зернового типа с более низким стеблем, высоким урожаем семян и максимальной концентрацией белка и незаменимых аминокислот. Новые сорта должны содержать меньше таких веществ, как ингибиторы трипсина и хемотрипсина, цианамида, высокомолекулярных полифенолов и танина.

Листовая поверхность, чистая продуктивность ассимиляции, сухое вещество и его распределение

Многие ученые, в частности Уолтер, Вроч и др., отмечают, что между общей массой сухого вещества надземной биомассы и урожаем семян существует положительная корреляция. Однако получение максимального количества надземной биомассы не всегда гарантирует высокий урожай зерна, так как закономерности формирования биологического и хозяйственного урожая различны, особенно в результате влияния внешних условий на число генеративных органов. Кормовые бобы дают наибольшие урожаи сухого вещества надземной биомассы в фазе зеленой спелости бобов. В процессе созревания этот показатель снижается на 10—20 % вследствие опадения листьев, оттока питательных веществ в корни и выделения корнями различных веществ в почву.

Содержание сухого вещества в отдельных органах растений, показанное на рисунке 71, свидетельствует о том, что современные сорта кормовых бобов относятся скорее к универсальному, а не к зерновому типу, так как удельная масса сухого вещества в них не превышает 40 % общего сухого вещества растения, а это типично и для универсальных сортов гороха.

Листовая поверхность (ИЛП), по данным Ничипоревича [111], колеблется у кормовых бобов в интервале 3,5—4,0 м² на 1 м² почвы. В более

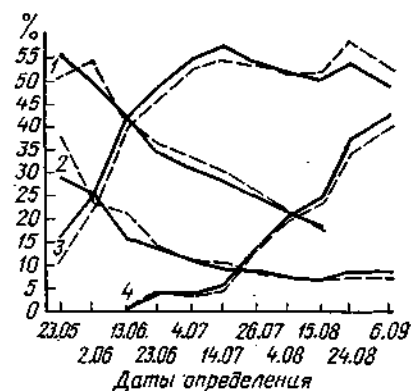


Рис. 71. Содержание сухого вещества (%) в отдельных органах растений кормовых бобов. Сплошная линия — широко-рядный посев, штриховая — квадратно-гнездовой [по 43]: 1 — листья; 2 — корни; 3 — стебли; 4 — плоды.

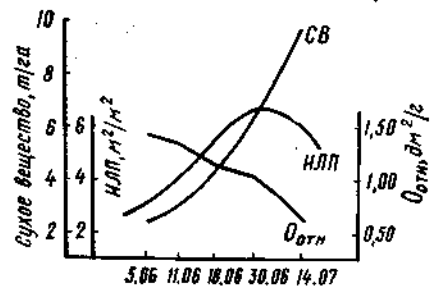


Рис. 72. Показатели продуктивности сорта кормовых бобов Поважский при урожае семян 4,4 т/га [по Репке, Кострей и Рапи, 1974]:

1 — сухое вещество, т/га; 2 — ИЛП, $\text{м}^2/\text{м}^2$; 3 — относительная облиственность, $\text{дм}^2/\text{г}$.

растении. При ИЛП 3—3,5 $\text{м}^2/\text{м}^2$ и широких междурядьях (37,5 см) прирост сухого вещества в сутки составлял 18,1 $\text{г}/\text{м}^2$, но при ИЛП 6,5—7 $\text{м}^2/\text{м}^2$ снизился до 8—12 $\text{г}/\text{м}^2$.

В условиях Южной Словакии Репка и Кострей [153] установили у кормовых бобов сорта Поважский чистую продуктивность ассимиляции в размере 13,2—20,3 $\text{г}/\text{м}^2$ в день при ИЛП 0,8—1,6 $\text{м}^2/\text{м}^2$ и урожае 4,4 т/га (рис. 72). В то же время опыты с соей, проведенные в условиях Восточно-Словацкой низменности в 1972—1974 гг. [155], показали, что средняя продуктивность ассимиляции у этой культуры составляет 9,09 $\text{г}/\text{м}^2$ в день, а максимальная достигает 12,7. Сопоставление данных по обеим культурам показывает следующее: у бобов все показатели продуктивности существенно выше, чем у сои (например, чистая продуктивность ассимиляции на 20 %). Более низкая продуктивность сои связана с ее повышенной чувствительностью к температурным условиям.

Сопоставление кормовых бобов и сои при возделывании их в различных экологических условиях (южная Словакия и Восточно-Словацкая низменность) показывает, что каждый климатический фактор создает определенные предпосылки для продуктивности обеих культур, которые определяются числом дней, благоприятных для фотосинтетического процесса. По данным указанных авторов, у кормовых бобов из 150 дней вегетационного периода в 1972 г. в течение 80 дней чистая продуктивность фотосинтеза превышала 9 $\text{г}/\text{м}^2$ в день (в среднем 9,75), а у сои — лишь в течение 20 дней. В 1973 г. эти показатели в среднем равнялись 11,58 и 10,15 $\text{г}/\text{м}^2$ в день, а в условиях 1974 г. за 60-дневный период — 11,89 и 10,74 $\text{г}/\text{м}^2/\text{день}$ соответственно. Приведенные данные показывают, что бобы способны использовать большее число дней для высокой чистой продуктивности ассимиляции.

Различные схемы посева — квадраты 15,8×15,8 см и между-

загущенных посевах, где ИЛП превышает 5 $\text{м}^2/\text{м}^2$, начинается затенение, ослабевают интенсивность освещения и чистая продуктивность ассимиляции, и в результате падает продуктивность посева.

В опытах, проведенных в средней Чехии, максимальные приросты сухого вещества у кормовых бобов достигали 20,63 $\text{г}/\text{м}^2$ в сутки при ИЛП 4,2 $\text{м}^2/\text{м}^2$, квадратном посеве, средней высоте растений 90 см и наличии 12—13 листьев на одном

рядья шириной 37,5 см — при одинаковом числе растений на единице площади (40 на 1 м^2) также отражаются на чистой продуктивности ассимиляции. В начальные фазы роста растений она возрастала при квадратном способе посева, однако во второй половине вегетации при высоте растений 125—150 см была больше в варианте с широкими междурядьями. При квадратном способе посева листовая поверхность растений увеличивалась, но одновременно усиливалось затенение, приведшее к низкой продуктивности фотосинтеза.

Показатели относительной облиственности (отношение площади листьев к их общей сухой массе) определяют размеры листовой поверхности как самого важного компонента фотосинтетического аппарата. В анализируемых опытах облиственность до половины фазы цветения была более высокой в посевах с широкими междурядьями, во второй половине фазы цветения — при квадратном размещении растений. Это связано с низкой интенсивностью освещения во втором варианте, поскольку относительная фотосинтетическая мощность листьев тем выше, чем ниже относительная облиственность растений.

Степень влияния затененности на показатели общей продуктивности, чистой продуктивности ассимиляции и относительной облиственности обусловлена, по-видимому, габитусом растений кормовых бобов и особенно расположением листьев. Чмора, сравнивая растения бобов и сахарной свеклы, установил, что листья бобов имеют преимущественно (на 85 %) горизонтальное положение, а у свеклы положение более 50 % листьев приближается к вертикальному. Это способствует интенсивному прониканию солнечных лучей в глубину посева, тогда как у кормовых бобов горизонтально расположенные листья затеняют посевы.

Кроме способа посева, на процессы формирования урожая влияет и густота стояния растений, которую изучали в условиях Южной Словакии Репка, Кострей и Рапи. Число растений на 1 м^2 в их опытах колебалось от 23 до 139. Авторы установили, что посев, сформировавший максимальный урожай зерна, имел среднюю площадь листовой поверхности 4,5—5,0 $\text{м}^2/\text{м}^2$ и среднюю чистую продуктивность фотосинтеза 2,7—4,13 $\text{г}/\text{м}^2$ в день с относительной скоростью роста 0,031—0,055 г. Число растений, необходимое для получения максимального урожая, в данном опыте колебалось от 86 до 96 на 1 м^2 , т. е. было в два раза выше рекомендованного для производства. Интересно также, что при относительно широком колебании густоты стояния растений удельная масса зерна по отношению к общему урожаю сухого вещества надземной биомассы в опыте практически не менялась.

РОСТ И РАЗВИТИЕ ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР

Развитие растений зернобобовых от посева до уборки, включающее процессы роста и дифференциации, можно разбить на несколько этапов:

- прорастание и всходы;
- образование первых листьев (или ветвление);
- периоды интенсивного роста;
- формирование бутонов;
- цветение;
- созревание.

На каждом из приведенных этапов требования растений к условиям внешней среды и особенно к влаге и температуре меняются.

Минимальная температура для прорастания семян гороха и бобов составляет 3—5°C. Продолжительность прорастания и всходов также зависит от температуры. По данным Федотова [38], горох прорастает при 8,2°C за 21 день, а при 13,4°C за 15 дней. Оптимальные температуры для прорастания гороха колеблются в пределах 25—30°C. Кормовые бобы в меньшей степени реагируют на тепло, чем горох, и переносят снижение температуры даже до —4°C. В Англии и других странах с приморским климатом озимые кормовые бобы дают урожай на 0,6 т/га выше, чем яровые, но для условий ЧССР сорта озимых бобов недостаточно зимостойки.

В связи с низкими требованиями культуры к минимальным и оптимальным температурам роста возделывание кормовых бобов продвинулось далеко на север. Более широкому их распространению препятствует относительно длинный вегетационный период. На основе многолетних исследований, проведенных в Угржине-всех близ Праги, вегетационный период от посева до восковой спелости у сорта Хлумецки колебался от 120 до 140

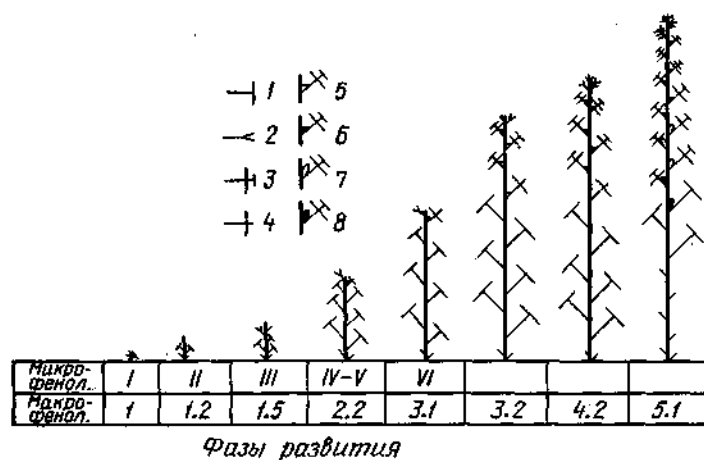


Рис. 73. Схема роста и развития растения кормовых бобов [по 49]:

1 — простой, полностью развитый лист; 2 — простой лист со свернутыми листочками; 3 — сложный двуперистый лист; 4 — сложный полутораксиперистый; 5 — лист, в пазухе которого заложено соцветие; 6 — бутон; 7 — цветок; 8 — засохший цветок; 9 — формирующийся боб.

дней, причем число дней существенно зависело от погодных условий в течение вегетации.

Сумма температур от посева до восковой спелости сорта Хлумецки во всех опытах находилась в пределах 2000—2100°C. Крупносемянные сорта, или бобы огородные, как правило, относятся к скороспелым и имеют более низкую вегетационную термоконстанту. Культуры с мелкими семенами созревают обычно позднее.

Всходы гороха и бобов предъявляют определенные требования не только к температуре, но и к влаге. Для набухания семян им необходимо примерно 80—120 % воды по отношению к общей массе семян, а мозговым сортам гороха — до 150 %.

Проростки используют для питания вещества, запасенные в семядолях. Всходы гороха и бобов вначале растут за счет надсемядольного колена, не вынося семядолей на поверхность почвы. Растение образует первичные листочки, затем настоящие листья, которые имеют лишь одну или две пары листочков, и только в последующие фазы быстрого роста развиваются сложные перистые листья (рис. 73). Морфологическое развитие листьев в отдельных ярусах посева соответствует эволюционной разнородности тканей стебля — оси растения, на котором различаются вегетативная и генеративная части. В первой закладываются бутоны, цветки и бобы, во второй — боковые веточки.

Ветвление зернобобовых культур

На II этапе органогенеза в пазухах первичных листьев и в пазухах первого и второго листа вегетативной части растения образуются боковые побеги, или ветки. Основания веток заложены уже в семени, что, например, доказано у кормовых бобов. Чем ниже заложена ветка, тем больше на ней образуется листьев и тем дольше она проходит фазу вегетативного роста, т. е. формирует генеративные органы. Многие основания боковых веток остаются в латентном состоянии, хотя их дифференциация существенно продвигается вперед. У бобов, например, это происходит вплоть до III этапа органогенеза. Формирование боковых веток — сортоспецифический признак, существенно зависящий от внешних условий, особенно тех, которые тормозят рост (короткий день).

В общем можно отметить, что низкорослые сорта образуют больше веток, чем высокорослые.

В опытах, проведенных в ЧССР [120], установлено, что при густоте стояния 100 растений на 1 м² у низкорослого сорта Раман на ветки приходилось 15—20 % общего сухого вещества растения, тогда как у высокорослых Пирама и Либлицкого Бастарда — лишь 5 %. При меньшей густоте посева ветвление усиливается.

Ветвление нельзя причислять к существенным факторам авторегулирования посева, однако этот процесс имеет определен-

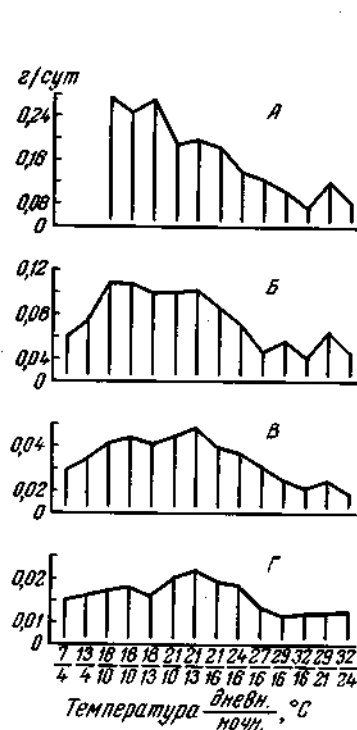


Рис. 74. Влияние дневных и ночных температур на образование сухого вещества растениями гороха в различные фазы онтогенеза [по Стенфилду с сотр., 1966]:

А — фаза созревания; Б — полное цветение; Б — фаза 10-го узла; Г — фаза 6-го узла. По оси ординат — сухая масса 1 растения, г/день; по оси абсцисс — температура, °С; в числителе — дневная, в знаменателе — ночная.

ное значение, особенно при повреждении конуса нарастания основного стебля. В 1976 г. после поздних весенних заморозков у гороха начали быстро отрастать боковые ветки, и уже через 12 дней после повреждения растения сформировали на 20—30 % больше листовой поверхности, чем неповрежденные. Масса сухого вещества надземной биомассы также была на 30—60 % выше (в зависимости от типа почвы). Четыре недели спустя разница в содержании сухого вещества все еще составляла 8—20 %.

Как у зерновых при кущении, так и у зернобобовых при ветвлении основу регулирования составляет апикальное доминирование конуса нарастания главного стебля. При высоком содержании ауксинов и гиббереллинов этот процесс усиливается,

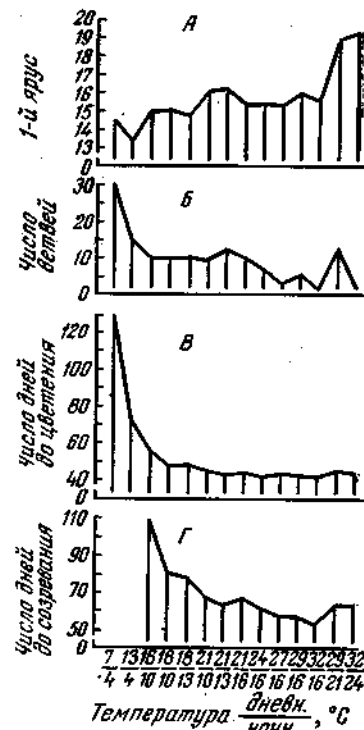


Рис. 75. Влияние дневных и ночных температур на образование первого цветущего яруса (А), число ветвей на растении (Б), число дней от посева до полного цветения (В) и число дней от посева до созревания (Г) [по Стенфилду с сотр., 1966].

обуславливая относительно низкую способность к ветвлению у длинностебельных сортов. Низкорослые сорта характеризуются более низким уровнем ауксинов и гиббереллинов и более высоким количеством ингибиторов роста и в результате сильнее ветвятся. Большого ветвления можно добиться путем экзогенного внесения ингибиторов [1746].

На ветвление зернобобовых культур оказывают влияние условия питания. При низких запасах питательных веществ в почве они в основном транспортируются в главный стебель, а при высоком уровне питания их достаточно и для развития боковых почек. Крупносемянные сорта бобов с коротким стеблем, а также низкорослые сорта гороха ветвятся сильнее, чем сорта со средними и мелкими семенами, которые, как правило, имеют длинный стебель.

Продолжительность фазы быстрого роста зернобобовых различна и зависит от скороспелости сорта. Прирост растения в длину и по массе за сутки в этот период существенно зависит от температуры, интенсивности освещения, длины дня и других факторов, обуславливающих синтез ауксинов и гиббереллинов.

Стенфилд с сотр. определили оптимальные температуры (дневные и ночные) для интенсивного роста стебля гороха и накопления сухого вещества. Согласно полученным данным, в начальные фазы роста и развития необходимы 21 °С днем и 16 °С ночью, в генеративные фазы — 16° и 10 °С соответственно (рис. 74, 75). По данным Вента [204], оптимальные для развития гороха температуры находятся в пределах 18 °С, причем для урожайности культуры более благоприятны повышенные темпера-

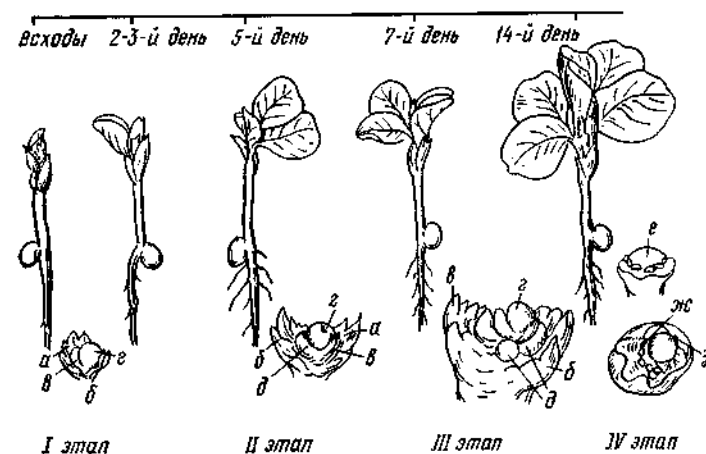


Рис. 76. Рост и развитие растения кормовых бобов после всходов (по Граману):

а — 6-й лист; б — 7-й лист; в — 8-й лист; г — конус нарастания; д — конус 2-го порядка; е — конус пестика; ж — основания тычинок; з — листочки окоплодника.

туры в вегетативные фазы развития и несколько пониженные в генеративные фазы.

Если рассматривать переход в генеративные фазы развития по дифференциации конуса нарастания (начало II этапа органогенеза), то становится очевидным, что все распространенные в ЧССР сорта зернобобовых переходят к генеративному развитию почти сразу после всходов. Например, исследования Грамана [49] показали начало II этапа органогенеза у кормовых бобов уже на 9—14-й день после всходов (рис. 76).

В связи с быстрым переходом зернобобовых к генеративным фазам развития специфические условия для их индивидуального развития, т. е. для дифференциации генеративных органов, не играют существенной роли.

Развитие гороха и кормовых бобов

Большинство возделываемых сортов зернобобовых — яровые формы, для которых яровизация, т. е. воздействие в течение определенного времени низкими температурами, не является необходимым условием для перехода от вегетативных фаз развития к генеративным. У гороха низкие температуры стимулируют более раннее начало цветения (ускорение дифференциации генеративных органов) и обуславливают дифференциацию низко расположенных пазушных почек, в результате чего первые цветки и плоды образуются в нижних ярусах посева.

Кормовые бобы реагируют на низкие температуры более интенсивно, чем горох (если оценивать по ускорению начала цветения и образованию первого цветка в пазухе нижнего листа). Низкая температура в период всходов положительно влияет на урожай, величина которого зависит от степени дифференциации конуса нарастания и заложения большего числа генеративных органов.

Стимулирующее действие низких температур на физиологические процессы, определяющие формирование урожая семян кормовых бобов, служит основой для рекомендации ранних сроков посева этой культуры.

В сортимент гороха и кормовых бобов включены также зимующие формы, однако они отличаются от типичных озимых зерновых культур. Низкие температуры существенно ускоряют цветение зимующих форм зернобобовых. Например, горох Гибрид 329 селекции СССР после 20-дневной яровизации зацветает на 23 дня раньше, чем без яровизации.

С точки зрения фотопериодической реакции горох и кормовые бобы относятся к растениям длинного дня, хотя, по мнению исследователей, большинство современных сортов реагирует на фотопериодизм нейтрально. Это относится особенно к яровым сортам, у которых реакция на длину дня, как и на низкие температуры, зависит от продолжительности общего вегетационного периода. Позднеспелые сорта более чувствительны к корот-

кому дню: у них начинается торможение роста, усиливается ветвление, укорачиваются междоузлия.

Как показали опыты Юзы [80], при 12-часовом дне период от всходов до начала цветения у сорта Раман возрастал на 8 дней и у универсального сорта Пирам — на 7 дней в сравнении с растениями, выращенными в условиях длинного (19-часового) дня. Отзывчивость обоих сортов на длину дня можно характеризовать как слабую и несущественную. У среднепозднего сорта Либлицкий Бастард период фотопериодической чувствительности заканчивается примерно через 28 дней после появления всходов. Очень сильно реагировал на короткий день озимый горох Гибрид 325, у которого срок фотопериодической реакции заканчивался через 36—40 дней после всходов, причем в сравнении с другими сортами степень его чувствительности к короткому дню была наивысшей. Аналогичные результаты получены и по возделываемым в Англии зимующим сортам кормовых бобов: более высокая чувствительность к короткому дню тормозит развитие (дифференциацию конуса нарастания), что способствует лучшей перезимовке этих сортов в условиях слабых морозов.

Микрофенология зернобобовых

Скорость развития растения оценивают по органогенезу конуса нарастания. Для этих целей составлена шкала определения микрофенологических фаз гороха и кормовых бобов. Ржанова [149] придерживается той же системы разграничения отдельных этапов органогенеза конусов нарастания у зернобобовых, что и Куперман для всех остальных видов растений. Однако у зернобобовых одни этапы очень коротки и морфологически трудноразделимы (например, этапы I—II, II—III), а другие и длительны, и разнообразны по морфологическим изменениям. Поэтому возникает необходимость в выделении различных подэтапов, что затрудняет точность оценки и практическое использование шкалы.

Описание этапов развития конуса нарастания у гороха и кормовых бобов.

I. Конус нарастания представляет собой бугорок размером около 0,2—0,3 мм. Расположенные у его основания листовые зачатки постепенно дифференцируются, число их в течение I этапа увеличивается (основа вегетативной части растения).

II. Выраженное заложение бугорков второго порядка рядом с основным конусом нарастания в пазухах оснований листьев. Эти меристематические конусы многократно размножаются, увеличиваются в размере и служат основой для заложения цветков.

III. Происходит формирование цветка, на основе еще недифференцированных бугорков начинают развиваться зачатки околоцветника.

IV. Цветочный бугорок дифференцируется, возникают зачатки тычинок и пестика. Вокруг полушаровидного образования — зачатка пестика — формируются мелкие бугорки, напоминающие веночек. В этот период быстро развиваются листочки околоцветника, которые полностью закрывают цветочный зачаток.

V. Происходит дифференциация пестика: полушаровидный бугорок удлиняется, вокруг и внутри него из отдельных бугорков образуются тычинки с пыльниками.

Бутоны еще не дифференцированы, их оси начинают удлиняться, становится заметным формирующееся соцветие. В этот период можно уже говорить о так называемой скрытой бутонизации. Размер бутонов колеблется от 0,4 до 5 мм.

VI. Фаза цветения. Дальнейшее развитие можно определить по фенологической шкале.

В связи с разнородностью конусов нарастания (апикального и расположенных в пазухах листьев) степень органогенеза определяется по дифференциации конуса нарастания, расположенного в первом плодоносящем ярусе растений. Апикальный конус нарастания вплоть до перехода в генеративные фазы развития постоянно находится на II этапе органогенеза (рис. 73).

Сроки формирования генеративных органов

Переход растений из вегетативных в генеративные фазы микрофенологически определяют по состоянию конуса нарастания на II этапе органогенеза, различая главный (апикальный) конус и конусы 2-го порядка, которые дифференцируются в пазухах соответствующих листьев. Листья растений с интенсивным ростом междоузлий разворачиваются и становятся самостоятельными органами. В пазухах листьев вегетативной части дифференцируются конусы нарастания будущих боковых веток, в генеративной части образуются бутоны и продолжается дальнейшая дифференциация цветков.

Формирование листьев и пазушных почек протекает акропетально, вследствие чего наиболее дифференцированными оказываются нижние ярусы генеративной части растения.

С макрофенологической точки зрения переход в генеративный период начинается с образования на растении первого цветка. Большое значение имеет высота расположения листа, за которым сформировался первый цветок или боб, это важный фенологический критерий скороспелости сорта. Например, по данным Добниаша, у очень раннеспелого сорта Майпал первый цветок обычно заложен в пазухе 7-го листа, у Либлицкого Бастарда и Кларуса — в пазухе 12-го, а у позднеспелого сорта Виолетта (пелюшка) — в пазухе 18-го листа. Автор установил положительную корреляцию (+0,77) между продолжительностью периода всходы — цветение и числом узлов (междоузлий) в вегетативной части растения. При удлинении этого периода на два дня цветок закладывается на одно междоузлие выше. Граман [49] наблюдал, что у сорта кормовых бобов Хлумецки первый цветок образуется за 8-м листом, у сорта Минор — за 9-м и у раннеспелых овощных сортов Ломанз Уиндер и Виндзорский — за 5-м листом. Эти данные также подтверждают зависимость высоты расположения первого цветка от раннеспелости. На высоту размещения первого генеративного органа (в зависимости от числа междоузлий) и на продолжительность периода от всходов до появления первого цветка существенное влияние оказывает температура. При низкой температуре ускоряется диффе-

ренциация цветочных бугорков, которая опережает дифференциацию листьев.

Длина дня также влияет на высоту расположения первого цветка и боба: при более длинном дне они формируются ниже, чем при коротком. При низкой интенсивности освещения генеративные органы образуются в верхних ярусах растения.

Продолжительность периода всходы — начало цветения зависит от сорта и метеорологических условий года, причем влияние погоды тем сильнее, чем короче этот период. Точный срок начала цветения устанавливают при появлении первых цветков на каждом растении, а не при появлении первого цветка в посе-
ве.

По данным некоторых авторов, низкая температура ($<15^{\circ}\text{C}$) и короткий день ($<15\text{ ч}$) способствуют удлинению периода всходы — начало цветения и приросту надземной биомассы. При более высоких температурах ($>15^{\circ}\text{C}$) начало цветения ускоряется.

Результаты опытов Добниаша показывают, что суммы температур в период всходы — начало цветения тесно коррелируют с его продолжительностью. Удлинение этого срока на день соответствует повышению термической константы на $12,1^{\circ}\text{C}$. Автор рекомендует для характеристики сорта использовать показатель термической константы.

В условиях ЧССР влияние длины дня на развитие современных сортов гороха и кормовых бобов не существенно. Средняя длина дня за период всходы — начало цветения составляет около 15 ч.

На дифференциацию генеративных органов наибольшее влияние оказывают условия питания, концентрация ростовых веществ и степень оплодотворенности яйцеклеток. Из внешних факторов этот процесс обуславливают температура и влажность воздуха и почвы. По данным многочисленных исследований в полевых и контролируемых условиях (фитотронах), после цветения на горох и кормовые бобы благоприятно действуют дневные температуры в пределах 16°C и ночные не выше 10°C . Высокие температуры и засуха оказывали на развитие посевов отрицательное влияние.

По данным Юза [80], между температурами в период начало — конец цветения и урожаем гороха существует отрицательная корреляция ($r=-0,86$), а между суммой осадков и урожаем — положительная ($r=0,95$). Автор опытов нашел, что за 20 дней до цветения и через 10 дней после него существуют критические сроки, когда повышенная температура отрицательно сказывается на урожае, причем влияние среднесуточной температуры статистически высокодостоверно ($r=-0,83$). Значение осадков в этот критический период не установлено.

Урожай зерна большинства сортов зернобобовых находится в прямой зависимости от продолжительности сроков цветения.

Это особенно заметно у зерновых сортов гороха: чем длиннее период цветения, тем больше образуется бобов.

Число цветков в отдельных ярусах генеративной части растения не бывает одинаковым. У бобов, как отмечает Уолтер [202в], основная их часть расположена в 3-м и 4-м плодonoсящих ярусах. Результаты исследований Петра и др. [120] показали, что у гороха наибольшее число цветков образуется в первых четырех-пяти ярусах плодonoсящей части растения, причем по направлению вверх число генеративных органов в пазухах листьев снижается. Однако иногда небольшое число цветков и бобов образуется также во 2-м или даже в 1-м нижнем ярусе. Количество генеративных органов в отдельных ярусах — это прямое отражение влияния благоприятных или неблагоприятных условий на формирование плодов.

Горох — самоопыляющееся растение, но в определенных условиях возможно и перекрестное опыление с помощью насекомых. Присутствие насекомых-опылителей на цветках гороха способствует образованию большего числа бобов и семян в них.

После опыления венчики цветков опадают, завязь, которая с самого начала имеет форму будущего боба, начинает разрастаться. Оплодотворенные яйцеклетки трансформируются в семена, причем их число существенно зависит от условий внешней среды.

Завязь боба содержит массу яйцеклеток, из которых развиваются недоразвитые семена; кроме того, большое число яйцеклеток не выживает (11 % у пелюшки, 20 % у гороха огородного). По данным Мэннера, количество бобов с полностью развитыми семенами колеблется от 16 до 60 % и зависит от числа яйцеклеток в завязи. У низко расположенных бобов отмечено более высокое число яйцеклеток и семян.

Рост боба после оплодотворения протекает очень быстро. Продукты ассимиляции сначала откладываются в створках и только в более поздние фазы развития переходят в семена. Емкость накопления створок различна, она зависит от их анатомического строения, особенно от толщины паренхимы, и от положения боба на растении. У бобов, расположенных высоко, емкость накопления меньше, чем у нижних. Таким образом, созревание гороха происходит в два этапа: вначале запасные вещества, т. е. углеводы и белки, откладываются в створках бобов, а затем притекают в семена. Транспорт запасных веществ может продолжаться некоторое время даже после отделения растения от корня. Например, установлено, что после скашивания гороха масса семян возрастала на 10—12 %.

Семена в плодах зернобобовых физиологически разнородны. Эта разнородность заключается в так называемом «монополизме» первого или первых семян и зависит от степени влияния неблагоприятных условий и особенно от количества ассимилятов, поступающих в боб в период налива семян.

Критическим периодом, по данным Хоснедла, является начало налива семян, содержащих около 20 % сухого вещества. Выявлена также зависимость среднего числа семян от продолжительности налива, начинающегося, как уже отмечено, при 20 %-ном содержании сухого вещества и продолжающегося до накопления 95 % сухого вещества (табл. 61 на стр. 234).

Изучив процесс формирования бобов и созревания семян, Хоснедл установил в нем три основные фазы:

фаза удлинения боба — завязь разрастается в плоский боб, содержащий мелкие водянистые семена;

фаза налива зерна — боб утолщается, приобретает округлую форму (на разрезе), семена постепенно увеличиваются в размере;

фаза созревания семян — створки бобов теряют тургор и постепенно подсыхают, на их поверхности видно жилкование; семена становятся округлыми, их объем несколько уменьшается, содержание воды падает.

В рамках каждой фазы Хоснедл выделил и описал подфазы, что дает возможность точно установить степень спелости в каждом отдельном плодonoсящем ярусе. Следует отметить, что у гороха, как и у кормовых бобов, созревание идет постепенно, начиная с нижних ярусов и кончая верхними. В связи с этим довольно сложно определить среднюю степень спелости посева.

После фазы удлинения боба в семенах происходит относительно быстрое накопление ассимилятов до 40—45 %-ного содержания сухого вещества. Оптимальной массы семена достигают при содержании сухого вещества 45,5—48,7 %. Следовательно, для определения степени спелости и оптимального срока уборки посева наиболее подходящий критерий — это влажность семян.

Чувствительность к погодным условиям в фазы цветения и созревания и относительно длинный период генеративного развития — основные причины неустойчивости урожаев зернобобовых культур.

На рисунке 77 показана фенологическая шкала развития гороха и бобов [129]. Описание отдельных ее фаз приведено ниже.

- 0 — всходы, появление эпикотила со свернутыми первичными листочками на поверхности почвы;
- 1 — фаза простых настоящих листьев, одноперистые листочки раскрыты;
- 1.2. — вторая цифра за обозначением основной фазы развития показывает число простых настоящих листьев (в данном случае два одноперистых листа);
- 1.4.1. — третья цифра показывает число веток;
- 2. — фаза сложных перистых листьев;
- 2.2. — вторая цифра показывает число листочков в сложных перистых листьях; следующей цифрой можно отмечать число веток;
- 3.1. — фаза зеленых бутонов, появление мелких бутонов, еще закрытых листочками чашечки;
- 3.2. — фаза белых бутонов, появление крепко сомкнутых, светлых листочков венчика над листочками чашечки;
- 4.1. — начало цветения, появление первого, полностью раскрытого цветка;

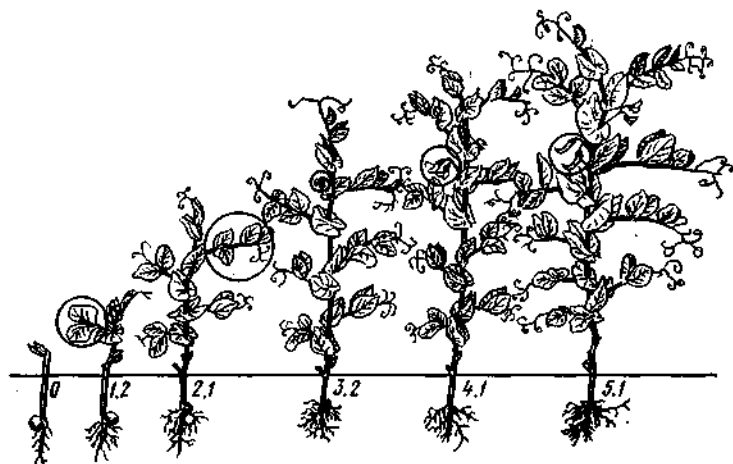


Рис. 77. Фенологическая шкала развития гороха [по 134].

- 4.1.9. — последующая цифра показывает очередность листа, за которым образовался первый цветок;
- 4.2. — полное цветение, растение продолжает формировать цветки, но из первого цветка боб пока не образовался;
- 5.1. — появление первого боба, цветки засыхают, развивающийся боб по размеру больше исходного цветка;
- 5.2. — фаза зеленых бобов, бобы нижних двух ярусов достигают нормальной длины (рост закончен), у гороха они плоские, с мелкими семенами;
- 6.1. — зеленая спелость, бобы нижней трети генеративной части имеют зеленую окраску, семена зеленые, мягкие; в этот период заканчивается фаза налива семян;
- 6.2. — желтая спелость, бобы в нижней трети генеративной части растения приобретают типичную для сорта окраску, их створки подсыхают; семена также имеют типичную окраску и постепенно затвердевают;
- 6.3. — полная спелость, почти все бобы имеют типичную окраску, подсыхают; растения практически засохли.

ФОРМИРОВАНИЕ ХОЗЯЙСТВЕННОГО УРОЖАЯ ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР

Формирование хозяйственного урожая зернобобовых — значительно более сложный процесс, чем у других культур, например зерновых. Это связано со слабой возможностью регулирования числа плодonoсящих стеблей, с постепенной и длительной дифференциацией генеративных органов и особенно с существенной зависимостью их развития от внешних условий.

Основными компонентами урожая зернобобовых культур являются:

- число растений на единице площади или число плодonoсящих стеблей;
- число бобов на растение или точнее на 1 м^2 ;

— число семян в бобе на растение или на 1 м^2 ;

— масса семян (масса 1000 зерен).

Динамика формирования указанных компонентов урожая протекает, как и у остальных зерновых культур, в три фазы:

- основная фаза;
 - фаза максимального урожая;
 - фаза количественной редукции.
- Все эти процессы показаны на рисунке 78.

Число плодonoсящих стеблей на единице площади зависит от числа взoшедших растений и степени их ветвления. В течение вегетации под влиянием неблагоприятных факторов (метеорологических условий, болезней, вредителей, конкуренции) этот показатель существенно снижается.

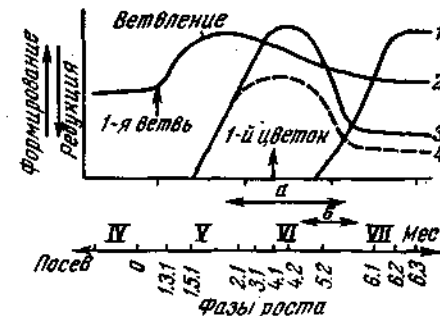


Рис. 78. Динамика формирования компонентов урожая зернобобовых культур (по 134):

1 — масса 1000 зерен; 2 — число плодonoсящих стеблей; 3 — число семян; 4 — число бобов; а — критическая фаза для образования бобов; б — критическая фаза для образования семян.

Факторы, влияющие на число растений в посеве

Число растений на единице площади в наибольшей мере зависит от следующих факторов:

- биологической полноценности посевного материала и его предпосевной обработки (например, протравливания);
- сроков, нормы высева и глубины заделки семян;
- условий для прорастания и всхожести семян (влажность и температура почвы, предпосевная обработка, качество посева, наличие патогенных организмов);
- межвидовой и внутривидовой конкуренции в посеве (засоренность сорняками, схема посева, особенно его густота и равномерное распределение растений в рядах);
- повреждения растений в течение вегетации болезнями, вредителями, неблагоприятными метеорологическими условиями, пестицидами (особенно гербицидами), а также механических повреждений при проведении агромероприятий.

Качество посевного материала — важнейший фактор, определяющий число растений на единице площади. Его нельзя компенсировать повышением нормы высева, так как плохие семена дают больные и слабые всходы, которые постепенно погибают.

В современной практике биологическую полноценность семян оценивают в первую очередь по их способности к прорастанию. Для формирования высокопродуктивного посева большое зна-

чение имеют также энергия прорастания, начальная сила роста семян, их состояние и наличие механических повреждений, возникающих при высеве и составляющих 4,8—6,3 %.

В опытах Петра с соавт. зависимость полевой всхожести от способности к прорастанию выявить не удалось. Полевая всхожесть гороха была в среднем на 7—12 % ниже лабораторной, причем у отдельных партий посевного материала различия между этими показателями колебались от +2,0 до —23,3 % без учета степени прорастания. Это доказывает наличие более тесной взаимосвязи между полевой всхожестью, энергией роста семян и некоторыми другими физическими их свойствами. Решающее влияние на качество посевного материала зернобобовых культур оказывают не только условия созревания и состояние семенных посевов, но и уборка урожая, послеуборочная обработка и хранение семян, в процессе которого они часто теряют всхожесть.

Семена каждой партии посевного материала характеризуются различной биологической полноценностью, что у зернобобовых связано главным образом с неравномерным цветением растений и неодинаковой степенью спелости и влажности семян при уборке. Заметны также различия в величине семян, или в их выравненности.

Основой высокой продуктивности культуры являются хорошо развитые семена. При предпосевной подготовке посевного материала необходимо отсортировать не только мелкие, но и слишком крупные семена. Их наличие, особенно у бобов, ухудшает качество посева и служит причиной неравномерного распределения растений в рядке. В результате усиливается внутривидовая конкуренция и снижается число всех компонентов урожая на единице площади.

Растения, которые взошли позже остальных в посевах, в течение вегетации большей частью погибают или не формируют бобы; это отмечено, например, у кормовых бобов.

Важным мероприятием, при помощи которого можно снизить редукцию отдельных элементов урожая и поддерживать посевы в надлежащем состоянии, является протравливание посевного материала. Семена зернобобовых культур в большинстве случаев имеют гладкую поверхность, поэтому при традиционном сухом протравливании более 80 % препарата не удерживается на них, и в результате прием теряет эффективность. При использовании комбинированного протравливания полусухим способом отмеченный недостаток устраняется и, по данным Ондreja [114], потери препаратов снижаются на 5—10 %.

В предпосевную подготовку семян зернобобовых культур входит инокуляция клубеньковыми бактериями. Применяемый в настоящее время препарат ризобин содержит не только эффективные штаммы бактерий, но также смесь микроэлементов (молибден, цинк, медь, бор) и стимуляторы роста.

Влияние сроков и способов посева на густоту стояния растений

Для получения максимального урожая семян гороха и кормовых бобов посев должен быть ранним. Однако при этом под влиянием более низких температур удлиняется период посев—всходы, и в результате снижается число всходов. Благоприятное воздействие низких температур на формирование урожая в последующие фазы развития растений, как правило, компенсирует это снижение.

При позднем посеве, когда в условиях повышенных температур всходы появляются более быстро и дружно, им часто не хватает влаги; растения в этот период очень требовательны к повышенной влажности почвы и могут погибнуть при весенней засухе. По данным Фуцимана, сроки посева существенно влияют на развитие и общую продуктивность кормовых бобов (табл. 53).

При позднем посеве возрастает также опасность более сильного поражения растений вредителями и болезнями и соответственно большей их гибели.

Норма высева теоретически не оказывает существенного влияния на всхожесть, но в загущенных посевах после появления всходов довольно быстро (на 7—10-й день) начинается конкуренция, в результате которой не все растения выживают. Гибель растений кормовых бобов в последующих фазах вегетации, по данным Фуцимана, при низкой норме высева составляла 10—15 %, при более высокой —25—30 % от числа высеянных семян.

Глубина посева в наибольшей степени определяет всхожесть семян. Достаточное количество влаги для их прорастания в первую очередь обеспечивает оптимальная глубина заделки; в этих условиях растения хорошо укореняются в почве и лучше сопротивляются повреждениям машинами при послеуборочном бороновании или птицами.

53. Влияние сроков посева на состояние кормовых бобов [по Фуциману, 1964]

Показатель	I срок посева (первая неделя полевых работ)		II срок посева (2-я и 3-я декады апреля)		III срок посева (1-я и 2-я декады мая)	
	число растений на 1 м ²	%	число растений на 1 м ²	%	число растений на 1 м ²	%
Продуктивные растения	30,9	77,25	31,8	79,5	25,9	64,75
Непродуктивные растения	5,5	13,75	5,3	13,25	8,7	21,75
Невзошедшие или погибшие	3,6	9,00	2,9	7,25	5,4	13,5
Число высеянных всхожих семян	40	100,00	40	100,00	40	100,00

В последнее время было выдвинуто предложение о более глубокой заделке семян зернобобовых культур, для которых некоторые гербициды фитотоксичны. Однако в этом случае прополки, пробиваясь через почву, ослабевают и число всходов существенно снижается.

Межвидовая конкуренция также приводит к уменьшению густоты стояния, это в первую очередь относится к сорнякам. Большинство видов зернобобовых характеризуется высокой конкурентоспособностью, и поэтому в экосистеме на пахотных землях они играют важную роль в борьбе с сорняками. Однако кустообразные формы зернобобовых культур — соя, фасоль, низкорослые сорта гороха и бобов — обладают высокой чувствительностью к засорению. Опыты с низкорослым сортом гороха Раман показали, что в посевах, не обработанных гербицидами, урожай снижался на 7,5—13,4 % (табл. 54). Под влиянием засоренности снижается уровень всех элементов урожая — число растений, веток, бобов, семян и даже масса 1000 зерен.

54. Влияние засоренности на урожай сорта Раман [по Петру с сотр., 1967]

Вариант	1965 г.		1966 г.	
	зеленая масса сорняков перед началом функционирования посевов, г/м ²	урожай зерна, т/га	зеленая масса сорняков перед началом функционирования посевов, г/м ²	урожай зерна, т/га
Междурядья 12,5 см, без гербицидов	134,24	3,69	386,25	2,85
Междурядья 12,5 см, с гербицидами	16,15	3,99	69,63	3,29
Разница	118,09	0,30	316,62	0,44

В посевах длинностебельных сортов гороха межвидовая конкуренция возникает между поддерживающей и основной культурами. В качестве поддерживающей культуры на практике чаще всего используют горчицу белую (3—5 кг/га) или овес (20—30 кг/га). По данным некоторых авторов, в смешанных посевах с зернобобовыми овес более агрессивен, чем горчица белая.

Опыты Боймера и де Вита, ставивших задачей изучение межвидовой и межсортовой конкуренции, показали, что высокорослые сорта гороха по конкуренции равны овсу, а низкорослые не способны конкурировать и в смеси с овсом значительно страдают. В связи с этим низко- и среднерослые сорта следует возделывать исключительно в чистом посеве.

Межвидовая и внутривидовая конкуренция не только приводит к снижению числа растений в посеве, но и отражается почти на всех показателях продуктивности.

Основной элемент конкуренции — это ослабление освещенности растений, которое связано со структурой смешанных посевов. Кроме того, растения конкурируют за воду и питательные вещества, существенную роль играют корневые выделения, микрофлора почвы и т. д. Следует, однако, отметить, что зависимости между растениями-конкурентами меняются в соответствии с условиями в течение их совместного произрастания в смешанных посевах.

Значение болезней и вредителей

Основной причиной гибели растений в течение вегетации является поражение болезнями и вредителями. Уже при прорастании и появлении всходов, например гороха, развиваются болезни, переносимые семенами. Энергия прорастания снижается при этом на 20 %, прорастание семян — на 31 %. Поражение посевного материала грибными заболеваниями отрицательно сказывается и на всхожести, причем важную роль здесь играют внешние условия. В годы, благоприятные для гороха, число всходов из пораженных семян снижалось на 18,5—21 %, а в неблагоприятные годы — на 34 %.

Степень поражения в различные этапы онтогенеза проявляется по-разному, но отрицательное влияние патогена всегда сказывается не на одном компоненте урожая, а ослабляет или тормозит развитие всех элементов продуктивности.

При развитии различных болезней уменьшается ассимилирующая поверхность растений, и в результате снижается интенсивность фотосинтеза, чистая продуктивность ассимиляции и урожай биомассы. Заболевание также может повредить проводящие системы растений и нарушить транспорт ассимилятов, вследствие чего тормозится образование цветков, плодов, семян, и в конечном итоге падает урожай. Под влиянием некоторых болезней и особенно вредителей происходит сбрасывание бутонов, цветков и бобов. Листовертка и зерновка снижают массу 1000 семян и ухудшают качество зерна.

Отрицательное влияние большинства болезней сказывается на конечном урожае. Например, у гороха при низкой всхожести семян и поражении грибными болезнями в течение вегетации он уменьшается на 7,6—13,4 %; одновременно на 12 % возрастает количество зараженных семян в урожае.

Снижение числа растений и остальных элементов урожая под влиянием вредителей и болезней бывает довольно существенным, причем степень так называемого комплексного поражения у зернобобовых обычно более высока, чем у других полевых культур, и потери урожаев существенно возрастают. Это связано с тем, что у зернобобовых отсутствует компенсационная способность, т. е. способность заменять один компонент урожайности другим. Например, уменьшение густоты стояния растений под воздействием какого-нибудь неблагоприятного

фактора не может быть компенсировано более интенсивным их ветвлением. Поэтому необходимы способы, позволяющие уменьшить потери растений и, следовательно, урожаев под влиянием заболеваний и вредителей зернобобовых культур. Анализ имеющихся в настоящее время данных показывает, что протравливание семян существенно ограничивает пораженность всходов. Например, при протравливании семян гороха препаратом ТМТД всхожесть растений повышалась на 7—16 %, урожай возрастал на 12—17 %, а количество зараженных семян в урожае снижалось на 9,7 % по сравнению с посевом необработанных семян.

Роль ветвления в формировании урожая зернобобовых культур

При посеве гороха в начале апреля ветвление начинается в конце месяца, а максимум наступает в конце мая — начале июня. В последующие фазы роста число ветвей снижается, так как многие из них отмирают. В посевах с оптимальным количеством растений, равномерно распределенных на единице площади, сортовые сорта гороха относительно слабо ветвятся и ветвление не имеет практического значения. Определенную роль оно может играть лишь в поврежденных и изреженных посевах.

Зернобобовые культуры не реагируют на внесение азотных удобрений усилением ветвления, поэтому агроном не имеет возможности таким путем регулировать густоту посева после всходов. Отсюда вытекают более строгие по сравнению с зерновыми культурами требования к оптимальной норме высева и к мероприятиям, сдерживающим уменьшение числа растений на единице площади.

Факторы, влияющие на число бобов

Число бобов на растении — наиболее вариabильный из всех элементов урожайности зернобобовых культур (табл. 55).

Потенциальная способность зернобобовых культур формировать бутоны, цветки и бобы очень высока, но ее реализация существенно зависит от внутренних и особенно от внешних факторов. Поэтому число плодов на одном растении варьирует в довольно широких пределах.

55. Изменение элементов урожайности по сортам [80]

Сорт	Коэффициент вариации		
	число бобов на растение	число семян на растение	масса 1000 семян, г
Пирам	42,0	8,25	10,25
Раман	39,9	6,08	13,20
Борек	31,3	8,00	11,30

56. Способность кормовых бобов образовывать бутоны и цветы [по Граману, 1971]

Показатель	Хлумецки	Минор	Ломанз Уиндер	Виндзорский огородный
1966 г.				
Потенциальное число:				
бутонов	97,4	95,7	77,6	73,2
цветков	71,6	74,0	60,4	56,4
Действительное количество				
цветков, %	73,6	77,5	77,6	78,1
Опадение бутонов, %	26,4	22,5	22,4	21,9
1967 г.				
Потенциальное число:				
бутонов	97,6	95,6	79,5	62,8
цветков	75,1	79,3	67,6	52,4
Действительное количество				
цветков, %	77,4	77,3	77,3	73,8
Опадение бутонов, %	22,6	22,7	22,7	26,2

Граман, подробно занимавшийся этими вопросами, установил, что в природных условиях ЧССР сорт кормовых бобов Хлумецки может давать до 100 бутонов на растение, однако из них 22—26 % опадает и не образует цветки. У остальных изученных сортов количество опавших бутонов колебалось в пределах 22 %. При более поздних сроках посева опадение бутонов усиливается, доходя до 30—40 %. Крупносемянные сорта формируют меньше генеративных органов, чем сорта со средними и мелкими семенами (табл. 56).

Число генеративных органов продолжает снижаться и в фазе цветения. Динамика цветения в отдельные годы образует различную по параметрам кривую. У гороха, например, наибольшее снижение числа генеративных органов происходит в июне или начале июля. Максимальное количество цветков в течение вегетации также бывает разным. У кормовых бобов из общего числа сформировавшихся бутонов образуется примерно 75 % цветков. Юза, однако, отмечает, что горох формирует больший процент цветков из общего количества бутонов, чем кормовые бобы.

По данным Эль Нади, на сбрасывание цветков у кормовых бобов существенное влияние оказывают температура выше 18 °C и засуха.

В опытах Грамана [49] недостаток влаги усиливал сбрасывание цветков у кормовых бобов на 92,8 %, а затенение цветущих растений — на 90,8—96,7 %. Незатененные растения даже при нормальной увлажненности теряли 89,5 % цветков.

Чем длиннее период цветения, тем больше образуется цветков, хотя это зависит и от более низких температур в данной фа-

зе. В подобных условиях каждое соцветие формирует больше цветков, чем соцветия на позднее образующихся ветках, где происходит более сильное их опадение.

Формирование бобов — это непосредственное продолжение постепенного цветения плодоносящих междоузлий снизу вверх по растению. По данным Петра с соавт. [120], у гороха этот процесс начинается примерно в половине июня и достигает максимальных величин в течение 14—20 дней.

В период образования бобов происходит дальнейшее снижение числа генеративных органов: молодые бобы опадают, причем у кормовых бобов, например, довольно активно. Граман [49] установил, что дефицит воды при цветении усиливал сбрасывание бобов на 69,7 %, а сокращение периода ассимиляции — на 73,2 %. Растения, достаточно обеспеченные влагой и незатененные, сбрасывали 50—51 % бобов.

По данным Ржановой и Дмитриевой, растения гороха Раннеспелый мозговой 14 из потенциально возможного числа бобов 14,5 образовали лишь 6,8, а растения сорта Крупноплодный Г 20—3,8 из 12,8. Граман в трехлетних опытах с кормовыми бобами установил, что из расцветших цветков сорта Хлумецки образовалось 13,5 % бобов, у сорта Минор — 16,6, у крупносемянного сорта Ломанз Уиндер — 12,2 и у Виндзорского огородного — 10,4 % бобов.

При постепенном цветении и формировании бобов снизу вверх в компонентах урожая отдельных плодоносящих ярусов происходят количественные и качественные изменения. Это вызвано различными условиями, которые воздействовали на растение при формировании каждого яруса.

Граман и Кунцл установили различия в численности компонентов урожайности и некоторых физиологических свойствах семян кормовых бобов в зависимости от яруса плодоносящей части растения (табл. 57). Лучшие показатели во всех случаях были получены в нижних ярусах, что подтверждает их решающее значение для формирования семян этой культуры. В расположенных выше ярусах формируются недостаточно развитые семена с низкой энергией прорастания и плохой всхожестью.

Аналогичным образом была изучена продуктивность отдельных плодоносящих ярусов растений гороха в зависимости от внешних условий (рис. 79, 80). Из трех лет опыта наиболее благоприятным по метеорологическим условиям можно считать 1967 г., когда средний урожай трех исследуемых сортов составил 4,23 т/га. До начала цветения пять дней стояла прохладная погода с небольшим количеством осадков, в фазу полного цветения температура колебалась от 14 до 20 °С и также выпало мало осадков. При формировании более высоких цветоносных ярусов температура и солнечная радиация возросли, через каждые пять дней выпадали небольшие осадки. Второй и третий ярусы хорошо цвели и образовали много бобов с относительно большим числом семян (особенно сорта Раман и Либлицкий

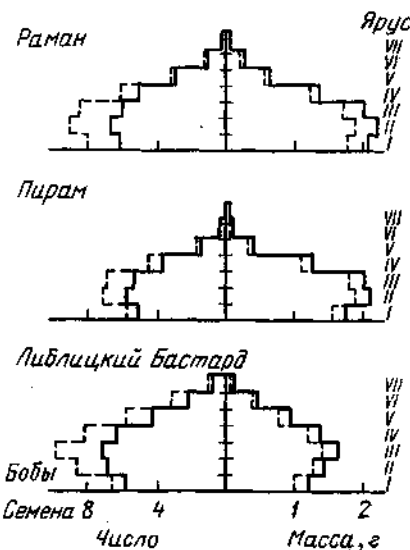


Рис. 79. Образование генеративных органов в отдельных плодоносящих ярусах растений трех сортов гороха в 1967 г. [по Петру].

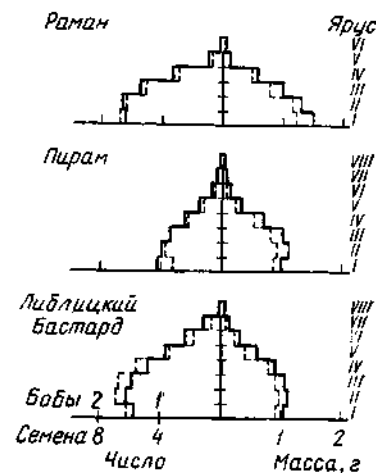


Рис. 80. Образование генеративных органов в отдельных плодоносящих ярусах растений трех сортов гороха в 1968 г. [по Петру].

Бастард). Значительная листовая поверхность в период завязывания генеративных органов и довольно интенсивная освещенность способствовали активному синтезу веществ, передвигавшихся в бобы и семена. При формировании первого цветоносного яруса, а также при формировании, цветении и созревании более высоких ярусов условия были менее благоприятными

57. Различия в компонентах урожая отдельных ярусов у кормовых бобов [по Граману и Кунцлу, 1971]

Показатель	Год исследования	Ярусы				Целое растение
		I	II	III	IV	
Число бобов	1966	5,72	3,13	1,07	1,1	
	1967	4,90	1,13	0,03		
Число семян	1966	17,00	8,40	2,60	2,4	
	1967	14,60	2,90	0,05	2,2	
Масса семян, г	1966	17,30	10,30	2,70	2,2	
	1967	9,90	2,20			
Масса 1000 зерен, г	1966	413,2	402,0	387,0	364,0	406,0
	1967	520,0	436,5			485,2
Энергия прорастания, %	1966	94	91	80	68	90
Всхожесть, %	1966	99	98	98	96	96

Примечание. Ярус I — 1—3-я плодоносящая пазуха листьев; II — 4—6-я пазуха; III — 7—9-я пазуха; IV — 10-я и последующие плодоносящие пазухи листьев.

58. Влияние нормы высева на число бобов, семян и массу семян гороха Раман в условиях зоны возделывания сахарной свеклы

Ширина между- рядий, см	Норма высева, млн.	Число бобов на растение	Число семян на растение	Масса семян, г
12,5	0,70	4,6	20,7	5,3
	0,85	4,7	18,6	4,4
	1,00	4,8	18,9	4,3
	1,15	4,5	17,5	3,7
25	0,70	5,1	23,4	5,5
	0,85	4,6	21,2	5,3
	1,00	4,8	21,7	4,9
	1,15	4,6	20,1	4,8

(частые осадки, температура ниже 10°C), что выразилось в снижении числа бобов и семян.

В 1968 г., когда урожай в опыте составили лишь 2,3 т/га (60 % по отношению к 1967 г.) начало цветения растений совпало с дождливой погодой, которая сменилась резким повышением температуры и низкой (менее 70 %) относительной влажностью воздуха. В фазы цветения и созревания (с 11 июня по 5 июля) было сухо, выпало лишь 22 мм осадков, и это существенно отразилось на количестве генеративных органов, хотя при благоприятных погодных условиях в вегетативные фазы развития кормовых бобов их образование было активным. Во время засухи в мощных растениях протекала интенсивная транспирация. Они быстро начали засыхать, период цветения и созревания существенно сократился, число и масса бобов и семян были незначительными, и в конечном итоге сформировался невысокий урожай зерна.

Сопоставление метеорологических условий в годы опыта достоверно показывает, что причина нестабильности урожая зернобобовых культур заключается в значительном снижении числа репродуктивных органов в фазы цветения и созревания под влиянием неблагоприятной погоды.

59. Влияние сроков посева на число цветков и бобов у кормовых бобов [по 43]

Показатель	I срок посева (первая неде- ля весенних работ)	II срок посе- ва (2—3-я де- када апреля)	III срок по- сева (1—2- декада мая)
Среднее число цветков на растение	61,18	75,50	59,66
Среднее число бобов на растение	10,25	8,84	7,50
Цветки, формирующие развитый боб, %	16,70	11,80	12,60

60. Влияние сроков посева на число бобов, семян и массу семян на растение гороха Раман в среднем за 1967—1969 гг. [по Хоснедлу, 1971]

Показатель	I срок посева	II срок посева	III срок посева
Число бобов	7,0 (100 %)	5,2 (74,3 %)	4,1 (58,6 %)
Число семян	27,6 (100 %)	20,9 (75,6 %)	15,2 (55,0 %)
Масса семян, г	7,2 (100 %)	5,0 (69,4 %)	3,2 (44,0 %)

Примечание: II срок посева — 2 недели после первого; III срок посева — 2 недели после второго.

Число развитых бобов на растении зависит также от густоты посева. У сорта Раман наибольшее количество бобов образовалось в посевах с междурядьями 12,5 см при оптимальной норме высева около 1 млн. всхожих семян на гектар. При более низкой или более высокой густоте стояния растений число бобов снижалось. Аналогичные результаты получены при изучении числа семян на растении (за исключением очень изреженных посевов). В посевах с более широкими междурядьями (25 см) число бобов было высоким при низкой густоте стояния (табл. 58).

Не менее важное значение для формирования бобов и семян имеют сроки посева (табл. 59 и 60). При более позднем высева гороха и кормовых бобов число развитых бобов на растении снижается и одновременно падает число и масса семян.

Факторы, влияющие на число семян в бобе

Число семян в бобе — наименее варьирующий элемент урожайности зернобобовых культур. Это связано с тем, что все завязи содержат почти одинаковое количество яйцеклеток. Следовательно, число семян в бобе не вызывает таких колебаний в урожайности, как число бобов. В опытах Фуцимана и Геринковой снижение числа семян за счет их недоразвитости в нормальные по метеорологическим условиям годы составляло 14 %, а в неблагоприятные, засушливые годы — 22 %. При изменении агротехники возделывания этот показатель также существенно не менялся. Ходжсон, однако, установил небольшое, но доказуемое снижение числа семян в бобе при загущении посевов. По данным Юзы [80] и многих других исследователей, при поздних сроках посева число семян не влияет на урожай, причем в осеменности бобов, расположенных на главных стеблях и на боковых ветках, большие различия не обнаружены, хотя бобы нижних ярусов содержат несколько больше семян, чем бобы верхней части растения.

На завязывание семян оказывает влияние интенсивность опыления, поэтому одним из факторов, определяющих число семян, является количество насекомых, посещающих растения.

61. Влияние продолжительности формирования семян на их число в бобе [по Хоснедлу, 1971]

Продолжительность формирования семян (от 20 до 95 % массы), дни	Среднее число семян в бобе
17—19	4,2—4,3
15—16	3,8—3,9
12—13	3,2—3,3

Критическим периодом формирования числа семян на растениях гороха (при условии удовлетворительного оплодотворения всех яйцеклеток) считается конец фазы удлинения боба, когда семена содержат 17—20 % сухого вещества от массы боба, и начало фазы налива семян. Условия этого периода оказывают большое влияние не только на число развитых семян в бобе, но и на их величину.

Длительность времени от фазы удлинения боба до налива семян также отражается на осемененности боба (табл. 61). Период формирования генеративных органов в значительной мере зависит от внешних условий, например от влажности почвы, температуры и влажности воздуха. Максимальные урожаи семян кормовых бобов в сортоиспытании получали в те годы, когда обильные осадки выпадали во второй половине фазы цветения.

Семена, развивающиеся в бобе, различаются по физиологической полноценности. На начальных этапах развития семян, как показывают работы Гриба, возможен так называемый «монопозим», когда при неблагоприятных условиях в бобе из всех заложенных семян развивается только одно. В более поздние сроки, после окончания фазы удлинения боба, образуются еще 2—3 семени. С наступлением фазы быстрого налива разнородность семян проявляется лишь в различной емкости накопления ассимилятов, т. е. семена имеют разную величину.

Наличие недостаточно развитых, абортивных семян, образующихся в результате нарушенного развития, вызывает снижение общего их числа. Исследования абортивности у некоторых видов зернобобовых показали, что основной ее причиной являются неблагоприятные внешние условия в фазы цветения и формирования плодов, например нарушения в минеральном питании, дефицит влаги, плохое опыление, а также наследуемые факторы. Удельная масса абортивных семян достигает 10—40 %. По данным Грамана и Мауэровой, у кормовых бобов сорта Хлумецки общий процент абортивных семян составил 12—15, у сорта Миллион — 10—15, причем в бобах, расположенных в 2—4-й плодоносящей пазухе, на их долю приходилось 12—

Данные датских ученых показывают, что чем больше опылителей находится на посевах зернобобовых, тем больше образуется бобов и семян. Количество насекомых на растениях, в свою очередь, зависит от метеорологических условий: при неблагоприятной погоде оно снижается, что в последующем сказывается на меньшем числе оплодотворенных яйцеклеток и цветков.

17 %, а в выше расположенных бобах — до 20 %. Абортивные семена находились в любой части боба, но чаще всего на третьей и базальной позициях.

Масса 1000 зерен и факторы, влияющие на нее

После окончания фазы удлинения бобов начинается быстрый и равномерный приток и накопление запасных веществ в семенах. Одновременно с нарастанием массы сухого вещества семян снижается их влажность. Процесс быстрого передвижения ассимилятов задерживается при снижении влажности семян до 60—55 %, в этот период они накапливают 90—95 % максимальной массы сухого вещества. Одновременно происходит быстрое уменьшение количества воды в створках боба. При влажности 55—52 % семена гороха достигают оптимального размера и массы и заканчивают накопление ассимилятов (рис. 81, 82).

У незрелого гороха отток ассимилятов в семена продолжается даже после отделения надземной части растения от корневой системы. Прирост массы семян в зависимости от степени их спелости может составлять 10—12 %.

Масса 1000 зерен — сортовой признак, однако она находится под влиянием условий созревания и в зависимости от них колеблется в пределах 20—30 %. Семена в низко расположенных на растении бобах по величине и массе превосходят семена бобов, образовавшихся в более поздние фазы развития растения.

Шмидт и Елинкова обращают внимание на изменения массы 1000 семян в зависимости от качества посевного материала. По данным многолетних исследований, в среднем по ЧССР масса

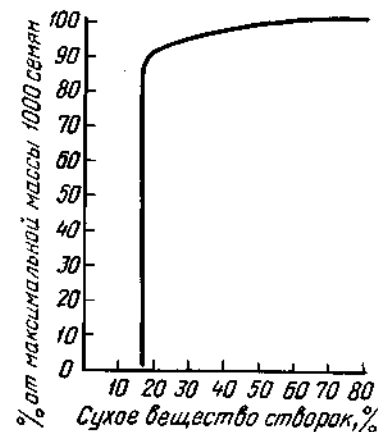


Рис. 81. Зависимость массы 1000 семян гороха Раман от сухого вещества створок бобов, в среднем за 1967—1969 гг. [по Хоснедлу].

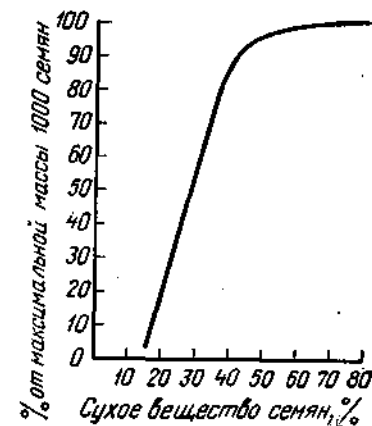


Рис. 82. Зависимость массы 1000 семян сорта Раман от содержания в них сухого вещества, в среднем за 1967—1969 гг. [по Хоснедлу].

1000 семян кормовых бобов Пржежеровски колеблется от 395 до 531 г.

Достаточная обеспеченность влагой в первой половине генеративного развития способствует увеличению массы семян, но в период созревания более благоприятна сухая погода.

Химизм отложения запасных веществ

В период созревания азотистые вещества из ассимилирующих органов перемещаются в створки бобов, где идет синтез белков, а затем, после разложения на амиды и пептиды, — в семена. В развивающемся семени сначала возрастает содержание полипептидного, а несколько позже — белкового азота. Процессы налива зерна и его созревания сопровождаются также некоторыми изменениями в аминокислотном составе белков. Синтез крахмала в семенах обусловлен оттоком углеводов в виде моносахаридов из створок бобов.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПРИ ВОЗДЕЛЫВАНИИ ГОРОХА И КОРМОВЫХ БОБОВ

В системе биологического контроля за развитием зернобобовых культур решающее значение имеют следующие этапы: — проверка выполнения мероприятий, направленных на создание благоприятных условий для поддержания оптимального числа растений в посеве и снижения их гибели. Внимание следует обращать на подготовку почвы, качество посевного материала, его протравливание, качество и сроки посева, соблюдение оптимальных норм высева и глубины заделки семян. Наибольшее выпадение растений в посеве происходит в период посев — всходы;

— наблюдение за причинами, снижающими урожайность растений, и подбор эффективных мер по их устранению (борьба с сорняками, вредителями, болезнями);

— подготовка к качественной уборке урожая с минимальными потерями: выравнивание поверхности почвы, проведение уборки в оптимальные сроки, подготовка уборочных машин, обработка семян сразу после уборки.

В связи со слабой способностью зернобобовых компенсировать редукцию отдельных компонентов урожайности решающее значение имеет первичный контроль, при котором оценивают:

— качество предпосевной обработки почвы (вспашки, выравнивания поверхности почвы) и реакцию почвенной среды (рН); — качество посевного материала (его состояние, всхожесть, величина и однородность семян, протравливание и инокуляция);

— качество посева (норма, глубина, ширина междурядий) (табл. 62).

62. Оптимальные критерии для культуры гороха и кормовых бобов [по 123]

Культура	Число семян на 1 м ²	Глубина посева, см	Ширина междурядий, см
Горох:			
зерновой и среднерослый	100	5—6	12,5—25
универсальный	80—90	5—6	15—25
Бобы:			
крупносемянные сорта	38—42	10	15—25
сорта с массой 1000 семян >500 г, в засушливых областях все сорта	45—55	8—10	15—25

Примечание. При возделывании бобов на травяную муку норму высева увеличивают на 10 %.

Помимо первичного, проводят текущий контроль*, заключающийся в следующем:

— оценка состояния всходов (начало и сроки смыкания рядков);

— через три недели после появления всходов (когда высота растений достигнет 10 см) посевы обследуют, учитывая:

а) число всходов и процент всхожести;

б) засоренность — эффективность предпосевной обработки гербицидами, преобладающие виды и численность сорняков; принимаются решения о дополнительном применении гербицидов;

в) зараженность клубеньковыми бактериями (на 20—30 растениях оценивают образование клубеньков); определяют необходимость подкормки азотом;

— определение начала решающих фаз роста по фенологической шкале (особенно начало и конец цветения, фаза зеленых бобов); оценка пораженности болезнями и вредителями и в соответствии с методикой защиты растений проведение мер борьбы; в течение вегетации возможна химическая обработка бобов против свекловичной тли и трипсов (непосредственно перед цветением), гороха против гороховой тли (непосредственно перед цветением), листовёртки (после цветения), зерновки (в начале или конце цветения) и против клубенькового долгоносика (при его появлении весной);

— определение структуры урожая и его прогноз; основные элементы урожайности оценивают на контрольных площадках, где проводились обследования всходов в период, когда семена содержат примерно 50 % влаги; у бобов можно изменить решение об использовании посева — на травяную муку или на зерно;

* Для текущего контроля выделяют площадки размером 1 м², которые включают 4 соседних ряда с учетом ширины междурядий: при междурядьях 12,5 см длина рядков составляет 200 см, при 15,0 см — 167 см и при ширине междурядий 25,0 см длина контрольных рядков равна 100 см.

— определение оптимальных сроков и технологии уборки (в зависимости от влажности семян); принятие мер по снижению потерь при уборке и после нее.

СТРУКТУРА УРОЖАЙНОСТИ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ УРОЖАЯ ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР

Основные элементы урожайности зернобобовых можно обозначить следующим образом:

K — число растений на 1 м²; L — среднее число развитых бобов на растении; $З$ — среднее число семян в бобе; A — масса 1000 семян, г.

При помощи уравнения определяют урожай зерна в тоннах с 1 гектара:

$$Y (\text{т/га}) = \frac{K L Z A}{10^6}$$

Для определения урожая от полученной расчетным путем величины необходимо отнять долю потерь при уборке (6—10 % и даже больше).

При прогнозировании урожая зернобобовых культур на основе структуры элементов урожайности (рис. 83) перед уборкой можно объективно измерить компоненты K , L и $З$. Число растений на 1 м² определяют в нескольких точках посева, причем необходимо учитывать некоторую разнородность густоты стояния, которая у зернобобовых выше, чем у зерновых культур. Растения подсчитывают в 4—8 соседних рядках так, чтобы с учетом междурядий размер учетной площади составил 1 м². Длину рядка можно определить по уравнению:

$$d = \frac{1}{n \cdot a}$$

где d — длина определяемого рядка; n — число подсчитываемых рядков; a — расстояние между рядками в метрах.

Среднее число бобов на растении определяют в разных точках посева по 30—50 растениям, произрастающим в одном рядке. Следует отметить, что у зернобобовых культур многие растения могут вообще не формировать бобы. Подсчет проводят на основном стебле и на боковых ветках, суммируя полученные данные.

Для определения средней осемененности каждого боба с растения снимают все развитые бобы и после лущения подсчитывают в них число семян. Бобы, расположенные в верхних ярусах, как правило, содержат меньшее число развитых семян.

Массу 1000 семян необходимо определять в зависимости от вида, сорта, условий созревания и других факторов, которые могут влиять на нее. В экстремально неблагоприятных условиях этот показатель может уменьшиться на 20—25 % и даже больше относительно типичных для данного сорта средних ве-

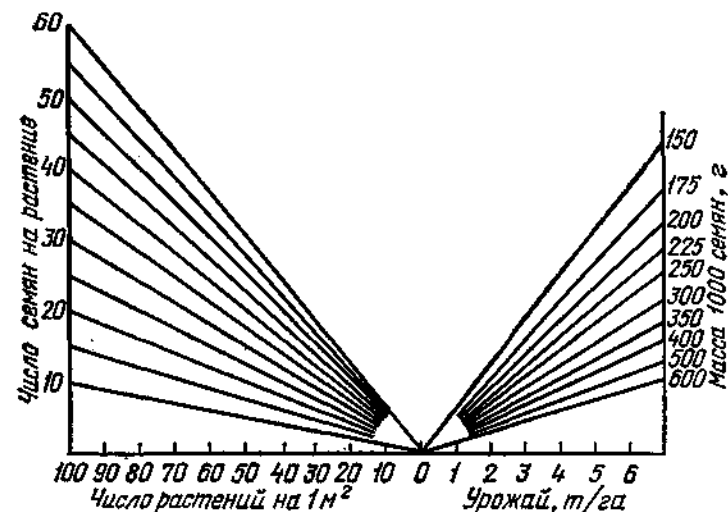


Рис. 83. Диаграмма структуры элементов урожайности для прогнозирования урожая зернобобовых культур [по Хоснедлу].

личин. Для объективной оценки массы 1000 семян необходимо определить их влажность. Затем фактическую массу рассчитывают по формуле:

$$A = \frac{A_b (100 - B)}{100 - B_c}$$

где A — масса 1000 семян; A_b — масса 1000 семян при влажности B ; B — фактическая и B_c — стандартная влажность семян.

Зернобобовые культуры со средней влажностью семян ниже 40 % сохраняют постоянную массу 1000 семян до полной спелости.

В связи со сложностью объективного прогноза урожая на основе определения компонентов урожайности можно применить упрощенную методику, основанную на определении средней массы семян на единице площади (0,25; 0,50 или 1 м²) и их влажности, используя для этого следующее уравнение:

$$Y (\text{т/га}) = \frac{P (100 - B)}{(100 - B_c) 100}$$

где Y — урожай в тоннах; P — масса семян в г на 1 м²; B — фактическая и B_c — стандартная влажность семян.

Данный метод особенно удобен при решении вопроса о целевом назначении посевов зернобобовых, в частности кормовых бобов. Если в соответствии с подсчетом урожай семян должен быть низким, посев целесообразно использовать на травяную муку.

ЛЮЦЕРНА ПОСЕВНАЯ В ЭКОСИСТЕМЕ НА ПАХОТНЫХ ЗЕМЛЯХ

Многолетние бобовые травы — люцерна посевная и клевер луговой — широко распространены в растениеводстве, животноводстве и в кормопроизводстве. Они играют существенную агротехническую роль в севооборотах, поддерживая биологическое равновесие и хорошее физическое состояние почвы. Результаты полевых опытов и практика показывают, что повышение плодородия почвы невозможно без систематического возделывания многолетних бобовых трав на каждом участке даже при высоком уровне химизации земледелия.

Высокое содержание переваримых белков со сбалансированным аминокислотным составом и кальция в массе бобовых трав позволяет составлять на их основе полноценные кормовые рационы. По питательной ценности корма из люцерны, полученные при высокотемпературной сушке, приравниваются к фуражному зерну и служат одним из основных компонентов кормосмесей. Современные технологии уборки и послеуборочной обработки позволяют полностью механизировать кормопроизводство.

По статистическим данным за 1976 г., в ЧССР под многолетними бобовыми травами и бобово-злаковыми травосмесями находилось 13,2 % пахотных земель, т.е. 628 085 га; в том числе люцерна посевная занимала 5 %, клевер луговой двуукосный — 4,2, одноукосный — 0,6 и бобово-злаковые травосмеси — 3,4 %. Урожай многолетних бобовых трав в настоящее время относительно низки [83], составляя у люцерны посевной 55,7 % и у клевера лугового лишь 41,6 % от максимального потенциала продуктивности.

Мощная корневая система люцерны и величина урожая надземной массы тесно связаны между собой. Однако глубина пахотного и подпахотного слоев и уровень грунтовых вод ограничивают расширение посевных площадей под этой культурой во многих областях. В почве накапливается от 4,0 до 11,0 т/га корневой массы (табл. 63), распределение которой зависит от возраста травостоя (рис. 84). Благодаря симбиозу с азотфиксирующими бактериями корни бобовых трав способны связывать до 200—250 кг/га азота. Кроме того, корни многолетних бобовых трав высвобождают труднодоступные питательные вещества и транспортируют их из нижележащих горизонтов в пахотный слой почвы. Некоторые различия в составе сухого вещества

корневых остатков люцерны посевной и клевера лугового показаны в таблице 64.

Верхняя часть корня, так называемая коронка, играет важную роль в процессе ветвления растений. Люцерна посевная образует почки и побеги в вертикальном направлении. Втягивание этой части растения в почву как его естественная защитная реакция на низкие температуры способствует тому, что часть почек (почти 50 %) находится в «спящем», неактивном состоянии [82]. Практическим выводом, вытекающим из данного морфологического строения зоны ветвления люцерны посевной, является целесообразность боронования (дискования) посевов. При этом улучшается освещенность и доступ воздуха к корневой шейке и спящие почки активизируются. У клевера лугового почки на корневой шейке расположены горизонтально, что повышает предрасположенность растений к вымерзанию и требует другого способа обработки, а именно прикатывания посевов.

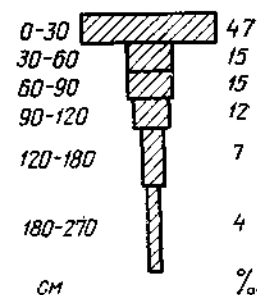


Рис. 84. Распределение корневой массы орошаемой люцерны (%) в профиле почвы (см) [по 172].

63. Накопление корневой массы люцерны посевной и ее распределение в почве (Леднице в Моравии) [по 95]

Возраст посева	Сухая корневая масса, т/га	
	0—30 см	30—60 см
Подсев	10,1	—
I год пользования	42,7	5,7
II год пользования	38,7	10,8

Основная задача листьев и стеблей многолетних бобовых трав, помимо ассимиляции, заключается в создании продуктив-

64. Качество корневой массы люцерны посевной и клевера лугового [по 62]

Культура	Год пользования	Состав сухого вещества, %					
		азотистые вещества		клетчатка		зола	
		буто-низа-ция	цвете-ние	буто-низа-ция	цвете-ние	буто-низа-ция	цвете-ние
Люцерна посевная	1	11,2	12,5	39,2	38,0	6,8	6,5
	2	11,4	13,3	33,8	33,1	5,5	5,8
	3	13,2	13,6	41,5	37,7	5,4	5,5
Клевер луговой	1	11,6	12,9	25,7	29,1	12,0	10,5
	2	12,7	11,9	30,1	29,4	11,1	11,2
	3	12,9	12,3	35,2	33,4	6,6	7,3

ной части урожая. Процесс ассимиляции определяется размером активной ассимилирующей поверхности одного растения и ее величиной на единице площади. Этот показатель у люцерны посевной колеблется в довольно широких пределах и зависит от экологических условий, фенофазы в период уборки, времени проведения очередного укоса, сорта и возраста посева (табл. 65). Ассимилирующая поверхность одного стебля (без листьев) — величина довольно постоянная; она составляет примерно $\frac{1}{3}$ общей листовой поверхности.

65. Ассимилирующая поверхность листьев люцерны посевной и клевера лугового

Культура	Место закладки опыта	Год пользования	Ассимилирующая площадь листьев на одном стебле, м ²			
			число укосов			
			1	2	3	4
Люцерна посевная	Леднище в Моравии (95)	1-й	88	70	77	50,5
		2-й	85	73	71	—
Клевер луговой	Ждляр над Саза-вой	1-й	133	75/114*	61	—
		2-й	101	65/75*	24	—
	То же	1-й	99	142	186	—
		2-й	67	116	—	—

* Посев убран в фенофазе цветения (50 % растений).

Сокращение ассимилирующей поверхности листьев на одном стебле люцерны от первого к третьему укосу является видовым (см. противоположную тенденцию у клевера лугового) и сортовым признаком. Доля листьев люцерны возрастает с ростом числа укосов, и это положительно отражается на качестве корма. Более мощный габитус двухлетних растений, т. е. высокие масса и общая облиственность и большее их участие в формировании сухой массы, связан с деятельностью сильнее развитой корневой системы и с некоторым изреживанием посева при улучшенных условиях освещенности.

Влияние условий среды на формирование урожая

Различия в требованиях люцерны посевной и клевера лугового к экологическим условиям определены их филогенезом: люцерна — растение степей, клевер — луговая культура.

Тип почвы, в отличие от высоты расположения над уровнем моря, является важнейшим экологическим фактором, определяющим возможность расширения посевов люцерны. Большое значение имеют механические, физические и химические свойства пахотного слоя, от которых зависят увлажненность и аэрированность почвы. Оптимальное содержание почвенной влаги —

80 % полевой влагоемкости. Важную роль играют также сложение нижних горизонтов почвы (особенно их водопроницаемость), уровень грунтовых вод (предел 1,5 м) и кислотность всего профиля почвы (рН 6,8—7,5). По своему типу наиболее благоприятны суглинки — от тяжелых до легких. Люцерна очень требовательна к наличию кальция в почвенном растворе. Высокая потребность в азоте удовлетворяется за счет фиксации атмосферного азота клубеньковыми бактериями. Непосредственное внесение под люцерну фосфора и калия — необходимое мероприятие для лучшего усвоения растениями остальных питательных веществ и активизации клубеньковых бактерий. Однако в большинстве случаев применение РК-удобрений не оказывало прямого воздействия на урожай, что, по-видимому, связано со способностью люцерны усваивать эти питательные вещества из более глубоких слоев почвы. В связи с этим более целесообразно внесение высоких норм фосфорно-калийных удобрений в запас.

Фотопериод существенно отражается на росте и развитии люцерны посевной, которая представляет собой растение длинного дня. Массу первого укоса люцерны формирует к фазе цветения за 78 дней, массу второго укоса — за 57 дней (при первом укосе в конце мая) и третьего — за 45 (при втором укосе в середине июня). Роль продолжительности и интенсивности освещения подтверждена результатами опытов, в которых люцерна при непрерывном освещении давала в три раза большие урожаи семян, чем при освещении, соответствующем суточному ритму. Интенсивность и качество света оказывают также влияние на переваримость корма [94а]. При снижении интенсивности освещения, например при подсеве под зерновые, рост люцерны замедляется, ее развитие останавливается. Люцерна использует общую и фотосинтетически активную радиацию на 0,81 и 1,80 % в первом и 0,63 и 1,40 % во втором году пользования. Максимальные величины во втором укосе в условиях ЧССР составили 1,15 и 2,56 %. В 1 г сухого вещества корма накапливается 17,45—18,49 кДж энергии. Энергетическая ценность надземной массы люцерны, созданной за сутки, равна в первом укосе 74,37 кДж и во втором 205,52 кДж/м². Энергетическая ценность всей продукции достигает максимума при первом укосе и колеблется от 5 038 до 8 909 кДж.

На продуктивность люцерны большое влияние оказывает температура. Изучение динамики роста этой культуры при 17—18 °С показало втрое больший суточный прирост биомассы по сравнению с величинами, полученными при 14—15 °С и лучшим обеспечении влагой [95].

Оптимальными величинами влажности почвы считают 60—70 % полевой влагоемкости, при снижении этого показателя до 50 % урожайность люцерны падает. Благодаря морфологическому строению и свойствам корневой системы, обладающей довольно высокой сосущей силой (2,7—2,9 МПа), зависимость раз-

вития люцерны от данного экологического фактора меньше, чем у клевера лугового, сосущая сила корней которого равна 1,27—1,60 МПа.

ПРОЦЕССЫ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ ЛЮЦЕРНЫ

С учетом основных биологических свойств люцерну посевную относят к многолетним, многоукосным засухоустойчивым растениям с особой спецификой питания, которая заключается в симбиозе с клубеньковыми бактериями.

Поскольку люцерна — это многолетняя культура, следует остановиться на некоторых ее особенностях. Вегетативное возобновление люцерны определяется ее способностью затормаживать и прекращать рост и развитие в условиях короткого дня, а также зимостойкостью. Укороченные ее стебли зимуют в почве и таким образом не проходят яровизацию. Еще одной предпосылкой успешной перезимовки люцерны посевной является достаточное накопление запасных веществ в корнях, на которое можно существенно повлиять различными агротехническими мероприятиями, особенно сроками проведения укосов. Устойчивость люцерны к морозам довольно значительна: она переносит морозы до -20 — -25°C , а под снежным покровом — даже до -40°C . Определенная чувствительность к изменениям метеорологических условий, особенно к колебаниям температуры и к заморозкам, отмечается ранней весной. При правильной агротехнике люцерну можно возделывать в течение трех лет, однако она дает удовлетворительные урожаи более длительное время и решающую роль при этом играет число и сроки укосов. Скороспелость и скорость отрастания взаимосвязаны с многолетним характером культуры, это особенно заметно у скороспелых многоукосных сортов. Поэтому на практике очень важно выдерживать оптимальный режим использования посевов, в частности сроки предпоследнего и последнего укосов, которые оказывают большое влияние на формирование укороченных побегов и накопление достаточных запасов питательных веществ.

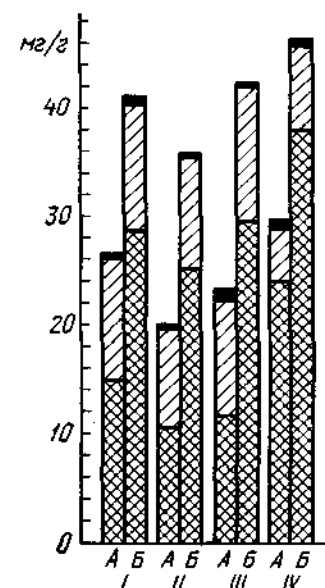
Динамика накопления запасных веществ

Динамика синтеза и накопления запасных веществ у многолетних бобовых трав — видоспецифический признак; кроме того, на эти процессы можно воздействовать с помощью агротехники. Количество запасных веществ зависит от активности отрастания, урожайности и длительности возделывания многолетних бобовых трав.

Смит и Мартен, изучая транспорт растворимых углеводов в растениях люцерны посевной, установили, что в ранние фазы развития из корней в молодые надземные стебли растений перемещается 40 % меченых углеводов (в фазе цветения лишь

Рис. 85. Содержание сахарозы, глюкозы и фруктозы (мг/г сухого вещества) в корнях люцерны посевной:

А — фаза бутонизации; Б — фаза цветения; сроки взятия образцов: I — весна; II — 1-й укос; III — 2-й укос; IV — 3-й укос.



13 %), а в обратном направлении, т. е. в корни, в фазе цветения поступает 71 % углеводов (от общего их количества) по отношению к 26 % в начале вегетации. Наибольшую удельную массу среди углеводов имел крахмал [187], из моносахаридов — сахароза и несколько меньше — глюкоза и фруктоза [62]. Динамика их образования зависит от следующих факторов: сроков формирования отдельных укосов, характера вегетационного периода, погодных условий отдельных лет возделывания, видовых и сортовых различий культуры и от влияния на содержание углеводов различных агротехнических мероприятий.

Максимальное снижение содержания запасных углеводов в корнях люцерны происходит в течение 7—14 дней после укоса, причем $\frac{2}{3}$ их расходуется на формирование надземных стеблей и листьев и 15 % — на дыхание корней. Отток углеводов из надземной массы в корни начинается примерно через 21 день и длится около шести дней. Зависимость накопления углеводов от биологии развития растений видна на рисунке 85.

В растениях люцерны, скашиваемой три раза в год (один укос в фазе цветения), содержание запасных веществ было выше, чем в растениях, убранных в фазе бутонизации. Увеличение числа укосов приводит к более слабому накоплению запасных веществ, причем расход синтезированных осенью и в течение зимы веществ в процессе дыхания растений продолжается между первым и вторым укосом. Лишь после третьего укоса в условиях короткого дня и снижения температур их запасы опять возрастают [57]. Некоторые авторы считают, что повышение содержания запасных веществ, особенно азотистых, на 2—3-й год пользования не связано с ростом урожая люцерны, однако этот вопрос требует комплексного подхода. Например, Мур обнаружил ослабление обмена CO_2 при фотосинтезе, связанное с простом неактивных тканей в корнях дву- и трехлетних растений люцерны. Установлены также видовые и сортовые различия в накоплении и распределении запасных веществ. Обратная тенденция в динамике накопления установлена у клевера лугового. В растениях клевера при цветении увеличивается содержание

запасных веществ в генеративных органах и уменьшается в корнях, что в дальнейшем приводит к ослаблению зимостойкости и степени многолетнего характера, а также к существенному снижению продуктивности.

Велих [196] считает снижение концентрации азотистых веществ в корнях люцерны в период от 15 июля до 30 августа признаком ухудшения питательного режима и отмечает, что при благоприятных условиях (орошение) хорошие результаты может дать внесение азотных удобрений в указанный срок.

Для практики важнейшим является тот факт, что накопление запасных веществ в тканях люцерны можно регулировать правильно выбранным сроком укоса, т. е. сохранять посев нетронутым раз в году до фазы цветения или оставлять достаточно длинные интервалы (минимум 7 недель) между последним и предпоследним укосом. Другие агротехнические мероприятия, как показали проведенные до настоящего времени исследования, существенного влияния на содержание запасных питательных веществ в растениях люцерны не оказывают.

Динамика формирования почек и боковых стеблей

По данным Грушковой [75], на коронке или на срезах скошенных стеблей образуются почки, из которых развиваются новые стебли. Изучение процесса формирования почек и новых стеблей показало, что при скашивании люцерны в фазу бутонизации и новом отрастании массы из почек на срезанных стеблях образуются стебли, но они полностью не развиваются, засыхают и к следующему укосу их число существенно снижается. Основное значение для урожая имеют стебли, развивающиеся из почек на коронке. Влияние фазы развития растений в период укоса на формирование почек и стеблей показывают данные таблицы 66.

Место формирования почек сказывается на их активности. Из почек на срезах (на высокой стерне) начинают быстро отрастать стебли, что имеет важное значение при возделывании

66. Распределение почек на растении люцерны посевной (опыты в Ждаре над Сазавой, 1972 г.)

Показатель	Число почек на растении				
	1-й укос		2-й укос		3-й укос
	бутонизация	бутонизация	цветение	бутонизация	цветение
Число почек:					
на стеблях	2,14	3,51	2,53	5,32	4,56
на коронке	4,40	5,87	8,46	9,86	9,32
Всего	6,54	9,38	10,99	15,18	13,88
Удельная масса почек на стеблях, %	32,70	37,40	23,00	35,00	32,80

люцерны исключительно на зеленую массу. Однако общая продуктивность посева бывает относительно низкой, поскольку, по данным Лиха, почки и стебли, вырастающие из корневой шейки, т. е. из меристематических тканей, являются стадийно более молодыми и, следовательно, более мощными. Таким образом, с практической точки зрения можно сделать следующий вывод: высокий срез (примерно на уровне 10 см) снижает общую продуктивность биомассы и целесообразен лишь на старых посевах, которые уже начали подрастать.

Способность люцерны формировать почки довольно высока: за год одно растение может образовать 200—300 стеблей. Кроме экологических факторов (свет, вода), решающую роль в этом процессе играют агротехнические факторы (в первую очередь норма высева семян) и состояние посева в период уборки. Например, в условиях опыта при площади питания 30×30 см число стеблей на растение, равное 15—17 шт., было в три раза больше, чем при площади питания 10×10 см. В то же время в полевых условиях различия в числе почек при нормах высева 15 и 25 кг/га были найдены лишь в начальных фазах роста и развития растений. В последующие годы пользования густота травостоя в загущенных посевах уменьшается, и улучшение условий освещения сопровождается активизацией спящих почек. В результате число стеблей на единице площади при обеих нормах высева более или менее выравнивается.

Формирование сухого вещества и листовой поверхности, чистая продуктивность фотосинтеза и интенсивность ассимиляции

Динамика нарастания сухого вещества и некоторых параметров, характеризующих особенности фотосинтеза у люцерны посевной, приведена на рисунке 86. Из этих данных видно, что нарастание сухого вещества (W) идет аналогично нарастанию

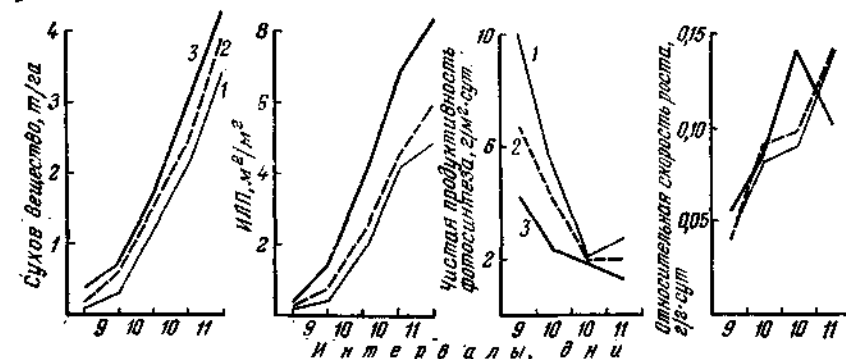


Рис. 86. Нарастание сухого вещества и другие показатели роста люцерны при густоте стояния 90, 150 и 250 раст/м² (1, 2 и 3 соответственно).

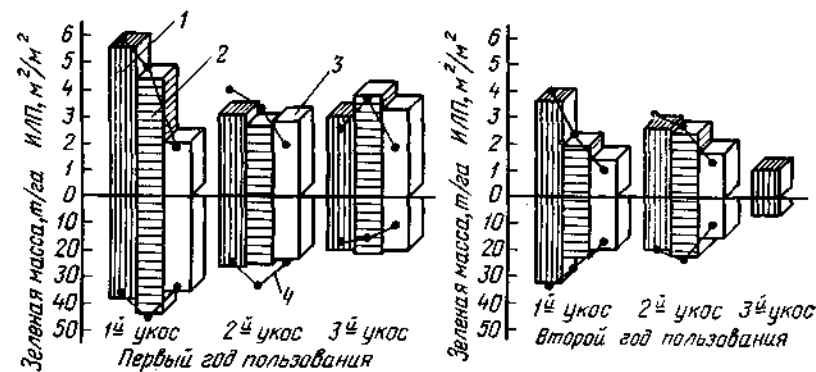


Рис. 87. Зависимость урожая зеленой массы в фазу бутонизации от ИЛП у люцерны и клевера лугового [по 62]:

1 — люцерна; 2 — клевер луговой тетраплоидный; 3 — клевер луговой диплоидный; 4 — цветение.

листовой поверхности, причем максимальные показатели ИЛП примерно на 5—10 дней опережают максимальное увеличение биомассы [95]. В первом укосе люцерна достигает наиболее высоких приростов сухого вещества примерно на 50-й день после первого весеннего измерения, во втором и третьем укосах — между 30—35-м днем и в четвертом — между 20 и 25-м днем. Суточный прирост сухого вещества (относительная скорость роста) бывает высшим во втором или третьем укосе (75—130 кг/га), относительно низким в первом и самым низким в четвертом укосе (50—60 и 40 кг/га соответственно). Кроме влаги и температуры, на темпы прироста биомассы оказывает влияние число стеблей, которое уже при первом укосе находится в коррелятивной зависимости от показателя ИЛП ($r=0,63—0,74$ у люцерны и $0,88—0,92$ у клевера лугового).

Исследования показывают, что оптимальная величина ИЛП в первом укосе составляет $6—10 \text{ м}^2/\text{м}^2$, во втором и последую-

67. Общая ассимилирующая поверхность листьев и стеблей у люцерны и клевера [62]

Год пользования	Фаза развития	Ассимилирующая поверхность, $\text{м}^2/\text{м}^2$					
		люцерна посевная		клевер луговой			
		суммарная	ИЛП, %	суммарная	ИЛП, %	суммарная	ИЛП, %
1-й	Бутонизация	17,6	66,0	16,5	64,3	13,9	57,7
	Цветение	19,1	62,3	18,5	63,0	10,8	55,2
2-й	Бутонизация	11,5	62,4	6,6	64,1	5,3	59,5
	Цветение	13,3	63,1	8,3	60,9	4,3	56,4

щих укосах она примерно на 20—30 % меньше. Общая ассимилирующая поверхность стеблей и листьев трех или четырех укосов достигает $20 \text{ м}^2/\text{м}^2$ при положительной корреляции ($r=0,62—0,73$) между продуктивностью зеленой биомассы и ИЛП (см. также рис. 87 и табл. 67).

Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) положительно коррелирует с интенсивностью освещения и отрицательно с относительной облиственностью растений (рис. 86). Высокие ее показатели в начале отрастания определены оптимальным распределением листовой поверхности, способной полностью поглощать энергию солнечных лучей. Однако при дальнейшем отрастании ЧПФ снижается, и это связано с двумя факторами: с резким увеличением листовой поверхности (и сухого вещества), что Вахунова [193] объясняет «работой листьев на себя», или с возникновением конкуренции листьев за освещенность, т. е. со снижением скорости фотосинтеза. Зависимость ассимиляции CO_2 от интенсивности освещения и состояния листьев или от структуры отдельных ярусов показана на рисунке 88. В верхних зеленых листьях этот процесс идет более интенсивно, чем в листьях этиолированных и расположенных низко на стебле. Ассимиляция CO_2 всем растением люцерны в час достигает $2,4 \text{ г}/\text{м}^2$. По литературным данным, участие черешков и прилистников в общей ассимиляции составляет лишь 1,5 %, стеблей — 8 %. Нижние листья и стебли в процессе дыхания используют примерно 8 % ассимилятов, созданных верхними листьями.

Приведенные теоретические данные можно использовать на практике для определения оптимальной густоты семенных травостоев и для уточнения режимов орошения.

Метаболизм растений

Образование, передвижение и накопление ассимилятов хорошо изучены с точки зрения роста и развития растений, т. е. по отношению к отдельным фазам роста, но о динамике этих процессов в течение дня и ночи данных гораздо меньше.

Крайнович с соавт. [86] приводят результаты опытов по изучению изменений содержания питательных веществ в зависимости от фаз развития люцерны и клевера (табл. 68). Установлено, что так называемая группа протоплазматических питатель-

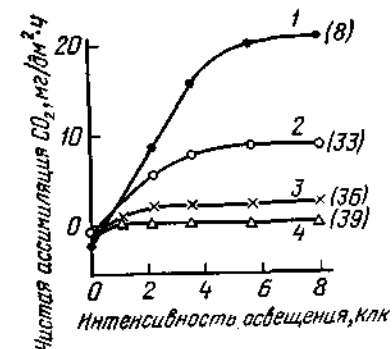


Рис. 88. Чистая ассимиляция CO_2 в листьях люцерны (Вольф и Блейзер, 1971):

1 — верхние зеленые листья; 2 — нижние зеленые листья; 3 — нижние пожелтевшие листья; 4 — нижние сильно пожелтевшие листья.

ных веществ (азотистые соединения, углеводы, органические кислоты, жиры, пигменты, зольные вещества) составляет примерно $\frac{2}{3}$ общего сухого вещества растения: оставшаяся треть состоит из так называемых соединений клеточной оболочки (лигнина, целлюлозы, гемицеллюлозы и пектиновых веществ). Состав питательных веществ в листьях люцерны не изменяется до начала фазы цветения. Более существенные изменения, оказывающие определяющее влияние на качество корма, происходят в стеблях, постепенно теряющих почти половину питательных веществ от исходного их содержания. В результате переваримость органической массы, особенно клетчатки, снижается с 73—77 % в фазу бутонизации до 58—60 % в фазу цветения.

В настоящее время исследователи уделяют большое внимание составу и содержанию отдельных аминокислот и витаминов в тканях люцерны. Изучается использование некоторых жирных кислот в качестве регуляторов роста животных, а также влияние сапонинов на пищеварение и особенно на процессы размножения животных при чрезмерном скармливании им кормов из люцерны.

В связи с решением вопросов о сроках уборки необходимо уточнение зависимости хода метаболических процессов от фотопериодичности. Клеснил с соавт. [82] рекомендуют проводить уборку люцерны на зеленую массу ближе к вечеру; в это время растения содержат больше углеводов, которые в ночные часы транслируются в корни. Уборку трав на сено целесообразно проводить рано утром, поскольку во второй половине дня в результате более медленного испарения растениями влаги наступает так называемый «голодный обмен веществ», связанный с потерей углеводов, которые расходуются на дыхание.

68. Химический состав тканей люцерны и клевера лугового [по 86]

Культура	Укос	Фаза развития	Содержание, %				
			сухое вещество	азотистые вещества	жир	клетчатка	зольные вещества
Люцерна севная	1-й	Высота 25 см	15,3	4,5	0,5	3,0	2,0
		Бутонизация	19,0	4,7	0,6	5,0	2,2
		Начало цветения	21,2	4,7	0,5	5,3	2,1
		Цветение	22,5	4,2	0,5	6,9	2,0
		Начало цветения	20,9	4,9	0,6	6,1	2,2
Клевер луговой	3-й	Начало цветения	20,4	4,5	0,4	6,7	2,1
	1-й	Бутонизация	19,2	4,2	0,6	3,6	1,7
		Начало цветения	21,6	3,8	0,8	5,1	1,7
		Цветение	22,7	3,3	0,7	6,1	1,3
		Начало цветения	17,5	3,4	0,6	4,0	1,2

Водный режим

Изучение водного режима люцерны имеет важное значение для практики, особенно с точки зрения эффективности орошения, уборки и подготовки семян, применения высокотемпературной сушки и т. д.

Определение рационального режима орошения требует в первую очередь учета коэффициента транспирации (K_T), который у люцерны равен 568—1068 и на 30—40 % выше, чем у других полевых культур [117]. Следующими

данными, необходимыми для регулирования водного режима, являются показатели биологической кривой (k_B), отражающей отношение между потребностью в увлажнении и дефицитом влажности, и величина среднесуточной потребности в воде в зависимости от температуры воздуха и возраста травостоя. Эту проблему довольно подробно рассматривает в своих работах Шанта [172]. Суточная эвапотранспирация люцерны колеблется от 1,2 до 9,1 мм, а при орошении составляет примерно 5,0 мм. Поэтому с учетом климатических условий (влажности) ЧССР средняя оросительная норма находится в пределах 180—220 мм (в засушливые годы — свыше 300 мм). По данным Банеха [117], оптимальное количество осадков для подсевной люцерны равно 241 мм, а для посевов 1-го и 2-го года пользования — 431 и 359 мм соответственно.

При планировании технологии уборки многолетних бобовых трав на сено необходимо учитывать скорость влагоотдачи массой, убранной в различные фазы развития. График на рисунке 89 показывает, что молодая люцерна, скошенная в фазу бутонизации, требует для подвяливания примерно в 4 раза больше времени, чем убранная в период цветения.

Процессы роста

Динамика нарастания подземной и надземной биомассы в год посева зависит в первую очередь от типа использования посева (рис. 90). При посеве многолетних бобовых трав под покров, например ячменя на зерно, овса на зеленую массу и др., решающими факторами являются конкуренция с покровной культурой за освещение и специфические особенности отдельных видов, т. е. сильное ветвление, полежание и т. д. Такие посевы после уборки покровной культуры дают, как правило, один по-

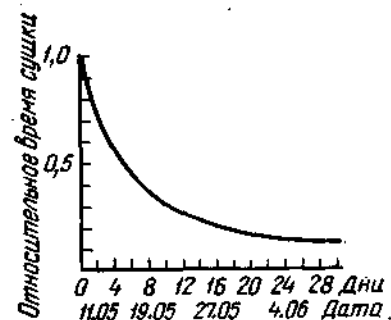


Рис. 89. Сокращение сроков сушки зеленой массы люцерны в зависимости от фазы ее развития; средняя влагоемкость воздуха в течение опыта составляла 2,75 г/м³ [по Микулику, 1969].

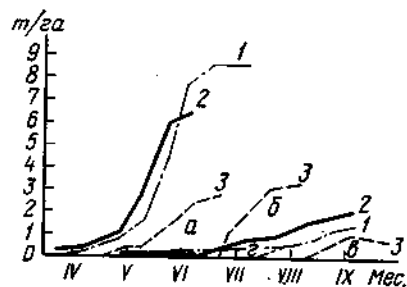


Рис. 90. Динамика формирования надземной биомассы люцерны в зависимости от способа посева:

1 — ячмень на зерно (покровная культура); 2 — овес на зеленую массу (защитная культура); 3 — чистая люцерна; а, б, в — 1, 2, 3-й укосы соответственно.

первого года пользования, заложенных летом и не имеющих достаточно развитой корневой системы, видна тенденция к повышению продуктивности биомассы, тогда как у посевов, заложенных весной без покровной культуры или под покров, отмечена противоположная закономерность.

На прирост биомассы многолетних бобовых трав влияют также число укосов (3—5, в зависимости от влажности), возраст посева и высота среза. С увеличением числа укосов общая продуктивность посевов падает, однако возрастает качество корма. На второй год пользования посевы весной отрастают более быстрыми темпами и их можно раньше (на 3—5 дней) и чаще скашивать.

Изучение динамики формирования биомассы имеет практическое значение при решении вопроса об использовании люцерны. Например, для высокотемпературной сушки пригодны три укоса первого года пользования люцерны или четыре и даже больше укосов посевов 2—3-го года. Хорошее развитие растений обеспечивает летний посев люцерны за 60—70 дней до окончания вегетации, так чтобы сумма температур за этот период составила 800 °С.

Доля отдельных укосов в общем урожае зеленой массы существенно зависит от погодных условий, особенно температуры и влажности, а также от возраста посева и числа укосов. В условиях южной Моравии она составляла 35, 29, 24 и 12 % и у двулетней люцерны при трех укосах соответственно 42, 31 и 27 %.

Все надземные части люцерны являются компонентами хозяйственного урожая, поэтому от их соотношения существенно зависит качество корма. Количественное соотношение листьев и стеблей в течение роста меняется в зависимости от очередности укоса и фазы развития растений при уборке (рис. 91). В усло-

виях, типичных для возделывания люцерны, доля листьев в укосе обычно составляет 50—60 % [86]. По соотношению листьев и стеблей можно судить и о химическом составе корма, особенно о содержании клетчатки. Качество корма улучшается при преобладании в нем листьев, которые содержат примерно в два раза больше азотистых веществ в сухой массе по сравнению со стеблями (30—35 %) и имеют коэффициент переваримости 70 % (у стеблей — около 30 %).

Соотношение отдельных органов растения в урожае — это биологическая и видовая (в меньшей степени сортовая) особенность. На этот показатель, т. е. на качество убираемой массы, можно оказывать влияние лишь путем оптимизации сроков уборки, проводимой в соответствующую фазу развития и с учетом способа консервирования корма. Наилучшее соотношение стеблей и листьев (~1,5) для высокотемпературной сушки люцерны имеет в период от конца бутонизации и до начала цветения (0,6—0,9).

Фазы развития

Проращивание семян: 3—4 дня, температура почвы 4—5 °С, максимальная влагоемкость 70—80 %.

Всходы: 7—12 дней, температура почвы 10—12 °С.

Появление первого листа: на 28-й день.

Появление первого сложного тройчатого листа: на 35-й день.

Формирование почек: на 35-й день.

Бутонизация: 1-й укос на 50—60-й день, 2-й укос через 40—50 дней, 3-й через 45—60 дней.

Цветение: 1-й укос на 70—80-й день, 2-й через 55—60 дней.

Опыление и созревание: одно растение цветет 1—2 месяца, одна кисть — 10—14 дней.

На проращивание семян люцерны, помимо климатических факторов, существенное влияние оказывает реакция почвенной среды: проращивание при нейтральной реакции почвы идет активнее, чем в кислых почвах. Возраст семенных посевов также отражается на проращивании семян: отмечено резкое снижение всхожести семян люцерны 3-го года возделывания. Почки в пазухах влага-

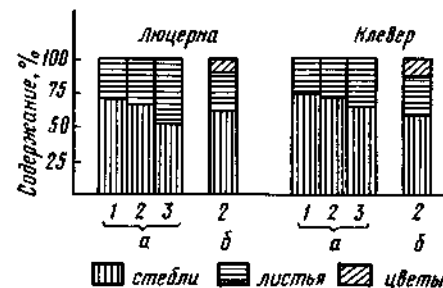


Рис. 91. Участие отдельных органов растений в формировании урожая зеленой массы люцерны и клевера:

а — бутонизация; б — цветение; 1, 2, 3 — 1, 2, 3-й укосы соответственно.

лищ и простого листа закладываются примерно одновременно, однако в пазухе первого настоящего листа почка прорастает и образует побег раньше. Перед первым укосом растение имеет 6—7 почек ветвления.

Время, необходимое для достижения фазы цветения и особенно созревания, зависит от длины дня, интенсивности освещения и суммы положительных температур. Критическая длина дня в условиях ЧССР составляет 15 ч, сумма температур за первый укос в первый год пользования —1200—1300 °С (в последующие годы 800—900 °С), за второй укос —700—800 °С. Для полного созревания семян после цветения необходима дополнительная сумма температур, равная 800—900 °С.

Зависимости между морфологическими и урожайными признаками у многолетних бобовых трав очень сложны; до настоящего времени они мало изучены. Коэффициент корреляции между продуктивностью и листовой поверхностью у люцерны посевной составляет 0,63—0,72, у клевера лугового —0,81—0,93. Достоверная зависимость также установлена между продуктивностью и густотой посева (число стеблей на 1 м²) и между густотой посева и величиной листовой поверхности ($r=0,75—0,81$). Однако данные зависимости носят линейный характер лишь до определенного уровня. Некоторые авторы (Шток, 1970) рекомендуют использовать определенные признаки; например высоту посева бобовых трав, при фенометрических наблюдениях, причем выявлена достоверная (до 90 %) связь между величиной урожая биомассы и данным показателем. Однако исследования, проведенные в ЧССР, показывают, что такая зависимость достоверна лишь при первых укосах в поздние фазы развития растений (конец бутонизации — начало цветения).

Определение оптимальных величин указанных зависимостей на основе имеющихся в настоящее время экспериментальных данных не представляется возможным и требует дальнейшего уточнения, особенно в зависимости от экологических условий, сортовых различий и фазы развития в период уборки.

Размножение

Люцерна — кормовая культура ярового типа, т. е. уже в год посева она образует цветоносы, зацветает и дает семена. По имеющимся в литературе данным, температура не оказывает решающего влияния на развитие люцерны и не имеет никакого значения для агротехники ее возделывания. Формирование генеративных побегов обусловлено в первую очередь освещением, т. е. длиной дня.

Клевер луговой двуукосный (*Trifolium pratense praecox*) также относится к яровым культурам, но его одноукосная (*Trifolium pratense serotinum*) и дикая (*Trifolium pratense spontaneum*) формы являются преимущественно озимыми и дают семена лишь на второй год пользования, а в остальные годы — лишь в

первом укосе, когда почки под влиянием низких температур проходят яровизацию.

Размножение люцерны и клевера — сложный биологический процесс. На практике преобладает способ генеративного (семенного) размножения, вегетативное используют чаще всего в научно-исследовательских и селекционных работах. Люцерна представляет собой перекрестноопыляющуюся культуру. Самоопыление, часто происходящее при так называемом «доопылении», — нежелательное явление, поскольку оно отрицательно сказывается как на биологической полноценности посевного материала, так и на продуктивности посева. Например, из 100 самоопыленных цветков лишь 30—40 % формируют бобы, тогда как у перекрестноопыленных —70—90 %, причем в бобах из самоопыленных цветков формируется вдвое меньше семян (2—3)*.

Следующей специфической особенностью процесса репродукции является образование твердых семян, причем этот наследуемый признак проявляется особенно сильно в засушливые годы. Доля твердых семян в урожае составляет 10—30 %, в зависимости от способа обмолота, так как при современных технологических условиях происходит более или менее значительная скарификация семян.

Проблему формирования семян у тетраплоидных сортов клевера лугового, связанного с процессами опыления, пониженной фертильностью пыльцы и др., на практике можно частично решить применением морфорегуляторов (например, алара в дозе 10 кг/га), вызывающих ингибирование роста, сокращение длины цветковой трубочки и увеличение числа головок.

РЕГУЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ

Подбор генотипа

В связи с интенсификацией возделывания и использованием многолетних бобовых трав при промышленном производстве кормов возрастают требования к генотипу, который должен соответствовать следующим тенденциям современного земледелия: высокая продуктивность в течение 2—3 лет, быстрое отрастание после укосов, различная скороспелость, позволяющая регулировать сроки уборки и снижать потери, многоукосность с учетом биологии в условиях высокоинтенсивных технологий возделывания, устойчивость к физическим стрессам (тяжелые машины), болезням и вредителям, высокое содержание сухого вещества, пригодность для высокотемпературной сушки. Следует отметить, что современные сорта многолетних бобовых трав отвечают

* В настоящее время высказывается целесообразность сочетания само- и перекрестного опыления. Благодаря этому возрастает стабильность продуктивности семеноводческих посевов и создается возможность их размещения в новых экологических зонах. — Прим. пер.

этим требованиям лишь по ряду пунктов. Они обладают высокой продуктивностью и хорошим качеством биомассы в условиях орошения. Слабое (примерно на 60 %) использование потенциальных возможностей люцерны вызвано преимущественно недостатками в агротехнике, и тем не менее выведение новых сортов — важная задача современного земледелия.

Видовые и сортовые различия в формировании биомассы

На регулирование сроков уборки многолетних бобовых трав в конкретных производственных условиях ЧССР влияют следующие факторы:

- комбинированное возделывание отдельных видов (люцерны или клевера) и особенно бобово-злаковые травосмеси с использованием ранне- и позднеспелых видов трав;
- агротехнические мероприятия, определяющие биологические процессы развития разных видов трав, в первую очередь неодинаковая интенсивность пользования (число укосов), сроки уборки в различные фазы роста и орошение;
- сортовые различия в скорости роста и развития.

Из сортов люцерны чешской селекции высокой продуктивностью характеризуется Палава, районированный для типичных зон возделывания этой культуры. Для свекловодческой и переходной свекло-картофелеводческой зон районирован сорт Бобрава, а для картофелеводческих районов, характеризующихся меньшей мощностью пахотного и подпахотного слоев, — сорт Таборка, который имеет сильно разветвленную и неглубокую корневую систему. Сортами-стандартами являются Годонинка, Ондава и в свекловодческих областях — Пржеровска и Нитранка.

Среди сортов клевера лугового перспективны тетраплоиды Кварта, Радегаст, Даргов и Татра. Из диплоидных сортов, кроме традиционных Хлумецкого, Ичинского и Голого, широко распространен Старт.

Регулирование процессов формирования урожая сводится к такому подбору видов и сортов многолетних бобовых трав или же бобово-злаковых травосмесей, который обеспечил бы зеленый конвейер в течение всего эффективного вегетационного периода с учетом высокого качества корма и климатических условий.

СТРУКТУРА УРОЖАЯ

Урожай травостоя люцерны формируется за счет стеблей, листьев и бутонов, а иногда и соцветий. При изучении компонентов урожая, помимо числа растений, числа стеблей на растении и на единице площади, а также высоты травостоя, обращают внимание и на элементы, создающие фактическую струк-

туру урожая, т. е. на массу главных стеблей, боковых ветвей и листьев. Достоверность, с которой данный генотип способен воспроизводить тот или иной признак, указывает как на степень наследуемости этого признака, так и на интенсивность влияния внешних условий. Между продуктивностью и числом стеблей или высотой растений установлены положительные коррелятивные зависимости (см. выше), и на них можно в какой-то степени оказывать влияние путем проведения определенных агромероприятий.

В литературе приведена статистически высокодостоверная зависимость ($r=0,714-0,975$) массы растений от массы главных стеблей и затем боковых ветвей и листьев, которая проявляется более сильно в первых укосах. Наименее стабильно соотношение между общей массой растения и массой листьев, которое изменяется в зависимости от срока проведения укоса и года развития травостоя. Однако между массой растений и соотношением структурных элементов корреляция не установлена. Зависимости массы от отдельных компонентов урожая в среднем за два укоса достоверны ($r=0,613-0,912$). Наиболее тесной была взаимосвязь между массой листьев и боковых ветвей ($r=0,838$), затем между массой листьев и главных стеблей ($r=0,798$), и очень слабой оказалась зависимость численности боковых ветвей от массы главных стеблей ($r=0,692$). Из приведенного вытекают следующие практические рекомендации для селекционеров: использование приведенных соотношений отдельных компонентов урожайности в качестве стабилизирующей характеристики при отборе окажет большее положительное влияние на конечные результаты, чем использование абсолютных показателей этих признаков.

Урожай люцерны можно повысить, не только применяя различные способы посева, существенно влияющие на ее рост, но и с помощью орошения, а также создавая определенную густоту посева (особенно при орошении). При подсеве под покров какой-либо культуры оптимальной нормой высева считают 8—9 млн. всхожих семян (16—18 кг/га), а при посеве без покрова — 7—8 млн. (14—16 кг/га). Определяя норму высева, необходимо учитывать полевую всхожесть семян, которая колеблется в пределах 30—80 %. Посевной материал рекомендуется инокулировать ризобиями и протравливать препаратом гермал. Из всех агромероприятий наименьшее доказуемое влияние на урожай и качество биомассы многолетних бобовых трав оказывают удобрения, что является следствием симбиоза корневой системы и азотфиксирующих бактерий. Густота посева (число стеблей) на качестве корма из люцерны посевной сказывается лишь незначительно. Орошение снижает (но недостоверно) концентрацию сухого вещества в урожае и количество азотистых веществ в нем, однако их общий выход с единицы площади при орошении существенно выше, чем при естественных условиях увлажнения. В то же время при орошении существенно возрастает

восприимчивость бобовых трав к болезням, что часто вызывает необходимость преждевременной распахки посевов.

Межвидовая конкуренция в посевах возникает между бобовой и покровной культурой или сорняками, а также в бобово-злаковых сообществах. Вопрос о конкуренции по отношению к покровной культуре рассматривался выше. Низкая конкурентоспособность люцерны по отношению к сорнякам особенно заметна в чистых посевах в период после высева семян и в начальные фазы роста культуры. В этом случае эффективны соответствующие селективные гербициды. При слабой засоренности посевов можно провести так называемый «противосорняковый» укос без применения химических средств. Повышенная засоренность посевов связана главным образом с ошибками в агротехнике возделывания, ведущими к нарушению биологических взаимоотношений в посевах. Эти ошибки необходимо учитывать при закладке новых посевов бобовых травостоев.

Относительно низкая конкурентоспособность люцерны в сообществах со злаковыми компонентами обусловлена вертикальным расположением почек на коронке, что позволяет мочковатым корневым системам злаковых трав занимать большую площадь и принимать более активное участие в «борьбе» за свет и питательные вещества. В связи с этим совместные посевы люцерны со злаковыми травами меньше распространены, чем травосмеси с клевером. В клеверо-злаковых травосмесях при наличии примерно 20—30 % трав (ежи сборной, райграса многолетнего, овсяницы луговой, лисохвоста лугового) и внесении достаточных высоких норм азотных удобрений на 2-й год пользования можно получать высокие урожаи биомассы в растянутые сроки уборки. Клевер луговой, у которого почки на корневой шейке расположены горизонтально, обладает высокой конкурентоспособностью по отношению к злаковым компонентам.

ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ ЛУГОВЫХ ТРАВСТОЕВ

ЕСТЕСТВЕННЫЕ И СЕЯНЫЕ МНОГОЛЕТНИЕ ТРАВСТОИ

Территория ЧССР расположена в лесной зоне евроазиатского континента, и поэтому преобладающая часть нелесной растительности здесь является вторичной. Первичные и естественные травянистые формации распространены лишь в ограниченных масштабах над верхней границей леса, на торфяниках, болотах и фрагментах лесостепи. Все остальные сенокосы и пастбища — это заменители лесных сообществ, и если бы человек не поддерживал их в соответствующем состоянии, произошло бы самопроизвольное их залесение.

Сенокосы и пастбища могут быть природными и улучшенными поверхностным или коренным способом. Первые характеризуются спонтанным видовым составом, который развивался в зависимости от условий произрастания, и довольно гомеостатичны. Поверхностно улучшенные многолетние травстои — это такие ценозы, где вмешательство человека довольно существенно повлияло на все основные факторы естественных сообществ (обеспеченность растений питательными веществами, pH и водный режим почвы) и, как следствие, на их видовой состав. Искусственные, т. е. сеяные, травстои возникли в результате рекультивации почвы и посева определенной злаковой или бобово-злаковой смеси. Коренным образом улучшенные травстои характеризуются высокой продуктивностью, но относительно низкой авторегулируемой стабильностью. Современный уровень использования всех травянистых формаций относительно низок. В мире их средние урожаи составляют 2,76 %, а в Европе — примерно 25 % потенциальной продуктивности.

Основные экологические факторы

Поддержание травянистой формации в лесной географической зоне осуществляется регулярным скашиванием или стрижением луговых угодий, что приводит к отчуждению органической массы и биогеоэлементов из экосистемы. Во избежание постоянного обеднения почв и посевов эти расходы необходимо компенсировать путем внесения соответствующего количества минеральных веществ. В отдельных случаях потери возмещаются за счет природных факторов, например на пойменных лугах при паводке, который приносит минеральные питательные вещества из бассейнов рек.

Что касается лугов сенокосного способа использования, то скашивание служит не только поддерживающим формированию травянистой растительности, но и мелиоративным фактором. В сочетании с оптимальными условиями питания скашивание благоприятно отражается на развитии листовой поверхности и в связи с этим на более высоком расходе воды за счет усиления транспирации. На запущенных некошенных лугах формируется недостаточно развитый травостой, ослабевает круговорот воды, и в результате происходит заболачивание более увлажненных местообитаний.

Стравливание также представляет собой фактор, который может привести к деградации луговых угодий. Поскольку потребление биомассы при стравливании носит селективный характер, из травостоя могут легко исчезнуть хорошо поедаемые травы и распространиться менее качественные их виды, особенно при интенсивной пастбе. Деградация обширных горных пастбищ в Словакии (с точки зрения флористики, геоморфологии и физических свойств почвы) является следствием чрезмерно интенсивной и нерегулируемой пастбы.

Продуктивность луговых травостоев (как естественных, так и сеяных) в первую очередь определяется запасами питательных веществ и влаги, а также регулярным отчуждением надземной биомассы; их благоприятное соотношение зависит от агротехники.

Структура травостоев и видовые различия

Условия произрастания, менее благоприятные для формирования биомассы, приводят к обогащению ботанического состава природных лугов, тогда как оптимальные условия — к сокращению видового состава травостоя. С этим связаны также различия в эффективном распределении ассимилирующей поверхности в посевах. Примером могут служить данные таблицы 69, которые показывают распределение злаков и разнотравья в четырех луговых травостоях, различающихся по условиям увлажнения. Возрастающие дозы минеральных удобрений также способствуют повышению продуктивности естественных травостоев, но одновременно приводят к морфологической и функциональной их монотонности, о чем говорил в своих работах Работнов [143] и что наглядно показали результаты опытов Галвы и Лесака [53], проведенных в условиях Чешско-Моравской возвышенности (рис. 92).

Следствием видового различия травостоев является эффективное распределение листовой поверхности в них. На рисунке 93 приведен пример вертикального распределения ассимилирующей поверхности, причем за оптимальный вариант можно принять травостой лисохвоста, отвечающий видовому составу, приведенному в таблице 69. Показателем эффективного производства биомассы служит величина специфической листовой поверх-

69. Ботанический состав различных луговых травостоев, %

Место закладки опыта: Ланжгот, 1971	Растительность			
	ксеро- фитная	мезо- фитная	гигро- фитная	гидро- фитная
Широколистные травы	18	58	90	100
Узколистные травы	35	—	—	—
Однодольные растения	4	1	—	—
Двудольные прямостоячие травы с крупными листьями	4	23	6	—
Двудольные вьющиеся растения типа горошка мышиного	9	6	—	—
Двудольные и низкорослое разнотравье	31	12	4	—
	100	100	100	100

Примечание. В ксерофитной серпухо-овсяницевой ассоциации (*Serratuleto-Festucetum commutatae* Bal-Tul., 1963) доминирует овсяница бороздчатая — типчак; в мезофитной аврано-осоковой (*Gratiola officinalis-Carex praecox-suaae* Bal-Tul., 1963) — лисохвост; в гигрофитной двукосточниковой ассоциации (*Phaladeridetum arundinaceae*, 1931) — двукосточник тростниковидный; в гидрофитной манниковой (*Glycerietum maximae* Graebn. et Hueck, 1931) — манник водяной.

ности (A_c), которая показывает, какую площадь (в дм^2) может создать данное растение или травостой из 1 г биомассы. Специфическая листовая поверхность луга, где доминирует лисохвост луговой и широко распространено морфологически различное разнотравье, равна 1,57, причем рецепторы света равномерно распределены по всем ярусам травостоя. Травостой заболоченных мест, характеризующийся растениями с широкими свисающими листьями, создают непродуктивные механические структуры; слабо функционирующие листья в нижних ярусах этих структур постепенно желтеют и засыхают.

Разнообразие форм и характер распределения ассимилирующих поверхностей в разных травостоях можно изобразить с помощью математических моделей, в этой области очень интересные работы провел Куроива [92]. На рисунке 94 изображена математическая модель посева, ассимилирующие поверхности в котором расположены под разными углами при постоянной густоте стояния растений (ИЛП 9). К максимальной фо-

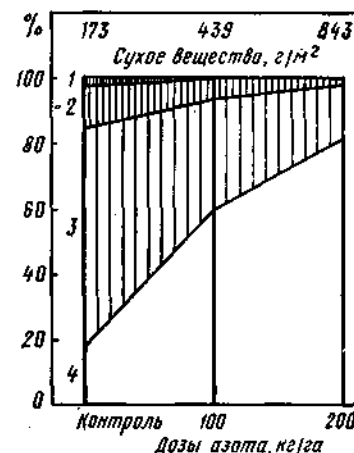


Рис. 92. Влияние азотных удобрений на ботанический состав лугового травостоя (*Polygalo-Nardetum*) [по Послушне, 1975]: 1 — мхи; 2 — разнотравье; 3 — узколистные злаки; 4 — широколистные травы.

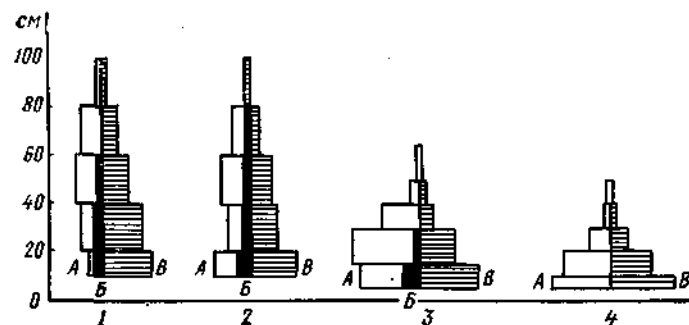


Рис. 93. Вертикальное распределение ассимилирующей поверхности луговых ассоциаций:

1 — манниковая ассоциация (доминирует манник водяной); 2 — двухкосточниковая ассоциация (доминирует двухкосточник тростниковидный); 3 — аврано-осоковая ассоциация (доминирует лисохвост луговой); 4 — серпухо-овсянниковая ассоциация (доминирует овсяница бороздчатая); А — площадь листьев, $\text{дм}^2/\text{м}^2$; В — поверхность стеблей, $\text{дм}^2/\text{м}^2$; В — масса сухого вещества, г.

тосинтетической продуктивности приближается модель Г, но еще более эффективное использование энергии солнечных лучей можно ожидать в модели Д, которая в наибольшей степени соответствует разнородному травостою с гармонически уравновешенным обилием горизонтально и вертикально расположенных листьев.

Следовательно, распределение фотосинтетического аппарата

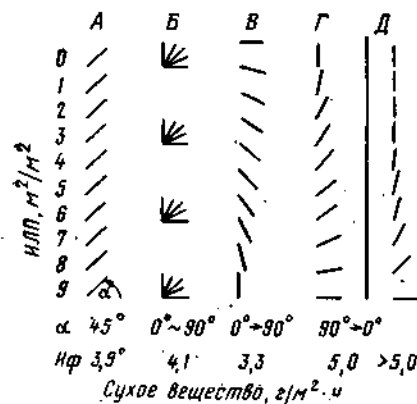


Рис. 94. Модели вертикальной структуры травостоев при стабильных ИЛП и различных углах расположения ассимилирующей поверхности (α). Интенсивность фотосинтеза (H_{ϕ}) выражена приростами сухого вещества на 1 м^2 посева в час [по 92].

наиболее эффективно при гетерогенном видовом составе травостоя. Однако степень использования солнечных лучей, помимо распределения ассимилирующей поверхности, зависит от других важных факторов.

Динамика формирования надземной биомассы

Формирование урожая многолетних злаковых травостоев зависит от ряда условий: места произрастания, питания, способа использования. Подробные данные о развитии надземной биомассы природных луговых травостоев приведены в таблицах 70 и 71, а влияние регулярного скашивания на продуктивность луга — на рисунке 95, из которого видно,

70. Годовая продуктивность надземной массы некоторых типов лугов (сухое вещество, т/га)

Тип травостоя	Регион	Неудобрен- ная травостой	Травостой, удобрен- ный НРК, кг/га	Автор
Естественные ассоциации				
<i>Nardetum strictae</i>	Карпаты (Словакия)	1,38	4,77 (N_{480})	Крайнович, Регал, 1976
<i>Brometum erecti</i> (+ <i>Aven- astrum</i>)	То же	2,50	7,96 (N_{480})	То же
<i>Festucetum rubrae</i> (+ <i>Ag- rostis tenuis</i>)	»	2,09	8,97 (N_{480})	»
<i>Arrhenatheretum elatioris</i> (+ <i>Dactylis glomerata</i> + + бобовая культура)	»	2,36	9,01 (N_{480})	»
<i>Trisetetum flavescens</i> + + бобовая культура	»	3,42	9,67 (N_{480})	»
<i>Festucetum pratense</i> (+ <i>Alopecurus</i> + бобовая культура)	»	4,33	10,85 (N_{480})	»
<i>Serratulo-Festucetum commutatae</i> + <i>Festuca sulcata</i>	Южная Мора- вния	7,06	—	Рыхновска, 1978
<i>Gratiola officinalis</i> - <i>Carex praecox</i> - <i>Suzae</i> + <i>Alopec- urus</i>	То же	10,70	—	То же
<i>Phalaridetum arundina- ceae</i>	»	15,97	—	»
<i>Glycerietum maximae</i> (не- скошенная)	»	24,30	—	»
Сеяные луга				
<i>Phleum pratense</i> + <i>Lolium perenne</i> + <i>Trifolium re- pens</i>	Ирландия	9,62	—	Честнат, 1974
<i>Phleum pratense</i> + <i>Lolium perenne</i>	»	—	11,5 (N_{200})	То же
<i>Phleum pratense</i>	Бельгия	—	13,10 (N_{205})	Ламберт с сотр., 1974
<i>Onobrychis sativa</i> + <i>Lotus corniculatus</i> + <i>Dac- tylis glomerata</i> (без орошения)	Болгария	9,80	11,50 (N_{120})	Маслинков с сотр., 1974
<i>Medicago sativa</i> + <i>Lotus corniculatus</i> + <i>Dactylis glomerata</i> + <i>Poa pratens- is</i> (с орошением)	»	11,40	16,10 (N_{240})	То же
<i>Phleum pratense</i> + <i>Dac- tylis glomerata</i> + <i>Arrhen- atherum elatius</i> + <i>Lotus corniculatus</i> + <i>Trifolium pratense</i>	Сербия	—	12,10 (N_{160})	Миятович с сотр., 1974
<i>Poa pratensis</i> + <i>Trifolium pratense</i>	Ленинградская область (СССР)	—	8,71 (N_{60})	Дроздов, Леп- кович, 1974

Тип травостоя	Регион	Неудоб- ренный травостой	Травостой, удобренный NPK, кг/га	Автор
<i>Phalaris arundinacea</i>	Нижний Одер (ГДР)	7,14	16,56 (N ₃₀₀)	Шалиц, 1977
<i>Trifolium pratense</i> + + <i>Festuca pratensis</i> + <i>Arrhenatherum elatius</i>	Чешско-Мо- равская вер- ховина (ЧССР)	7,02	14,62 (N ₃₀₀)	Галва с сотр., 1977

что, прибавка биомассы при скашивании возрастает примерно вдвое по сравнению с нескошенным травостоем.

На естественных лугах видовой состав должен быть относительно стабильным, и все же участие отдельных видов в формировании урожая существенно колеблется в зависимости от сезонных погодных условий. Решающее значение имеют предшествующие факторы, под влиянием которых шло накопление запасных веществ и последствие которых проявляется в большей или меньшей активности роста травостоя.

Научное прогнозирование формирования надземной массы травостоя, основанное на математическом моделировании, — проблема довольно сложная. Чем проще видовой состав и лучше внешние условия, тем легче моделировать, исходя из основных физиологических параметров растений и экологических ус-

71. Продуктивность (г/м²) надземной и подземной биомассы в некоторых ассоциациях

Тип ассоциации	Средняя под- земная био- масса	Годовая про- дуктивность зеленой над- земной био- массы	Годовая про- дуктивность подземной биомассы
Серпухо-овсянищевая	1 556	957	389*
Аврано-осоко-лисохвостовая с доми- нирующим лисохвостом	1 221	1016	407*
Двуклесточниковая	1 664	1388	554*
Трицетинниковая с доминирующей овсяницей красной:			
без удобрений	946	316	371
NP	872	583	226
NPK	738	808	381
Райграсовая**	1 791 (макс.)	700	697
Душице-коротконожковая*** (неско- шеные участки)	3 498 (макс.)	500	1367
Истодо-белоусниковая**	2 580	268	810

* Рыжовская, 1978.

** Шидл, 1976; Шидл и Вайе, 1972.

*** Котаньска, 1970.

** Фиала, 1978.

ловий. Математические модели формирования урожая были созданы для однолетних посевов культурных трав [207] и для естественных травянистых сообществ короткостебельных прерий [192]; теоретические принципы моделирования продуктивности посевов приводит, например, Росс. В ЧССР первые математические модели фотосинтетической продуктивности разработаны пока для чистых травостоев тростника [113] и манника водяного [47], так как лишь по этим видам накоплено достаточное количество экспериментальных данных относительно структуры, функции и влияния абиотических факторов.

Природные луга с их довольно широким видовым разнообразием в сравнении с чистыми посевами представляют сложную, но одновременно относительно стабильную систему, где динамическое равновесие видов сдвигается в зависимости от экологических факторов данного времени и предшествующих лет. Поэтому преобладание последствий различных факторов типично для такого вида травостоев. На постоянном и относительно выравненном по влиянию внешних факторов участке в течение многих лет могут развиваться различные виды или группы видов, доминирование которых вызывает определенные сочетания факторов, благоприятных для их последующей конкуренции. На этот факт обратила внимание Балатова [7], в течение длительного времени изучавшая естественные луга в долинах рек Опава, Моравы и Дыи у Ланжгота. В своих работах она отмечает определенную смену типа травостоя на одном и том же опытным участке, где в зависимости от водного режима в отдельные годы чередовались сообщества лисохвоста с мятликом луговым, а также с окопником лекарственным, лютиком едким и т. д.

Следовательно, естественные ассоциации ведут себя не как множество отдельных организмов, а как единый гомеостатический организм, который создает оптимальную ассимилирующую поверхность из элементов, максимально соответствующих данным условиям. Примером могут служить опыты Якрловой [78] и Петржику [137], исследовавших экологическую продуктивность ланжготских лугов (рис. 96). Результаты опытов показали, что в керофитных травостоях нормальное увлажнение подавляет развитие овсяницы и других засухоустойчивых трав, тогда

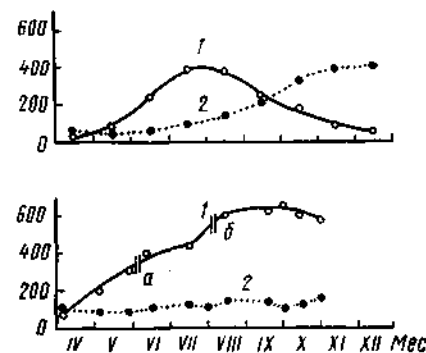


Рис. 95. Годовая динамика развития надземной зеленой (1) и отмершей (2) биомассы нескосываемого райграсового пастбища (вверху) [по Янковской, 1967] и скашиваемого серпухо-овсянищевых травостоя (внизу) [по Петржику, 1972]:

а — 1-й укос; б — 2-й укос.

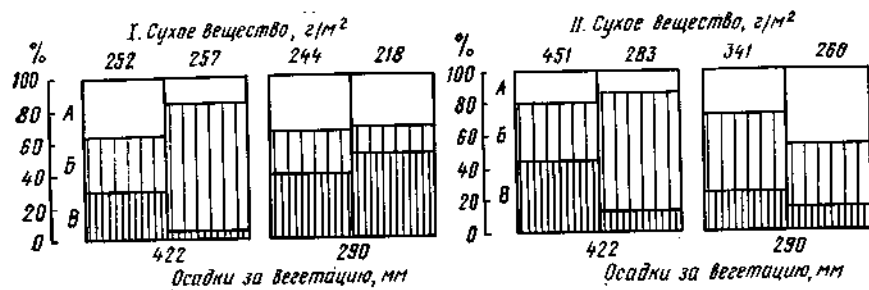


Рис. 96. Удельная масса доминирующих и других злаков и разнотравья в урожае некоторых луговых ассоциаций в годы с различным увлажнением (1968 и 1971 гг.):

I — незаливные луга с доминирующей овсяницей бороздчатой; II — незаливные луга с доминирующим лисохвостом луговым; А — разнотравье; Б — травы; В — доминирующий злак.

как в засушливые годы ассимилирующую поверхность травостоя формирует в основном овсяница бороздчатая. У лисохвостового луга отмечена противоположная картина. При этом во все годы продуктивность травостоев была сравнительно стабильной, что свидетельствует о довольно значительной авторегулирующей способности естественных лугов. В течение двух лет, различавшихся по влажности, доля доминирующего в травостое злака колебалась от 5 до 52 %, остальных злаковых — от 15 до 79, однодольных растений — от 14 до 47 % к общей надземной биомассе, урожай которой различался лишь на 10—15 %.

Урожай луговых травостоев составляет лишь часть первичной продукции, остальная часть ассимилятов откладывается в подземных органах.

Динамика развития подземной биомассы

Подземная биомасса луговых травостоев, не входя в хозяйственный урожай, оказывает на него существенное влияние; она является стабилизирующим элементом травостоя и источником его высокой гомеостатичности. Своей структурой и продуктивностью корневая масса участвует в поддержании и даже в регенерации почвенного плодородия. Подземная биомасса постоянных многолетних травостоев состоит из мочковатых корней злаков, корней разнотравья и различных запасующих органов — корневищ, клубней или луковиц. В отличие от однолетней надземной биомассы корневая масса живет много лет.

В большинстве экспериментальных работ экологического характера по изучению продуктивности многолетних травостоев исследуется динамика надземных органов. Подземным органам по методическим или техническим причинам внимания не уделяется, хотя они составляют 50—80 % общей растительной массы в периоды максимального роста и больше 90 % массы весной

и осенью. В жизни луговых сообществ подземные органы играют важную роль, причем не только в биологии травостоя, но и в биологии почвы, влияя на ее структуру и плодородие.

Изучением корневой массы луговых сообществ занимались Понятовская, Котаньска, Якрлова [78] и Шпидл. Они пришли к заключению, что около 90 % корневой массы сосредоточено в слое почвы 0—10 см; до 30 см распределяется, как правило, 96—98 % корней, а более глубоко проникают лишь отдельные корни. Особенно интересные результаты получены при изучении максимальной глубины проникновения корней отдельных трав. Например, корни лисохвоста лугового на суглинистой почве, по данным Понятовской, способны проникнуть на глубину 110 см, корни тимopheевки луговой на тяжелой оглеенной почве — до 100 см, корни овсяницы луговой и красной и ежи сборной — примерно на такую же глубину. Котаньска приводит примерно такие же величины: для лисохвоста лугового — 120 см и для бедренца-камнеломки (*Pimpinella saxifraga*) — даже 145 см. Полученные данные свидетельствуют о существенном значении злаков и разнотравья в круговороте веществ, которые могут перемещаться из глубоких слоев почвенного профиля к верхним горизонтам, становясь доступными для остальных растений.

Рассмотреть и изучить динамику корневой массы в течение года очень сложно, так как корневые системы — это многолетние органы, которые постоянно нарастают и одновременно частично отмирают. Очень перспективен в этом плане метод Титляновой, который был использован Фиалой: к показателям прироста сухого вещества корневой массы за определенное время приплюсовывается величина корневой массы, которая за это же время разложилась. Эти данные определяют в параллельных пробах. Таким образом можно установить суммарную продуктивность подземной биомассы. Например, суммарная прибавка биомассы белоусникового луга составила за год 810 г/м², хотя чистая продуктивность была равна лишь 230 г/м². Следует отметить, что в большинстве литературных источников приведены данные о чистой продуктивности корневых систем и что для определения потока энергии в травостоях такие данные занижены и менее достоверны. Примеры продуктивности подземных органов луговых экосистем и их отношение к надземной массе показаны в таблице 71.

Не менее важным при моделировании процесса формирования урожая многолетних травостоев является изучение ритма активного роста корней. Подробные исследования развития корневых чехликов в застекленных профилях ризосферы проводил Шпидл. Он установил в травостое с преобладанием райграса многоукосного два максимума активности корней — в начале лета (май — июнь) и осенью (сентябрь — октябрь), когда число жизнеспособных корневых чехликов было наибольшим. Жизнеспособность этой части корневой системы относительно невелика: 54 % жило менее месяца и лишь 10—15 % — более 4 месяцев.

Соотношение корешков, живущих более длительный и более короткий срок, составляло 1:4, причем первые формировались лишь во второй половине года (июль — декабрь). Большинство корешков зимовало до следующей весны или лета и затем отмирало. Следовательно, корни, образовавшиеся в июле, жили около 300 дней, а в декабре — около 160 дней. Средняя скорость их роста составляла 3 мм в сутки.

Развитие листового аппарата в зависимости от экологических условий

Листовой аппарат травостоя в естественных луговых ассоциациях выполняет одновременно две задачи — продуктивную и транспирационную, так как с помощью авторегулирующих процессов травостой структурно и функционально приспосабливается к имеющимся экологическим факторам, причем его размеры определяются не только средними, но иногда и экстремальными условиями. В зависимости от них формируется оптимально адаптированный ботанический состав травостоя с соответствующими величиной и распределением листового аппарата.

В многолетних травостоях умеренного пояса лимитирующими факторами, как правило, являются не свет и температура, а обеспеченность питательными веществами и увлажненность. Схематическое изображение влияния указанных условий на развитие листового аппарата приведено на рисунке 97, из которого видно, что блок А (минеральные запасы почвы) относительно постоянен, тогда как блок Б (почвенная влага) довольно значительно меняется в зависимости от погодных условий года. В то же время человек легко и эффективно воздействует именно на блок А (внесение удобрений), тогда как управление блоком Б (водный режим, условия произрастания) гораздо слож-

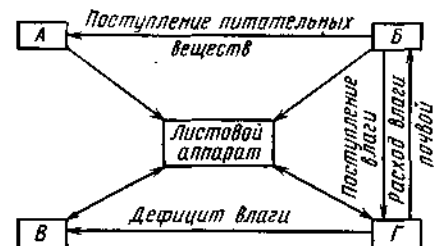


Рис. 97. Зависимости между основными экофакторами, влияющими на развитие листового аппарата:

А — запасы питательных веществ; Б — почвенная влага; В — продуктивность травостоя; Г — транспирация.

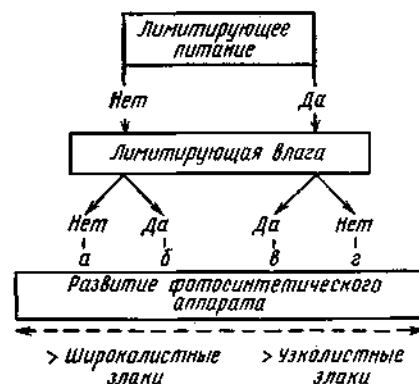


Рис. 98. Влияние лимитирующих факторов на развитие ассимилирующей поверхности многолетних травостоев (а — активное; б, в, г — слабое).

72. Развитие листовой поверхности в различных ассоциациях

Тип ассоциации	Листовая поверхность, м ² /м ²	Сухое вещество надземной биомассы, г/м ²
а) Бодяко-купеновая [Гейгер, 1964]	12,9	672
б) Серпухо-овсяницевая [Рыхновска, Глосер, Петржик, 1972]	2,1	195
в) Булавоносец седой [Бергер-Ландефельд, Сукоп, 1965]	0,4*	135
г) Купено-белоусниковая (исключая мхи) [Послушна, 1975]	1,2	205

* Глазомерная оценка.

нее и требует больше времени. Обратные связи при регулировании размера листовой поверхности между блоками Б и Г обеспечивают естественному травостой достаточную степень гомеостатичности и положительный баланс питательных веществ даже при временных экстремальных условиях увлажнения. Сенокосные луга или травостой, во взаимодействие которых со средой вмешивается человек (например, внося удобрения), реагируют положительно лишь при условии сохранения оптимального водного режима.

Влияние лимитирующих факторов на развитие ассимилирующей поверхности многолетних травостоев схематически изображено на рисунке 98. Схема показывает, что интенсивное развитие листового аппарата происходит лишь при условии достаточного обеспечения элементами минерального питания и постоянного доступа влаги.

Характер развития листовой поверхности можно проследить на примере данных таблицы 72, в которой приведены площади листьев и урожай надземной биомассы различных растительных ассоциаций. В качестве культурных лугов в большинстве случаев используются ассоциации типа а; ассоциации б, в и г, как правило, носят характер пастбищ (если их, конечно, используют). Рассмотрим более подробно величину фотосинтетического аппарата луговых травостоев, достаточно обеспеченных влагой и питательными веществами. Методику этих исследований разработала Гейгер [44], которая при помощи метода сравнения установила источники варьирования, определяемого долей участия отдельных доминирующих видов в травостое. Развитие ассимилирующей поверхности в естественных луговых сообществах протекает очень интересно: при снижении видового многообразия уменьшается общая листовая поверхность, как видно из обобщенных данных таблицы 73.

Более подробные данные об ассимилирующей поверхности травянистых сообществ в литературе практически отсутствуют,

73. Некоторые параметры различных травостоев [по 44]

Травостой	Специфическая листовая поверхность, $\text{см}^2/\text{г}$	Сухая надземная биомасса, $\text{г}/\text{м}^2$	Листовая поверхность, $\text{м}^2/\text{м}^2$
Райграс многоукосный	180	790	14,2
Бодяк	163	723	11,8
Бодяк (луг переувлажненный)	260	342	8,9
Бодяк (луг заливной)	156	377	5,9
Тростник	68	706	4,8

чаще встречаются показатели их продуктивности. Поэтому о формировании листового аппарата можно косвенно судить по развитию надземной биомассы, и дальнейшие рассуждения будут основаны именно на этом факторе.

Крайчович и Регал [88] приводят результаты многочисленных опытов, проведенных во всех горных областях Словакии. Они изучали продуктивность естественных многолетних травостоев при разной интенсивности минерального питания и на основании полученных данных пришли к выводу, что экстремальные колебания в водном режиме приводят к снижению продуктивности надземной биомассы. При этом для удобренных вариантов в засушливые годы лимитирующим фактором является лишь недостаток влаги, определяющий размер урожая, тогда как на неудобренных участках при интенсивном скашивании урожай зависит не только от влаги, но и от недостатка питательных веществ.

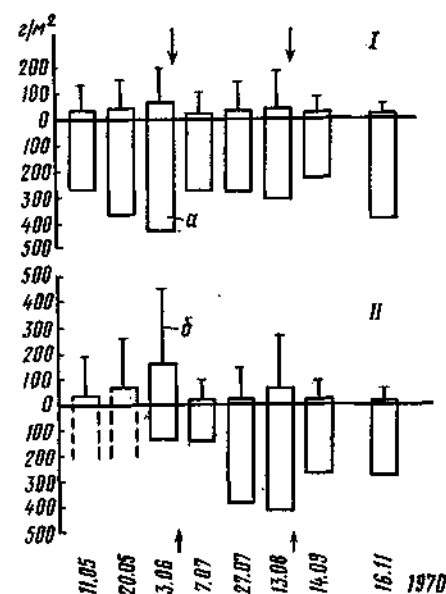
Очень интересны данные Крайчовича [87] о том, что на фоне достаточного обеспечения азотом 1 м^2 площади образует 1,5—2,0 г биомассы на каждый миллиметр осадков; при наличии в среднем 480—500 мм осадков за вегетационный период это составляет 7—10 т сухого вещества надземной биомассы с 1 га. Если предположить, что половина этой массы образовалась к первому укосу, то листовая поверхность в данных горных травостоях колеблется от 3,5 до 6,0 $\text{м}^2/\text{м}^2$.

Распределение ассимилятов в надземных и подземных органах

Луговые травостои характеризуются мощной корневой системой, которая играет важную роль запасующих органов. Накопленные в них запасные вещества используются при возобновлении вегетации надземной массы весной или при ее регенерации после сжатывания или скашивания. Следовательно, между надземной и подземной массой идет транспорт ассимилятов в двух направлениях. О масштабах накопления ассимилятов в подземных органах и динамике этого процесса дает представление

Рис. 99. Динамика легкогидролизуемых углеводов в надземной и подземной биомассе лугов в нижней части долины реки Морава [по 156]:

I — ассоциация с доминирующей овсянкой бороздчатой; II — ассоциация с доминирующим лисохвостом луговым; а — содержание гидролизуемых углеводов в надземной и подземной массе; б — урожай надземной массы (стрелки — сроки укосов).



рисунк 99. Он показывает, что в подземной биомассе травостой откладывает гораздо больше углеводов и азотистых веществ, чем в надземной: максимальное количество углеводов в надземной массе неудобренных лисохвостовых лугов составляло около 150 $\text{г}/\text{м}^2$, белковых веществ — около 45, тогда как в подземной массе их было обнаружено соответственно 400 и 130 $\text{г}/\text{м}^2$. У заболоченных лугов с доминирующими двукосточником тростниковидным и манником водяным эти показатели примерно в два раза выше.

Часть подземных запасов мобилизуется при регенерации травостоев после скашиваний. На рисунке 99 видно, что около 35 % запасов углеводов переходит из корней в надземную часть растений. В этих же посевах после укоса примерно 60 % запасных белков переместилось из корней в листья. После регенерации листового аппарата поток ассимилятов меняет направление и травостой продолжает откладывать ассимиляты в корни и другие подземные органы. В некоторых случаях скорость транспорта углеводов в надземную часть травостоя составляла около 1 $\text{г}/\text{м}^2$ в сутки, однако одновременное передвижение их в корни достигало в среднем 7 $\text{г}/\text{м}^2$ в сутки. Скорость накопления белковых веществ в надземной биомассе была равна 0,5—1, в корневой зоне — 2,5 $\text{г}/\text{м}^2$ в сутки [156].

Отмеченными свойствами среди сельскохозяйственных культур характеризуются лишь многолетние травостои, которые благодаря запасам питательных веществ в корневых системах имеют практически неограниченные возможности регенерации. Следует отметить также, что легкодоступные пластические питательные вещества служат источником энергии для почвенных микроорганизмов; в результате возрастает биологическая активность почвы, связанная с фиксацией атмосферного азота и повышением или восстановлением почвенного плодородия.

К факторам, оказывающим влияние на взаимное соотношение процессов фотосинтеза и дыхания в жизни растений, в первую очередь относятся свет, температура и водный режим. Зависимость развития растений от этих факторов является динамической во времени и комплексной во взаимодействии. Например, скорость чистого фотосинтеза у двукисточника тростнико-видного при высокой интенсивности освещения становится максимальной при 22 °С, тогда как при низкой освещенности максимум перемещается в сторону более низких температур. Подробный анализ фотосинтеза и дыхания доминирующих видов трав в луговых ассоциациях долины реки Моравы сделал Глосер [46, 47]. Ему не удалось установить существенных различий в фотосинтетической продуктивности у лисохвоста лугового, двукисточника тростниковидного и манника водяного. Максимальные значения фотосинтеза для этих видов составляли 20—28 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$, максимальное использование солнечной радиации в отобранных листьях — 7,5—9,8 %, дыхание в темноте при 20 °С — 1,2—1,6 мг CO_2 на 1 дм^2 в час. Совершенно другие величины были определены у овсяницы бороздчатой: интенсивность фотосинтеза примерно в два раза ниже (15 мг CO_2), интенсивность дыхания в темноте почти в два раза выше (2,4 мг CO_2) и, следовательно, существенно более низкое использование солнечной энергии (3,1 %). Эти данные свидетельствуют о высоком потенциале продуктивности лисохвоста, двукисточника и манника в оптимальных условиях произрастания. Адаптированный к условиям водного дефицита травостой, представителем которого является овсяница бороздчатая, не может достигнуть продуктивности вышеприведенных трав даже при оптимизации экологических факторов.

Низкое содержание доступной влаги в почве, однако, существенно снижает фотосинтетическую активность лисохвоста, двукисточника и манника уже при водном потенциале почвы около 200 кПа. Этим и даже более высоких значений почва достигала под заливным естественным травостоем с преобладанием лисохвоста лугового обычно ко второй половине вегетационного периода благодаря хорошему увлажнению почвенного профиля с весны. Следовательно, в данных природных условиях существенное ослабление фотосинтетической продуктивности не связано с недостаточным поступлением влаги в растительную массу. Снижение фотосинтеза у этих злаков почти в два раза было отмечено при водном потенциале почвы соответственно 800, 900 и 1100 кПа. Такой дефицит влаги в данных экологических условиях встречается очень редко, однако в жаркие летние дни влажность воздуха часто снижается и разность давления паров воды между листьями и атмосферой достигает 1200 Па. В по-

добных случаях фотосинтез в мезофильных и гигрофильных сообществах часто начинает ослабевать.

Анализ фотосинтетического процесса показывает, что отмеченная физиологическая реакция растений полностью соответствует водному режиму участков, на которых произрастают изучаемые злаки. Свидетельством того, что указанные свойства носят генотипический характер, служат данные опытов, в которых злаки выращивали при очень низком водном потенциале почвы — ниже 800 кПа. Несмотря на морфологические видоизменения, все травы после орошения имели одинаковые с контрольными растениями параметры фотосинтеза. Данный случай подтверждает, что физиологические свойства дикорастущих растений — это довольно стабильный видовой признак, который определяет их естественное распространение и долголетие.

На основе параметров фотосинтеза можно разработать математическую модель первичной продуктивности травостоя. Глосер создал ее, используя параметры структуры (площадь и наклон листьев) и фотосинтез манника водяного. По разности между величинами, полученными путем измерений и расчетным путем, можно определить распределение продуктов ассимиляции между надземной и подземной биомассой посева в течение года.

Круговорот геобиоэлементов в многолетних травостоях

Геобиоэлементы составляют около 10 % сухого вещества растительной биомассы, причем в надземных органах, как правило, их содержится больше, чем в корнях. Количественный и качественный состав геобиоэлементов в растениях существенно зависит от почвенных и погодных факторов, от ботанического состава травостоя и в течение года колеблется в зависимости от количества внесенных удобрений. Что касается концентрации минеральных элементов в различных видах растений, то следует отметить, что в сравнении с двудольными злаковые культуры содержат больше кремния и меньше кальция. Концентрация магния в разнотравье бывает в два раза, а азота у бобовых — в три раза больше, чем в злаках. Что касается кальция, то многие авторы отмечают высокое его содержание в разнотравье (>4 %) и бобовых культурах (>2 %). При этом концентрация Са относительно не зависит от его содержания в почве и не снижается при внесении высоких доз азотных удобрений [37]. Многочисленные анализы свидетельствуют также о специфическом и селективном накоплении микроэлементов в разнотравье, что имеет большое значение с точки зрения кормопроизводства и играет существенную роль в биохимических круговоротах, протекающих в экосистемах.

Луговые травостой образуют большие количества листовой и общей надземной массы, которая способна отрастать несколько раз в году, поэтому их потребность в минеральных веществах

74. Содержание питательных веществ (кг/га) в биомассе луговых травостоев [по неопубл. данным Петржики, Якрлова, 1975].

Показатель	N	P	K	Ca	Mg
Ассоциация серпухо-овсяницевая с доминирующей овсяницей бороздчатой					
Надземная масса (за год)	63—123	6—14	35—92	19—37	4—8
В том числе вынесено	21—41	2—5	12—31	6—13	1,5—3
при двух укосах					
Подземная биомасса	96—197	8—20	45—132	4—21	5—10
Ассоциация аврано-осоковая с доминирующим лисохвостом луговым					
Надземная масса (за год)	102—218	4—22	60—239	19—74	5—11
В том числе вынесено	51—109	2—11	30—120	10—37	2—6
при двух укосах					
Подземная биомасса	66—222	6—25	48—208	4—22	3—8

и особенно в азоте относительно высока. Значительная часть питательных веществ находится в корнях и других запасающих органах, а также в постоянной надземной массе, отмирающих листьях, старике. Таким образом, травостой включается в биологический круговорот веществ и повышают плодородие почвы. Лишь часть усвоенных растениями питательных веществ выносятся из экосистемы с урожаем надземной биомассы, которая идет на корм скоту. Соотношение питательных веществ, связанных в отдельных компонентах луговых травостоев на аллювиальных почвах в долине реки Моравы, приведено в таблице 74. Эти данные были получены за весь вегетационный период и представляют собой средние показатели за 1966—1971 гг. Оба травостоя — естественные неудобренные, дважды за вегетационный период скашиваемые экотипы луговых сообществ, причем экотип с доминирующим лисохвостом луговым расположен на регулярно заливаемых весной (иногда летом) участках, а ассоциация с овсяницей бороздчатой — на суходоле.

Данные таблицы отражают пределы колебаний в содержании отдельных питательных веществ, которые обнаружены в биомассе в среднем за шесть лет опыта. Следует отметить, что эти колебания вызваны не только уровнем получаемой биомассы, но также значительными различиями в концентрации питательных веществ в отдельные годы. Например, концентрация азота в надземной массе лисохвоста лугового колебалась от 0,57 % (1967 г.) до 2,51 (1969 г.), концентрация калия в биомассе овсяницы бороздчатой — от 0,25 % (1969 г.) до 1,56 (1971 г.). Существенно менялось и содержание кальция в надземной массе

лисохвоста лугового — от 0,1 % (1967 г.) до 0,67 (1971 г.). Эти цифры получены перед первым укосом и не отражают, следовательно, сезонной динамики. Подробный анализ данных, сделанный Якрловой [78], позволил установить, что в биомассе ассоциации с доминирующей овсяницей бороздчатой ежегодно накапливался 251 кг N/га, в ассоциации с лисохвостом луговым — около 330 и с манником водяным — даже 849 кг N/га. Примерно 20 % этих количеств входило в хозяйственный урожай и выводилось из экосистемы, а 80 % включалось в круговорот веществ и служило основным источником пополнения запасов минеральных элементов почв.

В аллювиальные почвы заливных лугов минеральные вещества поступают с паводками, частично с осадками, а также при высвобождении из почвенных запасов и фиксации азота воздуха. Баланс питательных элементов в таких системах изучали Улеглова с сотр. [191]. Качественные анализы круговорота веществ в почве неудобренного и нескатываемого мезогалофитного травостоя использовали при составлении статистической модели Титлянова и Базилович [184]. Они учитывали все источники питательных элементов в круговороте веществ экосистемы, включая их поступление с осадками, поверхностными и грунтовыми водами, а также потери от вымывания и внутреннего передвижения. В качестве запасающей структуры учитывались общая надземная сырая биомасса и старика, подземная сырая и отмершая биомасса, гумус и минеральные запасы элементов в почве. Таким путем были определены все процессы перемещения питательных элементов при вымывании из листьев, передвижении из листьев в корни и обратно, корневые выделения, отмирание, минерализация и гумификация отмершей биомассы, а также минерализация гумуса и поглощение питательных веществ корнями растений.

Составление комплексного баланса всех питательных веществ в почвах скашиваемых и удобряемых лугов или пастбищ — относительно сложная задача, поэтому в литературе чаще встречаются балансы и модели круговорота отдельных веществ. Наиболее детально изучен баланс азота — основного элемента не только луговых травостоев, но и всего земледелия, и важного показателя качества источников воды. Статистическая модель круговорота азота для предгорных лугов создана Улегловой с сотр. [191].

Поглощение минеральных веществ травостоем представляет собой динамический процесс. В растущем травостое концентрация питательных элементов постепенно снижается, а абсолютное количество поглощенных веществ возрастает. Особенно высокое их потребление отмечено после укосов при регенерации молодого травостоя, и хотя подземные органы многолетних травостоев содержат значительные запасы питательных веществ, которые перемещаются в листья и побеги, часть потребности в них покрывается за счет минеральных элементов почвы. В тех

случаях, когда поступление питательных веществ является недостаточным, их дефицит становится лимитирующим фактором в процессе формирования урожая.

Эффективность использования солнечной энергии в отдельных типах растительных сообществ

Эффективность фиксации солнечной энергии (η) зависит от генотипических особенностей отдельных компонентов травостоя, а также от абиотических и биотических факторов, воздействующих на него. Определение эффективности использования солнечной энергии основано на сравнении энергии падающих лучей и энергии химических соединений, образованных в биомассе за определенный промежуток времени и на определенной площади по формуле:

$$\eta = \frac{\text{химическая энергия биомассы} \times 100}{\text{энергия падающих лучей}} (\%).$$

Следует, однако, отметить, что применение данной формулы при расчете эффективности использования солнечной радиации многолетними травостоями довольно проблематично: в таких травостоях практически невозможно установить величину урожая надземной и подземной биомассы, и поэтому в числитель приведенной формулы подставляют энергетическое содержание биомассы, образованной за определенный промежуток времени, т. е. данные чистой продуктивности фотосинтеза. В луговых травостоях методически не менее сложным является определение прироста подземной массы за данный промежуток времени, отмирания и частичного разложения надземных и подземных органов растений. Поэтому показатели эффективности связывания солнечной энергии в многолетних травостоях лишь приближительны, точность их определяется глубиной изученности динамики нарастания надземной и подземной биомассы с учетом всех определяющих ее факторов.

Данные эффективности использования солнечной энергии доминирующими видами трав и целыми ассоциациями некоторых видов луговых травостоев в долине реки Моравы приведены в таблице 75. Как видно из таблицы, потенциальные возможности использования радиации лисохвостом, двукисточником и манником относительно высоки и составляют $\sim 3\%$, а для лисохвоста лугового — даже около 4% . Отличительные генотипические признаки отмечены у овсяницы бороздчатой, имеющей относительно низкую способность использовать солнечную радиацию ($1,39\%$). Следует указать, что продуктивность фотосинтеза в данных случаях не была лимитирована какими-либо вегетационными факторами. Максимальные величины η приближаются к потенциальным лишь в ассоциациях с манником водяным и частично с овсяницей. Снижение этого показателя в ассоциациях, приведенных в таблице 75 под пунктами *б* и *в*, можно объяснить меньшей

75. Использование солнечной энергии луговыми травостоями в среднем за 1965—1971 гг.

Показатель	Ассоциации			
	<i>а</i>	<i>б</i>	<i>в</i>	<i>г</i>
	серпухо-овсяническая	аврано-осоковая	двукисточниковая	манниковая
	доминирующий вид			
	овсяница бороздчатая	лисохвост луговой	двукисточник тростнико-видный	манник водяной
Энергия, связанная в биомассе за год, кДж/м ² :				
надземная биомасса	12 171	18 443	27 531	41 890
подземная биомасса	6 284	6 586	8 954	14 226
Всего	18 455	25 029	36 485	56 116
Общая радиация за вегетационный период, кДж/м ²	2 719 642	2 332 823	2 339 913	1 702 281
Использование солнечной энергии травостоем за вегетационный период η , %	0,68	1,07	1,56	3,30
Максимальные величины η в период интенсивного роста (по данным общего прироста надземной биомассы)	1,03	2,22	2,00	3,26
Использование солнечной энергии доминирующим видом (определено в лаборатории газометрическим способом) [по Глосеру, 1976]	1,39	4,41	3,37	3,42

фотосинтетической продуктивностью остальных компонентов травостоя и отрицательным воздействием некоторых факторов внешней среды (взаимное затенение и недостаток влаги), которое проявлялось, по-видимому, в течение всего периода вегетации. В некоторых случаях процесс фотосинтеза может быть лимитирован недостатком питательных веществ.

Использование солнечной энергии травостоями *а*, *б* и *в* ослабевает почти в два и даже в четыре раза по сравнению с величинами, определенными как потенциальные. Видимо, это связано с дефицитом влаги, который регулярно проявляется у всех трех типов травостоев. Поэтому ассоциация с доминирующим манником водяным, которая распространена в местах с постоянным запасом влаги, имеет $\eta=3,30$, в наибольшей степени приближенный к потенциальной величине по доминирующему злаку.

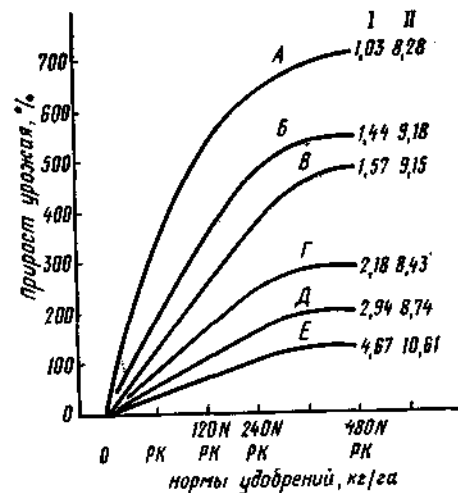


Рис. 100. Урожай сухого вещества в травостое овсяницы красной в зависимости от размещения участков и норм азотных удобрений на фоне 31,6 кг/га Р и 99,6 кг/га К. Для каждой кривой показаны урожай контроля (I) и максимальный урожай (II) в т/га [по 88]:

А — Липтовская область, 775 м над у. м., южная экспозиция; Б — Добшинская область, 660 м, северная экспозиция; В — Спишская область, 500 м, северная экспозиция; Г — Добшинская область, 500 м, южная экспозиция; Д — Спишская область, 875 м, южная экспозиция; Е — Зволено-Быстрицкая область, 430 м, южная экспозиция.

По сравнению с полевыми культурами травостой б и в показывают примерно

одинаковую, а ассоциации типа г — более высокую эффективность использования солнечной энергии.

Крайчович и Регал [88] изучали продуктивность естественного травостоя овсяницы красной в различных экологических условиях горных районов Словакии. Рисунок 100 показывает, что в травостоях, которые страдали от недостатка питательных веществ (А, Б), внесение РК сопровождалось ростом продуктивности на 200—300 %, а высокой нормы N — на 500—700 %. На почвах с хорошим питательным режимом урожай травостоя возросли на 50 % при внесении РК и на 100—200 % при высоких нормах азота. Относительно низкая эффективность внесенного азота объясняется, по-видимому, тем, что большая его часть растениями не была использована и вымыта в грунтовые воды. Все травостой дали урожай около 8—10 т/га, очевидно, предельный для данных экологических условий и видового состава ассоциации. Более высокой продуктивности можно достигнуть лишь при возделывании высокопродуктивных сортов трав в искусственных травосмесях при благоприятных погодных условиях.

Круговорот веществ и баланс энергии в луговых экосистемах

Луговые и другие экосистемы — это открытые системы, в которых энергия солнечных лучей в процессе фотосинтеза превращается в химические соединения растительного организма. Полный баланс энергии в луговой экосистеме до настоящего времени не был установлен, в литературе рассмотрены лишь отдельные его звенья [19]. Кроме того, в пределах блоков отдельных продуцентов, декомпозиторов и почв одновременно с моделью процессов, управляющих перемещением массы вещества между

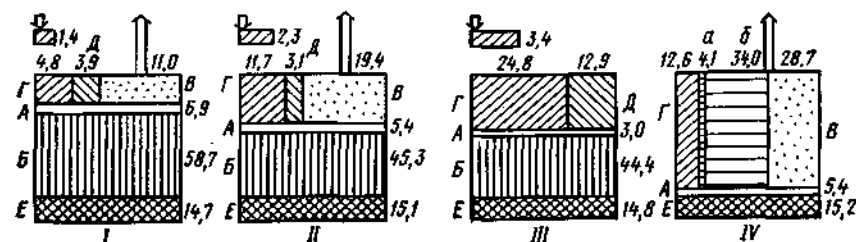


Рис. 101. Баланс органического вещества в луговых сообществах и посевах озимой пшеницы (за 100 % приняты суммарная биомасса и ее постоянные запасы в почве; стрелки обозначают приход и расход органической массы):

I — овсяница бороздчатая; II — лисохвост луговой (оба вида доминируют в соответствующих ассоциациях); III — манник (нескашиваемый травостой) [Рыжикова, 1978]; IV — посевы озимой пшеницы Юбилей при внесении 120 кг N, 44 кг Р и 150 кг К на 1 га [Крушкова, неопубл.]; А — постоянный запас надземной биомассы (стерня, пожнивные остатки); Б — постоянный запас подземной биомассы; В — хозяйственный урожай (сено, у пшеницы — колосья); Г — отмершая надземная биомасса, разложившаяся летом; Д — отмершая надземная биомасса, разложившаяся зимой; Е — годовое количество массы корней, принимающее участие в накоплении гумуса; а — листья пшеницы; б — стебли пшеницы.

отдельными структурами, была создана статистическая модель круговорота органического вещества в травостоях по отношению к условиям нижней части бассейна реки Моравы [157].

Объяснение экономического и экологического значения луговых экосистем схематически дано на рисунке 101, где изображен баланс органического вещества, созданного первичными продуцентами. Сумма биомассы, созданной каждым из трех типов аллювиальных лугов, принята за 100 %, а отдельные статьи баланса (постоянный запас надземной и корневой массы, хозяйственный урожай и питательные вещества, поступившие с ветром и водой) выражены в процентах от этой суммы. Для сравнения сделаны одинаковые расчеты по озимой пшенице (Крушкова, 1978; устное сообщение).

Рассматривая данные указанного рисунка, следует обратить внимание на ряд интересных факторов: около 60 % биомассы травостоев составляет подземная, а 3—7 % — постоянные запасы надземной биомассы. Несмотря на то что часть годовой надземной биомассы скашиваемых лугов убирают и вывозят на корм скоту, экосистема теряет не более 11—20 % поглощенной солнечной энергии, а 80—89 % ее остается на участке и обогащает почву органической массой, положительно влияющей на биологию почвы. Большие постоянные запасы подземной массы — это фактор стабилизации, который оказывает гомеостатическое влияние на баланс органического вещества в луговой экосистеме. При возделывании зерновых культур лишь 33 % созданной биомассы (относительно к луговому травостой) возвращается в круговорот веществ, а 67 % удаляется с места ее образования. Что же касается суммарной годовой продукции, то следует отметить, что количество надземной массы всегда превышало накопление подземной в соотношении примерно 2 : 1.

ВЛИЯНИЕ АГРОТЕХНИКИ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛУГОВ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

На сенокосах и пастбищах анализ условий формирования урожая более сложен, чем в посевах полевых культур, поскольку многолетние травостой представляют собой в большинстве случаев полидоминантные фитоценозы, сформированные из большого числа компонентов с резко меняющейся удельной массой. Ежегодные колебания доли отдельных компонентов, по данным некоторых авторов, в среднем составляют 20—30 %. Кроме того, многолетние травостой произрастают и в экстремальных экологических условиях, где возделывание полевых культур иногда невозможно. Поэтому урожайность многолетних травостоев в зависимости от экологических условий и интенсивности применения агротехнических мероприятий очень нестабильна и колеблется от 1 до 15 т сена на 1 га.

В качестве критерия продуктивности сенокосов и пастбищ на практике используют показатели урожая зеленой массы, сена или сухого вещества, однако этого недостаточно. При научном анализе условий формирования урожая многолетних травостоев нельзя обойтись лишь количественными данными, следует обращать внимание и на показатели качества, среди которых наиболее важным является содержание переваримых азотистых веществ. По питательной ценности 1 кг сена отличного качества может соответствовать 2—3 кг сена невысокого качества, причем выход переваримых азотистых соединений в экстремальных условиях колеблется от 100 до 1500 кг/га. Такие большие различия в качестве не встречаются практически ни у одной полевой культуры.

Задача всех агротехнических мероприятий, применяемых на сенокосах и пастбищах, заключается в создании условий, усиливающих конкурентоспособность высокопродуктивных культурных компонентов травостоя.

При составлении плана агротехнических работ на сенокосах и пастбищах учитывают потенциальный бонитет участка, который предопределен уровнем не подчиняющихся человеку факторов и должен служить основным критерием при планировании культуртехнических и мелиоративных мероприятий. При этом следует иметь в виду, что экономически наиболее высокая интенсивность агротехники оправдывается там, где решающие факторы приближаются к экологическому оптимуму. И наоборот, экстремальные экологические условия, в которых преобладают непригодные для практического использования фитоценозы, предназначены лишь для экстенсивного использования.

Регулирование водного режима почвы

Многолетние травостой по сравнению с однолетними полевыми культурами более требовательны к водному режиму почвы,

но лучше переносят близкий уровень грунтовых вод. Это связано с характером развития их корневой системы, мелко разветвленной и распределенной в верхнем слое почвы. Коэффициенты транспирации у многолетних трав очень нестабильны: при благоприятных условиях они составляют 300—400, а при недостатке питательных веществ и при экстремально высоких температурах достигают 700—800. Для получения 10 т сена с 1 га на транспирацию требуется 400 мм осадков, тогда как при недостаточном уровне обеспечения растений элементами минерального питания и урожае 3 т/га сена — 180 мм. Транспирационная потребность в воде колеблется от 20 до 50 % относительно потребности на эвапотранспирацию. Общая эвапотранспирация при урожае сена 10 т/га составляет примерно 500 мм, а при урожае 3 т с 1 га — 250—300 мм. Выпадающие в течение вегетации осадки используются примерно на 70 %, поэтому естественные сенокосные угодья для формирования максимальных урожаев требуют 650 мм осадков в год, или 450 мм за вегетационный период.

С практической точки зрения экологический ряд водного режима почвы (гигросерии) разделен на пять типов: 1—ксерофитный (сильно высушиваемая); 2—мезоксерофитный (подсыхающая); 3—мезофитный (оптимальная); 4—мезогигрофитный (временно или слабо заболоченная); 5—гигрофитный (постоянно заболоченная почва). Как видно из данных таблицы 76, различия в продуктивности травостоев на почвах указанных типов проявляются значительно сильнее в сборах переваримого сухого вещества, чем в урожае сена. Одновременно приведенные данные показывают, что избыток влаги в почве влияет на качество корма более существенно, чем на количество.

76. Урожай сена и сбор переваримого сухого вещества травостоев в различных условиях увлажнения [149]

Экологический тип	Сено		Переваримое сухое вещество	
	т/га	%	т/га	%
Ксерофитный	1,27	42	0,64	34
Мезоксерофитный	2,20	73	1,21	64
Мезофитный	3,00	100	1,95	100
Мезогигрофитный	3,25	108	1,63	84
Гигрофитный	1,65	55	0,66	35

Интенсификация производства кормов на ксерофитных травостоях экономически невыгодна, и поэтому такие травостой используют для экстенсивной пастбы овец. На мезоксерофитных участках целесообразно возделывать многолетние бобовые травы или же клеверо-злаковые и злаковые смеси краткосрочного использования. Заболоченные луга после их осушения рекульти-

вируют; следовательно, для интенсивного производства кормов предназначены лишь мезофитные травостой.

Примерно одна треть сенокосов и пастбищ в ЧССР страдает от избытка влаги в почве, что отрицательно сказывается на питательной ценности кормов и создает технические проблемы при уложении травостоев и их уборке. При составлении плана культуртехнических и мелиоративных работ на таких участках учитывают не только основное требование интенсивных технологий производства — создание крупных цельных массивов постоянных травостоев, но и потенциальные возможности почвы в отношении ее плодородия.

На необходимость осушения участков указывают ботанический состав травостоев или основные показатели продуктивности многолетних злаковых сообществ [34, 148]. В некоторых случаях, однако, между биологическими и техническими критериями существуют противоречия. Например, высокопродуктивные лисохвостовые луга в низинных местах с тяжелыми почвами создают хорошие предпосылки для формирования высоких урожаев, но чрезмерная влажность почвы затрудняет проведение механизированной уборки урожая. Осушение таких лугов несколько снижает (временно) их потенциальную продуктивность, но одновременно создает условия для применения средств механизации при уходе за травостоем и особенно на уборке.

Осушение сенокосов и пастбищ само по себе не оказывает, как правило, непосредственного благоприятного воздействия на их продуктивную способность. Исходный влаголюбивый травостой при искусственном снижении уровня грунтовых вод образует меньше надземной биомассы, но зато накапливает больше корней, которые в поисках воды проникают на большую глубину почвенного профиля, часто доходя даже до дрен. Сохранение на участке исходного травостоя и систематическое дренирование в течение 2—3 лет вызывают полную закупорку дрен корнями гигрофильных видов. Поэтому сразу же после окончания осушительных работ необходимо ликвидировать исходный травостой и создать новый культурный луг с травостоем из видов, имеющих мелко расположенную корневую систему.

Возможности применения биологического метода осушения лугов относительно ограничены; его можно использовать лишь на участках, страдающих от избытка почвенной влаги, связанного с выпадением чрезмерного количества осадков и недостаточным уровнем питательных веществ в почве. Принцип биологического осушения заключается в интенсивном применении удобрений, под влиянием которых существенно возрастает продуктивность луга и вместе с тем расход почвенной влаги на повышенную эвапотранспирацию. При снижении коэффициента транспирации при улучшении условий питания зависимость урожая сухого вещества от расхода влаги не носит прямолинейного характера: повышение урожая на 300 % сопровождается ростом расхода воды примерно на 150 %. Следует отметить, что биоло-

77. Эффективность орошения и удобрений на лугах

Травостой	Ороше- ние	Удобра- ние	Урожай сена, т/га	Прибавка урожая сена, т/га
Естественный	—	—	4,717	—
Естественный	+	—	5,724	1,007
Естественный	+	+	8,616	3,899
Рекультивированный	+	+	12,951	8,234

гическое осушение нельзя использовать ни на типично гидрофитных местообитаниях, ни на участках с постоянным поступлением инфильтрационной воды или с низким уровнем грунтовых вод.

Орошение в отличие от осушения может оказать прямое влияние на продуктивность многолетних травостоев, причем его эффективность бывает более высокой, чем у однолетних культур. По данным Шанта [172], в условиях южной Словакии каждый миллиметр оросительной воды (при норме 180—230 мм) обеспечивал следующие прибавки сухого вещества (в кг): кукурузы на силос — 22,5, сахарной свеклы — 31,2, злакового травостоя — 33,0 и бобово-злакового травостоя — 47,0. Следует, однако, отметить, что такой высокой эффективности орошения удалось достигнуть при интенсивном применении удобрений и лишь на однолетних культурах или краткосрочных сеяных травостоях. При недостатке питательных веществ или на естественных многолетних травостоях она существенно ниже, о чем свидетельствуют данные таблицы 77.

Орошение некультурных многолетних травостоев при низком уровне минерального питания экономически невыгодно. Наибольший эффект это мероприятие дает на краткосрочных сеяных травостоях при условии внесения соответствующих норм удобрений (150—200 кг N/га). При проведении удобрительного орошения проявляется куммулятивное действие обоих основных элементов повышения урожайности: удобрения и орошения.

Культуртехнические работы

Мероприятия по механическому улучшению сенокосов и пастбищ не всегда оказывают непосредственное влияние на продуктивность травостоя, но многие из них облегчают эксплуатацию кормовых угодий. Экстремально деградированные и выродившиеся пастбища нуждаются в корневом улучшении, включающем выравнивание микрорельефа, расчистку кустарника, удаление кочек и другие приемы. Их экономическая целесообразность проявится лишь при осуществлении всего комплекса мероприятий по интенсификации кормопроизводства, в том числе систематического ухода за сенокосами и пастбищами и поддержания их в культурном состоянии.

Уход за травостоями в течение вегетации (боронование, дискование, фрезерование) многие считают обычным и даже обязательным приемом в агротехнике возделывания многолетних трав. Однако ни одно из приведенных мероприятий нельзя рекомендовать сразу для всех травостоев. Большое преимущество многолетних кормовых угодий по сравнению с полевыми культурами заключается в их нетребовательности к механической обработке, проведение которой целесообразно лишь в определенных экологических условиях. Культурные компоненты многолетних травостоев, как правило, требуют плотной дернины, тогда как многие сорные растения (ромашка белая, герань луговая, подмаренник и др.) хорошо произрастают при повышенной аэрации почвы. Свидетельством этому является ботанический состав травостоев на мало используемых дорогах в лугах, где преобладают культурные злаки и клевер, тогда как на взрыхленной дернине луга доминируют широколистные сорняки.

Наиболее часто применяемый, но с экологической и биологической точек зрения совершенно необоснованный прием — это боронование, которое в большинстве случаев отрицательно отражается на продуктивности и ботаническом составе травостоев. Тяжелые бороны, перемещающиеся по дернине скачкообразно, выдергивают или повреждают молодые побеги рыхлокустовых злаков, тогда как плотнокустовые виды, малоценные в кормовом отношении, остаются целыми. Результаты многочисленных опытов показывают, что боронование в зависимости от его интенсивности снижает урожай корма на 1—22 % от урожаев нетронутых травостоев; 83 % опытов показало отрицательный результат от осуществления данного агроприема.

Производственники часто считают боронование способом удаления из травостоя старики. Однако для этого более целесообразно проводить скашивание ее перед началом вегетации растений ротационной косилкой, при котором одновременно повреждаются плотные кусты сорных трав, особенно луговика дернистого, и улучшается ботанический состав травостоя.

Совершенно недопустимый прием удаления старики на культурных лугах — это ее выжигание. Боронование для уничтожения в травостое мхов также нецелесообразно, так как они появляются в результате олиготрофных условий питательного режима почвы.

Обработка дернины фрезами или дисковыми боровами также оказывает отрицательное воздействие на урожай и качество кормов, поскольку вызывает изменение ботанического состава травостоя, в котором снижается доля ценных злаков и возрастает количество двудольных сорных растений.

Культурные злаковые растения лучше произрастают при наличии плотной поверхности почвы, поэтому во многих случаях хорошие результаты дает не рыхление дернины, а ее прикатывание. Однако эффективность прикатывания существенно колеблется в зависимости от влажности и физических свойств поч-

вы — в пределах $\pm 20\%$ по сравнению с урожаем необработанного травостоя. Максимальные прибавки урожаев при осуществлении этого приема получают на осушенных торфяниках или сильно гумифицированных почвах, особенно в засушливых условиях. На тяжелых и переувлажненных участках прикатывание сопровождается снижением урожая и качества корма, так как в травостое возрастает доля влаголюбивых осок и камышей. Положительное влияние прикатывания не проявляется и при применении катка там, где в травостое преобладают плотнокустовые злаки.

По мнению Регала, прикатывание должно быть основным агротехническим приемом при создании сеяных сенокосов и пастбищ и особенно при ускоренном залужении, когда разрыхленность почвы способствует вымерзанию молодых злаков и бобовых трав. С помощью этого приема можно также ограничить появление однолетних сорняков.

На сенокосах и пастбищах часто встречаются разного рода кочки, затрудняющие механизацию сенокосения. Их удаление не оказывает существенного влияния на формирование надземной биомассы, но способствует росту коэффициента использования кормов с культурных травостоев. Уничтожение кочек, кротовин и муравьиных куч, дробление твердых экскрементов скота на пастбищах целесообразно осуществлять путем шлейфования и боронования. Экспериментальные работы показали, что при регулярном шлейфовании интенсивных пастбищ после каждого цикла стравливания количество использованных животными переваримых питательных веществ корма повышается на 10—25 %. Однако шлейфование неокультуренных пастбищ — экономически невыгодное мероприятие.

Улучшение естественных травостоев

Часто возникает вопрос: что целесообразнее иметь в хозяйстве — природные многолетние или сеяные временные кормовые угодья? Ответ на этот вопрос не может быть однозначным. В благоприятных экологических условиях окультуренные и улучшенные сенокосы и пастбища обеспечивают самое дешевое производство кормов, а в экстремально неблагоприятных условиях основным их источником служат естественные угодья.

На многих лугах процессы деградации достигли такой степени, что в травостоях преобладают сорные непродуктивные виды. При интенсификации производства кормов улучшение таких травостоев имеет смысл лишь при наличии благоприятных экологических и технических условий. Луговые почвы содержат 4—10 % сырого гумуса, в котором в недоступной форме связано огромное количество минеральных питательных веществ. После уничтожения дернины эти вещества постепенно войдут в хозяйственный оборот.

78. Сбор переваримых азотистых веществ (кг) с 1 га природного и улучшенного травостоя [20]

Удобрение	Травостой		Прибавка урожая по отношению к природному травостой, %
	природный	сеяный	
РК	253	626	147
N ₁₀₀ РК	604	843	40
N ₂₀₀ РК	679	992	46

Система временных злаковых травостоев имеет многие преимущества. В первую очередь это более высокая продуктивность и лучшее качество кормов по сравнению с природными кормовыми угодьями. По данным Граздиры с сотр. [63], при одинаковых нормах удобрений урожай сена на окультуренном природном лугу составлял 8,62 т/га, а на временных травостоях — 12,95 т/га. Хьюзмен, вносивший более низкие дозы удобрений, получил соответственно 5,8 и 7,3 т/га сена. Еще более существенно проявляется преимущество сеяных травостоев при сравнении сбора переваримых азотистых веществ (табл. 78). Относительно высокие прибавки переваримых азотистых веществ в варианте РК улучшенного травостоя были получены за счет развития бобовых. При оптимальном подборе травосмеси и соответствующей агротехнике в сеянном травостое преобладают злаковые культуры, превосходящие по продуктивности природные виды, корм из которых содержит больше переваримых веществ. В первые 4—5 лет после создания травостоя эти участки дают более стабильные урожаи, чем старые луга, поскольку на временных сенокосах и пастбищах неблагоприятные метеорологические условия вызывают менее существенное снижение урожая кормов.

Основным аргументом в выступлениях против сеяных лугов служит наличие лет пониженной продуктивности (так называемых «голодных лет»), когда на 3—5-й год использования луга существенно теряют урожайность. Причины этого явления следует искать не в ухудшении почвенных условий, как считает Клапп [81], а в ботаническом составе и биологических особенностях возделываемых травостоев. При преобладании в высеянной травосмеси краткосрочных видов (райграс пастбищный, клевер луговой) урожаи снижаются уже на 2—3-й год пользования, а при доминировании в травосмеси основных рыхлокустовых злаков (ежа сборная, овсяница луговая, тимофеевка луговая) стабильные урожаи можно получать в течение 4—5 лет пользования. В более поздние сроки жизнеспособность рыхлокустовых злаков снижается, и каждое отклонение от экологического оптимума отражается на их продуктивности более существенно, чем на продуктивности более молодых травостоев [150]. Недостаток осадков и неблагоприятные метеорологические условия в невегетационный период вызывают изреживание

и засорение старых посевов. Именно поэтому высокими и стабильными урожаями характеризуются четырех- и пятилетние травостои.

В старых литературных источниках [81] приведены данные опытов с низкими нормами удобрений. В первые годы после обновления травостоя авторы получали очень высокие урожаи, что было связано с использованием растениями питательных веществ, высвобожденных при минерализации органической массы почвы, однако в более поздние годы недостаток питания усугублял снижение урожая. Сеяные злаковые травостои способны использовать высокие дозы удобрений, причем оборот питательных веществ более благоприятен, чем в естественных травостоях.

Система сеяных лугов дает многие организационные преимущества, поскольку соответствующий подбор компонентов травосмеси с различными сроками созревания (с преобладанием ежи сборной, овсяницы луговой и тимофеевки луговой) позволяет дифференцировать сроки уборки и сократить потери при ее проведении.

Залужение можно проводить непосредственно после ликвидации старой дернины (ускоренное залужение) или через несколько лет после возделывания различных однолетних культур. Ускоренное залужение пригодно на участках, подверженных эрозии, временному затоплению или весеннему повышению уровня грунтовых вод. Оно дает максимальный эффект на почвах с низким содержанием гумуса. При высоких запасах органического вещества в почвах и на торфяниках перед залужением экологически и экономически целесообразно засеять участок в течение 1—3 лет однолетними полевыми культурами. Это доказано опытами датских ученых [81], получивших на торфянистых почвах следующие урожаи сена (%):

ускоренное залужение	100;
залужение после одного года возделывания полевых культур	103,5;
то же, после двух лет возделывания полевых культур	121,5;
то же, после трех лет возделывания полевых культур	132,0.

Комплексное осуществление такой травопольной системы одновременно повышает и стабилизирует урожаи полевых культур, особенно овса, картофеля и однолетних кормовых.

Ликвидация старой дернины преследует цель не только подготовки почвы для обновления злакового травостоя, но и создания условий для минерализации органического вещества в почве. На обычных луговых почвах достаточно внести мелиоративную дозу гашеной извести, в то время как на торфяниках минерализацию усиливают с помощью невысоких доз навоза. Важное значение имеют также сроки ликвидации дернины, особенно при применении вспашки. При весенней вспашке нарушается капиллярность почвы и возникают проблемы с дальнейшей ее обработкой, вспашка дернины поздней осенью также нежела-

тельна, так как перевернутый пласт не может быстро разрушаться. Поэтому наиболее целесообразно проводить запашку дернины после первого укоса или сразу же после уборки отавы.

Способы механической обработки пласта подбирают в зависимости от его состояния и от почвенных условий. На лугах с ровной мелкой дерниной наиболее эффективна вспашка, на лугах с плотной дерниной, в которой преобладают корни плотнокустовых злаков, лучшие результаты дает применение фрез, и на неглубоких каменистых почвах используют повторное дискование.

Длительное отрицательное влияние на урожай может оказать неправильно подобранная покровная культура. Наиболее пригоден овес на силос, уборку которого проводят в зависимости от состояния подсева и влажности почвы. Культуры (на зерно) в качестве покровных в условиях интенсификации растениеводства создают большую долю риска.

Активное применение удобрений на многолетних травостоях способствовало существенному изменению взглядов на наиболее оптимальный состав травосмесей. Сложные многокомпонентные смеси пригодны лишь в условиях экстенсивного луговодства, тогда как при интенсивном использовании удобрений находят применение высокопродуктивные виды и сорта трав, которые благодаря высокой конкурентоспособности тормозят развитие менее продуктивных компонентов. Во всех странах с высоким уровнем развития луговодства в настоящее время преобладают простые травосмеси с одним или двумя доминирующими, экологически пластичными видами. Количество остальных компонентов зависит от числа предполагаемых лет использования травостоя.

Норма высева многолетних злаковых травостоев в отличие от однолетних культур не сказывается существенно на урожае. На фоне достаточного обеспечения питательными веществами число растений на 1 га в отдельные годы пользования колеблется от 1 до 3 млн.; при нормах высева 30—50 кг/га высевают 15—17 млн. семян. Результаты многочисленных опытов показывают, что правильная техника проведения посева на глубину 1—2 см позволяет высевать 25—35 кг семян на 1 га.

Питательный режим и удобрения

Удобрение многолетних травостоев — основной агротехнический прием, одновременно влияющий на многие факторы продуктивности растений и почвенного плодородия: на урожай и его качество, ботанический состав лугового фитоценоза, почвенную реакцию, концентрацию почвенного раствора, активность микрофлоры, содержание гумуса и водный режим почвы. Высокая эффективность сбалансированного по питательным веществам удобрения обусловлена наличием у многолетних травостоев очень густой сети мелких корней, которые распределены в по-

79. Необходимое количество основных элементов питания и их фактическое содержание в корме из многолетних трав (% к сухому веществу)

Элемент	Требуемое количество	Фактическое количество
N	1,60—2,60	1,00—3,50
P	0,25—0,35	0,10—0,40
K	2,00—2,50	1,00—6,00
Ca	0,60—1,00	0,30—2,20
Mg	0,25—0,40	0,08—0,50
Na	0,15—0,20	0,01—0,20

верхностном слое почвы. Определение оптимальных норм основных питательных веществ зависит не только от количественных показателей продуктивности, но и от требований рационального питания сельскохозяйственных животных, особенно крупного рогатого скота. Необходимые количества основных биогенных элементов и их фактическое содержание в сухом веществе многолетних травостоев приведены в таблице 79.

Из данной таблицы вытекает, что интенсивный травостой с годовой продуктивностью 8 т/га выносит из почвы 130—210 кг N, 160—200 кг K, 40—80 кг Ca, 20—30 кг P и 20—32 кг Mg. Следует отметить, что большинство луговых почв ЧССР страдает от недостатка азота и фосфора, тогда как запасы калия бывают относительно довольно высокими. Однако для определения норм и соотношений основных питательных веществ в удобрениях решающее значение имеет их содержание в корме, а не в почве.

С практической точки зрения естественные луга разделены на пять групп (табл. 80). Применение удобрений на олиготрофных почвах в большинстве случаев экономически не оправдано, а на мезоолиготрофных их эффективность колеблется в зависимости от ряда факторов. Наибольшие прибавки урожаев при внесении удобрений получают на мезотрофных почвах и иногда на мезэутрофных. Эутрофные травостои страдают от избытка калия, поэтому в течение длительного времени этот элемент следует исключать из системы удобрения. На олиготрофных и эутрофных участках обновление травостоя более целесообразно,

80. Типы естественных лугов

Экологический уровень	Тип травостоя	Урожай сена, т/га
Олиготрофный	Белоус, вереск, молиния	1,25
Мезоолиготрофный	Полевика тонкая, овсяница красная	2,21
Мезотрофный	Низовые культурные злаки	3,21
Мезэутрофный	Верховые высококачественные злаки	5,27
Эутрофный	Рудеральные сорняки	6,63

81. Урожай сена (т/га) при внесении азота под травостой с различным участием бобовых

Доля бобовых, %	Урожай без внесения азота	Прибавка урожая при внесении 30 кг N/га
20	4,25	+0,55
21—40	5,05	+0,40
41—60	6,15	+0,15

За последние 20 лет в странах с развитым луговодством существенно возросли рекомендуемые для многолетних травостоев нормы азота, которые, однако, полностью могут быть использованы лишь травостоями сеяных лугов и пастбищ. На естественных и окультуренных лугах азот экономически наиболее выгодно вносить в максимальных нормах, от 100 до 150 кг/га. Многолетние бобовые культуры в благоприятных условиях средней Европы могут фиксировать 150—300 кг N/га ежегодно.

В среднем на 1 кг азота, внесенного с удобрениями, в благоприятных условиях получают 75—150 кг зеленого корма, 15—30 кг сухого вещества, 2,5—4,5 кг азотистых или 1,5—3,0 кг переваримых азотистых веществ. Однако окупаемость азотного удобрения очень сильно колеблется, особенно при менее благоприятных условиях возделывания.

Из экологических факторов наибольшее влияние на эффективность азота оказывают водный режим, запасы питательных веществ в почве, состояние почвенно-поглощающего комплекса, содержание гумуса, pH и др. Наиболее часто снижение действия азотных удобрений происходит под влиянием дефицита влаги. Важную роль играет и ботанический состав травостоя: низкие прибавки урожая от азотных удобрений получают в том случае, когда в ботаническом составе полностью отсутствуют культурные виды злаков или при высокой доле бобовых. Обобщение данных 850 скандинавских опытов с азотными удобрениями на травостоях с различным участием бобовых провел Стин (табл. 81).

Установлено, что при низких дозах азота (до 50 кг/га) окупаемость 1 кг этого элемента прибавкой урожая бывает выше, чем при более значительных дозах; это связано со стимуляцией образования генеративных побегов. Однако наиболее высокие прибавки азотистых переваримых веществ получали при средних (порядка 80—150 кг/га) нормах азота.

Эффективность азотных удобрений зависит также от срока и способа их применения. Наиболее целесообразно внесение азота весной, в начале интенсивного кущения трав, и, наоборот, почти бесполезным бывает его внесение осенью, когда 20—30 % теряется в результате вымывания. Отрицательное влияние на

чем применение удобрений. На всех типах почв наибольший эффект получают от внесения азота, который одновременно с увеличением урожая стимулирует образование хлорофилла, интенсивность фотосинтеза и ускоряет общий метаболизм растения, включая активность корневых выделений. В результате возрастает усвоение и остальных минеральных веществ.

качество урожая может оказать позднее удобрение азотом. Дело в том, что в первые три недели после внесения азота в травостое существенно возрастает содержание нитратной его формы, которая токсична уже при дозе 100 кг N/га. Однако в условиях оптимальных сроков внесения даже N₂₀₀ не способствует накоплению нитратов в кормах в количествах, которые были бы вредоносны для скота.

Опыты с разовым и дробным внесением азота не показали существенной разницы в урожайности, однако, учитывая требовина более чувствительна к срокам внесения, и поэтому несвоевременное ее применение или разбрасывание на пересохшей удобрения — это абсолютная необходимость [150].

Эффективность различных форм азотных удобрений при оптимальных сроках внесения примерно одинакова. Однако мочевины более чувствительна к срокам внесения, и поэтому несвоевременное ее применение или разбрасывание на пересохшей почве проявляется более отрицательно, чем внесение аммиачной селитры.

Важным условием получения высокой эффективности азотного удобрения является ускорение сроков уборки и повышение числа укосов злаковых травостоев. По данным Раума [147], при двукратном скашивании азот был использован на 62 %, при трехкратном — до 75 %.

Последствие азотных удобрений незначительно, и снижение урожая происходит в годы, когда азот не вносили. Поэтому рекомендуется азотные удобрения вносить ежегодно примерно в одинаковых нормах.

Интенсивное азотное удобрение стимулирует усвоение травостоем всех остальных минеральных веществ, причем в существенной зависимости от плодородия почвы (табл. 82) [150].

Около 90 % почв ЧССР имеет недостаточные запасы доступного фосфора. В сравнении с азотными фосфорные удобрения оказывают меньшее влияние на количество получаемого корма, однако его качество зависит от внесения фосфора достаточно существенно. Следует, однако, отметить, что об эффективности

82. Внос Р, К и Са травостоями при внесении 300 кг азота на 1 га (в варианте РК-100 %)

Показатель	Места закладки опыта	
	Каплиде	Сухдол
Травостой	Деградированный	Ежа сборная
Плодородие почвы (тип) pH (KCl)	Мезоолиготрофный	Мезэуτροφный
Степень насыщенности основаниями, %	4,9	6,5
Повышенный вынос, %:	45,2	85,0
Р	+30	+287
К	+42	+79
Са	-3	+203

фосфора нельзя судить по данным краткосрочных опытов, так как их действие постепенно нарастает, особенно после пятого года систематического внесения [81]. Коэффициент использования фосфора луговыми травостоями достигает 15—45 %. При средних дозах фосфора (20—40 кг/га) окупаемость 1 кг Р составляет 10—40 кг сухого вещества; применение более высоких доз экономически невыгодно.

В связи со слабым передвижением соединений фосфора в почве его можно вносить в запас на 2—3 года. Различные сроки внесения и формы фосфорных удобрений при достаточном содержании в почве кальция по эффективности существенно не различаются.

Калием луговые почвы обеспечены лучше, чем другими минеральными элементами, и поэтому эффективность применения калийных удобрений на лугах бывает низкой в сравнении с азотными или фосфорными, составляя 2—10 кг сена на 1 кг К. При этом следует отметить, что количество калия в кормах выше необходимого для сбалансированного кормления сельскохозяйственных животных. Однако оптимальный ход фотосинтеза требует содержания 2,0—2,5 % калия в сухом веществе травостоя. Для этого достаточно вносить ежегодно по 40—80 кг К на 1 га; если его концентрация в сухом веществе травостоя достигает 2,5 %, калийные удобрения рекомендуется исключить из системы удобрения на несколько лет.

Внесение высоких доз калия (более 100—150 кг К/га) даже на очень бедных почвах малоэффективно, о чем свидетельствуют данные опытов Регала и Весела [150], которые были заложены на почвах, содержащих 33 мг доступного калия на 1 кг: при дозах К 83, 125 и 166 кг/га прибавки урожая сухого вещества на 1 кг калия составляли 8,9; 5,7 и 4,6 кг соответственно.

Сроки внесения и виды калийных удобрений по эффективности существенно не отличаются, однако в запас калий давать не рекомендуется, так как это приводит к чрезмерному его накоплению в растениях и может отрицательно сказаться на сельскохозяйственных животных.

Злаковые травостой хорошо переносят повышенную кислотность почвы и способны усваивать кальций даже из труднодоступных химических соединений. Поэтому известкование не является решающим фактором продуктивности, но оказывает существенное влияние на микробиологическую активность почвы. По величине прибавки урожаев при известковании, как правило, ниже, чем внесенная норма извести, и только на фоне высоких доз NPK эффективность известкования (1 т Са/га) возрастает, и прибавка сена достигает 1,0 т/га [81].

На почвах с низким содержанием магния при интенсивном применении NPK существенно ухудшается качество корма. Внесение магния, как правило, лишь незначительно отражается на приросте урожая, но более существенно — на его качестве. При высоких дозах азота возрастает вынос микроэлементов, и после

длительного внесения минеральных удобрений может ощущаться их дефицит. Опасность такого явления более реальна в злаковых травостоях, имеющих более мелко расположенную корневую систему, чем бобовые травы.

Жидкие органические удобрения на лугах могут вызвать увеличение урожая сена на 1—4 т/га. Однако их систематическое применение в дозах свыше 40 м³ приводит к быстрой эвтрофикации окружающей среды, накоплению избытка калия в почве, преобладанию сорных растений в травостоях и существенному ухудшению питательной ценности корма.

Использование злаковых травостоев

Способы, сроки и число укосов существенно отражаются на продуктивности и качестве многолетних злаковых культур. Оптимальное стравливание травостоев положительно влияет на ботанический состав пастбищ, тогда как неправильная техника пастбы (свободный выпас, крупные стада и частое стравливание) приводит к быстрой деградации травостоев. По данным Бриана, при систематическом укосном использовании травостоя урожай сена составлял 6,13 т/га, а после девятилетнего стравливания с такого же травостоя получили 6,99 т/га сухой массы.

При установлении оптимальных сроков уборки необходимо учитывать не только количественные и качественные аспекты, но одновременно и условия для дальнейшего отрастания травостоев. Проведение уборки в более поздние сроки позволяет получать более высокие урожаи, однако в этом случае в кормах преобладает значительная часть непереваримых веществ. Качество корма из многолетних злаковых культур существенно снижается при уборке после колошения, о чем свидетельствуют экспериментальные данные многих исследователей, полученные при анализах основных культурных злаков (табл. 83).

Сборы переваримых питательных веществ достигают максимума при уборке интенсивно удобряемых травостоев в период от начала колошения до начала цветения. Наступление соответствующих фаз развития определяют по преобладающим видам в травостое. Запаздывание с уборкой особенно неблагоприятно

83. Химический состав корма из основных злаковых культур
(% к абсолютно сухому веществу; первый укос после внесения 100 кг N/га)

Фаза развития	Азотистые вещества	Переваримые азотистые вещества	Клетчатка	БЭВ	Р	Са
Перед колошением	18,6	14,0	20,3	46,4	0,44	0,62
Начало колошения	14,6	10,4	24,2	48,3	0,37	0,57
Конец колошения	11,9	7,5	28,5	48,7	0,31	0,52
Начало цветения	9,4	5,1	32,5	48,5	0,27	0,44
После цветения	7,0	2,7	35,3	49,0	0,24	0,41

на сеяных лугах, где происходят большие потери переваримых питательных веществ и значительное изреживание травостоя.

Для определения оптимальных сроков уборки интенсивно удобряемых травостоев, в ботаническом составе которых преобладают позднеспелые виды, решающее значение имеет не фаза развития, а пожелтение нижних приземных листьев, которые сигнализируют об ухудшении энергетического баланса травостоя.

Число укосов зависит от способа использования и интенсивности применения удобрений, причем решающее значение имеет экономическая сторона. На улучшенных сенокосах с урожаем сухого вещества 5—7 т/га вполне достаточно проводить два укоса, однако на интенсивно удобряемых сеяных травостоях максимальное количество переваримых питательных веществ (на фоне низких затрат) получают при трехкратном использовании. Высокопродуктивные травостой можно скашивать четыре раза, при этом возрастает сбор азотистых веществ, но снижается выход сухой массы и клетчатки (табл. 84) [81], что находит применение при обработке кормов в высокотемпературных сушильных агрегатах.

84. Влияние числа укосов на сбор питательных веществ (т/га)

Число укосов	Сухое вещество	Азотистые вещества	БЭВ	Клетчатка	Зола
3	12,82	1,43	5,78	3,70	1,08
4	12,08	1,56	5,46	3,11	1,14

При многоукосном использовании интервал между последним и предпоследним укосом должен быть большим, это способствует отложению достаточного количества запасных веществ в подземных органах и благоприятно сказывается на отрастании травостоя на следующий год.

По данным Кенига [1940], увеличение числа укосов стимулирует накопление питательных веществ (кг/га):

Число укосов	N	P	K	Ca
2	101	20	147	39
3	129	25	157	47

Срок последнего укоса устанавливают с таким расчетом, чтобы травостой не уходил в зиму сильно отросшим. При длительном пребывании под снегом разросшаяся надземная биомасса

расходуется на дыхание большое количество углеводов, и, кроме этого, условия благоприятны для распространения снежной плесени.

Высота скашивания отражается не только на уровне получаемого урожая, но и на последующем отрастании травостоя. При поднятии режущего аппарата косилок на каждые 10 мм с 1 га луговых угодий теряется 50—100 кг сена, однако отрастание низкорослых травостоев ускоряется, так как большее количество оставшейся надземной биомассы создает условия для продолжения фотосинтеза. Поэтому разница в урожаях за год при высоте скашивания 3—7 см не бывает существенной. И все же укосы целесообразно проводить на небольшой высоте. При высокой стерне остаются несрезанными низкорослые виды разнотравья, что повышает их способность конкурировать с более продуктивными компонентами травостоя.

В агроэкосистемах ряда зон возделывание картофеля является важным фактором интенсификации растениеводства. Включение этой пропашной культуры в севообороты, применение органических удобрений и интенсивная обработка почвы оказывают благоприятное влияние на урожай последующих культур, особенно зерновых. При возделывании картофеля возможны повторные посадки и даже монокультура. Однако, как установил Дэниел [27], наибольший урожай получают при незначительном участии картофеля в севообороте. Если в севообороте, включающем 25 % картофеля, урожай клубней принять за 100 % (5,6 т/га сухого вещества), то при 50 %-ной насыщенности урожай снижается до 98,6 %, а после трехлетней монокультуры — до 86,0 %.

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ

Морфология растения картофеля характеризуется высотой куста, соотношением массы стеблей и листьев, размером листовой поверхности и размещением листьев в пространстве. Сорта стеблевого типа (большой частью позднеспелые) расходуют на построение надземной части растения больше накопленного органического вещества, чем сорта листового типа (главным образом скороспелые). В этом отношении более целесообразны переходные типы.

Подземная часть — корневые системы отдельных стеблей — развивается из почек на подземных частях стеблей и из пазух зачаточных листьев, дающих начало столонам. На концах столонов формируются клубни, выполняющие роль запасающего и репродуктивного органа. На свету клубни зеленеют и в них увеличивается содержание соланина. Число и величина клубней — это основные факторы, обуславливающие урожай.

Главные показатели роста, морфологии и продуктивности сортов стеблевого и листового типа приведены в таблице 85. Первые имеют большое количество мелких листьев, хорошо распределенных в пространстве, вторые образуют биомассу за счет отдельных крупных листьев, которые, однако, по фотосинтетической активности уступают листьям сортов стеблевого типа. При оптимальных условиях влажности и температуры габитус расте-

85. Показатели роста, морфологии и продуктивности двух сортов картофеля с листовой и стеблевой формой куста (среднее за 1972—1974 гг.)

Показатель	Изера (листовой тип)		Искра (стеблевой тип)	
	величина	время отбора после появления всходов, дни	величина	время отбора после появления всходов, дни
Биомасса в первый срок отбора образцов, г/растение	9,89	7	11,85	7,6
Листовая поверхность, дм ² /растение	73,45	53,3	68,96	67,6
ИЛП	2,94	53,3	2,75	67,6
Фотосинтетический потенциал посева, дм ² /растение	3788,98		4210,36	
Относительная облиственность, дм ² /г на растение	1,44		1,27	
Специфическая листовая поверхность, дм ² /г на листовую пластинку	2,64		2,15	
Число листьев на растении	96,19		164,32	
Общее число листьев	6331,40		11580,90	
Среднее число листьев	68,90		118,10	
Средний размер листа, дм ²	0,65		0,39	
Чистая продуктивность ассимиляции, г/дм ² в сутки	0,05		0,06	
Содержание хлорофилла $a+b$, мг/дм ² листовой пластинки	3,52		4,13	
Масса надземной части, г/м ²	177,60	90	253,80	95,7
Масса клубней, г/м ²	635,12	94,6	751,60	99,7
Скорость роста растения, г/м ² в сутки	18,06		18,16	
Скорость роста клубней, г/м ² в сутки	14,36			
Высота растений, см	83,30	71,3	109,00	99,7
Соотношение массы стеблей и пластинок листьев во второй срок отбора образцов	1:4,5	20	1:5	21
То же, в последний срок отбора образцов	1:2	94,6	1:1	99,7
Коэффициент хозяйственной эффективности	78,95		73,92	
Число стеблей на растении	3,82		4,35	
Число клубней на растении	12,25		10,53	
Масса клубней, г/растение	710,78		611,22	
Средняя масса клубня, г	63,42		65,26	
Урожай клубней, т/га	30,03		29,76	
Крахмалистость, %	13,60		15,90	
Сбор крахмала, т/га	3,99		4,58	

86. Оптимальная биомасса органов растения, %

Показатель	Авторы		
	Ройбер, Энгель	Грушка	Пфлуг
	1963 г.	1969—1970 гг.	1972—1974 гг.
Листья	12,5	16,1	13,4
Стебли	8,0—16,0	12,0	8,1
Корни	2,0	1,1	1,5
Столony	1,0	0,8	
Клубни	80,0	71,5	76,4

ний стеблевого типа благоприятен для формирования большей биомассы, распределение которой в начале вегетации у обоих типов примерно одинаково, но меняется в онтогенезе. Перед окончанием вегетации у кустов листового типа масса листьев преобладает над массой стеблей (2:1), тогда как у растений стеблевого типа эти величины примерно равны (1:1).

В соответствии с анализом показателей продуктивности кусты стеблевого типа развивают больше стеблей и имеют более высокую массу клубней при меньшем их числе на куст. Оптимальные соотношения отдельных органов растения картофеля приведены в таблице 86. Перед селекционерами стоит задача выведения сортов с ускоренным формированием биомассы в начале вегетации, быстрым переходом к максимальному росту и его окончанием через 80 дней после появления всходов при раннем формировании клубней, что создает условия для хорошего их роста и получения высокого хозяйственного урожая.

Формирование первичной продукции идет более интенсивно, если растение имеет высокий фотосинтетический потенциал, создаваемый большим числом листьев среднего размера и более высоким содержанием хлорофилла, но с меньшей специфической листовой поверхностью. Расположение ярусов листьев на большой высоте у растений стеблевого типа создает условия для хорошего освещения большей части листьев по сравнению с растениями листового типа, имеющими относительно компактный куст. В связи с этим стеблевой тип растений более пригоден для среднераннеспелых и среднепозднеспелых сортов; для раннеспелых целесообразен листовой тип, характеризующийся ускоренными процессами формирования биомассы, в том числе и клубней, составляющих большую ее часть. Сорта этого типа, распространенные в ЧССР, имеют относительно низкий коэффициент хозяйственной эффективности и более длинный период вегетации.

Влияние внешней среды на продуктивность

Для получения максимального урожая необходимо знать реакцию сорта на нерегулируемые факторы внешней среды и

соответственно подбирать сорта с высокой пластичностью, слабо реагирующие на отклонения от средних экологических условий. Установлено [146], что длина вегетационного периода — это наиболее стабильный сортовой признак (колебания в пределах 9 %), а масса и урожай клубней (25,4 и 23,4 % соответственно) и несколько меньше их число (22,5 %) очень изменчивы. С ростом высоты над уровнем моря снижаются урожай клубней и содержание в них крахмала. Так, в изучаемом интервале высот 900—120 м при снижении высоты на каждые 100 м крахмалистость клубней возрастала на 0,57 %, содержание азотистых веществ — на 0,073 %. Урожай клубней 25 сортов картофеля при возделывании их на высоте 900 м над уровнем моря составлял 20,1 т/га, на высоте 650 м — 34,8 и на высоте 120 м — 23,3 т/га [176].

Свойства почвы особенно заметно влияют на продуктивность картофеля в годы, неблагоприятные по метеорологическим условиям. Например, в 1965 г., который характеризовался повышенным количеством осадков, максимальные урожай (15,6—17,9 т/га) были получены на средней и легкой почвах с промывным режимом, а низкие урожай (7,73 т/га) — на тяжелых с водонепроницаемыми нижележащими горизонтами [71]. На уплотненной почве с объемной массой 1,4—1,5 г/см³ урожай снижался на 15,7 % по сравнению с почвами, объемная масса которых была равна 1,3 г/см³. Рост урожайности на рыхлых почвах происходил в основном за счет увеличения массы клубней [61]. Оптимальная реакция почвы при возделывании картофеля находится в пределах 5,5—6,5 pH.

Данные о влиянии осадков и температуры в течение вегетации на продуктивность различных сортов картофеля приведены в таблице 87.

Существенное влияние на рост картофеля оказывает фотопериод [67]. С точки зрения формирования цветков картофель относится к растениям длинного дня, а по формированию клубней — к растениям короткодневным. У сортов *Solanum tuberosum* длинный день тормозит рост ростков, усиливает развитие всходов, не влияя на число стеблей, активизирует цветение, удлиняет вегетационный период и тормозит образование клубней, однако под влиянием усиливающейся ассимиляции повышается масса клубней, они становятся более выравненными и содержат больше крахмала. Короткий день оказывает почти противоположное действие: усиливает рост ростков в длину, тормозит развитие ботвы, подавляет цветение, способствует сбрасыванию бутонов, сокращает вегетационный период; пластинки листьев теряют сортовой характер и в поздние фазы вегетации становятся хлоротичными. Столоны в условиях короткого дня бывают короткими, на них относительно рано начинают формироваться клубни, масса которых в начальной стадии развития возрастает сильнее, чем при длинном дне, но затем падает (рис. 102); крахмалистость клубней снижается.

Сорт	Длина вегетационного периода, дни	Урожай клубней, т/га	Число клубней на куст	Масса клубня, г	Крахмалистость, %
Бланик	154,8	38,82	11,5	69,4	19,6
Изера	136,5	35,12	—	52,3	—
Нора	145,0	41,54	15,0	56,3	18,7
Радка	141,3	40,27	15,4	55,0	—

Высота над уровнем моря	Отрицательное	Отрицательное	Отрицательное	Несущественное	Отрицательное
Осадки: май	Несущественное	»	»	Положительное или несущественное	Слабое
июнь	»	»	Положительное	Отрицательное	»
июль	»	Положительное	Отрицательное	Положительное	Отрицательное или слабое
август	»	Несущественное	Несущественное	Несущественное	Отрицательное
сентябрь	»	»	»	»	»
Температура: май	»	»	»	»	Несущественное
июнь	Отрицательное	Отрицательное	Отрицательное	Положительное	»
июль	»	»	»	»	Положительное
август	Положительное	»	Положительное	Отрицательное	»
сентябрь	»	Несущественное	—	—	»
Общее влияние факторов, %	30,0	43,97	31,6	36,9	48,8

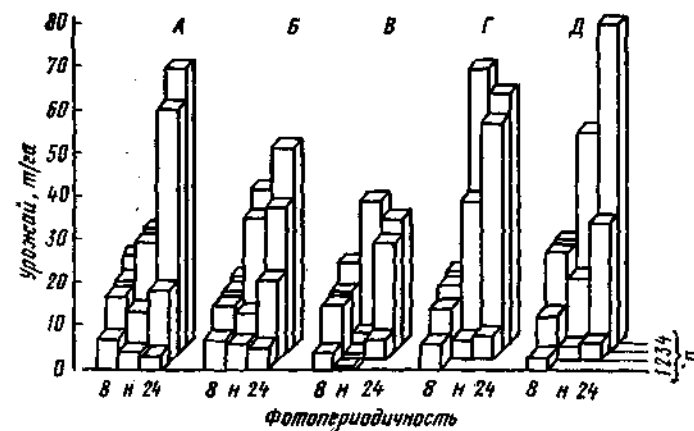


Рис. 102. Влияние длины дня на клубнеобразование у разных сортов [по 66]:

А — сорт Амбра; Б — Эрстлинг; В — Кержовские рогишки; Г — Красава; Д — Таборка; н — нормальная длина дня; 8, 24 — 8- и 24-часовой день (круглосуточное освещение); а — сроки уборки.

Критическая длина дня — это число часов в сутки, в течение которых сорт может закладывать клубни. Круг [89а] уточняет, что это фотопериод, при котором наступает резкий поворот от благоприятного влияния на клубнеобразование к благоприятному влиянию на формирование цветов. В опытах Грушки [66] сорта Эрстлинг, Бинтье, Амбра и Мирка при нормальной температуре имели критическую длину дня 15—16 ч, Красава, Котнов и Кардинал — 14—15, Кармен и Бланик — 13—14 ч. Влияние длины дня тесно связано с температурой: удлинение фотопериода выравнивается действием низких температур.

Влияние длины дня учитывается при подготовке посадочного материала и ранних посадках для ускорения клубнеобразования и удлинения срока роста клубней. Следует также подчеркнуть зависимость между фотопериодом и процессами фотосинтеза: в течение более длинного дня повышается поглощение ФАР. Установлены следующие величины использования энергии солнечных лучей картофелем [72]: энергетическая стоимость 1 г биомассы колеблется от 14,03 до 16,29 кДж. Эта величина в течение всей вегетации положительно коррелирует с использованием общей радиации ($r=0,93$). На 1 м² посадок картофеля приходится 14539,57 кДж (у ранних сортов — 14607,89 кДж). Следовательно, картофель использует 0,99 % общей солнечной радиации и 2,21 % фотосинтетически активной радиации.

Оптимальная температура для развития ботвы — 20—21 °С, ее рост начинается при 5—6 (ниже этой температуры могут возникать детки) и прекращается при 30 °С; под действием больших морозов (—1, —1,5 °С) ботва замерзает. Для клубнеобра-

зования оптимум находится около 17 °С; при температуре выше 30 °С клубни, как правило, не образуются, ниже 3 °С они приобретают сладкий вкус вследствие образования сахаров при разложении крахмала, а при отрицательных температурах (—1, —2 °С) в зависимости от сорта замерзают.

Картофель требователен к влажности почвы. При влажности легких почв в пределах 75—80 % полной полевой влагоемкости, средних — 70 и тяжелых — 40—55 % ППВ [13] условия для роста растений и образования высокого урожая клубней наиболее благоприятны. Осадки в первой половине вегетации усиливают рост ботвы, в июне и июле положительно влияют на число и во второй половине вегетации — на массу клубней. Растения относительно хорошо переносят недостаток влаги в начале вегетации, но в период с начала образования клубней до начала их созревания (особенно в фазе образование бутонов — полное цветение) дефицит влаги может существенно затормозить процесс формирования урожая. Орошение ускоряет сроки уборки на 10 дней и воздействует на прирост массы клубней.

ПРОЦЕССЫ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ

Основу хозяйственного урожая картофеля составляет сухое вещество, которое в течение вегетации откладывается в клубнях. Как и у всех растений, урожай картофеля на 90—95 % формируется в процессе ассимиляции. Основными ассимилирующими органами являются листья, участие стеблей в этом процессе до настоящего времени установить не удалось.

Потенциальная скорость фотосинтеза у картофеля может достигать 100—150 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ в час [76], однако в полевых условиях она колеблется от 10 до 50 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ в час. По некоторым литературным данным, в зависимости от условий скорость фотосинтеза меняется от 100 до 300 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ в сутки. Такие большие колебания обусловлены различной силой влияния основных факторов на активность фотосинтеза.

Среди климатических факторов важное значение для продуктивной ассимиляции имеет фотосинтетически активная радиация. В ясные солнечные дни верхние листья растений картофеля излишне освещены и их фотосинтетическая деятельность ослабевает. Хлоропласты достаточно насыщены светом уже при низкой интенсивности освещения, при высокой лимитирующим фактором становится концентрация CO_2 [17]. В пасмурные дни, а также утром или вечером при ясной погоде в посадках, где ИЛП не превышает 4, фотосинтез также снижается. В таких условиях листья нижних ярусов расходуют на дыхание больше органических веществ, чем создают в процессе фотосинтеза. По данным Чепмена и Лумиса [76], точка компенсации для листьев верхних и средних ярусов в первой половине вегетации устанавливается при 10 Дж/м² в секунду и насыщенность светом для фотосинтеза — при 165—220 Дж/м² в секунду.

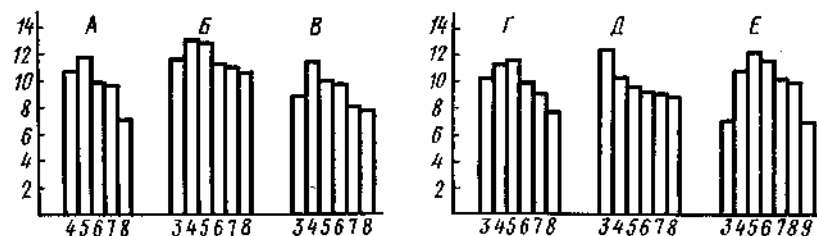


Рис. 103. Скорость фотосинтеза в отдельных листьях разных сортов картофеля в вегетационном опыте 1970 г. [по Зрусту, 1973]. По оси ординат — C_f , мг/дм²·ч; по оси абсцисс — листья (нумерация сверху вниз): А — Гера; Б — Искра; В — Красава; Г — Радка; Д — Шпербер; Е — Бланик.

При построении кривых процессов фотосинтеза и дыхания было установлено, что наиболее благоприятными для формирования высокого урожая являются интенсивность освещения 30—50 тыс. лк и температура 17—25 °С. Скорость фотосинтеза достигает максимальных величин при частичном (в пределах 9—10 %) дефиците воды в листьях.

Существенное влияние на скорость фотосинтеза оказывает минеральное питание. Недостаток одного из основных элементов (N, P, K) в большинстве случаев вызывает ее снижение, тогда как повышенный уровень минерального питания — увеличение. Кроме того, интенсивность этого процесса зависит от концентрации CO_2 . Чепмен и Лумис [76] доказали, что при каждом повышении содержания CO_2 на 1 мг/л воздуха скорость фотосинтеза возрастает на 14,2 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ в час, однако лишь при условии, что другие факторы не лимитируют ее.

Не менее важна роль и других факторов, например генетических (структура, цвет, расположение листьев по отношению к свету, онтогенез и др.). Так, установлено, что листья наиболее продуктивны в возрасте 2—3 месяцев. При 10 тыс. лк и 16 °С они ассимилируют около 30 мг CO_2 , при 50 тыс. лк и 20 °С — 48—50 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ в час [206]. Продуктивность старых, уже пожелтевших листьев составляет лишь 40—60 %, а молодых — примерно 60—80 % от вышеуказанных величин. Измерение ассимилирующей способности отдельных листьев в фазы после цветения показало возрастание продуктивности ассимиляции на единицу площади листьев от второго нижнего к четырнадцатому листу и статистически недостоверное снижение у последующих листьев. Аналогичные результаты получены Зрустом в опытах с 12 сортами картофеля (рис. 103): листья, расположенные на самых высоких и самых сильных стеблях, как правило, имели наибольшую скорость фотосинтеза.

Следует обратить внимание на тенденцию к возрастанию скорости фотосинтеза в течение вегетации. Она достигает максимума в период цветения, что согласуется с данными Майнла, а к концу вегетации снижается до нуля (рис. 104).

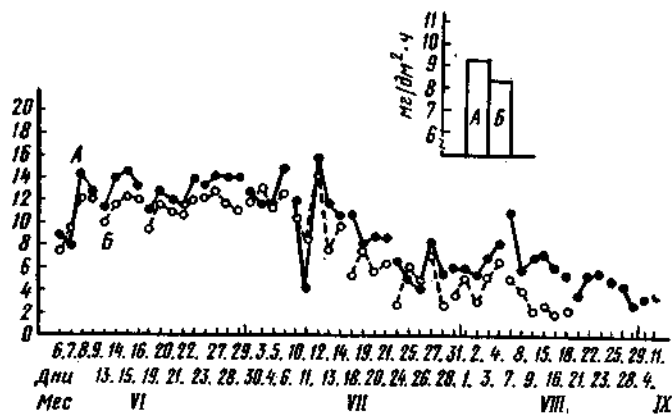


Рис. 104. Скорость фотосинтеза в листьях двух сортов картофеля, выращенных в полевых условиях при интенсивности освещения 55,8 Дж/м² в секунду [по Зрусту, 1974]. По оси ординат — C_p , мг/дм²·ч:

А — Искра; Б — Изера.

Процессы диссимиляции менее чувствительны к климатическим факторам, чем процессы ассимиляции. При 20°C дыхание молодых листьев достигает 7—11 мг/г в час, а при 30°C — 10—19 мг/г в час. У вполне развитых листьев при температуре 30°C оно составляет 5—6 мг/г в час. В условиях постоянно теплой погоды или в южных картофелеводческих областях при падении дыхания днем и усилении его в ночные часы обмен веществ существенно ослабевает.

В зависимости от интенсивности дыхания и скорости фотосинтеза Винклер установил три фазы развития листьев. Молодые листья в возрасте 4—6 (7) недель, содержащие около 91—89 % воды, характеризуются высокой интенсивностью дыхания и низкой интенсивностью фотосинтеза. Взрослые, вполне развитые ярко-зеленые листья в возрасте 7—12 недель, содержащие 88—85 % воды, имеют слабое дыхание и максимальную скорость фотосинтеза. В старых листьях, у которых пожелтело около 1/4—3/4 площади, фотосинтез падает, а дыхание остается в среднем на одном уровне.

В стеблях картофеля при высоких температурах и низком освещении дыхание протекает неактивно и на балансе всего куста существенно не отражается, причем в темноте оно идет слабее, чем у листьев, и к старости снижается еще заметнее. В интенсивности дыхания целых растений различных сортов картофеля существенных различий не установлено.

Результаты опытов Нечаса и Зруста [109] показали, что культурные растения картофеля, по-видимому, имеют лишь одну достаточно развитую систему регулирования транспирационного расхода воды — устьичную. Это значит, что при падении

транспирации ухудшается обмен остальных газов, в том числе и CO₂ для фотосинтеза. При достаточном обеспечении водой устьица у растений картофеля постоянно открыты.

Разница в интенсивности транспирации по сортам невелика, однако даже эти незначительные различия при пересчете на посевные площади культуры в тех областях, где почвы в течение вегетации недостаточно увлажнены, имеют большое значение для получения оптимальных урожаев.

Изучение процессов транспорта ассимилятов показало, что лишь определенная часть углеводов, образованных в листьях в течение дня, переходит в подземные органы. Однако чрезмерное накопление углеводов, являющихся осмотически активными веществами, может быть вредоносным для клеток листьев. Поэтому количество углеводов, не нужное непосредственно для формирования зеленой массы, растение в течение дня переводит в крахмал и временно накапливает в листьях и стеблях. В результате равновесие реакций смещается, и фотосинтез может продолжаться. Ночью, когда углеводы не образуются, крахмал вновь переходит в сахар, который в первую очередь транспортируется в клубни, где в лейкопластах (амилопластах) трансформируется в запасной крахмал. Кроме того, существует переходный крахмал, который образуется из сахаров лишь временно, по пути от листьев к клубням или ближе к конусам нарастания.

В начале роста в клубнях накапливаются продукты ассимиляции в основном с низкой молекулярной массой (например, сахара, амиды). В этот период содержание сахаров, белков, минеральных веществ и алкалоидов преобладает над количеством крахмала. По мере роста растений отток ассимилятов в клубни постепенно замедляется, количество крахмала возрастает, крахмальные зерна увеличиваются в объеме, содержание сахаров снижается с 5 до 2 % в сухом веществе; также падает содержание белков, амидов и соланина.

Количество отдельных сахаров в клубнях чехословацких сортов картофеля колеблется в следующих пределах: сахароза — 0,09—0,25 %, глюкоза — 0,02—0,2, фруктоза — 0,11—0,4 % сырой массы. На содержание углеводов существенно влияют возраст клубней, условия вегетации и температура хранения.

В тканях картофеля присутствует группа стероидных гликоалкалоидов, из которой 95 % приходится на α -соланин и α -хаконин.

Помимо стимулирующего и биологического воздействий, гликоалкалоиды обладают фитонцидным эффектом, который проявляется фунгистатически; кроме того, доказано их фунгицидное и бактерицидное действие.

Растения картофеля содержат определенные количества ростовых веществ — ауксинов, гиббереллинов, цитокининов и ингибиторов роста типа абсцизовой кислоты и полифенолов. Зависимости между наличием морфорегуляторов и ростом, развити-

ем и всеми другими процессами, протекающими в течение вегетации в растении картофеля, доказаны многими работами [141].

Рост и развитие картофеля

Процессы роста. В онтогенезе картофеля можно выделить период формирования продуцирующих органов (в основном листьев), которые вырабатывают вещества для постройки транспортирующих органов (стеблей и корней). Формированием последних создаются предпосылки для образования органов накопления — клубней, представляющих собой хозяйственный урожай. Формирование биомассы всего растения в начале вегетации протекает относительно медленно, в течение 20—25 дней после появления всходов. Затем, примерно с фазы образования бутонов, начинается интенсивный прирост биомассы, который продолжается до конца цветения и у раннеспелых сортов происходит в период между 24-м и 60-м, у среднеспелых — между 24-м и 76-м и позднеспелых — между 25-м и 85-м днем после появления всходов. Далее развитие биомассы ослабевает. Максимальная листовая поверхность у ранне- и среднеспелых сортов развивается к первой половине июля, у позднеспелых — до первой половины августа, причем на активность этого процесса существенно влияют метеорологические условия, агротехника и генотип (рис. 105).

До появления всходов биомасса нового растения образуется за счет маточного клубня. В дальнейшем растение само продуцирует органическое вещество, которое у ранне- и среднеспелых сортов на 80—90 %, а у позднеспелых на 63—92 % расходуется

на формирование надземной части растения. В ней преобладает масса листовых пластинок (у раннеспелых сортов — 45—58 %, у среднеспелых — 60 и позднеспелых — 55 % общего количества), а биомасса стеблей составляет 20—30 %. Подземная часть растения в начале роста и развития представлена главным образом корнями, а затем — столонами, биомасса которых в течение вегетации постепенно уменьшается. Клубнеобразование начинается приблизительно через 24 дня после появления всходов. Их биомасса постоянно

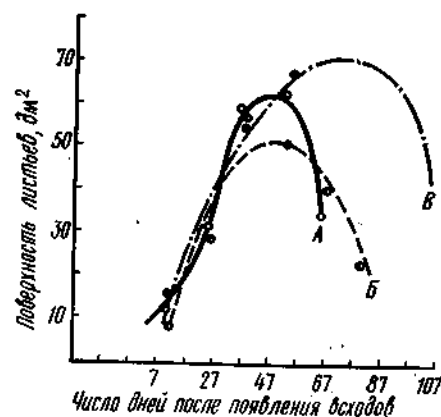


Рис. 105. Динамика образования листовой поверхности у сортов с разным вегетационным периодом [по 73]:

А — Гера; Б — Изера; В — Бланик.

растет, в период созревания она составляла: у сортов Гера — 70—75 %, Изера — 75—82 и Бланик — 57—71 % от общей биомассы. Следовательно, расход образованной растением биомассы на формирование хозяйственного урожая зависит от сортовых особенностей.

Длина вегетационного периода сорта — это важный фактор в динамике нарастания биомассы, которая зависит от величины листовой поверхности в период ее максимального роста. Позднеспелые сорта имеют хорошие предпосылки для создания высокого урожая биомассы, однако они не всегда реализуются на формирование хозяйственного урожая. Обычно это зависит от периода, в течение которого листовой аппарат сохраняет активность, т. е. от длины вегетационного периода данного сорта и типа его куста. По мере развития у растений стеблевого типа начинает преобладать масса стеблей, у растений листового типа — масса листовых пластинок. Сформированная растением биомасса используется на клубнеобразование. Ее распределение зависит в основном от генетических особенностей, типа куста и длины вегетационного периода сорта. Большое значение имеет расход биомассы на построение куста оптимальной структуры, однако этот вопрос требует дальнейших исследований и уточнений.

Определяя скорость роста биомассы отдельных органов по отношению к росту биомассы целого растения, Ройбер и Энгель [145] использовали аллометрическую зависимость. Это позволило выявить изменения в росте в виде изгибов на полученных кривых (рис. 106). Изгибы отражают все периоды, в течение которых происходят изменения в метаболизме растения при формировании новых органов, и являются теоретическими предпосылками для определения следующих фаз роста:

- 0 — всходы (от посадки до появления всходов);
- 1А — всходы — начало образования столонов;
- 1В — образование столонов — начало клубнеобразования;
- 2 — образование клубней (от начала клубнеобразования до начала цветения);
- 3 — цветение (от начала до конца цветения);
- 4 — созревание (от конца цветения до полного созревания плодов);
- 5 — спелость плодов и полное отмирание ботвы.

Указанным фазам соответствует следующее:

- 0 — рост проростков и корневой системы, появление первых листьев на поверхности почвы;
- 1А — рост листьев, стеблей, корней (40—60 % от массы ботвы), начало образования столонов;
- 1В — рост всех органов и начало клубнеобразования (20—25 дней после появления всходов), начало образования бутонов;
- 2 — интенсивный рост ботвы, корней, которые достигают глубины 20—30, иногда 130 см, клубней, начало цветения;
- 3 — максимальное образование биомассы надземной части, интенсивный рост клубней и замедленный — корней;

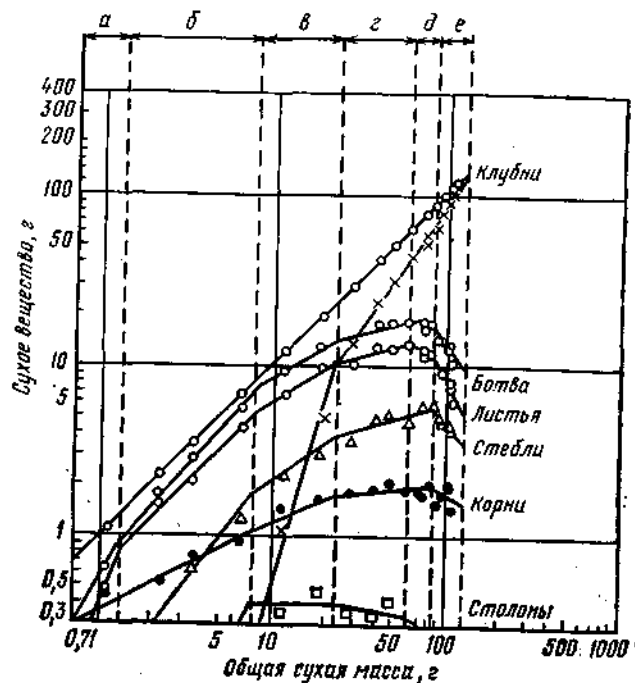


Рис. 106. Модель накопления сухого вещества в растении картофеля [по 145]:

а — всходы; б — начало развития; в — начало клубнеобразования; г — цветение; д — созревание; е — старение.

4 — уменьшение массы надземной части и корней, увеличение массы клубней (за день ранне- и среднеспелые сорта образуют до 700 кг/га клубней, среднепоздние и позднеспелые — до 300—500 кг/га);

5 — масса клубней достигает у сортов селекции ЧССР 63—79 % биомассы всего растения.

Фазы роста служат важными показателями развития культуры, и в соответствии с их прохождением применяют различные агротехнические мероприятия.

Ройбер и Энгель установили, что при нормальных условиях вегетации относительный рост различных сортов в сопоставимые сроки протекает примерно одинаково. Они отнесли показатели накопления сухого вещества и времени к 100 % и получили кривые для построения модели прироста сухого вещества в растении картофеля (рис. 107).

В зависимости от генотипа и реакции на агроэкологические условия различают три типа кривых прироста сухого вещества: I — прирост массы прямо пропорционален времени (продуктивность одинакова);

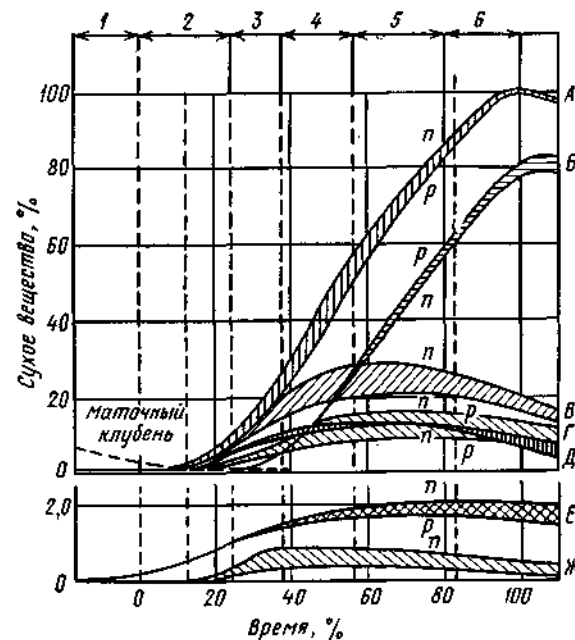


Рис. 107. Модель накопления сухого вещества у раннеспелых (р) и позднеспелых (п) сортов [по 145]:

1 — всходы; 2 — начало развития; 3 — начало клубнеобразования; 4 — цветение; 5 — созревание; 6 — старение; А — общее сухое вещество; Б — клубни; В — ботва; Г — стебли; Д — листья; Е — корни; Ж — столоны.

II — одинаковое количество сухого вещества накапливается в течение разного времени (увеличение продуктивности за более короткий период);

III — за одно и то же время накапливается разное количество массы сухого вещества (чем больше массы, тем выше продуктивность).

Результаты приведенных и некоторых других [212] опытов показали, что для получения высокого хозяйственного урожая картофеля решающее значение имеют:

- скорость, с которой формируется ассимиляционный аппарат;
- величина активной листовой поверхности;
- продуктивность листьев;
- продолжительность функционирования листьев;
- длительность периода существования оптимально развернутой листовой поверхности;
- относительная скорость роста запасующих органов;
- оптимальное распределение образованных ассимилятов (для процессов накопления урожая и формирования запасующих органов).

Однако мнения о том, какой из приведенных факторов развития, морфологии и физиологии обмена веществ играет решающую роль, различны. Одни исследователи [35, 145] подчеркивают доминирующее значение листьев, другие — скорости клубнеобразования. Последние обращают внимание на тот факт, что, за исключением начальных фаз развития, скорость роста клубней в течение всей вегетации носит линейный характер, причем даже тогда, когда снижаются ФАР и площадь листовой поверхности.

Приведенные выше разногласия по поводу роли отдельных факторов в процессе формирования урожаев можно согласовать, учитывая, что все они оказывают влияние не разрозненно, а находятся во взаимодействии друг с другом. Такого мнения придерживаются и авторы данной главы; поэтому факторы, принимающие участие в создании высокого урожая картофеля, приведены без учета их значимости.

Процессы репродукции. Картофель размножается генеративным и вегетативным путем. Основное препятствие в использовании семян для размножения картофеля на практике — это высокая гетерозисность потомства (даже потомства самоопылений) и большие затраты ручного труда при таком способе возделывания [68]. В картофелеводстве основную роль играет вегетативное размножение, несмотря на значительные расходы энергии, связанные с получением и хранением посадочного материала. Для вегетативного размножения используют клубни или их части, но при интенсивном размножении можно применять также ростки, части стеблей, а для оздоровления селекционного материала — даже меристематические ткани.

При генеративном размножении из семени развивается новое растение, тогда как при вегетативном в потомстве продолжается жизнь старого материнского растения, чьи свойства оно приобретает; мутации возникают лишь в исключительных случаях. Сорта культурного картофеля — это многолетние растения, возраст которых передается с клубнями, составляющими клон, т. е. вегетативно размноженное потомство одного растения. В данном случае речь идет о большом цикле размножения. Кроме того, в онтогенезе ежегодно образуются новые клубни, которые представляют собой органы вегетативного размножения однолетнего периода (малый цикл размножения).

Процессы развития. Генеративное размножение картофеля — это развитие растения от семени до семени, а процессы развития вегетативно размноженных растений — этапы, через которые должен пройти клубень для того, чтобы прорасти и сформировать новое растение с новыми клубнями.

После уборки клубень проходит стадию покоя, в течение которой не прорастает даже при благоприятных условиях (18 °C и 90 % влажности воздуха). Длительность этого периода у каждого генотипа зависит от соотношения ингибиторов и стимуляторов роста, в котором преобладают первые. Со временем уро-

вень ингибиторов в клубне снижается, и когда количество ростовых веществ станет выше концентрации ингибиторов, клубень приобретает способность к прорастанию. Стадия покоя длится от прекращения роста клеток и до появления признаков прорастания. На эндогенную стадию покоя низкая температура хранения клубней не влияет [9], но она препятствует прорастанию экзогенно — торможением процессов роста. Теплая погода в фазу созревания сокращает стадию покоя, тогда как преждевременная уборка удлиняет ее. В течение периода покоя происходит также заживление ран — образование пробкового слоя на поврежденных участках клубня. Этот процесс протекает более интенсивно при 15—16 °C. После заживления ран (в течение периода покоя) температура в складских помещениях должна быть снижена до 2,5—4 °C, в этих условиях клубни не прорастают.

После окончания стадии покоя при температуре 5—6 °C (оптимум 18—24 °C) клубень начинает прорастать. Ростки появляются из глазков, причем первый росток ингибирует рост остальных. Это явление называется апикальным доминированием и затухает при удалении первого ростка, хранении клубней при температуре ниже 5 °C и физиологическом старении посевного материала.

Мадек и Перенек [96] установили, что росток развивается как нормальное растение: в I фазе очень медленно, во II быстро достигает максимума, в III фазе рост угасает и, достигнув стадии инкубации (см. ниже), доходит до нуля. При оптимальных условиях прорастания клубень дает лишь один росток. Хранение клубней в течение нескольких месяцев при 2—4 °C позволяет удерживать ростки в латентном состоянии, если же затем клубни подвергнуть воздействию более высоких температур, все

глазки начинают быстро прорастать. При наличии достаточного количества запасных веществ и влажности маточного клубня росток в зависимости от условий среды (длина светового дня и температура) и фазы развития может обеспечить размножение цветением (рис. 108) или образованием клубней (рис. 109). Под инкубацией Мадек и Перенек [96] понимают промежуток времени между нача-



Рис. 108. Цветение на маточном клубне.

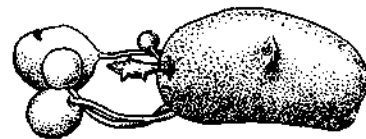


Рис. 109. Образование деток на маточном клубне [по Новаку и Юзле, 1955].

лом прорастания и началом клубнеобразования. Это сортоспецифичный необратимый процесс, который протекает независимо от прорастания при оптимальных температурах 15,2—18,7°C. Чем раньше маточные клубни пройдут период инкубации, тем раньше начинается образование клубней нового урожая.

Клубнеобразование связано с дифференциацией столонов, состоит из трех этапов (начало, рост клубней и созревание) и находится под влиянием не только генетических, но и всех факторов вегетации, включая короткодневный фотопериодизм и низкие температуры. Эти факторы благоприятствуют началу образования клубней, но отрицательно сказываются на их росте. Начало клубнеобразования связано с ограничением роста надземной части растения, и можно предположить, что в этих процессах принимают участие вещества типа морфорегуляторов. Исследователи изучали различные соединения, применение которых могло способствовать ускорению начала клубнеобразования, торможению роста надземной части и, следовательно, удлинению периода роста клубней и получению более высоких урожаев. Однако опыты дали и положительные, и отрицательные результаты. Например, при обработке растений картофеля препаратом В 995 образование сухого вещества задерживалось на две недели, увеличивалось число клубней, но в конце вегетации существенных отклонений от необработанного контроля обнаружить не удалось. Подавление роста надземной части сопровождалось увеличением содержания сухого вещества в некоторых органах растения; в более поздние сроки вегетации масса сухого вещества уменьшилась, но в корнях осталась без изменений. Следовательно, препарат оказывал определенное влияние на рост и накопление сухого вещества, но не на повышение урожая. По данным Поппра, обработки парами и водным раствором 0,05 %-ного этрела приводили к приросту числа клубней, но не сказались на урожае. Опрыскивание молодых посадок картофеля этрелом на определенный срок приостановило рост вегетативной массы, удлинило период вегетации, повысило число клубней, но их урожай не возростал. При опрыскивании посадок 0,025 %-ным раствором этрела в середине августа (начало созревания) клубни к уборке были более зрелыми, хотя и мелкими, и имели более прочную кожуру, а урожай оказался выше, чем в контрольном варианте. Изучение возможностей применения эндогенных фитогормонов на картофеле позволит в будущем регулировать рост и процессы клубнеобразования в интересах человека.

Физиологический возраст характеризует физиологическое и биохимическое состояние клубней. Он имеет решающее значение в продуктивности растений, формируется в период его развития и завершается более быстрыми темпами при повышенных температурах [141]. Физиологическое состояние клубней определяет не только прорастание и скорость развития ростка, но также рост и продуктивность самого растения. Чем длиннее период

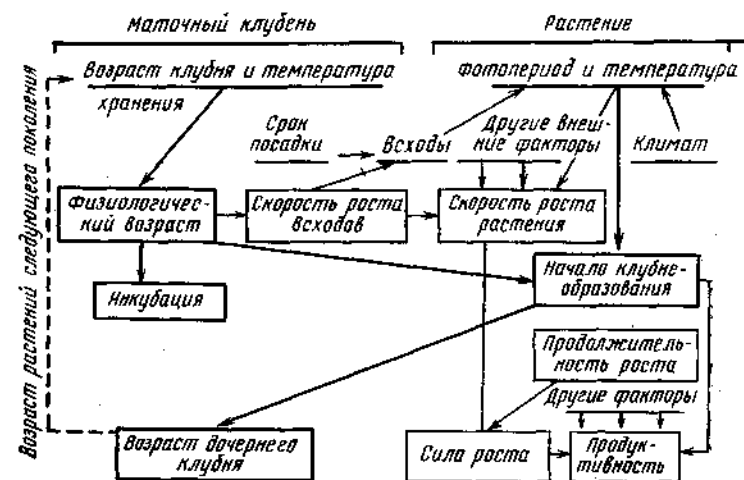


Рис. 110. Схема взаимодействия основных экзогенных и эндогенных факторов при вегетативном размножении картофеля [по 96].

инкубации, тем меньше потенциал роста листьев после высадки клубней. При этом снижается скорость образования биомассы, но ускоряется начало клубнеобразования. С другой стороны, посадочный материал с низкой степенью инкубации дает больше урожай, но в более поздние сроки.

При хранении посадочного материала при 10—15°C позднеспелые сорта можно использовать для получения ранних урожаев. Начало клубнеобразования тесно связано с критической температурой, более низкой для позднеспелых и более высокой для средне- и раннеспелых сортов. В связи с этим ранне- и среднеспелые сорта можно сажать в поздние сроки, не нарушая этим процессы клубнеобразования. Максимальный эффект от инкубации приводит к израстанию (образованию на ростке клубней-деток), причем этому содействуют низкая температура почвы, повышенная влажность и сортовая предрасположенность. У сортов, характеризующихся поздним прорастанием или медленной инкубацией, израстание происходит редко.

Схематическое изображение зависимостей между основными экзогенными и эндогенными факторами в цикле вегетативного размножения приведено на рисунке 110.

РЕГУЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССА ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ

Подбор генотипа

Интенсификация растениеводства выдвигает свои требования к генетическим основам производства, роль которых существенно возросла. Одновременно значительно повысились и тре-

бования к ним со стороны как производителя, так и потребителя. Для получения высоких и стабильных урожаев необходимо сорта с определенной фотосинтетически активной и одновременно транспирационно малоактивной листовой поверхностью. При соответствующей длине вегетационного периода они должны использовать данные почвенно-климатические условия для формирования высококачественного хозяйственного урожая быть пригодными для возделывания в условиях широкой механизации, обладать хорошей лежкостью.

Рассматривая динамику прироста биомассы целого растения различных сортов картофеля, можно наблюдать интенсивный рост ботвы независимо от длительности вегетационного периода. В период от посадки до появления всходов на рост растений в большей мере влияют температура, содержание в почве влаги, воздуха и состояние ростков, чем сортовые особенности. Удаление проростков и низкие температуры при хранении картофеля задерживают появление всходов и начало клубнеобразования. Продолжительность интенсивного роста биомассы зависит от длины вегетационного периода сорта. Динамика роста фотосинтетического аппарата в отдельные годы сильно колеблется в зависимости от метеорологических условий — осадков и температуры. В условиях ЧССР ранне- и среднеспелые сорта формировали максимальную листовую поверхность за более короткий промежуток времени, чем позднеспелые сорта, а разница в прохождении фаз роста в течение онтогенеза проявлялась постепенно в зависимости от скороспелости сортов. В фазе бутонов различий между ранне- и позднеспелыми сортами практически не было, но в фазе созревания разница составила 41 день. Длина вегетационного периода имеет важное значение как для формирования биомассы, так и для технологии возделывания. Позднеспелые сорта могут формировать значительную биомассу, однако их возделывание технологически осложнено в связи с поздней уборкой, при которой низкие температуры отрицательно сказываются на качестве клубней (механические повреждения). Для получения высоких урожаев основное значение имеют сорта с высокой эффективностью ассимиляции и максимально длинным периодом клубнеобразования (от его начала до созревания клубней) в зависимости от продолжительности вегетационного периода.

В начале вегетации биомасса расходуется на создание листовой поверхности и ее распределение обусловлено генотипом и длиной вегетационного периода. Например, в опытах Грушки и Пфлуга позднеспелый сорт стеблевого типа имел коэффициент хозяйственного урожая 0,63, среднеспелый сорт листового типа — 0,79 и раннеспелый сорт переходного типа — 0,74 (см. табл. 85). Изучение структуры растений в 10-сантиметровых ярусах показало, что кусты стеблевого типа имеют большее число ярусов, компактнее, чем растения листового типа. Последние формируют листовую поверхность нижних ярусов относительно

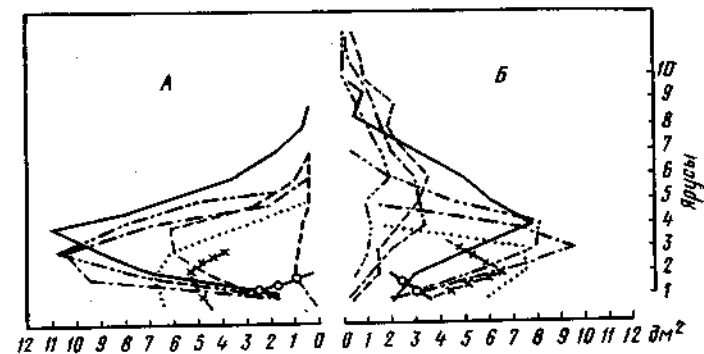


Рис. 111. Распределение листовой поверхности у сортов картофеля разного типа [по Грушке и Пфлугу, 1974]:

А — Изера (листовой тип куста); Б — Искра (стеблевого типа куста).

быстро, однако листья перекрывают друг друга и куст пропускает меньше света (рис. 111).

Генотип существенно отражается на всех показателях роста, которые по результатам многочисленных исследований зависят также от метеорологических условий года.

Влияние агроэкологических факторов

Предпосевное проращивание посадочного материала, по данным Бургхаузена [21], способствует более быстрому появлению всходов, но отодвигает начало цветения на три дня. Однако в связи с ранним появлением всходов цветение начинается в более ранние календарные сроки, чем у растений, клубни которых не подвергались предпосадочной обработке. Следовательно, подготовка посевного материала не сокращает основные фазы роста, а лишь сдвигает их. Повышение урожаев при этом происходит за счет ускорения начала клубнеобразования и нарастания массы клубней в течение более длительного периода времени. Чем больше биологическая подготовка посадочного материала ускорит развитие, тем раньше начинает формироваться органическое вещество клубней. Однако это ускорение, проявляющееся лишь в ранних фазах вегетации, позднее может сравняться с развитием клубней, рост которых в начальные периоды шел медленно. В таком случае урожай картофеля без предпосадочной обработки оказывается равным, а иногда и превышает урожай посадок с интенсивно подготовленными клубнями.

При ранних сроках посадки период клубнеобразования удлинняется примерно на 9—16 дней, в результате повышается урожай клубней и содержание в них крахмала. В загущенных посадках ускоряются рост и развитие ботвы, что также способствует более раннему клубнеобразованию и созреванию. Общий

вегетационный период у сорта Красава при междурядьях 75 см на 3,5 дня длиннее, чем при междурядьях 62,5 см, и при расстоянии между растениями в рядке 40 см — на 5—10 дней длиннее, чем при 20 см [65].

Положительное влияние на развитие листовой поверхности и урожай клубней оказывает внесение азота (табл. 88). Фор-

88. Влияние азотных удобрений на ИЛП, фотосинтетический потенциал посева и урожай картофеля [по 69]

Сорт	Вариант опыта	ИЛП		ФПП, $\text{дм}^2/\text{растение}$	
		1968 г.	1969 г.	1968 г.	1969 г.
Гера	Без удобрений	1,4	1,4	1427,7	1210,4
	N_{100} перед посадкой	2,3	2,0	2207,3	1773,5
	N_{50} перед посадкой+	2,3	1,8	2276,0	1684,4
	$+N_{50}$ по всходам				
Изера	Без удобрений	1,6	1,5	1605,8	1597,3
	N_{100} перед посадкой	2,3	2,8	2126,9	2444,3
	N_{50} перед посадкой+	2,8	2,4	2663,3	2288,8
	$+N_{50}$ по всходам				
Бланик	Без удобрений	2,2	2,1	2315,7	2753,2
	N_{100} перед посадкой	3,2	2,2	3444,4	3901,4
	N_{50} перед посадкой+	3,5	2,3	3577,2	4006,9
	$+N_{50}$ по всходам				

Продолжение

Сорт	Вариант опыта	Урожай, т/га		До стоверная разница
		1968 г.	1969 г.	
Гера	Без удобрений	21,26	13,73	1968 г.—9,41
	N_{100} перед посадкой	33,46	19,35	
	N_{50} перед посадкой+	33,09	17,13	
	$+N_{50}$ по всходам			
Изера	Без удобрений	24,41	23,46	
	N_{100} перед посадкой	33,46	25,54	
	N_{50} перед посадкой+	33,20	23,98	
	$+N_{50}$ по всходам			
Бланик	Без удобрений	26,64	19,67	1968 г.—10,34 1969 г.—43,52
	N_{100} перед посадкой	34,72	28,19	
	N_{50} перед посадкой+	36,59	28,00	
	$+N_{50}$ по всходам			

мирование надземной биомассы при различных сроках внесения азота графически изображено на рисунке 112.

Существенное значение для развития всех показателей роста растений имеет способ посева. В разреженных посадках все показатели при пересчете на растение выше, чем в загущенных,

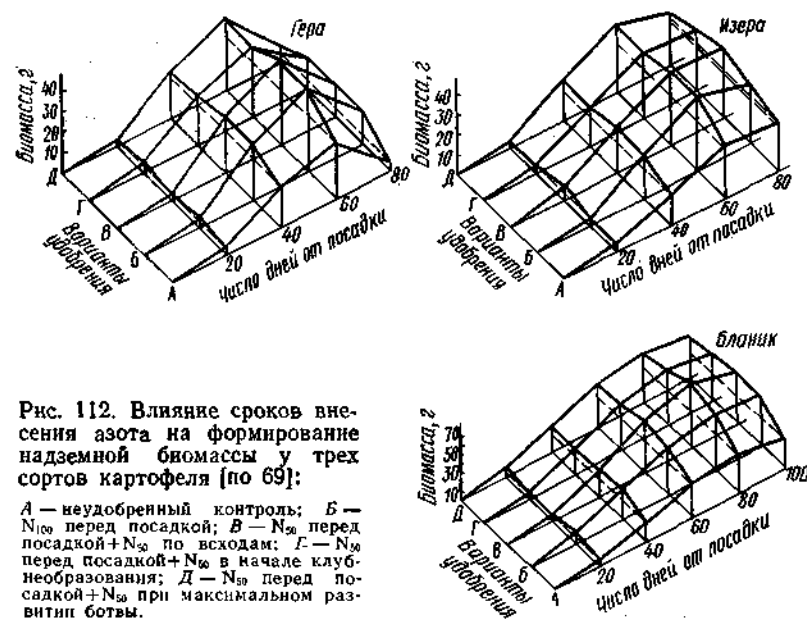


Рис. 112. Влияние сроков внесения азота на формирование надземной биомассы у трех сортов картофеля [по 69]:

А — неудобренный контроль; Б — N_{100} перед посадкой; В — N_{50} перед посадкой+ N_{50} по всходам; Г — N_{50} перед посадкой+ N_{50} в начале клубнеобразования; Д — N_{50} перед посадкой+ N_{50} при максимальном развитии ботвы.

однако пересчет их на единицу площади дает обратную картину (табл. 89).

В условиях опыта индекс листовой поверхности снижался более медленно при низкой густоте стояния растений. Между фотосинтетическим потенциалом и урожаем биомассы была

89. Характеристика роста сорта Красава при различных площадях питания [по 70]

Показатель	Площадь питания, см			
	62,5×20	62,5×40	75,0×20	75,0×40
Число растений на 1 м ²	8,0	4,0	6,6	3,3
ИЛП	2,13	1,85	1,86	1,75
Общая площадь листьев на растении, дм^2	1283,0	2238,0	1380,0	2153,0
Общая площадь листьев в посадках, $\text{дм}^2/\text{м}^2$	10262,0	8941,1	9208,0	7934,0
Продуктивность посадок, $\text{г}/\text{м}^2$ в сут-ки	14,22	12,32	14,88	11,21
Продуктивность клубней, $\text{г}/\text{м}^2$ в сут-ки	10,29	7,24	10,64	6,54
Чистая продуктивность фотосинтеза (в среднем), $\text{г}/\text{дм}^2$ в сутки	0,067	0,069	0,067	0,071
Общая биомасса растений, г	4340,0	7410,0	4821,0	7344,0
Общая биомасса посадок, $\text{г}/\text{м}^2$	34720,0	29974,0	32158,0	27051,0

установлена достоверная положительная корреляция ($r=0,889$) которая в данном случае подчеркивает роль загущенных посадок, где ботва созревает быстрее. Определенная зависимость прироста биомассы от размера листовой поверхности была установлена лишь в периоды максимального роста ботвы и клубней. Чистая продуктивность фотосинтеза в загущенных посадках возросла в начале вегетации, однако позднее была отмечена иная закономерность: при большей площади питания растения получают больше света, в результате средние показатели чистой продуктивности ассимиляции за вегетацию в таких посадках несколько возрастают.

Продолжительность роста зависела как от сорта, так и от метеорологических условий года. При выпадении малого количества осадков за вегетационный период фазы развития протекали более ускоренными темпами, чем в годы с обильными осадками. По данным Нечаса [108], при влажности почвы 25 % ППВ в течение всей вегетации развитие растений тормозится, тогда как при 80 % ППВ фазы роста и развития протекают наиболее интенсивно. На фазы роста существенное влияние оказывает фотопериод.

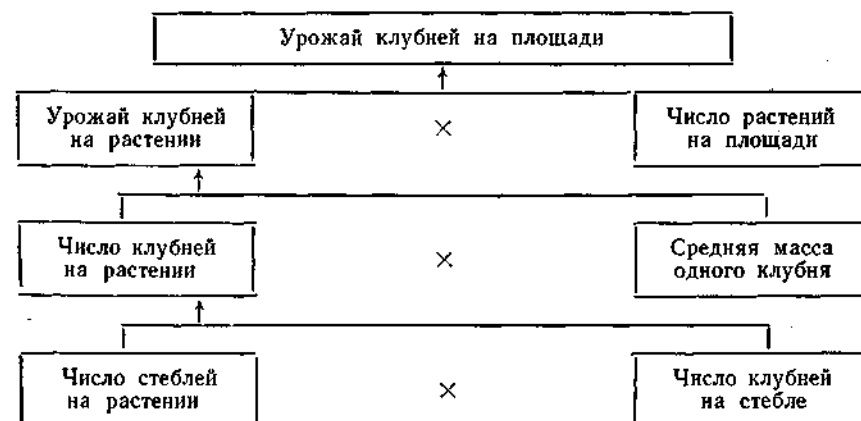
Динамика развития основных компонентов продуктивности

По мнению Айвинса [77], для получения высоких и стабильных урожаев необходимы такие мероприятия, которые обеспечивают высокую фотосинтетическую активность и благоприятно воздействуют на все основные компоненты продуктивности растения. Систематические исследования компонентов начали проводить относительно недавно. Штрикер [170] разработал структуру урожая клубней на одно растение, за основу которой было принято число основных стеблей [186].

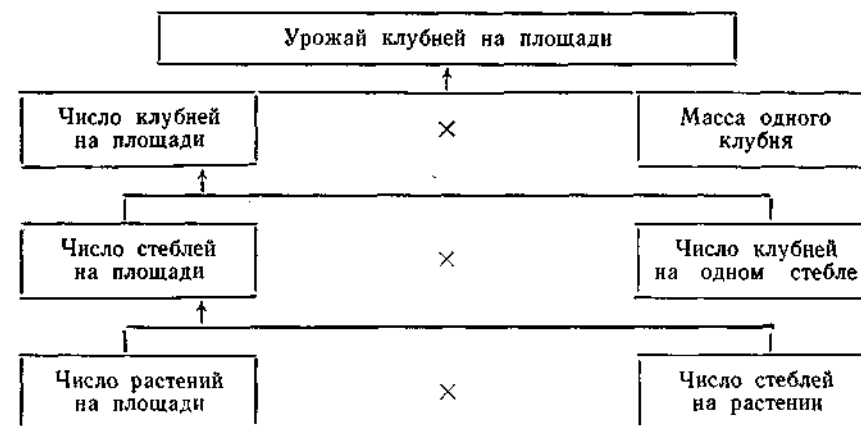
Некоторые ученые [70], изучавшие зависимости между отдельными компонентами продуктивности, пришли к заключению, что число клубней зависит от числа стеблей. Хагман [50] показал взаимосвязь между урожаем и числом клубней, числом клубней и стеблей, числом стеблей и ростков. Грушка и Пфлуг нашли положительную корреляцию между числом клубней и их массой и отрицательную между числом клубней и массой одного клубня. По их мнению, показатели идеотипа картофеля должны быть следующими: 5—7 стеблей и 12—14 клубней среднего размера, массой свыше 65 г на один куст. При этом соотносили структуру урожая с площадью посадки, тогда как Штрикер [170] рассчитывал ее по одному кусту.

Компоненты продуктивности формируются постепенно в течение онтогенеза растений. Первый компонент — это число растений на данной площади, которое зависит от нормы посадки клубней и от их всхожести. Из клубня в зависимости от его физиологического состояния и регуляции апикального домини-

рования вырастает определенное число главных и боковых стеблей. На подземных частях стеблей развиваются столоны, а на их концах — клубни. В процессе вегетации происходит определенная редукция числа клубней, лишь конечный показатель и масса определяют величину урожая. Изучение структуры урожая показало тесную корреляцию между урожаем клубней и компонентами продуктивности, в первую очередь массой клубней, которая, в свою очередь, зависит от листовой поверхности. Индивидуальная структура урожая на единице площади определяется числом клубней на растении (которое зависит от числа стеблей в кусте и числа клубней на одном стебле), средней массой одного клубня и числом растений на площади.



Структура хозяйственного урожая с экологической точки зрения определяется следующими показателями [41]:



Сорта картофеля могут иметь различную структуру урожая, но одинаковую продуктивность (табл. 90)

90. Структура урожая различных сортов картофеля (в среднем за три года) [по 73]

Сорт	Число главных стеблей на растение	Число клубней на стебель	Число клубней на растение	Средняя масса клубня, г	Масса клубней на растение, г
Ресы	4,44	3,17	13,00	60,56	757,8
Дарья	8,27	1,97	18,71	41,33	727,4
Гера	9,06	1,43	12,55	61,30	759,5
Радка	6,77	2,73	18,49	48,89	880,3
Рената	5,40	2,05	11,39	74,55	837,9
Бланик	7,28	1,75	13,43	64,24	823,6

Сорта стеблевого типа характеризуются большим числом стеблей, меньшими числом и массой клубней на растение, но более высокой массой одного клубня в сравнении с сортами листового типа (рис. 113).

Для более точного изучения процесса формирования урожая необходимо знать коррелятивные зависимости между отдельными компонентами продуктивности (табл. 91). В целом можно сказать, что масса клубней одного растения существенно зависит от их числа на этом растении ($r=0,33-0,71$); число клубней на растении, а в отдельные годы даже их масса — от числа стеблей ($r=0,23-0,79$), хотя в некоторых случаях данная зависимость не была подтверждена. Между числом клубней на растение и средней массой одного клубня корреляция всегда отрицательна ($r=-0,39-0,57$).

Интересную методику при изучении зависимости урожая от числа стеблей применил Коллинз [22], использовавший кусты

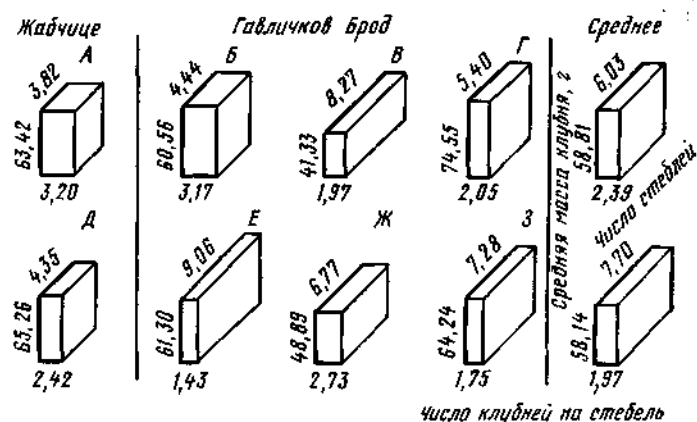


Рис. 113. Структура урожая сортов картофеля с различным типом куста и средние величины массы клубней, числа стеблей и числа клубней на стебель:

А — Изера; Б — Ресы; В — Дарья; Г — Рената; Д — Искра; Е — Гера; Ж — Радка; З — Бланик.

91. Сводная таблица зависимостей между компонентами продуктивности картофеля (по данным разных авторов)

Авторы	Число ростков		Число стеблей на растение			Число клубней на растение	
	число стеблей	число клубней	число клубней на растение	масса клубней на растение	средняя масса клубня	масса клубней на растение	средняя масса клубня
Грушка, Хлоупек, 1973	+	+	+	+	+	+	н
Хагман, 1973	+	+	+	н	н	+	н
Грушка, Пфлуг, 1974	н	н	+	+	В зависимости от сорта	+	—
Грушка, Пфлуг, 1975	н	н	+	+	0	+	—

* В начале вегетации достоверная положительная зависимость, затем недостоверная.

** В начале вегетации положительная, в конце отрицательная.

Примечание. (+) — зависимость положительная, (—) — отрицательная, 0 — отсутствует, н — не устанавливалась.

картофеля с одним, двумя и четырьмя стеблями. Опыты показали, что урожай клубней в отдельных вариантах возрастал по мере увеличения числа стеблей в кусте.

Обобщив приведенные данные, можно сделать следующий вывод: для получения высокого урожая наиболее целесообразны сорта с большим числом стеблей и меньшим числом клубней на куст, однако клубни должны быть достаточно крупными. Следует отметить, что размер клубней зависит от конкуренции между стеблями одного куста, однако этот вопрос еще недостаточно изучен.

Влияние различных факторов на отдельные компоненты продуктивности приведено в сводной таблице 92.

Число растений на единице площади — это решающий компонент продуктивности, хотя в последнее время большое значение придают числу стеблей [186]. Число растений зависит от густоты стояния в посадках, которая, в свою очередь, определяется качеством и величиной семенных клубней, почвенно-климатическими условиями, уровнем агротехники, внесением удобрений и проведением защитных обработок. Между числом кустов и хозяйственным урожаем установлена достоверная зависимость $r=0,32-0,58$ при коэффициенте регрессии $b=0,231$. Эти данные говорят о том, что при увеличении числа кустов на гектаре на 1000 урожай клубней возрастает на 231 кг/га. По данным Бремнера и соавт., доведение густоты стояния до 87 500 кустов на 1 га сопровождалось постоянным приростом урожая. Авторы главы, увеличивая густоту стояния растений на 1 га от 33 тыс. до 80 тыс., получили максимальный урожай картофеля

92. Влияние агроэкологических факторов на основные компоненты продуктивности

Фактор	Число			Масса клубней
	растений на 1 га	глазков на клубне	стеблей	
Генотип	Экстремальная восприимчивость +	+	+	+
Посадочный материал	При высоких температурах ослабленные, плохо всходят	—	+	+
Хранение			При 7°C усиление, 5°C торможение апикального доминирования	При теплых условиях меньше клубней, в холодных больше
Размер клубня: 30 мм 60 »	—	7,4 11,4	3—4 7—10	Более высокая Более низкая
Предпосевная подготовка	Удаление поврежденных и непроросших клубней	—	Удаление одного проростка — больше стеблей	При удлинении периода клубнеобразования меньше
Протравливание	Подавление фузариоза и гнилей	—	При прорастании — меньше стеблей Без прорастания — больше	Более высокая » низкая
Посадка: сроки	—	—	Подавление ризоктонноза	Подавление болезней
	—	—	Недостаточно	Ранние — положительно, поздние — отрицательно
способы	+	—	На площади — влияет, на растении — нет или слабо	На площади и на растении
Скорость движения карбофосажаки	+	—	—	—
Ширина междурядий	—	—	—	При 75 см — возрастает
Удобрение	—	—	—	+
Обработка посевов: механическая	Повреждение клубней и растений	—	Повреждение ростков и стеблей при движении машин	Междолевая конкуренция
химическая	Неправильные дозы	—	+	Сильное
Орошение	—	—	+	+
Прополка	+	—	—	—
Болезни: всходов	+	—	+	+
ассимиляционного аппарата	—	—	Вирозы	Особенно вирозы
при хранении	Фузариоз, гниль	—	+	Фитофтороз, вирусы, бактериозы
Созревание	—	—	—	Сильное
Уборка	—	—	—	Повреждение клубней

Примечание. (+) — оказывает влияние, (—) — не оказывает влияния, (±) — оказывает влияние в зависимости от других условий.

при наибольшем числе растений. С экономической точки зрения (затраты на посадочный материал) на гектаре наиболее целесообразно иметь от 40 до 55 тыс. кустов. Для ранних сортов столовых сортов картофеля в качестве оптимального варианта можно рекомендовать 50—55 тыс. растений на 1 га, для столовых позднеспелых и технических сортов — 40—45 тыс., такой густота стояния должна быть при уборке. Поэтому основная задача агрономов заключается в ограничении влияния факторов, снижающих всхожесть картофеля. Для этого необходимы тщательный отбор, сортировка и правильное хранение посадочного материала, т. е. обеспечение его хорошего физиологического состояния. Хранение клубней при неблагоприятных влажности и температуре, их повреждение при хранении и перевозке существенно снижают всхожесть растений. Клубни, пораженные болезнями (особенно вирусными), дают слабые, нетипично окрашенные ростки, и из них никогда не вырастут крепкие растения. Бактериальные и грибные болезни, например мокрая и кольцевая гниль или фузариоз, могут развиваться как при хранении, так и на всходах. Пораженные клубни прорастают, но всходы или сразу гибнут, или плохо развиваются, и в результате снижается густота стояния растений. Посадки, имеющие менее 25 тыс. растений на 1 га, обычно дают урожай около 12 т, поэтому с согласия областного управления сельского хозяйства их лучше ликвидировать.

Подготовка посадочного материала к посеву создает возможность своевременного удаления больных, непрорастающих клубней, обеспечивает получение дружных и ранних всходов, а следовательно, своевременное развитие ассимилирующей поверхности и раннее начало клубнеобразования способствуют проведению различных агромероприятий в оптимальные сроки. Густота стояния растений регулируется шириной междурядий (62,5 и 75,0 см), которую устанавливают в зависимости от имеющихся средств механизации для повышения продуктивности труда, с тем чтобы избежать повреждений клубней при междурядных обработках и уборке. Экспериментальные данные показывают, что при ширине междурядий 62,5 и 75,0 см посадки с равным числом кустов на единице площади дают примерно одинаковые урожаи. Для равномерной высадки посадочного материала в рядке с использованием картофелесажалок большое значение имеет сортировка клубней — разделение их на фракции по величине и массе, причем для точной работы картофелесажалок клубни целесообразно разделять на две фракции: 35—45 и 45—55 мм. Равномерному распределению посадочного материала способствуют также установка агрегатов на заданную глубину посадки и соблюдение скорости их проезда по полю 5 км/ч.

Снижение числа всходов и кустов картофеля происходит довольно часто в результате неправильного применения гербицидов и механических обработок.

Число стеблей на единице площади — не менее важный компонент продуктивности. Это сортовой признак, который зависит от числа глазков на клубне и числа ростков [50], причем оба эти показателя положительно коррелируют с величиной клубня. Число стеблей определяется числом ростков и состоянием почвы, а число проростков — физиологическим состоянием посадочного материала [54]. Тусей [186] и Попп [141] считают, что этот фактор существенно обусловлен температурой хранения. Хранение при температуре выше 7°C способствует раннему выходу клубней из покоя и усилению апикального доминирования. При посадке такого посадочного материала растения быстро растут и развиваются, раньше созревают, но имеют меньше стеблей, а следовательно, и клубней, масса которых относительно высока. Высадка клубней, хранившихся в условиях более низких температур ($<5^{\circ}\text{C}$), сопровождалась ослаблением апикального доминирования, запаздыванием прорастания, роста и развития, увеличением числа стеблей и мелких клубней. Посадочный материал, складированный в более холодных условиях, имеет предпосылки для формирования повышенного числа стеблей. Увеличить число ростков и, таким образом, регулировать число стеблей можно путем удаления первого ростка, который ингибирует развитие ростков из остальных почек на клубне. Кроме того, число стеблей на единице площади зависит от числа растений. Например, 8 растений на 1 м² дают 35,9 стебля, а 4 растения — 18,2. Более густые посадки имеют более высокую суммарную листовую поверхность, которая положительно коррелирует с урожаем клубней ($r=0,889$).

Существенное влияние на число стеблей оказывает пораженность посадочных клубней различными болезнями. Например, при скручивании листьев число стеблей снижается до одного, ризоктониоз ограничивает число стеблей, вызывая повреждение проростков, мокрая гниль вызывает почернение и гибель стеблей. Поэтому необходимо знать устойчивость сортов к этим болезням и протравливать клубни перед посадкой. Отрицательное влияние на число стеблей может оказать также культивация, которая при позднем проведении (перед появлением всходов) вызывает существенное повреждение ростков.

Таким образом, регулирование числа стеблей целесообразно проводить путем оптимизации величины клубней, создания условий, положительно отражающихся на физиологическом состоянии посадочного материала, регулированием апикального доминирования, хранением картофеля в благоприятных условиях, применением эффективной агротехники, а также использованием экзогенных регуляторов роста после предварительного их изучения.

Число клубней на растении — важный компонент хозяйственного урожая, зависящий от генетической основы сорта, числа стеблей, метеорологических условий в начале клубнеобразования и от поражения болезнями и вредителями. Обычно клуб-

ни начинают формироваться через 20—25 дней после появления всходов, до цветения их число возрастает, а затем снижается до конечного. Влияние внешних факторов на число клубней приведено в таблице 92; следует, однако, отметить, что этот вопрос требует гораздо большего внимания, чем ему уделялось до настоящего времени.

Агротехнические мероприятия существенно отражаются на числе клубней. В более густых посадках (66—88 тыс. растений на 1 га) процесс клубнеобразования начинается раньше и заканчивается быстрее, но число клубней на одно растение (например, 10,2—10,9) меньше, чем в посадках с густотой стояния 33—40 тыс. растений на 1 га (13,0—13,5). В то же время число клубней на 1 м² в густых посадках (81—72) возрастает по сравнению с разреженными (52—44). Следует, однако, заметить, что увеличение числа клубней на растение при низкой густоте стояния не компенсирует число клубней на единице площади при большей плотности посадок.

Ранние сроки посадки обеспечивают более быстрое появление всходов и начало образования клубней с большим их числом на растение, чем при поздней посадке. Аналогичное влияние оказывает предпосевная обработка картофеля. Среди болезней наиболее отрицательно на число клубней действуют ризоктониоз и черная ножка. Пораженные вирусом А растения, как показывают данные Дедича, дают на 24,4 % меньше клубней по сравнению со здоровыми растениями.

Хозяйственный урожай определяется массой клубня, существенно зависящей от суммарной листовой поверхности ($r = 0,889$), на которую, в свою очередь, влияет густота посадки. Масса клубня формируется с начала его образования, и продолжительность этого периода является решающей для величины урожая. Поздние посадки сокращают на 9—16 дней период роста клубней и одновременно массу одного клубня. Например, в опытах Грушки [65] масса одного клубня снижалась на 9 г, что при наличии 32 тыс. клубней на гектаре составило 2,98 т. Быстрому началу клубнеобразования содействуют подготовка посевного материала и ранние сроки посадки. При повышенной густоте стояния оно начинается раньше, и такие посадки дают урожай выше, чем разреженные. В начале развития клубня его масса положительно коррелирует с густотой стояния, однако с начала цветения картина меняется; при меньшей густоте стояния и лучшем освещении растений масса одного клубня возрастает больше, чем в загущенных посадках. При междурядьях 75 см масса одного клубня достоверно выше, чем при 62,5 см. Внесение возрастающих доз азота вызывает снижение доли клубней размером меньше 30 мм и повышение числа клубней размером более 50 мм, оказывая достоверное положительное влияние на массу одного клубня.

Все болезни, которые сдерживают рост листовой поверхности (особенно фитофтороз и вирусы) или препятствуют оттоку

ассимилятов в клубни (бактериоз, скручивание листьев), снижают массу одного клубня. Аналогичное воздействие оказывают и вредители, в частности колорадский жук и картофельная нематода.

На рост клубней существенное влияние оказывают также межвидовая конкуренция (засоренность), воздушный и водный режимы почвы. Эти факторы, в свою очередь, зависят от способов основной обработки почвы (своевременная осенняя вспашка) и применения органических удобрений, например навоза, соломы с жидким навозом, зеленого удобрения. Важное значение имеет также весенняя предпосевная обработка почвы и культивация посадок после появления всходов.

Борьба с сорняками заключается в механической культивации картофеля в период от посадки до образования клубней, причем эффективность этого способа зависит от типа почвы, ее влажности и погодных условий. При уничтожении сорняков урожай картофеля возрастает в основном за счет двух- и даже трехкратного увеличения массы одного клубня по сравнению с простым рыхлением. Это привело к разработке химической защиты картофеля от сорняков в дополнение к механической обработке.

Современные гербициды высокоэффективны, и их применение не отражается на столовых качествах картофеля.

На массу клубней положительное влияние оказывает их физиологическая зрелость. При ранней уборке картофеля (для продажи и на семена) урожай обычно невелики, но она позволяет обеспечивать население картофелем в начале лета и получать высококачественный посадочный материал. Столовые и технические сорта картофеля целесообразно (как с точки зрения величины урожая, так и его качества) убирать при полной спелости, когда клубни накапливают максимальную массу. Запоздывание с уборкой приводит к потерям массы, связанным с расходом органических веществ на дыхание.

Кроме того, позднюю уборку обычно проводят при более низких температурах, которые отрицательно сказываются на качестве клубней.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИЗУЧЕНИЯ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ

В последние годы потенциальная продуктивность картофеля в государственных сортоиспытаниях ЧССР достигла 70 т/га (сорт Эба). Однако в условиях производства потенциал современных сортов используется лишь на 26—35 %, а передовые хозяйства получают по 35 т клубней с 1 га. Это связано с различной интенсификацией возделывания картофеля. Для ее повышения агрономы должны разработать рациональные агротехнические мероприятия и широко внедрять их на практике.

Пока производство не получит единых систем учета и управления, необходимо создать конкретные программы для каждого поля и каждого сорта и внести их в карту полей для осуществления биотехнологического контроля. Система такого контроля позволяет следить за реализацией предлагаемых мероприятий, задачей которых является создание условий максимального использования биологического потенциала сортов и ограничение действия всех факторов, отрицательно влияющих на основные компоненты продуктивности. Основы для оценки эффективности различных мероприятий будут получены путем систематической проверки их осуществления. Методические рекомендации по применению биотехнологического контроля в посадках картофеля приведены в работах Грушки и Дэннела [74].

ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

В географических условиях ЧССР сахарная свекла — одна из наиболее урожайных культур. К уровню ее продуктивности приближается лишь кормовая свекла, например сорт Рубра. Сахарная свекла служит хорошим предшественником и оказывает благоприятное влияние на интенсификацию растениеводства.

Урожайность сахарной свеклы в ЧССР повышается мало. Кроме того, она нестабильна, и это связано с длинным вегетационным периодом культуры, в течение которого могут действовать неблагоприятные факторы, особенно засуха. Тенденция роста урожайности сахарной свеклы существенно отстает от динамического развития производства зерновых культур. В сортименте зерновых происходят довольно частые изменения, в результате которых производство постоянно получает высокопродуктивные сорта, тогда как наиболее распространенным сортом сахарной свеклы в стране является Добровицка А, который был районирован в 1946 г. Однако, несмотря на то что этот сорт возделывают уже почти сорок лет и в настоящее время он занимает около 70 % посевных площадей культуры, его резервы недостаточно используются. Сравнение урожаев, полученных в госсортиспытаниях и на практике, показывает, что потенциал продуктивности сахарной свеклы в последние годы реализуется лишь на 50 % (сбор сахара) и на 60 % (урожай корнеплодов), тогда как у зерновых — на 70—80 %.

Причины низкого использования высоких потенциальных возможностей указанного сорта связаны в первую очередь со слабым внедрением прогрессивных технологий возделывания сахарной свеклы, что отражается на основном компоненте продуктивности — числе растений и на равномерности их распределения по площади, вызванной у данного многоросткового сорта высокой скученностью растений в некоторых местах.

Следующей причиной, способствующей неполному использованию высокого потенциала продуктивности сорта, являются очень высокие потери при уборке, которые вызваны недостатками в технологии возделывания, непригодностью сорта для механизированной уборки или несовершенством уборочных машин.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ

Сахарная свекла, как и некоторые другие пропашные культуры, отличается от большинства полевых культур некоторыми особенностями роста и развития.

1. Основной специфический признак — двулетний цикл развития. Для технологических целей особенное значение имеет первый год жизни, в течение которого происходит только вегетативный рост, но не качественные изменения в развитии.

2. С ранних фаз роста растения сахарной свеклы начинают создавать единственный запасующий орган, где в течение вегетации откладываются продукты фотосинтеза.

3. С типом корня как запасующего органа и с вегетативным ростом в течение первого года жизни связано отсутствие autoreгуляционной способности (которая имеется, например, у зерновых и других полевых культур) и наличие определенной способности к компенсации.

4. Содержание сухого вещества колеблется в довольно больших пределах, и между количеством сухого вещества или сахара и урожаем корнеплодов существует отрицательная зависимость.

5. Основной составной частью сухого вещества является сахар. Его закрепление в запасующем органе не так постоянно, как, например, крахмала в клубне картофеля или жира в семенах масличных культур. Растения свеклы используют сахар в случае необходимости для регенерации фотосинтетического аппарата; этот процесс у остальных полевых культур в отличие от сахарной свеклы ограничен как во времени, так и по объему.

6. Свекла в географических условиях ЧССР характеризуется высоким потенциалом продуктивности, который обусловлен длительностью процесса ее формирования (он протекает практически в течение всего вегетационного периода) и высокой удельной массой хозяйственного урожая в урожае биологическом.

7. Корнеплоды в первый год вегетации не достигают физиологической зрелости, поэтому иногда (в зависимости от условий температуры и влажности) их убирают еще в период относительно интенсивного продуктивного процесса.

Эти особенности растений сахарной свеклы необходимо учитывать при ее возделывании, а также при осуществлении биологического контроля в течение вегетации.

Фазы роста в 1-й год вегетации

В 1-й год вегетации свекла проходит несколько фаз роста. В литературе иногда встречается элементарное их разделение на листовую и корневую. В ЧССР фазы роста подробно описал Стеглик. Его классификацию взяли за основу Драковска и Шандера, выделившие с учетом требований физиологии следующие фазы роста сахарной свеклы.

1. Пробуждение семян; длительность этого периода зависит от условий влажности и температуры.

2. Прорастание; прорвав оболочку семени, из клубочка трогается в рост проросток.

3. Проросток изгибается: корешок — геоцентрически, а гипокотиль — в противоположную сторону.

4. Гипокотиль выходит на поверхность почвы; это происходит через 7—12 дней, а при неблагоприятных условиях даже через несколько недель после посева.

5. Появление всходов: гипокотиль выравнивается, семядоли выходят на поверхность почвы, раскрываются, быстро зеленеют и начинают исполнять свою важнейшую функцию в начальный период роста растений — фотосинтез.

6. Корень образует боковые корешки, сосуды первичной флоэмы и ксилемы, разделенные между собой клетками паренхиматической ткани, что вместе представляет собой центральный проводящий цилиндр корня. Появляется также конус нарастания (12—18 дней после посева).

7. Под влиянием быстрого роста центрального проводящего цилиндра лопается первичная кора корня; образуется 1—2-я пара листьев (20—25 дней после посева, в этот период проводят прорывку растений).

8. Сбрасывание первичной коры (линька корня) примерно через 30—40 дней после посева; растение имеет 6—8 листьев.

9. Корень втягивается в почву, его надземная часть сокращается примерно на 10 %; этот процесс приводит к образованию поперечных «сахарных» морщин.

10. Формирование корнеплода с типичной для сахарной свеклы формой.

11. Максимальный рост всех частей растения; масса ботвы пока не уменьшается.

12. Созревание; масса ботвы уменьшается, корнеплод достигает технологической зрелости, его масса продолжает увеличиваться, но приросты имеют тенденцию к снижению.

ДИНАМИКА ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ

Для рассмотрения вопросов динамики формирования урожая сахарной свеклы более пригодны не результаты отдельных опытов, а данные информационных бюро сахарозаводов, которые анализируют растительные пробы, отбираемые по единой методике 10 раз в течение вегетационного периода (с недельными интервалами), начиная с последней недели июля. В 1973 г. Шмит, Стеглик и Шебикова [165а] провели сравнение результатов, полученных за 40 лет (1920—1959) со средними десятилетними данными за 1962—1971 гг. Основные выводы из опубликованных ими материалов приведены в таблице 93.

Как видно из этой таблицы, все десятилетние данные по массе ботвы превышают величины, полученные в 1920—1959 гг. Первоначальная разница (в конце июля), равная 55 г, постоянно возрастает и к концу сентября достигает 138 г. Показатели отношения ботва: корнеплод и масса ботвы указывают на неполную спелость свеклы при уборке.

Динамику нарастания массы ботвы можно установить из следующего: за 1947—1956 гг. она очень мало отличалась от показателей за 1920—1959 гг. Однако в 1955—1964 гг., когда начали внедрять новую агротехнику возделывания, включая повышение уровня минерального питания, масса ботвы в первые сроки определения лишь на 10 г превышала показатель,

93. Динамика нарастания ботвы, корнеплодов и сахаристости сахарной свеклы [по 165а, выборочно]

Показатель	Годы	Сроки взятия проб				
		I	II	III	IV	V
Ботва, г	1920—1959	406	422	425	426	419
	1962—1971	461	480	497	502	504
	Разница	+55	+58	+72	+76	+85
Корнеплоды, г	1920—1959	214	254	293	336	377
	1962—1971	219	262	312	361	412
	Разница	+5	+8	+19	+25	+35
Сахаристость, %	1920—1959	12,87	13,67	14,44	14,95	15,35
	1962—1971	11,41	12,34	12,94	13,59	13,90
	Разница	-1,46	-1,33	-1,50	-1,36	-1,45
Сахар одного корнеплода	1920—1959	27,5	34,7	42,3	50,2	57,9
	1962—1971	25,0	32,3	40,4	49,1	57,3
	Разница	-2,5	-2,4	-1,9	-1,1	-0,6
Отношение ботва : корнеплоды	1920—1959	1,90	1,66	1,45	1,27	1,11
	1962—1971	2,11	1,83	1,59	1,39	1,22
	Разница	+0,21	+0,17	+0,14	+0,12	+0,11

Продолжение

Показатель	Годы	Сроки взятия проб				
		VI	VII	VIII	IX	X
Ботва, г	1920—1959	406	392	372	357	338
	1962—1971	511	502	496	488	476
	Разница	+105	+110	+124	+131	+138
Корнеплоды, г	1920—1959	409	440	465	485	503
	1962—1971	457	499	534	563	589
	Разница	+48	+59	+69	+78	+86
Сахаристость, %	1920—1959	15,93	16,44	16,93	17,33	17,65
	1962—1971	14,34	14,87	15,18	15,63	15,98
	Разница	-1,59	-1,57	-1,75	-1,70	-1,67
Сахар одного корнеплода	1920—1959	65,2	72,3	78,7	84,1	88,8
	1962—1971	65,5	74,2	81,1	88,0	94,1
	Разница	+0,3	+1,9	+2,4	+3,9	+5,3
Отношение ботва : корнеплоды	1920—1959	0,99	0,89	0,80	0,74	0,67
	1962—1971	1,12	1,01	0,93	0,87	0,81
	Разница	+0,13	+0,12	+0,13	+0,13	+0,14

полученный в среднем за 40 лет. В 1962—1971 гг. разница уже составила 55 г. В этот период в производство были уже полностью внедрены новые технологии возделывания.

Во втором изучаемом десятилетии (1955—1964 гг.) к концу августа масса ботвы была на 46 г, а в третьем (1962—1971 гг.) — на 105 г больше, чем в 1920—1959 гг. В конце сентября разница составляла 51 и 138 г.

Следовательно, более интенсивное питание способствует образованию большого листового аппарата в основном за счет массы корней. Другими словами, в современных экологических условиях происходят изменения в метаболизме растений сахарной свеклы, так как удлиняется период образования листьев. Об этом свидетельствуют следующие данные: в 1920—1959 гг. максимальное количество ботвы было определено в период между III и IV сроками взятия проб, т. е. примерно в конце первой половины августа, а в 1962—1971 гг. — лишь в начале сентября, причем снижение массы ботвы ко времени уборки протекало очень медленно. В результате этого начало периода образования корнеплода задерживается, однако масса его возрастает. О запаздывании сроков образования корнеплода можно судить по следующим данным: масса одного корнеплода в конце июля за 1955—1964 гг. была на 14 г меньше, а в 1962—1971 гг. — лишь на 5 г больше, чем в среднем за 1920—1959 гг.

В последующий период происходит быстрый рост корнеплода, который сопровождается снижением концентрации сахара в нем. Например, в 1962—1971 гг. в результате быстрого роста корнеплодов средняя их сахаристость была примерно такой же, как в среднем за 40 лет (см. табл. 93).

Продолжение роста корнеплода и замена значительного количества опавших листьев новыми сопровождаются увеличением концентрации в корнеплоде веществ неуглеводного характера, особенно вредного азота и растворимой соли, причем в большей степени, чем в предыдущих фазах. Наличие значительного количества этих веществ и более низкое содержание сахара определяют технологическую неспелость свеклы в период уборки.

При новых технологиях возделывания, когда растения довольно неравномерно распределены по площади, происходят изменения в морфологии корнеплодов (особенно у сорта Добровица А). Это можно установить измерением его длины до того места, где диаметр уменьшается, составляя примерно десятую часть максимального, и определением так называемой относительной длины, которая показывает, во сколько раз корень длиннее своего максимального диаметра. Затем высчитывают индекс формы корнеплода, т. е. отношение диаметра в средней части корня к максимальному диаметру. На основании таких измерений установлено, что у растений с достаточной площадью питания корнеплод деформируется, теряет типичную для сахарной свеклы форму и становится относительно коротким, но утолщенным (индекс формы 0,60—0,65). Такие корне-

плоды плохо укреплены в почве и являются причиной повышенных потерь при уборке. Кроме того, у подобных растений головка и шейка корня расположены над поверхностью почвы, что затрудняет механизированную уборку.

Формирование биологического урожая

Основные компоненты, определяющие продуктивность сахарной свеклы, — это число растений на единице площади и среднее содержание сахара (у технических сортов) или сухого вещества (у кормовых сортов) в корнеплоде. На уровень продуктивности влияют величина листовой розетки (число листьев и их средняя площадь), чистая продуктивность ассимиляции на единицу листовой поверхности, сроки фотосинтетической деятельности и способность откладывать ассимиляты в корнеплоды.

В соответствии с многолетними исследованиями Орловского [115], 1—10-й лист появляется через каждые 2,5 дня, с 11-го по 20-й — через 1,5, листья 3-го десятка — каждые 2 дня и 4-го — через 2,5 дня. Точные исследования провели также другие ученые [18, 99; Минкс, 1980]. Средние данные за шесть лет опытов отражают более или менее примерно аналогичные их результаты (табл. 94).

Длительность роста и существования отдельных листьев различна. Появляющиеся в начале вегетации и интенсивно развивающиеся листья растут в течение $\frac{2}{3}$ жизни, у последних рост продолжается 30—40 % их жизни. В остальное время лист создает продукцию. Меньше всего живут листья, которые образовались в начале или в конце вегетации (у поздних это связано с уборкой), дольше всего — листья 2-го десятка. Шестилетние исследования авторов главы показали, что средняя продолжительность жизни 5—10-го листа составляет 63,3 дня, 11—20-го — 80,5, листьев 3-го десятка — 69,8 и 4-го — 43,6 дня. В годы с благоприятным распределением осадков в течение вегетации (1966, 1967, 1968) листья 2-го десятка жили 83,3—92,3 дня, в остальные годы (1969, 1971, 1972) — 72,0—73,7 дня. По данным Орловского, дольше всех живет 20—25-й лист — в среднем 64 дня. В опытах Минкса этим характеризовался 15—22-й лист (в среднем свыше 80 дней), 20-й лист жил 86 дней.

На общее число образовавшихся листьев, их жизненность и

94. Скорость нарастания и опадения листьев (в днях)

Автор	Процесс	Десяток листьев			
		1-й	2-й	3-й	4-й
Бормотов, Матросов, Савченко, 1966 Минкс, 1980	Нарастание	2,0	2,7	2,5	3,4
	Опадение	6,2	6,8	—	—
	Нарастание	3,5	2,6	3,0	3,4
	Опадение	6,7	4,5	—	—

95. Влияние осадков на формирование розетки листьев

Год	Сумма осадков за вегетационный период (апрель—август)	Число листьев на 31 августа			Средняя жизненность 5—30-го листа, сут
		свежих	опавших	всего	
1971	208,8	13,93	14,09	28,02	59,4
1972	343,1	25,72	10,55	36,27	66,1
1969	350,7	24,36	14,18	38,54	64,4
1967	368,8	28,73	10,05	38,78	77,9
1966	375,7	25,06	11,86	36,92	80,1
1968	456,4	29,75	11,16	40,91	79,3
Среднее	350,6	24,59	11,98	36,57	71,2

состояние свежих и опавших листьев существенное влияние оказывают осадки (табл. 95). Кроме того, важную роль играют сортовые различия. Орловский установил, что у высокопродуктивных сортов листья отмирают быстрее, чем у сахаристых. Аналогичные данные были получены и в опытах Минкса с различными сортами сахарной свеклы [100].

Помимо сортовых различий, число листьев на растении зависит от условий питания, сроков посева и особенно от густоты стояния растений, которая при новых технологиях возделывания существенно колеблется. При различной густоте посева в зависимости от сроков посева и условий вегетации в ранние фазы роста число листьев начинает меняться главным образом во второй половине июня. С этого времени происходят изменения в площади листовой поверхности.

В опытах с сортом Добровицка А при густоте стояния 55, 74, 111 и 148 тыс. растений на 1 га в период максимального наличия свежих листьев в среднем на растении насчитывалось 28,7; 28,0; 25,1 и 22,9 листа соответственно. Общее их число на растение за весь вегетационный период было равно 55,0; 52,4; 46,4 и 43,3, т. е. при снижении густоты стояния число листьев на растение возрастает. Для числа листьев на единицу поверхности почвы тенденция была противоположной: оно возрастало с увеличением густоты стояния растений и составило соответственно схеме опыта 160, 207, 279 и 339 листьев на 1 м².

При изучении массы сухого вещества листьев или их пластинки получены аналогичные взаимосвязи. Поверхность листьев одного растения при низкой густоте стояния возрастает, однако различия в этом признаке не являются прямо пропорциональными уменьшению числа растений на единицу поверхности почвы. Следовательно, в отличие от площади листьев одного растения индекс листовой поверхности подчиняется противоположной закономерности: при увеличении густоты стояния он возрастает.

Максимальные показатели ИЛП в опытах Минкса не превышали 6. Следует, однако, отметить, что об оптимальных раз-

мерах этого показателя существуют различные мнения. По данным Уотсона, оптимальный ИЛП у сахарной свеклы колеблется от 6 до 9. Автор отмечает, что на создание массы сухого вещества листовая поверхность оказывает более существенное влияние, чем чистая продуктивность фотосинтеза, поскольку она больше колеблется под воздействием внешних условий. Другого мнения придерживаются Кэмпбелл и Витс, которые считают, что оптимальный ИЛП равен 3, а в период уборки даже меньше 2. Результаты проведенных ими опытов с различными густотой стояния растений и нормами азотных удобрений в условиях орошения не подтвердили зависимости продуктивности от фотосинтетического потенциала посева. С другой стороны, Бирк [14, 15] в многофакторных опытах с различными вариантами обработки почвы, удобрения и орошения установил взаимосвязь между продуктивностью посевов сахарной свеклы и размером ее фотосинтетического аппарата. Данные Бирка для посевов с различной густотой стояния растений подтвердил также Минкс [99]. Однако на основании полученных данных нельзя делать общие выводы, так как опыты были проведены только с сортом Добровицки А в годы с благоприятным количеством и распределением осадков. Кроме того, характер данной зависимости показывает, что в условиях засухи к концу вегетации растений корреляция может быть даже отрицательной.

Данные о фотосинтетическом потенциале сахарной свеклы необходимо пополнять и особенно расширить детальное изучение вертикальной структуры посева.

Повышение урожая при более высокой густоте стояния растений можно пояснить уравнением: $C = \text{ИЛП} \cdot \text{ЧПФ}$, т. е. скорость роста равна индексу листовой поверхности, помноженному на чистую продуктивность фотосинтеза. Максимальная продуктивность посева с более высокой густотой стояния растений обусловлена тем, что между снижением чистой продуктивности фотосинтеза (происходящим у сахарной свеклы более интенсивно, чем, например, у кукурузы [111]) и повышением индекса листовой поверхности отсутствует прямая пропорциональность. При этом морфологическое распределение листьев в розетке сахарной свеклы может обусловить рост продуктивности растений даже при $\text{ИЛП} > 5$, однако лишь в условиях достаточного обеспечения влагой. Кроме того, загущенные посевы имеют тенденцию к более быстрому созреванию.

Размер листовой поверхности одного растения, средние пятилетние данные об индексе листовой поверхности и фотосинтетическом потенциале приведены в таблице 96, которая составлена на основании результатов опытов кафедры растениеводства агрономического факультета Высшей сельскохозяйственной школы в Брно, заложенных на селекционной опытной станции в Кралице (ЧССР).

В первую очередь следует обратить внимание на высокую продуктивность посева (сорт Добровицка А). На 1 октября

96. Основные характеристики сорта Добровицка А (в среднем за 1966—1969 гг. и 1972 г.)

Показатель	1.07	15.07	1.08	15.08	1.09	15.09	1.10
Число листьев:							
свежих	15,6	19,4	21,9	24,4	26,7	28,6	27,4
опавших в период между взятием проб	1,2*	1,8	2,7	3,2	2,3	3,3	5,1
всего опавших вновь образованных	1,6	3,4	6,1	9,3	11,6	14,9	20,0
всего образованных	6,5	5,6	5,2	5,7	4,6	5,2	3,9
Листовая поверхность одного растения	17,2	22,8	28,0	33,7	38,3	43,5	47,4
ИЛП	28,73	47,95	52,39	54,34	53,3	51,96	45,86
Фотосинтетический потенциал	2,35	3,98	4,34	4,5	4,42	4,3	3,8
Биомасса, г/м ² почвы	421,50						
Сахар, г/м ² почвы	297,3	599,8	862,5	1102,3	1333,0	1516,4	1617,4
Относительная облиственность	67,5	161,1	307,0	458,3	623,8	741,2	827,6
Относительный прирост	0,79	0,66	0,50	0,41	0,33	0,28	0,23
Чистая продуктивность ассимиляции, г/м ² в сутки	—0,0468	0,0227	0,0164	0,0119	0,0086	0,0043	
Чистая продуктивность ассимиляции **	6,37	3,95	3,62	3,23	2,80	1,66	
Чистая продуктивность ассимиляции (сахар)				3,13			
Чистая продуктивность ассимиляции (сахар **)	1,97	2,19	2,28	2,32	1,80	1,42	
Продуктивность, г/м ² в сутки				1,80			
Продуктивность **	20,16	16,42	15,99	14,42	12,23	6,73	
Продуктивность (сахар)				14,35			
Продуктивность (сахар **)	6,24	9,12	10,09	10,34	7,83	5,76	
				8,26			

* Число опавших и вновь образованных листьев начиная с 15 июня.

** Средние величины за время опыта.

урожай биомассы составил 16,2 т/га, а сбор сахара — 8,3 т/га (в таблице эти данные приведены в г/м²). Выход сахара по отношению к общей биомассе в среднем за пять лет составил 50 %. Динамика нарастания листовой поверхности достигала максимума во второй половине августа, дальнейшее ее снижение протекало довольно медленно.

За первую половину сентября ИЛП снизился на 0,12 (>1,5 дм² на растение), а в среднем у каждого растения опало 3,3 листа; следовательно, розетка листьев постоянно продолжала возобновляться. Как видно из таблицы 96, в этот период, когда образование надземной биомассы должно заканчиваться и большая часть ассимилятов переведена в корнеплод, развилось 5,2 новых листа (что соответствует средней интенсивности образования листьев за июль и август), а во второй половине сентября — 4 (3,9) следующих листа. Это доказывает, что растения еще не достигли фазы полной зрелости.

Чистая продуктивность фотосинтеза в первой половине июля составила примерно 6,3 г/м² листовой поверхности в сутки, а во второй половине июля и в августе снизилась до 3,45—3,95 г. По-видимому, это было обусловлено наличием большей листовой поверхности (ИЛП > 4), а также влиянием дефицита влаги в летние месяцы. Общая чистая продуктивность ассимиляции в сентябре продолжала снижаться, но одновременно увеличилась чистая продуктивность ассимиляции сахара: во второй половине августа она достигла 72 % общей продуктивности ассимиляции, в начале сентября снизилась до 64 %, а в конце месяца вновь несколько возросла.

Аналогична тенденция и относительно продуктивности посева (г/м² в сутки). Максимальный выход сахара был отмечен в августе, в сентябре он существенно снизился.

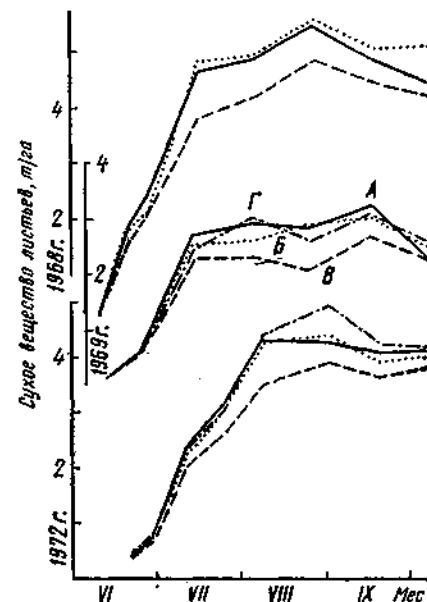
Эти данные подтверждают приведенное выше мнение о том, что при современных технологиях возделывания происходит изменение в метаболизме сахарной свеклы; в результате снижаются реализация ее потенциала продуктивности и качество урожая.

Основным фактором, влияющим на урожай и сахаристость сахарной свеклы, является скорость фотосинтеза [85], которая достигает оптимальных величин во второй половине августа. В этот период 5—7-й лист создает 5—6,5 кг ассимилятов в час на 1 дм² листовой поверхности и растения накапливают максимальные урожай и сахаристость. При изменении скорости фотосинтеза (ниже или выше оптимального уровня) урожай снижается, хотя на фоне роста скорости фотосинтеза это кажется необъяснимым. Однако образованные ассимиляты расходуются на дальнейший рост листовой поверхности, иногда растение использует для этой цели даже ассимиляты из корнеплода.

Причина интенсивной фотосинтетической деятельности заключается в высоком уровне питания, особенно азотного. Все мероприятия, при осуществлении которых скорость фотосинтеза после второй половины августа остается на оптимальном уровне,

Рис. 114. Динамика нарастания сухого вещества в листьях разных сортов:

А — Добровицка А; Б — Добровицка С; В — Званполи; Г — Рамонская 036.



не, способствуют повышению урожаев и технологических свойств корнеплодов. Обычная агротехника может обеспечить необходимое интенсивное развитие посевов до середины августа. Однако сдерживание дальнейшего образования листьев таким путем довольно проблематично. Основную роль в решении этого вопроса должна сыграть селекция, хотя это долгосрочная задача. По мнению Краловича [85], бо-

лее реальным является регулирование фотосинтеза химическими методами. Соответствующий регулятор роста уже найден, и возможность его применения проверяется на практике.

Опыты Миникса с различной густотой стояния растений позволили установить определенную зависимость урожайности растений от чистой продуктивности фотосинтеза, однако при анализе роста различных сортов сахарной свеклы она отсутствовала; аналогичные результаты получил Виллев. Отсюда можно сделать следующий вывод: если различия в продуктивности возникают при примерно одинаковом размере листовой поверхности или, наоборот, если различия в размере и сроках жизнедеятельности листовой поверхности установлены при одинаковой продуктивности, то это является результатом или разной чистой продуктивности фотосинтеза, или же лучшего распределения биомассы в пользу корнеплода [100].

О том, что такие различия существуют, свидетельствует, например, сопоставление сорта Добровицка А селекции ЧССР с голландским полиплоидом Званполи, который дал практически одинаковый с первым сортом урожай сахара при существенно меньшей листовой поверхности, выраженной как в единицах площади, так и в массе сухого вещества листьев (рис. 114). Чистая продуктивность фотосинтеза (в среднем за три года) у Званполи была на 8,3 % выше, чем у сорта Добровицка А. Более высокая скорость фотосинтеза, по-видимому, является признаком данного полиплоида. Об этом же свидетельствуют результаты опытов. Шролера [179].

Установленные взаимосвязи должны заинтересовать селекционеров, особенно в связи с созданием идеотипа высокопродуктивных растений.

Рассматривая зависимость продуктивности посева от величины фотосинтетического аппарата, необходимо сначала найти не только ее взаимосвязь с фотосинтетическим потенциалом посева, но и зависимость чистой продуктивности фотосинтеза от размера листовой поверхности. Анализы роста отдельных неповрежденных растений сахарной и кормовой свеклы [100] вновь подтвердили, что на продуктивность положительное влияние оказывает размер листовой поверхности, причем данная зависимость проявляется одинаково при оценке и посева как единого целого, и продуктивности отдельных растений.

При изучении зависимости чистой продуктивности фотосинтеза от размера листовой поверхности можно прийти к неправильному выводу о том, что у более продуктивных растений (или у растений с большей листовой поверхностью) продуктивность фотосинтеза снижается. Данные Минкса показывают не отрицательную, а положительную зависимость чистой продуктивности фотосинтеза от размера листовой поверхности. Следовательно, при увеличении ИЛП у сахарной свеклы возрастает чистая продуктивность фотосинтеза. Однако в посевах отмечена другая картина: с ростом фотосинтетического потенциала посева чистая продуктивность снижается. Это значит, что в создании более высокой продуктивности данного растения сахарной свеклы играет роль не только больший размер его листовой поверхности, но и повышенная фотосинтетическая активность. Такое заключение очень интересно с точки зрения не только экологии, но и селекции, поскольку рост чистой эффективности фотосинтеза за счет более выгодного соотношения чистой и первичной продукции установить не удалось.

Сахарная свекла имеет длинный вегетационный период, поэтому ее рост и развитие протекают при различных условиях. Динамические изменения температуры, освещенности и режима влажности оказывают существенное влияние на процессы продуктивности растений и посевов. В каждый вегетационный период создается своя модель роста и процесса создания урожая, обобщение и использование которой на практике требуют наличия довольно обширной биологической и экологической информации о растениях в условиях его возделывания.

Изучение фотосинтетической продуктивности сахарной свеклы в рамках Международной биологической программы позволило установить, что изменение условий в течение вегетационного периода обуславливает сильно различающуюся продуктивность растений (табл. 97).

Приведенные в таблице 97 данные получены в условиях Восточно-Словацкой низменности. На юго-западе Словакии, в Нитре, суточная чистая продуктивность фотосинтеза в среднем составляла 9,11 г/м², максимальная—12,22 г/м², относительная

97. Показатели продуктивности сахарной свеклы Добровицка А в условиях достаточной обеспеченности влагой и питательными веществами (данные за май — октябрь)

Год	Чистая продуктивность фотосинтеза, г/м ² в сутки		Прирост сухого вещества биомассы, г/м ² в сутки		Относительная скорость роста, г/г в сутки	
	средняя	максимальная	средний	максимальный	средняя	максимальная
1969	7,14	11,05	11,47	23,14	0,14	0,22
1970	7,97	11,43	10,43	21,32	0,17	0,21
1971	8,58	13,19	12,75	23,58	0,16	0,24
В среднем	7,90	11,89	11,55	22,68	0,15	0,22

скорость роста была равна соответственно 0,17 и 0,22 г/г и прирост сухого вещества—11,81 г/м² в сутки. Относительно низкие темпы прироста биомассы были связаны с недостаточно развитой листовой поверхностью растений.

Продуктивность растений достигает максимума в июне—июле и существенно зависит от температуры и освещенности (рис. 115). Поэтому на основе многолетних метеорологических данных были составлены уравнения регрессии, с помощью которых можно характеризовать изменения изучаемых показателей продуктивности. Ниже приведены коэффициенты корреляции (r) для температуры и солнечного освещения:

Показатель продуктивности	Температура	Освещение
Чистая продуктивность фотосинтеза	0,68	0,69
Прирост сухого вещества	0,80	0,49
Относительная скорость роста	0,68	0,69

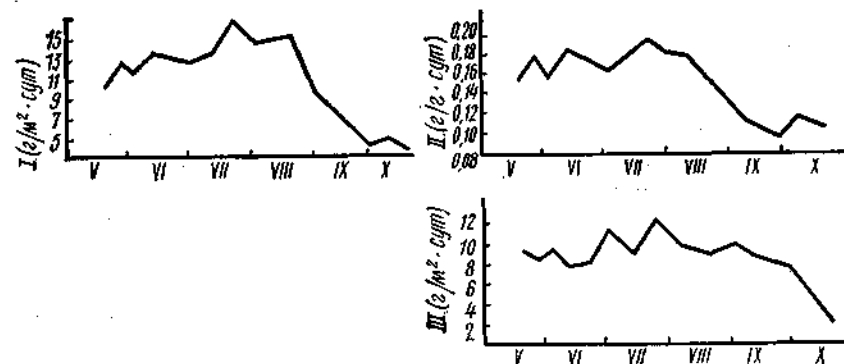


Рис. 115. Динамика прироста сухого вещества (I), относительной скорости роста сахарной свеклы (II) и чистой продуктивности фотосинтеза (III) в зависимости от погодных условий в течение вегетации.

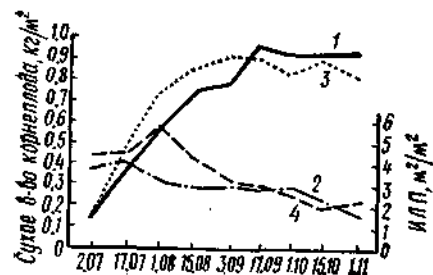


Рис. 116. Динамика накопления сухой массы корнеплода (линия 1) и листовой поверхности (линия 2) сахарной свеклы в южной Словакии [по Репке]:

1, 3 — сухое вещество корнеплода (1973 и 1974 гг. соответственно); 2, 4 — индекс листовой поверхности (то же).

В посевах зависимости всегда сложнее, чем в опытах, где рост протекает без влияния лимитирующих и конкурирующих факторов (освещение, питательные вещества, влага). При естественных условиях возделывания в периоды, когда условия для максимальной продуктивности наиболее благоприятны, у растений еще не полностью сформирован фотосинтетический аппарат. Его развитие существенно зависит от метеорологических условий, а это уже новый уровень взаимосвязей, определяющих конечную величину общего или хозяйственного урожая.

В условиях Южной Словакии в течение 1973—1974 гг. проводили анализы продуктивности четырех сортов сахарной свеклы: Добровицка А, Н-Словмона, Бучаны VS, Ви-650, получая каждый раз несущественные (статистически недоказуемые) различия между сортами как в показателях продуктивности за вегетацию, так и в конечном урожае. Однако рост листовой поверхности и корнеплодов протекал каждый год по-разному, что показывает на различные пути формирования конечного урожая, его количества и качества. График на рисунке 116 и данные таблицы 98 показывают, что при относительно низких показателях продуктивности и общего сухого вещества можно получить высокий сбор сахара.

Сопоставление приведенных результатов позволяет сделать следующий вывод: сбор сахара возрастает при таких относительно низких показателях, как листовая поверхность растения, фотосинтетический потенциал посева, чистая продуктивность фотосинтеза и прирост сухого вещества, но при наличии более высоких облиственности растений и специфической листовой поверхности. Величины ИЛП были оптимальными в начале вегетации и сохранялись приблизительно на таком же уровне до августа — сентября, затем размер листовой поверхности стал уменьшаться. Это выдвигает важные задачи при решении вопроса об оптимальных параметрах структуры и роста растений в посевах такой культуры, у которой основными показателями являются не только общий урожай, но и качество продукции.

На основе трехлетних анализов продуктивности сахарной свеклы в условиях орошения и естественного увлажнения и при различной густоте стояния (7, 9 и 11 растений на 1 м²) установлены следующие параметры роста для Восточно-Словацкой низменности:

посев с густотой стояния 9 растений на 1 м² в данных условиях способен дать 1,89 кг общего сухого вещества и при индексе урожая 0,7—1,32 кг

сухого вещества корнеплодов на 1 м², т. е. 60 т/га корнеплодов. При содержании сахара 15,0—15,5 % это даст возможность получить 0,90—0,93 кг сахара с 1 м². Такую продуктивность обеспечивают следующие показатели:

ИЛП максимальный	5,0
ИЛП средний	3,5
фотосинтетический потенциал посева, м ² /м ² в сутки	400—430
чистая продуктивность фотосинтеза, г/м ² за вегетацию	5,5
средний прирост сухого вещества, г/м ² в сутки	16,0
средняя относительная скорость роста, г/г в сутки	0,637
специфическая листовая поверхность, м ² /кг	19,0
относительная облиственность, м ² /кг	6,60

98. Сравнение урожаев и показателей продуктивности сахарной свеклы за 1973—1974 гг. [по Репке]

Показатель продуктивности	Годы	
	1973	1974
Максимальное количество сухого вещества, кг/м ²	1,57	1,41
Сухое вещество при уборке, кг/м ²	1,21	1,28
ИЛП максимальный	5,76	3,95
ИЛП средний	3,50	2,94
Фотосинтетический потенциал посева, м ² /м ² в сутки	634,04	474,01
Максимальная чистая продуктивность фотосинтеза, г/м ² в сутки	9,37	7,33
Средняя чистая продуктивность фотосинтеза, г/м ² в сутки	1,48	4,31
Максимальные темпы прироста биомассы, г/м ² в сутки	40,57	26,77
Относительная облиственность, м ² /кг	2,89	3,10
Специфическая листовая поверхность, м ² /кг	12,92	15,02
Урожай корнеплодов, кг/м ²	4,34	4,26
Масса растения, г	594,50	561,10
Сахаристость:		
по рефрактометру, %	18,25	21,37
по поляриметру, %	14,80	16,35
Содержание золы, %	0,61	0,48
Содержание азотных веществ, %	0,36	0,33
Сбор сахара, кг/м ²	0,64	0,69

Динамику изменения основных показателей: индекса листовой поверхности, чистой продуктивности фотосинтеза и прироста сухого вещества отражает рисунок 117, который показывает, что отклонения от вышеприведенных величин вызываются погодными условиями и в меньшей степени орошением и густотой посева. К периоду, когда сформируется максимальная листовая поверхность, в посеве должно быть создано 85 % сухого вещества корнеплодов; их дальнейший рост происходит уже при снижающемся ИЛП. Продуктивность листьев, их фотосинтетическая активность должна реализоваться в большей степени за счет повышения качества урожая. В период от образования максимальной листовой поверхности до уборки начинают проявляться физиологические аспекты регулирования зависимостей между фотосинтетической активностью, перераспределением

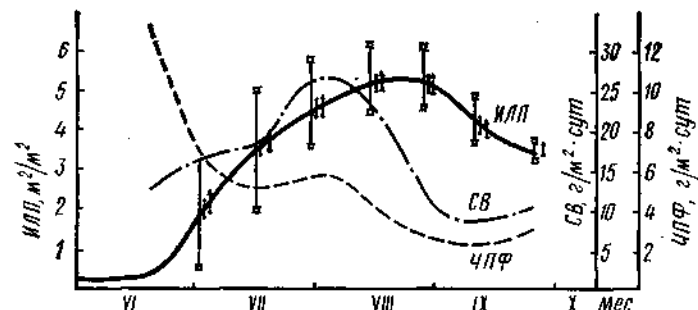


Рис. 117. Динамика нарастания листовой поверхности (ИЛП), изменения чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ) и прироста сухого вещества (СВ) при урожае сахарной свеклы 60 т/га.

продуктов ассимиляции и ростом растения или отдельных его органов.

Отклонение развития любого показателя продуктивности от установленного ритма может привести к изменению конечного результата — урожая или его качества. Однако, несмотря на это, для каждой агроэкологической области необходимо разработать основные параметры роста сахарной свеклы, обеспечивающие получение запланированных урожаев.

Следует обратить внимание также на то, что в посевах сахарной свеклы существует конкуренция. Она в значительной мере обусловлена различной всхожестью семян и в результате этого разным началом периода быстрого роста. Более взрослые растения развивают листовую поверхность, притесняя более слабые растения, т.е. их площадь питания больше запланированной. Отсюда вытекает основная задача селекционеров — выведение сортов сахарной свеклы с хорошей полевой всхожестью, так как в условиях прогрессивных технологий возделывания посевы из недружных всходов к уборке представляют собой смесь растений с разной длиной вегетационного периода. Поэтому мероприятия, обеспечивающие быстрое и равномерное прорастание семян, служат важным резервом повышения урожая и технологического качества сахарной свеклы. Основу таких мероприятий составляет удлинение процесса формирования продуктивности, а этого можно достичь при соблюдении оптимальных сроков посева и частично уборки. Длину вегетационного периода свеклы в условиях новых технологий возделывания необходимо учитывать не от посева, а от появления всходов до уборки.

Увеличение расстояния между клубочками в рядке (обусловленное техникой высева) ограничивает возможность отбора самых сильных растений при прорывке. По данным Научно-исследовательского института и селекционного центра сахарной свеклы в Семчице, ко времени уборки средняя масса корнепло-

дов самых сильных растений, оставленных при прорывке, составила 814 г, средних — 580 и слабых — 226 г.

При увеличении расстояния между растениями в рядках возникает также опасность более сильных выпадов в течение вегетации, особенно при промышленной технологии возделывания (при посеве на конечную густоту стояния).

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ АГРОТЕХНИКИ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ ПРИ ПРОГРЕССИВНЫХ ТЕХНОЛОГИЯХ ВОЗДЕЛЫВАНИЯ

Проблема полевой всхожести семян должна интересовать свекловодов по несколько иным причинам, чем селекционеров. Число всходов сахарной свеклы, т.е. процент проросших семян от теоретически установленной нормы высева, определяет равномерность размещения растений на площади.

Минкс изучал причины неравномерного распределения растений в рядке в зависимости от всхожести семян. В связи с плохой полевой всхожестью сахарной свеклы всходы часто бывают недружными и неровными. В рядке участки, где растения полностью отсутствуют (фактическое расстояние между растениями в рядке равно дву- или многократной ширине выреза — рис. 118), чередуются с участками-букетами, где растения растут в гнездах на оптимальном расстоянии друг от друга (рис. 119). Линия, обозначенная на рисунке 118 черными точками, показывает наличие выпадов протяженностью 10 и более оптимальных расстояний между растениями в рядке, а на рисунке 119 — наличие букетов, в которых растет 9 и более растений. Приведен-

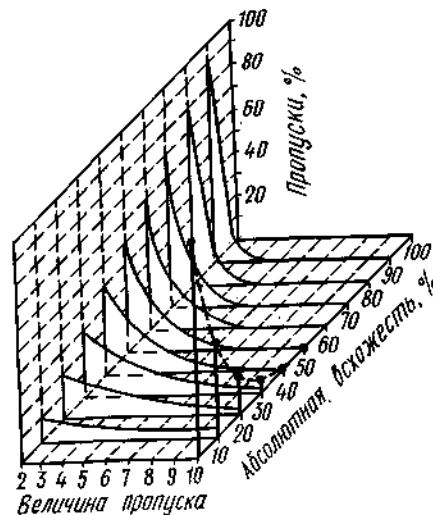


Рис. 118. Зависимость наличия пропусков от длины рядка и фактической всхожести семян.

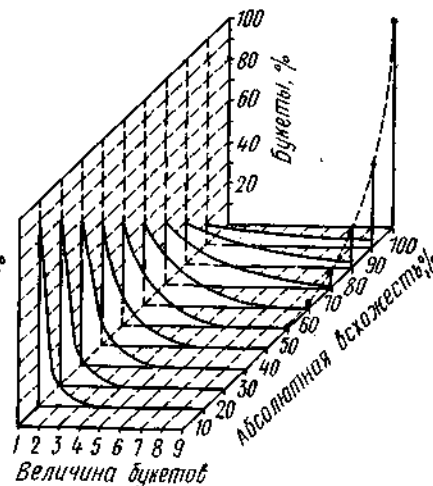


Рис. 119. Зависимость наличия букетов от длины рядка и фактической всхожести семян.

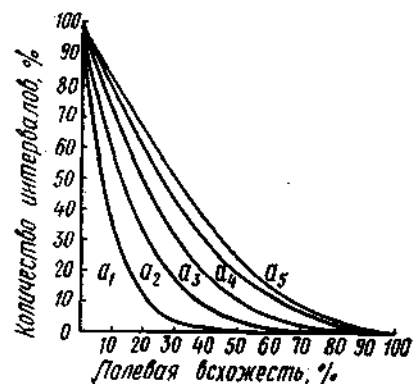


Рис. 120. Возможность появления интервалов (>40 см) в зависимости от полевой всхожести при расстоянии между семенами (см):

a₁ — 4; a₂ — 8; a₃ — 12; a₄ — 16; a₅ — 20.

растениями в рядке сильно колеблются в зависимости от полевой всхожести семян, которая очень редко превышает 60 % (обычно 30—60 %); в отдельных случаях она не достигает даже 20 %;

— в связи с этим число растений на 1 га не является единственным показателем потенциальной продуктивности посева; кроме него, необходимо учитывать также процент незасаженных мест, т. е. «вредных» интервалов [101].

Дальнейшие разработки данной модели позволяют рекомендовать производству регулирование густоты стояния растений путем целенаправленной прорывки с учетом фактической всхожести семян [103] или определение оптимального расстояния в рядке при посеве с учетом предполагаемой полевой всхожести семян [102]. В обоих случаях основной целью является сниже-

ние в графиках закономерности были выражены в виде математических уравнений и проверены в полевых условиях.

Составленная на основании изученных зависимостей математическая модель, дающая представление о качестве посева при любых теоретически и практически возможных полевой всхожести и расстояниях между растениями в рядке, позволяет констатировать следующее:

— при прогрессивных технологиях возделывания сахарной свеклы и особенно при высева семян на конечную густоту стояния расстояния между

растениями в рядке сильно колеблются в зависимости от полевой всхожести семян, которая очень редко превышает 60 % (обычно 30—60 %); в отдельных случаях она не достигает даже 20 %;

— в связи с этим число растений на 1 га не является единственным показателем потенциальной продуктивности посева; кроме него, необходимо учитывать также процент незасаженных мест, т. е. «вредных» интервалов [101].

Дальнейшие разработки данной модели позволяют рекомендовать производству регулирование густоты стояния растений путем целенаправленной прорывки с учетом фактической всхожести семян [103] или определение оптимального расстояния в рядке при посеве с учетом предполагаемой полевой всхожести семян [102]. В обоих случаях основной целью является сниже-

$$O = \frac{100\Phi}{L}$$

Она показывает число всходов в процентах от теоретического числа высеванных всхожих клубочков.

Среднюю относительную всхожесть (O_c) или ее величину, откорректированную в соответствии с уровнем агротехники и метеорологическими условиями, можно использовать для определения предполагаемой фактической всхожести посевов (Φ_n) по формуле:

$$\Phi_n = O_c \cdot 0,01L.$$

Установленная величина предполагаемой фактической всхожести позволяет оптимизировать расстояние между растениями в рядке и, следовательно, последующую технологию возделывания так, чтобы величина пропусков между растениями >40 см в рядке не превышала 5 %.

Таким образом, при оптимизации расстояний между растениями в рядке учитывается наличие «вредных» интервалов, расстояние между отдельными растениями в рядке и длина пропусков (рис. 120). Для посевов, прорывку в которых проводят с помощью прореживателя с автоматическим регулированием густоты стояния, учитывается также ширина выреза.

При технологиях возделывания с минимальными затратами ручного труда и посеве шлифованными или сегментированными

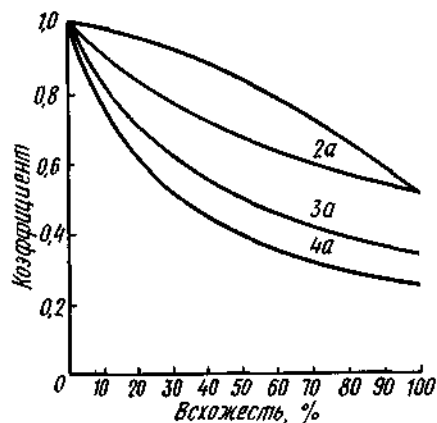


Рис. 121. Коэффициенты равномерности распределения для прогнозирования числа растений после прорывки. Вогнутые кривые интерпретируют данные для прореживателя с автоматическим регулированием густоты стояния (2a, 3a, 4a — прорывка на 2-, 3-, 4-кратное расстояние между растениями в рядке); выпуклая кривая — максимальные величины для ручной прорывки на преимущественно двукратное расстояние между растениями.

многоростковыми семенами необходимо уточнить величину предполагаемой полевой всхожести и процент удаляемых при прорывке «двойников» (D_y):

$$\Phi_y = \Phi_n - (\Phi_n \cdot 0,01 D_y).$$

Проведение всех вышеприведенных расчетов — это довольно сложная процедура, поэтому для практического их осуществления с помощью вычислительных машин все относящиеся к этому вопросу необходимые данные определены и сведены в графики или таблицы. Их использование позволяет управлять числом растений и размещением их на площади путем оптимизации расстояний между растениями в рядке при посеве и ручной проверки после прорывки всходов. Управление основным элементом продуктивности — числом растений — пригодно и для некоторых других культур, у которых появление всходов зависит от точности посева или высадки на определенное расстояние в рядке.

Некоторые предпосылки для создания идеотипа растения и посевов

На основе исследований Минкса и научных работ чехословацких и зарубежных авторов идеотип растения и посева сахарной свеклы можно сформулировать следующим образом:

1. Генетически односемянные сорта с клубочками оптимальной формы и размера, позволяющие проводить точный посев без трудоемкой и дорогостоящей предпосевной обработки семян.
2. Маточники, дающие семена высокой жизнеспособности, которые даже при неблагоприятных условиях возделывания обеспечивают ровные и дружные всходы при достаточно длинном вегетационном периоде для полноценного развития посева.
3. Растения, устойчивые к образованию цветух и повреждению низкими температурами, пригодные для посева ранней весной (одновременно с яровым ячменем); это удлинит вегетационный период растений сахарной свеклы и повысит использование значительных запасов питательных веществ почвы.
4. Растения, которые способны эффективно использовать высокий уровень удобрения (включая повышенные дозы азота) и которые во второй половине августа реагируют на благоприятные условия не продолжением формирования листьев в прежнем размере, а повышением оттока продуктов ассимиляции в корнеплоды.
5. Растения с хорошей компенсационной способностью, полностью использующие имеющуюся площадь питания.
6. Растения, не реагирующие на увеличение площади питания приростом массы корнеплода над поверхностью почвы или образованием относительно коротких и утолщенных корней.
7. Сорта с достаточно высокой пластичностью по отношению к длинному вегетационному периоду и к колебаниям погоды в переходных климатических условиях ЧССР.

8. Растения с меньшим размером розетки листьев, чем у сорта Добровицка А, отличающиеся более высокой чистой продуктивностью фотосинтеза.

9. Растения с прямостоячей листовой розеткой, ослабляющей взаимное затенение листьев и позволяющей проводить механизированную обработку и уборку.

10. Посевы с потенциалом продуктивности 70—80 т/га (сахаристость 16—18 %) и использованием его минимум на 70 %.

Сорта сахарной свеклы с относительно небольшой прямостоячей розеткой листьев позволяют создавать более густые посевы без возникновения в них существенной конкуренции. В связи с большим колебанием полевой всхожести семян и в результате снижением числа растений на единице площади (<50 тыс./га) целесообразно увеличивать густоту стояния в посевах. В перспективе на гектаре должно расти 90—100 тыс. растений (в настоящее время 70—75 тыс./га), причем интервалы между ними >40 см не должны превышать 5 %.

Загущенные посевы созревают раньше, чем изреженные. Это значит, что густота посева наряду с селекцией и использованием химических средств, включая умеренные дозы азотных удобрений, станет одним из существенных агротехнических факторов для регулирования роста растений и распределения ассимилятов в пользу корнеплода для повышения его массы, сахаристости и общих технологических свойств.

Биологический контроль в агротехнике сахарной свеклы

Биологический контроль основан на теории формирования урожая. Он невозможен без тщательного наблюдения за компонентами продуктивности и, следовательно, требует подробного изучения признаков возделываемого вида, сорта и условий производства. Компонентами продуктивности у сахарной свеклы являются:

- число растений на единице площади;
- средняя масса одного корнеплода;
- среднее количество сахара в корнеплоде (у кормовой свеклы — среднее содержание сухого вещества в корнеплоде или растении).

При проведении биологического контроля особое внимание следует уделять наиболее слабым звеньям, от которых зависит конечный результат. У сахарной свеклы необходимо учитывать следующее:

- в условиях прогрессивных технологий возделывания число растений на единице площади не является единственным показателем продуктивности посева, необходимо также учитывать процент незасеянных участков в посевах;
- с развитием механизации возделывания снижается возможность отбора самых сильных растений при прорывке, а в свя-

зи с неравномерным и растянутым появлением входов сокращается длина вегетационного периода и в результате этого в определенной степени теряется преимущество ранних сроков посева;

— по этим причинам необходимо уделять особое внимание полевой всхожести семян и создавать благоприятные условия для появления ровных и дружных всходов;

— вопрос о продолжительности периода интенсивного процесса формирования урожая решается также путем оптимизации сроков уборки; их устанавливают в зависимости от предполагаемых приростов урожая в течение октября;

— при биологическом контроле необходимо следить за качеством уборки, сводя потери до минимума;

— необходимо предопределять качество продукции путем применения соответствующих агромероприятий. Важную роль в повышении содержания сахара в корнеплодах играют внесение удобрений и защита растений от вредителей, болезней и сорняков.

Современный уровень знаний и соответствующие ему требования к биологическому контролю требуют регистрации основных данных о производстве сахарной свеклы. Для этой цели предназначена технологическая карта, которая в качестве административной формы биологического контроля оказывает помощь агрономам в управлении процессом продуктивности.

ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ КОРМОВОЙ СВЕКЛЫ

Кормовая свекла наряду с сахарной и кукурузой в ЧССР относится к наиболее продуктивным культурам. Ее возделывают преимущественно на мелких почвах предгорных областей, непригодных для выращивания сахарной свеклы, однако кормовая свекла дает в этих условиях высокие урожаи зеленой массы и сухого вещества. Кормовая сахарная свекла, которую с практической точки зрения причисляют к кормовой, высокопродуктивна не только в областях, специализированных на производстве свеклы, но и на более плодородных почвах картофелеводческой зоны.

За последнее время площади под кормовой свеклой несколько сократились, однако в связи с высокой урожайностью и хорошими кормовыми достоинствами эта культура не теряет ценности для кормления сельскохозяйственных животных. В перспективе планируется расширение ее возделывания, особенно сортов с высоким содержанием сухого вещества, и в первую очередь кормовой сахарной свеклы.

Особенности формирования урожая

Рост и развитие кормовой свеклы подчинены тем же закономерностям, что и сахарной. Однако, несмотря на это, опреде-

ленные морфологические и физиологические различия существуют не только между сахарной и кормовой свеклой, но и в пределах одной культуры. Эти различия необходимо учитывать, поскольку они определяются различной генетической основой и вытекающим из этого дифференцированным ритмом процессов роста.

В сравнении с сахарной растения кормовой свеклы имеют меньшее число листьев с более короткими и узкими черешками. Листовая пластинка гладкая или слегка волнистая. Корнеплод обычно слабо погружен в почву; в его формировании принимают большое участие эпикотиль и гипокотиль, тогда как собственно корень развит сравнительно слабо. В анатомическом строении корнеплодов кормовой и сахарной свеклы также имеются различия: у кормовой свеклы значительно меньше колец сосудисто-волокнистых пучков.

Основные характеристики процессов роста кормовой и сахарной свеклы очень схожи между собой, и большинство общих теоретических закономерностей одинаково для обеих групп. Это относится к фенологии, росту, организации посева и биологического контроля. Поэтому целесообразно отметить лишь различия между этими двумя культурами.

Быстрый рост листьев кормовой свеклы начинается к концу прорывки. В этот период растение имеет две пары листьев, на которые приходится 90 % его массы. Дальше начинается интенсивный рост листьев с максимумом в июне. На скорость роста листьев решающее влияние оказывают количество осадков, густота стояния растений и запасы питательных веществ в почве.

Растения кормовой свеклы в течение вегетации образуют меньше листьев, чем растения сахарной свеклы. Результаты опытов Шроллера показали, что до середины июня кормовая свекла Костелецка Баррес имела примерно столько же листьев, что и сахарная свекла Добровицка А. Однако в дальнейшем формирование листьев у кормовой свеклы замедляется. В июле — августе их на 7—10 меньше, чем у сахарной, и эта разница сохраняется до уборки. В зависимости от сортовых особенностей абсолютное число листьев может быть разным, но основные закономерности роста не меняются. В сентябре — начале октября старые листья начинают отмирать, причем у кормовой более быстро, чем у сахарной свеклы [55].

Листовая поверхность кормовой свеклы всегда меньше в сравнении с сахарной. Даже полусахарные сорта, генетически очень близкие к сахарной свекле, не достигают равных ей размеров площади листьев. Например, средняя площадь листа полусахарного сорта кормовой свеклы Лутеа в июле и августе была на 15—20 см² меньше, чем у сахарной свеклы Добровицка А. Таким образом, при одинаковой густоте стояния растений кормовая свекла развивает в течение вегетации и особенно в период от июля до уборки меньшую листовую поверхность, чем сахарная. Так, в опытах Шроллера (1966—1968 гг.) максималь-

ный средний ИЛП у кормовой свеклы Лутеа в середине августа составил 4,2, а у сахарной свеклы Добровицка А—4,8—5. Различия по этому признаку появлялись уже после образования пятой пары листьев и сохранялись до уборки. Меньший размер площади листьев и более низкие ИЛП вызывают у кормовой свеклы снижение фотосинтетического потенциала посева, который в среднем на 15—20 % ниже, чем у сахарной.

В то же время по чистой продуктивности фотосинтеза кормовая свекла превосходит сахарную. Если в июне чистая продуктивность фотосинтеза кормовой и сахарной свеклы была примерно равна, составляя 7—8 г/м² листовой поверхности за сутки, то уже во второй половине июля и в августе начали проявляться различия: у сахарной свеклы чистая продуктивность фотосинтеза снизилась до 2—4 г/м² в сутки, а у кормовой была примерно на 1 г выше (3—5 г/м² в сутки). Однако к концу вегетации этот показатель довольно часто снижается до уровня, характерного для сахарной свеклы.

Резкое падение чистой продуктивности фотосинтеза в посевах сахарной свеклы и относительно постоянные ее величины у кормовой в июле и августе можно объяснить фотосинтетическим потенциалом посева, который у сахарной свеклы в конце июля — начале августа достигает более высоких значений, несмотря на ослабление чистой продуктивности фотосинтеза. Осеннее снижение чистой продуктивности фотосинтеза у кормовой свеклы до уровня сахарной или даже ниже связано с ее более коротким вегетационным периодом. Сахарная свекла осенью продолжает расти до тех пор, пока температура не снизится до уровня точки компенсации, в то время как кормовая свекла, по многим данным, заканчивает процессы роста и созревания раньше, т. е. за более короткий срок. Об этом можно судить осенью по быстрому отмиранию и опадению листьев и по связанному с этим ослаблению фотосинтетического потенциала посева, более интенсивному падению чистой продуктивности фотосинтеза и снижению продуктивности. Посев кормовой свеклы в поздние сроки не вызывает такого резкого падения урожайности, как сахарной, что свидетельствует о более раннем ослаблении интенсивности процессов роста у кормовой свеклы, посеянной в ранние сроки. Этот фактор, конечно, не оправдывает запозданий с посевом, но заставляет обратить внимание на то, что отклонения в генетической основе могут иметь различные проявления.

Продуктивность посевов кормовой свеклы в течение всей вегетации ниже, чем сахарной, даже при более высокой чистой продуктивности фотосинтеза в определенные сроки вегетации. Решающую роль в этом играет меньший размер листовой поверхности кормовой свеклы, причем не только в абсолютных величинах, но и в суммарном ее развитии, более быстрое опадение листьев и снижение фотосинтетического потенциала посева осенью. Продуктивность кормовой свеклы, как и сахарной,

достигает максимальных величин в июле и в августе, а в начале сентября начинает быстро падать.

Сравнение цифровых значений и характера кривых фотосинтетического потенциала посева, чистой продуктивности фотосинтеза и урожая позволяет решать вопрос об оптимальных величинах этих показателей для достижения максимального роста и в итоге высокого урожая. Оптимальные величины фотосинтетического потенциала посева в определенный период времени должны быть отнесены к конкретному сорту, условиям внешней среды и агротехнике. Отдельные сорта кормовой свеклы имеют одинаковую или примерно одинаковую чистую продуктивность фотосинтеза при различных величинах фотосинтетического потенциала посева. В большом сортименте кормовой свеклы есть такие сорта, которые создают одинаковый урожай или за счет более высокой чистой продуктивности фотосинтеза и небольшой листовой поверхности или, наоборот, за счет хорошо развитой листовой поверхности, но низкой чистой продуктивности фотосинтеза. Определенную роль в этом играет форма розетки листьев, причем сорта с широкой раскидистой розеткой слабее реагируют на загущение посева и более высокий фотосинтетический его потенциал, чем сорта со стоячей или полустоячей розеткой.

Большое значение имеет динамика нарастания и возраст листьев на растении. В лабораторных условиях установлены различия в скорости ассимиляции CO₂ из воздуха и интенсивности дыхания между отдельными линиями свеклы. Замедленный процесс ассимиляции может вызвать более медленный отток ассимилатов из листьев в корнеплод. Это явление имеет для свеклы большое значение, так как показывает, что чистая продуктивность ассимиляции в пересчете на определенный размер листовой поверхности представляет собой результат взаимодействия многих факторов, требующих анализа с генетической стороны. Селекционеры должны учитывать не только популяции или линии с высокой чистой продуктивностью фотосинтеза, но также зависимости между скоростью ассимиляции CO₂, дыханием и скоростью оттока ассимилатов в корнеплод.

Результаты опытов Шроллера показали, что при повышении индекса листовой поверхности до 5 в посевах кормовой свеклы происходит некоторое падение чистой продуктивности фотосинтеза, но общая его продуктивность возрастает. При дальнейшем увеличении ИЛП происходит резкое снижение не только чистой продуктивности фотосинтеза, но и урожайности. Аналогичные результаты получили также Гудмен [48] и Шартье у сахарной свеклы, оптимальный ИЛП которой колеблется в пределах 4—6. В чехословацкой научной литературе такие же результаты для кормовой свеклы приводит Гавел [55]. При повышении фотосинтетического потенциала посева кормовой свеклы в связи с ее большими требованиями к влаге важную роль играет усиление транспирации с единицы поверхности, что в загущенном посевах становится фактором, ограничивающим фотосинтез.

Зависимость урожайности от фотосинтетического потенциала посева проявляется лишь при определенных внешних условиях, особенно в пределах одного сорта. Однако для всех сортов и типов установлено, что для получения максимальных урожаев фотосинтетический потенциал посева должен развиваться в предельно сжатые сроки и сохранять оптимальные величины как можно дольше. Раннее развитие листьев и более длинный период их активной деятельности у пропашных культур типа свеклы способствуют лучшему использованию энергии солнечных лучей на формирование урожая.

Для высокой продуктивности кормовой свеклы важное значение имеет соблюдение оптимального числа растений и их равномерное распределение по площади. Это вызвано тем, что кормовая свекла с ее относительно небольшим ассимиляционным аппаратом не может компенсировать выпадения, как сахарная свекла, и также тем, что при высокой густоте стояния она быстрее созревает и дает меньший урожай. Сорта кормовой свеклы, близкие к сахарной, формируют урожай за счет увеличения листовой поверхности, т. е. большей общей площади листьев, а кормовые — за счет повышения чистой продуктивности фотосинтеза. Приведенные закономерности необходимо учитывать не только при возделывании культуры, но и в селекции при выведении новых высокопродуктивных форм.

Фазы роста кормовой свеклы

Для определения влияния отдельных факторов на рост кормовой свеклы важно знать морфологическое состояние посевов, которое тесно связано с физиологическими процессами, протекающими в растениях. Поскольку подробный анализ роста довольно трудоемок, остановимся на более простых макрофенологических наблюдениях. Модифицируемая фенологическая шкала по Рыбачку включает следующие фазы.

1. Посев. 2. Начало появления всходов. 3. Появление 1-й пары листьев. 4. Появление 5-й пары листьев. 5. Появление 25-го листа. 6. Выравнивание массы корнеплода и ботвы. 7. Начало массового отмирания листьев. 8. Уборка.

Сравнение фенологических наблюдений с основными данными анализа роста показало, что после образования 4—6-й пары листьев происходит их интенсивный рост и быстрое повышение фотосинтетического потенциала посева. ИЛП достигает максимальных величин в период между появлением 25-го листа и выравниванием массы корнеплода и ботвы, это период высокой продуктивности кормовой свеклы. При смещении цикла кривой фотосинтетического потенциала посева в сторону более поздних сроков общая продуктивность растений снижается. Аналогичное явление происходит при более позднем выравнивании массы корнеплода и ботвы, которое сигнализирует о чрезмерном формировании листового аппарата в ущерб корнеплоду.

1. Aldrich S. R., Scott W. O., Leng E. R. Modern corn productions. Champaign, Ill. (USA), 2. vyd., 1975.
2. Apel P. Potentielle Photosyntheseintensität von Gerstensorten des Gaterslebener Sortimentes. *Kulturpflanze*, 1967, 15, 161—174.
3. Apel P., Lehmann Ch. O. Photosyntheseintensität von Winterweizen—Hybriden (F₁) und ihren Eltern. *Züchter*, 1967, 37, 377—378.
4. Avratovščuková N. Genetika fotosyntézy. Studijní informace UVTI, Praha, 1977.
- 5a. Baier J. Abeceda výživy a hnojení rostlin. SZN Praha, 1969.
- 5b. Baier J. Soustava hnojení polních plodin. SZN Praha, 1979.
6. Baier J., Janovec J., Jelínek K., Křišťan F., Peterka V., Strnad P. Principy progresivní soustavy hnojení (PSH). *Agrochémia*, 1972, 12, 10, 292—295.
7. Balatová—Tuláčeková E. Dynamics of the plant cover in inundated meadows of southern Moravia. In: Rychnocská, M. (ed.): Ecosystem Study on Grassland Biome in Czechoslovakia. Czechosl. IBP/PT—PP Report, Brno, 1972, 2, 5—10.
8. Barbacki S., Kurhańska G., Surma M., Adamski T. Transgressions in barley. *Genet. Polon.* 1976, 17, 3—82.
9. Bečka J. Studium dormance odrůd brambor s různou délkou vegetační doby. *Rostlinná výroba*, 1975, 21, 167—175.
10. Bellman K., Meini G., Rauber A., Pfeffer C., Winkel A. 3. Mitteilung. Die physiologischen Grundlagen der Ertragsbildung und das Modell des Maiswachstums und seine Variabilität. *Der Züchter*, 1967, 324—341.
11. Benada J., Váňová M. Hubení ovsa hluchého v podmínkách vyššího zastoupení obilnin. *Rostlinná výroba*, 1974, 20, 287—296.
12. Beránek V. Evoba výnosových prvků u jarní pšenice. Kand. dis. práce, AF, VŠZ Praha, 1975.
13. Birecki W. Ziemniaki. PVRiL Warszawa, 1958.
14. Birke J. Über die Abhängigkeit des Zuckerrüben- und Maistrockenmasseertrages von den Grössen der Stoffproduktion im Vegetationsjahr 1964. *Albrecht-Thaier Archiv*, 1966, 10, 1111—1126.
15. Birke J. Über die Abhängigkeit des Zuckerrübenenertrages von der Entwicklung des Assimilationsapparates. *Albrecht-Thaier Archiv*, 1965, 9, 517—729.
16. Bleasdale J. K., Nelder J. A. Plant population and crop yield. *Nature*, 1960, 188, 4747, 342.
17. Bonner J. The upper limit of crop yield. *Science*, 1962, 137, 3523, 11—15.
18. Бормотов В. И., Матросов Б. Ф., Савченко В. К. Формирование листового аппарата тетраплоидных растений сахарной свеклы. — В кн.: Полиплоидная сахарная свекла. Минск, 1966, 116—127.
19. Greymeyer A., Kajak A. Drawing models of two grassland ecosystems: A mown meadow and a pasture. *Pol. Ecol. Stud.*, 1976, 2, 2, 41—49.
20. Bukvaj M. Vliv rychloobnovy a intenzivní výživy na kvalitu a výnosovou úroveň nekulturních travních porostů. Kand. dis. práce, AF, VŠZ Praha, 1974.
21. Burghausen F. Der Einfluss des Vorkeimens von Saatkartoffeln auf Keimwachstumsentwicklungsrythmus und Krankheitsbefall. *Eur. Potato J.*, 1962, 5, 50—56.

22. Collins W. B. Analysis of growth in Kennebec with emphasis on the relationship between stem number and yield. *Amer. Potato J.*, 1977, 54, 33—40.
23. Černý V. a kol. Soustava hospodaření na půdě. Praha, 1967.
24. Černý V. Vliv prostředí na podzemní orgány rostlin. Studijní informace UVTI Praha, 1972, 1.
25. Černý V. Dry matter production of field crop at some localities in Bohemia. *Rostl. výroba*, 1975, 21, 801—808.
26. Černý V. Ekologie. *Rostl. výroba*, 1973, 19, 8, 765—766.
27. Daniel J. Nejvhodnější osevní sledy pro brambory při různé jejich koncentraci včetně monokultury. DZZ VÚB, Havlíčkův Brod, 1976.
28. Dantuma G. Rates of photosynthesis in leaves of wheat and barley varieties. *Neth. J. agric. Sci.*, 1973, 21, 188—198.
29. Donald C. M. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica*, 1968, 17, 385—403.
30. Duncan W. G., Hatfield A. L., Ragland J. L. The growth and yield of corn. II. Daily growth of corn kernels. *Agron. J.*, 1965, 57, 221—223.
31. Duncan W. G. Corn yields to meet the challenge. In: Maximum crop yields — the challenge. ASA Spec. Publ. 9, 1976.
32. Dušek J. Určování termínu závlahy pšenice podle etap organogeneze. Dipl. práce AF, VSZ Brno, 1977.
33. Ellen J., Spiertz J. H. J. The influence of nitrogen and Benlate on leaf-area duration, grain growth and pattern of N, P, and K-uptake of winter wheat (*Triticum aestivum*). *Z. Acker- und Pflanzenbau*, 1975, 141, 231—239.
34. Ellenberg H. Wiesen und Weiden u. ihre standörtliche Bewertung. Stuttgart, 1952.
35. Engel K. H. Untersuchungen über die Ertragsbildung als Grundlage für pflanzenzüchterische und pflanzenbauliche Massnahmen. *Die Bodenkultur*, 1965, 16, 263—277.
36. Evans L. T., Rawson H. M. Photosynthesis and respiration by the flag leaf and components of the ear during development in wheat. *Aust. J. biol. Sci.*, 1970, 23, 245—254.
37. Falkowski M., Kukulka I. Calcium contents in meadow plants growing in natural conditions and fertilized with nitrogen. XII. International Grassland Congress, Moskva, Proceedings Vol. II, 1974, 133—135.
38. Федотов В. С. Глокс. Москва, 1960.
39. Fischer H. E. Heterosis. Beitr. 9, Reihe Genetik, VEB G. Fischer Ver. Jena, 1978.
40. Foltýn J. Praxe a teorie výsevu obilnin. Stud. inf. *Rostlinná výroba*, 1977, 2, UVTIZ Praha 1977.
41. Foltýn J. Schéma struktury výnosu brambor. *Rostlinná výroba*, 1977, 33, 233—235.
42. Frankel O. H., Hawkes J. G. (eds.). Crop genetic resources for today and tomorrow. Cambr. Univ. Press, Cambridge, 1975.
43. Fuciman L. Některé aspekty tvorby výnosu bobu obecného. Sborník AF—VSZ v Praze, 1977, 55—68.
44. Geyger E. Methodische Untersuchungen zur Erfassung der assimilierenden Gesamtoberflächen von Wiesen. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich, 1964, 35, 41—112.
45. Gierat K., Kumelowska J. Reakcja pszenicy jarej i jeczminia jarego na zróżnicowany poziom wilgotności gleby i nawożenia azotem. *Biul. IJAR*, 1977, 1—2, 99—102.
46. Gloser J. Photosynthesis and respiration of some alluvial meadow grasses: Responses to irradiance, temperature and CO₂ concentration. *Acta Sci. Nat. Brno*, 1976, 10, 2, 1—39.
47. Gloser J. Photosynthesis and respiration of some alluvial meadow grasses: Responses to soil water stress, diurnal and seasonal courses. *Acta Sci. Nat. Brno*, 1977, 11, 4, 1—34.
48. Goodman P. J. Physiological analysis of the effect of different soils on sugar beet crops in different years. *J. Appl. Ecol.*, 1968, 5, 339—357.
49. Graman J. Studium tvorby reprodukčních orgánů a květní biologie u bobu obecného. Závěr. zpráva PEF, Č. Budějovice, 1972.
50. Hagman C. G. Quality of seed potatoes properties and relationships. Department of Plant Husbandry, Agris. College, Uppsala, 1973.
51. Hájek D., Druhová a odrůdová skladba luskovin z hlediska produkce bílkovin. Sborník referátů ze semináře MZVŽ, UKZUZ A ČVTS, Praha, 1978, 15—40.
52. Hänsel H. Physiologie der Ertragsbildung und die Züchtung auf Ertrag bei Getreide. *Z. für Pflanzenzüchtung*, 1965, 54, 97—110.
53. Halva E., Lesák J. Příspěvek ke studiu problematiky travního hnojení jako významného činitele pramenných oblastí ČSSR. In: Odvodňování v podmínkách pramenných oblastí ČSSR. Sborník referátů z konference, Brno, 1974, 139—149.
54. Hašková B., Zrůst J. Studium vlivu fyziologického stárnutí hlízy na životnost a výnosnost brambor. *Rostl. výroba*, 1971, 17, 839—851.
55. Havel J. Zhodnocení šlechtitelsky významných vlastností a znaků odrůd krmných řep. Dipl. práce, AF, VSZ Praha, 1960.
56. Hesketh J., Baker D. Light and carbon assimilation by plant communities. *Crop. Sci.* 1967, 7, 285—293.
57. Hessland F. Untersuchungen über den Einfluss von Kohlenhydrat und Stickstoffverbindungen in den Wurzeln von Luzerne verschiedener Herkunft. Diss. Martin-Luther-Universität, Halle—Wittenberg, 1969.
58. Hiorth G. E., Quantitative Genetik. Springer, Berlin, 1963.
59. Holl F. B. Innovative approaches to genetics in agriculture. *Can. J. Genet. Cytol.* 1975, 17, 517—520.
60. Holliday R. Plant population and crop yield. *Field Crop Abstracts*, 1960, 13, 159—167; *Nature*, 1960, 186, 22—24.
61. Homolka L. Požadavky okopanin na fyzikální vlastnosti půdy. Závěrečná zpráva. Výzkumný ústav základní agrotechniky, Hrušovany u Brna, 1975.
62. Hrabě F. Výzkum biologie vývoje a růstu některých jetelovin ve vztahu k jejich produktivnosti. Závěrečná zpráva VSZ, Brno, 1975.
63. Hrazdila Z., Koníček B., Tomka O. Zvyšování výnosů luk a pastvin. SZN Praha, 1967.
64. Hron F., Kohout V. Polní plevely. SPN Praha, 1974.
65. Hruška L. Ovlivnění výnosů bramborů dobou sázení a přípravou sadby. *Rostlinná výroba*, Praha, 1963, 9, 423—446.
66. Hruška L. Biologické podklady pěstování bramborů. Doktorská dis. práce, VSZ Brno, 1964.
67. Hruška L. Vztah fotoperiodismu ke šlechtění, množení a pěstování bramborů. *Sborník Vysoké školy zemědělské v Brně*, řada A, 1965, 2, 223—236.
68. Hruška L., Zadina J. Pěstování brambor ze semene k produkčním účelům. *Genetika a šlechtění*, Praha, 1965, 3, 55—70.
69. Hruška L., Tichá M. Vliv doby aplikace N hnojení na některé ukazatele růstu nadzemních orgánů brambor. *Acta Univ. agric.*, Fac. agron., 1971, 19, 527—537.
70. Hruška L., Chloupek O. Některé poznatky tvorby výnosu při různé organizaci porostu. Vědecké práce Výzkumného ústavu bramborářského, Havlíčkův Brod, 1973, 5, 101—108.
71. Hruška L. a kol. Brambory, SZN, Praha, 1974.
72. Hruška L., Janíček J., Bednářová E. Využití sluneční energie některými zemědělskými plodinami. Sborník vědeckých prací ze sympozia agr. fak. Brno, 1975, 11—16.
73. Hruška L., Pflug J. Výzkum modelů. Brambory. Závěrečná zpráva, AF VSZ, Brno, 1975.
74. Hruška L., Daniel J., Biologická kontrola porostů brambor. *Uroda*, 1976, 24, 9, 414—416; 1977, 10, 456—458.
75. Hrušková H. Vliv doby seče na obrůstání vojtěčky (*Medicago sativa* L.). *Rostlinná výroba*, 1976, 22, 7, 671—678.

76. Charman H. W., Loomis W. C. Photosynthesis in the potato under field conditions. *Plant Physiology*, 1953, 28, 703—716.
77. Ivins J. D. Agronomic management of the potato. In: Ivins J. D., Milthorpe F. L. (ed). The growth of the potato. Butterworths, London, 1963, 303—310.
78. Jakrllová J. Primary production and plant chemical composition in flood—plain meadows. *Acta Sci. Nat. Brno*, 1975, 9, 9, 1—52.
79. Jureková Z., Repka J. Studium endogénnej regulácie odnožovania ozimnej pšenice. *Biológia* (Brat.) A, 1973, 28, 39—47.
80. Jůza J. Úloha některých biologických a hospodářských vlastností vybraných odrůd hrachu (*Pisum sativum* L.) při tvorbě výnosu. Kand. dis. práce, VSZ Praha, 1971.
81. Klapp E. Wiesen und Weiden. Berlin, 1956.
82. Klesnil A. a kol. Vojtěška. SZN Praha, 1965.
83. Klesnil A. a kol. Intenzivní výroba píce. SZN Praha, 1978.
84. Kolektiv: Agrobiologická kontrola pěstování obilnin. Metodiky pro zavádění výsledků výzkumu do praxe. 16. UVTIZ, Praha, 1978.
85. Králůvič J. Zvyšovanie produktivity cukrovej repy. *Úroda*, 1977, 15, 255—257.
86. Krajčovič V. a kol. Krmovinárstvo. Bratislava, SVPL, 1968.
87. Krajčovič V. a kol. Tvorba organickej hmoty trávnych porastov pri rôznych dávkach živín. Predbežná správa VULP, Banská Bystrica, 1972.
88. Krajčovič V., Regal V. Biológia a ekológia trávnych porastov. Synthetická záverečná správa ciastkovej úlohy VULP, Banská Bystrica, 1976.
- 89a. Krug H. Zum Einfluss von Temperatur und Tageslichtdauer auf die Entwicklung der Kartoffelpflanze (*Solanum tuberosum* L.) als Grundlage der Ertragsbildung. *Gartenbauwiss.*, 1963, 28, 10, 515—564.
- 89b. Kubin S. Zdroje fotosynteticky účinného záření a metody jeho měření. Academia Praha, 1978.
90. Kudrna K. Zemědělské soustavy. SZN Praha, 1979.
91. Куперман Ф. М., Мурашев В. В. Морфологический анализ формирования элементов продуктивности колоса озимых пшениц в условиях Нечерноземной зоны. *Доклады ВАСХНИЛ*, 1976, 1, 5—6.
92. Kuroiwa S. Total photosynthesis of foliage in relation to inclination of leaves. In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity (Proceedings IBP PP Technical Meeting Třeboň 1969). Pudon, Wageningen, 1970, 79—89.
93. Květ J., Nečas J., Ondok J. P. Metody růstové analýzy. Studijní informace UVTI, Praha, 1971.
- 94a. Lampeter W., Rötschke W. Inhaltstoffe und Verdaulichkeit in vitro der Futtertrockenmasse. *Z. Landeskultur*, 1970, 11, 278—279.
- 94b. Lekes J. a kol. Pěstujeme obilniny v ČR. SZN Praha, 1973.
95. Lesák J., Pavlíček A. Primární produkce hospodářsky významných plodin—ekosystém lučních společenstev a vojtěšky seté. Záv. zpráva, VSZ Brno, 1975.
96. Madec P., Perennec P. Les possibilités d'évolution des germes de la pomme de terre et leur conséquence. *Ann. Amélio. Plantes*, 1955, 5, 555—574.
97. Mather K., Jinks J. L. Biometrical genetics. Chapman and Hall, London (2 ed.), 1974.
98. Meinel G. Assimilationsvermögen als Sortenmerkmal. I. Vergleich der apparenten Assimilation von Kartoffelsorten verschiedener Reifezeit. *Photosynthetica*, 1967, 1, 51—56.
99. Minx L. Vztah mezi integrální listovou plochou a produkcí porostu cukrovky. *Acta Univ. Agríc.* (Brno), Fac. Agron., 1969, XVII, 507—512.
100. Minx L. Výzkum modelů—analýza růstu vybraných odrůd cukrovky. Závěrečná zpráva. AF, VSZ Brno, 1974.
101. Minx L. Ověření platnosti metody stanovení procenta mezerovitosti porostů zakládání přesným výsevem y cukrovky. *Rostlinná výroba*, 1975, 21, 1085—1294, 1287—1294.
102. Minx L. Metodické řešení optimalizace vzdálenosti výsevu v řádku. Závěrečná zpráva za výzk. údol. VSZ Brno, 1976.
103. Minx L. Rízené dojednocování porostů setých na větší vzdálenost v řádku. Závěrečná zpráva, AF, VSZ Brno, 1977.
104. Nátr L. Odrůdové rozdíly v intenzitě fotosyntézy. *Rostl. výroba*, 1966, 12, 163—178.
105. Nátr L., Kousalová I. Tvorba a distribuce asimilátů ve vztahu k výnosu zrna u obilnin. Stud. inf. Zák. Vědy v zem. 2. UVTIZ Praha, 1975.
106. Nátr L. Vztah mezi obsahem dusíku v listech a rychlostí fotosyntézy. *Agrochémia*, 1978, 18, 4, 98—100.
107. Nátr L., Smoček J. Produktivita klasu obilnin, Studijní informace, Zák. vědy v zem., 1. UVTIZ Praha, 1978.
108. Nečas J. Vodní režim bramboru. I. Růstové a výnosové reakce bramborů na sníženou půdní vlhkost. *Rostlinná výroba*, 1962, 8, 17—44.
109. Nečas J., Zrůst J. Vliv snížené půdní vlhkosti na regulaci výdeje vody transpirací u brambor. *Rostlinná výroba*, 1968, 14, 993—1010.
110. Nečas J. Produkce rostlin z genetického hlediska. V: Produkce biomasy a tvorba výnosů polních plodin. Ces. vědeckotech. spol., spol. zeměděl., Praha, 1977 a, 24—31.
111. Ničiporovič A. A. Způsoby dosažení produktivnější fotosyntézy v porostech. Studijní informace 2, UVTI, Praha, 1965.
112. Odum E. P. Základy ekologie, Academia Praha, 1977.
113. Ondok J. P. Regime of global and photosynthetically active radiation in halophyte stands. Studie ČSAV, Praha, 1977, 10, 1—116.
114. Ondřej M. Progresivní metody ochrany luskovin a sóje. Sb. příspěvků konference ČSAZ. «Stabilizace výnosů luskovin» ČSAZ Praha, 1977.
115. Орловский Н. И. Основы биологии сахарной свеклы. Киев, 1961.
116. Pátý F. Dynamika odnožování nových odrůd ozimých pšenic. Dipl. práce, KVR, VSZ Praha, 1974.
117. Penka M., Baňoch Z., Hemerka G. Zavlažování rostlin. SZN, Praha 1973.
118. Petr J. Makrofenologie a mikrofenologie u obilnin. Sborník VSZ, Praha, 1964, 301—319.
119. Petr J. Studium fotoperiodické reakce obilnin a luskovin. Habil. práce AF, VSZ Praha, 1965.
120. Petr J. a kol. Studium fotosyntetické produktivity hospod. významných odrůd hrachu. Záv. zpráva VSZ Praha, 1971.
121. Petr J. Některá hlediska tvorby výnosu obilnin. *Genetica a šlechtění*. Příl. 1971, 7, 1, 1—12.
122. Petr J., Hodan V. Fyziologické aspekty tvorby výnosu u ozimého žita. Pěstování žita v horských a pahorských oblastech. Sborník ČVTS České Budějovice, 1974, 1—12.
123. Petr J. a kol. Hrách a bob. 2. vyd. SZN Praha, 1974.
124. Petr J. a kol. Biologická kontrola v agrotechnice obilnin. ČZS Mladá Boleslav, 1974.
125. Petr J. Vztah vývoje k formování výnosových prvků u obilnin. *Rostl. výroba*, 1975, 21, 4, 429—441.
126. Petr J. Využití výnosového potenciálu sovětských odrůd pšenice v ČSSR. *Mezinár. zemědělský časopis*. RVHP, 1975, 19, 5, 19—24.
127. Petr J. Teorie tvorby výnosu obilnin. I. část jarní ječmen. Záv. zpráva, AF, VSZ Praha, 1975.
128. Petr J., Lokaj J. Některé teoretické základy řízení agrotechniky a její matematické modelování. Sborník VSZ Praha, 1976, 257—266.
129. Petr J., Hosnedl V. Fenologická stupnice pro hrách a bob. Sborník VSZ Praha, 1976.
130. Petr J. a kol. Obilni a bílkovinný program čs. zemědělství v 6. PLP; Inst. vých. a vzděl. MZVZ. ČSR—Praha, 1977.
131. Petr J. Fyziologické zvláštnosti tvorby hospodářského výnosu u ozimých a jarních obilnin. Sbor. mezn. symp. ČVTS—SZ «Produkce biomasy a tvorba výnosu polních plodin», 28. — 30.6. Agroplan, Praha, 1977.
132. Petr J. Některé možnosti regulace výnosových prvků u obilnin. Sborník

- referátů konf. «Agroekologické základy řešení obilních programů v socialistických zemích». VSP Nitra, 1977. (Informácie MPVŽ SSR, 1977, 22—23, 66—69).
133. Petr J., Pátý F., Myžák J. Tvorba a redukce odnoží a jejich podíl na výnose. *Rostl. výroba*, 1977, 22, 1101—1113.
 134. Petr J., Hosnedl V. Některé zvláštnosti tvorby výnosu u hrachu. Sborník ze sem. «K dalšímu rozvoji výroby luskovin v ČSSR», MZVŽ, ČVTS—UKZÚZ, Praha.
 135. Petr J. a kol. Produkční analýza výnosů ozimé pšenice. Záv. zpráva AF, VŠZ Praha, 1978.
 136. Petr J., Hnilica P., Schmidt J. Tvorba výnosu jarního ječmene—odnožování, tvorba klasů a zrn v klasu. *Rostl. výroba*, 1979, 25, 433—444.
 137. Petřík B. Seasonal changes in plant biomass in four inundated meadow communities. In: Rychnovská, M. (ed.). Ecosystem Study on Grassland Biome in Czechoslovakia. Czechosl. IBP/PT—PP Report, Brno, 1972, 2, 17—23.
 138. Piovareči A., Neštický M. Kombinační schopnost výsky rostliny a listové plochy v modelování rostliny kukurice (*Zea mays* L.). *Genet. a šlech.*, 1975, 11, 321—327.
 139. Piršel A. a kol. Agrobiologická kontrola pestování kukurice. Výzkumný ústav kukurice Trnava, 1976.
 140. Piršel A. a kol. Hybridy kukurice a ich pestovanie. Příroda, Bratislava, 1976.
 141. Poppr J. Vliv fyziologického stárnutí sadby na životnost a úrodnost. Záv. zpráva, VUB Havl. Brod, 1972.
 142. Příkryl K. Vliv dynamiky odnožování na výnos ozimé pšenice. *Rostl. výroba*, 1962, 8, 11—12, 1375—1386.
 143. Работнов Т. А. Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М., Наука, 1973.
 144. Raděj J. Pěstování silážní kukurice. Stud. Inf. UVTI, Praha, 1972.
 145. Raeuber A., Engel K. H. Untersuchungen über den Verlauf der Massenzunahme bei Kartoffeln (*Solanum tuberosum* L.) in Abhängigkeit von Umwelt—und Erbguteinflüssen. *Abh. Meteorol. Dienstes DDR*, 1966, 76, 10, 117.
 146. Rasochová M. Variabilita vlastností a znaků odrůd brambor. Kand. dis. práce, VÚRV Praha—Ruzyně, 1975.
 147. Raum H. Versuche über die Beziehungen zwischen Düngung, Schnittzeiten u. Ertrag der Dauerfütterflächen. *Jahrb. Weide- u. Futterbau*, 1927, 9.
 148. Regal V. Ekologické indikační hodnoty nejrozšířenějších lučních rostlin ČSSR. *Rostl. výroba*, 1967, 3.
 149. Regal V. Plenářská a synekologická charakteristika nejdůležitějších lučních druhů ČSSR. Doktorská disertační práce, VŠZ Praha, 1968.
 150. Regal V., Veselá M. Srovnání účinnosti ledku a močoviny na umělých travních porostech. Záv. zpráva, VŠZ Praha, 1975.
 151. Ремесло В. Н. и др. Мироновские пшеницы. М., Колос, 1976.
 152. Repka J., Kostrej A., Rusnák J. Analýza produkčního procesu kulturních raslin v podmínkách jižního Slovenska. I. Účinok meteorologických faktorov a hnojenia na produkčný proces kukurice. *Pol'nohospodárstvo*, XVI, 1970, 284—303.
 153. Repka J., Kostrej A. Závislost produkčního procesu na změnách klimatických faktorů. *Rostl. výroba*, 1975, 21, 837—844.
 154. Repka J., Kostrej A., Klobušník J. Analýza produkčního procesu kulturních raslin v podm. již. Slovenska. VI. Rast a produkční vlastnosti porastů oz. pšenice. *Pol'nohospodárstvo*, 1978, 24, 6, 503—513.
 155. Repka J., Rimár J., Lorenčík L. Vplyv pôdného typu na produkčné procesy a produkciu porastov poľných plodín. *Rostl. výroba*, 1978, 24, 12, 1235—1245.
 156. Rychnovská—Soudková M. Variation of glycid and protein contents in the biomass of meadow grasses and their communities. In: Rychnovská M. (ed.). Ecosystem Study on Grassland Biome in Czechoslovakia. Czechosl. IBP/PT—PP Report, Brno, 1972, 2, 33—36.
 157. Rychnovská—Soudková M., Ulehlová B., Jakrllová J., Tesařová M. Biomass budget and energy flow in alluvial meadow ecosystem. XIII. International Grassland Congress Leipzig. Section 3—4—5, 1977, 10—16.
 158. Rychnovská M. Seminal natural temperate meadows—Energyflow. In: Coupland R. T. (ed.). Grassland Ecosystems of the World. IEP Series, Cambridge, 1979, 165—170.
 159. Романова Е. И. Физиология роста и развития зернобобовых растений — В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. М., 1970, VI.
 160. Savickij M. S. Biologické a agrotechnické faktory vysokých sklizní u obilnin. (Překlad), VŠZ Brno, 1949.
 161. Segeřa V. Fyziologie a ekologie přezimování obilnin. Sbor. symp. «Biologické základy zvyšování produktivity obilnin». VŠZ Brno, 1967, 49—58.
 162. Segeřa V. Dynamika resistance vůči mrazu a adaptační schopnost ozimé pšenice během zimy. Záv. zpráva VÚRV Ruzyně, 1975, 1—74.
 163. Seike W. Die Düngung. DLV, Berlin, 1965.
 164. Scheibe A., Ellermann M. Über den Einfluss von Licht und Temperatur auf den Bestockungsvorgang sommerannueller Getreidearten. *Z. Acker- u. Pflanzenbau*, 1967, 126, 197—228.
 - 165a. Schmidt L., Stehlik V., Sebíková O. Vztah povětrnostních podmínek k růstu a jakosti cukrovky za 50 let. *Listy cukrovarnické*, 1973, 89, 97—106.
 - 165b. Skuhřavý V. a kol. Entomofauna jetelového pole. Rozpravy ČSAV, 1955, 69, 1—83.
 166. Slavík B. Metody studia vodního provozu rostlin. Akademie Praha, 1965.
 167. Slavík L. Vliv diferencovaných podmínek zásobování vládou na vývoj a výnos ozimé pšenice. *Melliorace*, 1975, 11, 47—59.
 168. Spieritz J. H., Hag B. A., Kupers L. J. P. Relation between green area duration and grain yield in some varieties of spring wheat. *Neth. J. agric. Sci.*, 1971, 19, 211—222.
 169. Stoy V. Assimilatbildung und -verteilung als Komponenten der Ertragsbildung beim Getreide. *Angew. Bot.*, 1973, 47, 17—26.
 170. Stricker H. W. Zur Frage der Knollenanlage, der Knollenbildung und der Ertragsstruktur bei der Kartoffel. *Kali-Briefe*, Fachgebiet 3. Acker- und Pflanzenbau, 1965, 7—8, 1—16.
 171. Сукачев В. Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. *Ботанический журнал*, 1953, 38, 57—96.
 172. Santa M. Zásady pěstování vojtěšky v závlahových podmínkách. Metodika pro zavádění výsledků do praxe. 12, UVTIZ, Praha, 1976.
 173. Шатилов И. С., Каюмов М. К. Программирование урожая сельскохозяйственных культур. Реферативный сб. ВАСХНИЛ, М., Колос, 1975.
 - 174a. Sesták Z., Čarský J. Metody studia fotosyntetické produkce rostlin. Akademie Praha, 1966.
 - 174b. Sebanek J. Výklad vrcholové dominance v rostlině na podkladě studia korelace mezi dělohami a kotylárními pupeny u hrachu (*Pisum sativum* L.). *Acta Univ. Agric. (Brno)* Fac. Agronom. (Ser. D.), 1971, 7, 393—418.
 175. Skrdleta V. Vztah mezi minerálním dusíkem a symbiotickou fixací vzdušného dusíku u leguminos. Studijní informace. UVTI Praha, 1971.
 176. Smálik M. Vplyv proveniencie pestovania zemiakov v podmienkach Slovenska na škrobnatosť a obsah dusíkatých látok. *Rostl. výroba*, 1977, 23, 271—279.
 177. Spaldon E. Teória a prax vysokých úrod. Zbor. refer. z pol'nohospodárskych konf. Nitra, 1960, 5—60.
 178. Spaldon E. Niektore doterajšie výsledky rozvoja obilnárstva a vedecké základy jeho ďalšieho vývoja v podmienkach SSR. Zbor. ref. z kraj. konf. Piešťany, 1973, 28—108.

179. Spolier J. Intenzita fotosyntézy řepy cukrové. Sborník AF VSZ v Praze, řada A, 1974, 103—109.
180. Svihra J., Mišíkova M. Rozdielnosť produkčného procesu niektorých vysokovýkonných odrôd oz. pšenice. *Pol'nohospodárstvo*, 1974, 20, 11, 845—854.
181. Tanaka A., Yamaguchi J. Dry matter production, yield components and grain yield of the maize plant. *J. Fac. Agric. Hokkaido Univ.*, 1972, 57, 71—132.
182. Thorne G. N. Use of controlled environments for studying the effects of climate factors on growth and yield. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Pudoc, Wageningen, 1970, 399—404.
183. Thorne G. N. Physiology of grain yield of wheat and barley. *Rep. Roth. Exp. St.*, 1973, 2, 5—25.
184. Titljanova A. A., Bazilevich N. I. Nutrient cycling. In: Grassland Ecosystems of the World. IBP Series, Cambridge, 1979, 170—180.
185. Тооминг Ч. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. *Л.*, 1977.
186. Toosey R. D. The influence of sprout development at planting on subsequent growth and yield. In: Ivins J. D., Milthorpe F. L. (ed.). *The Growth of the Potato*. Butterworths, London, 1963, 79—95.
187. Трегубенко Н. И. Динамика углеводов в запасающих органах люцерны в течение вегетационного периода. — *Физиология и биохимия культурных растений*, 1970, 2, 6, 615—620.
188. Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. *Л.*, Сельхозгиз, 1940.
189. Uhliar J. Vliv frekvence seči na výnos, kvalitu píce a vytrvalost vojtěšky seté. Záv. zpráva VURV Piešťany, 1972.
190. Ulehla J. Využití výpočetní techniky při určování režimu doplňkových závlah na jižní Moravě. Sborník VSZ Brno, 1974, 103—111.
191. Ulehlová B., Findejsova M., Růžicka V. Yearly nitrogen budget in natural and fertilized grasslands of a Bohemian—Moravian-lands district. XIII. International Grassland Congress Leipzig. Sectional Papers, Sections 3—4—5, 1977, 24—30.
192. Устенко Г. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах как основа формирования урожая. В кн.: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М., Изд. АН СССР, 1963, 37—70.
193. Vachúpová A., K otázce čistého výkonu asimilace u vojtěšky hybridní a žluté. Sborník ref. symp. «Produkční možnosti a využití vojtěšky». VSZ Brno, 1967, 97—100.
194. Van Dyne G. M. Some mathematical models of grassland ecosystems. In: Dix R. L. et Beidleman R. G. (eds.). *The Grassland Ecosystem. A Preliminary Synthesis*. Range Sci. Dep. Sci. Ser. No. 2, Colorado State Univ., Fort. Collins 1969, 3—26.
195. Vaníček V. Vyhodnocování růstových a vývojových údobí plodin při závlaze. Sborník VSZ Brno, 1965, A, 387—396.
196. Velich J. Vliv seči na dynamiku růstu a tvorbu zásobních látek kořenů rostlin. Sborník AF, VSZ Praha, 1975, řada A, 233—246.
197. Vidovič J. Produktivita rastlín metódami rastovej analýzy. In: Ormandy A. a kol. Výskum fyziologických a biochemických zmien po dobu vývoja rastlín v rozličných podmienkach pestovania. Záv. správa. VUK Trnava, 1971.
198. Vidovič J. Fotosyntéza listu a porastu kukurice a jeho produktivita. Bratislava, 1977.
199. Vidovič J. Fyziologická charakteristika ideotypu kukurice. In: Zborník sem. «Fyziologicko-genetické a chemické faktory produktivity rastlín». Slov. spol. pre poľnohospod. vedy pri SAV a VSP Nitra, 1977, 55—76.
200. Vidovič J. Tvorba úrody kukurice a jej prognoza a programovanie. In: Zborník ref. Konf. «Pěstovanie kukurice na zrno». ČVTS SZ Praha, 1978, 1—19.
201. Vrkoč F. Autoregulace a kompenzace porostů polních plodin. *Rostl. výroba*, 1973, 19, 963—973.
- 202a. Vrkoč F. K dynamice růstu a produktivitě hlavních polních plodin. V. Produkce biomasy a tvorba výnosů polních plodin. Praha, ČVTS—SZ, 1977, 13—23.
- 202b. Walter R. Vztah agrotechniky a výživy k tvorbě reprodukčních orgánů u bobu. Sborník z konference ČSAZ «Pěstování bobu obecného». UVTI Praha, 1971.
203. Watson D. J. The physiological basis of variation in yield. *Adv. Agron.*, 1952, 4, 101—145.
204. Went F. W. The experimental control of plant growth. *Chronica Bot. Co.* 7, 1957.
205. Wicke H. J., Stock H. G., Singn D. F. Untersuchungen zur Wirkung von Beregnungsmassnahmen auf die Ertragsbildung des Getreides. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk.*, 1972, 16, 11, 837—845.
206. Winkler E. Kartoffelbau in Tirol. II. Photosynthesevermögen und Respiration von verschiedenen Kartoffelsorten. *Potato Res.*, 1971, 14, 1—18.
207. Wit C. T. Fotosyntéza listového zápoje. Studijní informace, 3, UVTI Praha, 1966.
208. Yoshida S. Physiological aspects of grain yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1972, 23, 437—464.
209. Zemánek M. Hormonální regulace tvorby výnosu. Stud. inf. Zák. vědy v zeměd. I, UVTI Praha, 1975.
210. Zichová A. Dynamika tvorby listové plochy u jarního ječmene. Záv. zpráva VUOb Kroměříž, 1964.
211. Zlatník A. a kol. Základy ekologie. SZN Praha, 1973.
212. Zrůst J. Teorie tvorby výnosů brambor. Sborník ref. z cel. konf. ČSAZ «Stabilizace výnosů a rozvoj bramborářství». ČSAZ Praha, 1977, 57—66.

СОДЕРЖАНИЕ

От авторов	5
Предисловие к чешскому изданию	7
Полевые культуры как экологические системы (И. Квет, В. Черны)	9
Сходство и различия между сельскохозяйственной и естественной экосистемами	10
Питательные вещества как фактор вегетации (И. Байер)	19
Взаимозависимость между содержанием питательных веществ в почве и их поступлением в растения	21
Влияние экологических факторов на усвоение питательных веществ	21
Взаимодействие питательных веществ	23
Емкость поглощения	24
Зависимость урожая от количества поглощенных растениями питательных веществ	25
Водный режим растений (И. Улегла)	26
Транспирация и фотосинтез	28
Периоды вегетации, критические по воде	28
Использование данных о водном режиме растений	30
Функции и рост подземных органов растений (В. Черны, М. Фериш)	31
Влияние факторов вегетации на корневую систему	31
Влияние генетических факторов на формирование корней	33
Рост корней в полевых условиях	34
Влияние агротехники на развитие подземных органов	36
Фотосинтез (Л. Натр)	37
Фотосинтез как диффузия CO ₂	40
Влияние внешних и внутренних факторов на фотосинтез	41
Дыхание	43
Растения C ₃ и C ₄	44
Потенциальная продуктивность фотосинтеза	46
Основы физиологии формирования урожая культурных растений	47
Поглощение энергии солнечных лучей посевами	49
Эффективное использование поглощенной энергии на формирование сухого вещества	53
Передвижение, распределение и накопление продуктов ассимиляции	53
Связь между накоплением ассимилятов и потенциалом продуктивности	56
Морфологическая структура отдельного растения и высокопродуктивного посева (Ф. Врочч)	58
Типы листьев	61
Структура посевов	62
Некоторые новые направления развития теории и практики возделывания полевых культур (Л. Натр)	63
Управление растениеводством с точки зрения формирования урожая	63
Программирование урожая	64
Математическое моделирование процессов продуктивности	66
Методы оценки состояния посевов	67
Генетические и селекционные аспекты потенциала продуктивности растений (И. Нечас)	70
Генетика потенциала продуктивности	70
Потенциал продуктивности — признак многофакторный	70

Анализ фенотипа продуктивности	71
Анализ генотипа продуктивности	72
Условия для проявления потенциала продуктивности	73
Наследуемость потенциала продуктивности и его генетически определяемых компонентов	74
Изменчивость продуктивности растений	74
Анализ общей изменчивости продуктивности растений	75
Общая и специфическая комбинационная способность и ее проявление	76
Селекция на высокий потенциал продуктивности	77
Концепции моделирования высокопродуктивных растений	77
Селекция генеративно размножающихся растений	78
Селекция вегетативно размножающихся растений	79
Использование мутагенеза при выведении растений с высоким потенциалом продуктивности	80
Значение негативных и позитивных отборов при селекции на высокий потенциал продуктивности	80
Селекция на высокий потенциал продуктивности в условиях фитотрона	81
Селекция на уровне культуры тканей и клеток	82
Основные условия районирования новых высокопродуктивных сортов	83
Формирование урожая зерновых культур (И. Петр)	84
Зерновые в экосистеме на пахотных землях	84
Продуктивность зерновых и формирование биологического урожая (И. Репка, И. Петр)	85
Размер ассимилирующей поверхности	86
Активность ассимиляционного аппарата и ее продолжительность после цветения растений	94
Расположение листьев и структура посевов	98
Скорость фотосинтеза (Л. Натр)	100
Образование и распределение сухого вещества (И. Петр)	102
Формирование хозяйственного урожая	104
Динамика формирования элементов урожайности	107
Факторы, определяющие число колосьев на единице площади	108
Влияние болезней на всхожесть зерновых	111
Повреждение озимых зерновых культур в зимний период	118
Влияние поражений болезнями в весенний период на густоту стояния озимой пшеницы	123
Влияние межвидовой и внутривидовой конкуренции на густоту стояния	124
Химическое и механическое повреждение растений	127
Кушение зерновых (И. Петр)	128
Формирование побегов	128
Условия, необходимые для кушения	131
Динамика кушения	135
Уменьшение числа побегов	135
Формирование и редукция элементов продуктивности колоса	142
Корреляции между развитием растений и формированием элементов урожайности	145
Формирование колосков, цветков и зерен в колосе (З. Натрова, И. Петр)	150
Опыление (З. Натрова)	156
Формирование и развитие репродуктивных органов	156
Формирование зерна	156
Влияние внешних факторов на число развитых зерен в колосе	158
Снижение продуктивности колоса в результате полегания (И. Петр)	160
Масса зерновки (Л. Натр)	161
Использование теории формирования урожая в условиях производства (И. Петр)	165
Агробиологический контроль при возделывании зерновых	167
Определение структуры урожая (Л. Натр)	171

Формирование урожая кукурузы (И. Видович)	175
Формирование биологического и хозяйственного урожая	176
Онтогенетические факторы формирования урожая	176
Рост и развитие, динамика нарастания и распределения сухой массы в онтогенезе	178
Специфические особенности фотосинтеза	184
Роль отдельных органов в формировании урожая; источники ассимилятов и емкость накопления	185
Скорость роста посева и его компонентов	187
Эффективность использования солнечной радиации в процессе формирования урожая	192
Перспективы возделывания кукурузы	193
Формирование урожая зернобобовых культур (И. Петр)	196
Зернобобовые в экосистеме на пахотных землях	196
Биологическая фиксация азота зернобобовыми культурами (И. Вондрыс)	197
Симбиотическая фиксация азота бобовыми культурами	197
Химизм биологической фиксации молекулярного азота	198
Формирование урожая (И. Петр)	201
Горох	201
Листовая поверхность у низко- и высокорослых сортов гороха	202
Образование и распределение сухого вещества	206
Кормовые бобы (Л. Фуциман)	208
Листовая поверхность, чистая продуктивность ассимиляции, сухое вещество и его распределение (Л. Фуциман, И. Репка)	209
Рост и развитие зернобобовых культур	211
Ветвление зернобобовых культур (И. Петр)	213
Развитие гороха и кормовых бобов	216
Микрофенология зернобобовых	217
Сроки формирования генеративных органов	218
Формирование хозяйственного урожая зернобобовых культур	222
Факторы, влияющие на число растений в посевах	223
Влияние сроков и способов посева на густоту стояния растений	225
Значение болезней и вредителей (Х. Ондражейова, И. Петр)	227
Роль ветвления в формировании урожая зернобобовых культур (И. Петр)	228
Факторы, влияющие на число бобов	228
Факторы, влияющие на число семян в бобе	233
Масса 1000 зерен и факторы, влияющие на нее (В. Хоснедл)	235
Химизм отложения запасных веществ	236
Биологический контроль при возделывании гороха и кормовых бобов (В. Хоснедл, И. Петр)	236
Структура урожайности и прогнозирование урожая зернобобовых культур (В. Хоснедл)	238
Формирование урожая многолетних бобовых трав (Э. Халва, Ф. Храбе)	240
Люцерна посевная в экосистеме на пахотных землях	240
Влияние условий среды на формирование урожая	242
Процессы формирования урожая люцерны	244
Динамика накопления запасных веществ	244
Динамика формирования почек и боковых стеблей	246
Формирование сухого вещества и листовой поверхности, чистая продуктивность фотосинтеза и интенсивность ассимиляции	247
Метаболизм растений	249
Водный режим	251
Процессы роста	251
Фазы развития	253

Размножение	254
Регулирование процессов формирования урожая	255
Подбор генотипа	255
Видовые и сортовые различия в формировании биомассы	256
Структура урожая	256
Формирование урожая луговых травостоев (М. Рычновска)	259
Естественные и сеяные многолетние травостой	259
Основные экологические факторы	259
Структура травостоев и видовые различия	260
Динамика формирования надземной биомассы	262
Динамика развития подземной биомассы	266
Развитие листового аппарата в зависимости от экологических условий	268
Распределение ассимилятов в надземных и подземных органах	270
Формирование продуктивности доминирующих видов трав	272
Круговорот геобioэлементов в многолетних травостоях	273
Эффективность использования солнечной энергии в отдельных типах растительных сообществ	276
Круговорот веществ и баланс энергии в луговых экосистемах	278
Влияние агротехники на продуктивность лугов в различных экологических условиях (В. Регал)	280
Регулирование водного режима почвы	280
Культуртехнические работы	283
Улучшение естественных травостоев	285
Питательный режим и удобрения	288
Использование злаковых травостоев	293
Формирование урожая картофеля (Л. Грушка, И. Зруст)	296
Морфология растений картофеля	296
Влияние внешней среды на продуктивность	298
Процессы формирования урожая	302
Рост и развитие картофеля	306
Регулирование процесса формирования урожая	313
Подбор генотипа	313
Влияние агроэкологических факторов	315
Динамика развития основных компонентов продуктивности	318
Практическое использование результатов изучения формирования урожая	327
Формирование урожая сахарной свеклы (Л. Минкс)	329
Особенности роста и формирование урожая	329
Фазы роста в 1-й год вегетации	330
Динамика формирования урожая	331
Формирование биологического урожая (Л. Минкс, И. Репка)	334
Некоторые вопросы агротехники сахарной свеклы при прогрессивных технологиях возделывания	345
Некоторые предпосылки для создания идеотипа растения и посевов	348
Биологический контроль в агротехнике сахарной свеклы	349
Формирование урожая кормовой свеклы (И. Шроллер)	350
Особенности формирования урожая	350
Фазы роста кормовой свеклы	354
Литература	355

Я. Байер, В. Черны, М. Ферик, Л. Фуциман, Э. Халва, В. Хос-
недл, Ф. Храбе, Л. Грушка, Я. Квет, Л. Минкс, Л. Натр,
З. Натрова, И. Нечас, Х. Онджейова, И. Петр, В. Регал,
И. Репка, М. Рычновска, В. Сегета, И. Шроллер, И. Улегла,
И. Видович, И. Вондрыс, Ф. Вроч, Я. Зруст

ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ ОСНОВНЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Заведующий редакцией *А. Т. Докторов*
Редактор *А. С. Салома*
Художник *К. Д. Юрченко*
Художественный редактор *Н. А. Никонова*
Технический редактор *Е. В. Соломович*
Корректор *Д. Е. Ткачева*

ИБ 3668

Сдано в набор 19.09.83. Подписано к печати 06.03.84. Формат 60×90/16.
Бумага тип. № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая.
Усл. печ. л. 23. Усл. кр.-отт. 23. Уч.-изд. л. 26,01. Изд. № 59. Тираж
4000 экз. Заказ № 583. Цена 2 р. 20 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Колос»,
107307, ГСП, Москва, Б-53, ул. Садовая-Спаская, 18.

Владимирская типография «Союзполиграфпрома» при Государственном
комитете СССР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли
600000, г. Владимир, Октябрьский проспект, д. 7