

## Тема 1. ВВЕДЕНИЕ

1. Понятие, цель и задачи частной физиологии полевых культур, ее место в системе общебиологических и сельскохозяйственных дисциплин.
2. Культурные фитоценозы, экологическое и географическое зонирование сельскохозяйственных культур. Сельскохозяйственные культуры Республики Беларусь.
3. Методы и уровни исследований частной физиологии и биохимии растений.

### **Понятие, цель и задачи дисциплины, ее место в системе общебиологических и сельскохозяйственных дисциплин**

Одной из основных задач, стоящих перед агрономической службой, является повышение урожайности и качества сельскохозяйственных растений. В современных условиях хозяйствования уровень интенсификации растениеводческой отрасли достаточно велик. Дальнейшее повышение продуктивности за счет агротехнических приемов малоэффективно и экономически нецелесообразно. В сложившейся ситуации необходимый рост урожайности может быть обеспечен за счет внутренних резервов растения и формирования оптимальных условий для протекания продукционного процесса. Для реализации этих задач необходимым инструментарием является познание физиологических особенностей отдельных видов сельскохозяйственных культур. Знание особенностей водного и минерального питания, пластического и энергетического обмена, процессов роста и развития, а также механизмов устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам позволит оптимизировать технологические приемы возделывания в соответствии с биологическими требованиями растения. Исследование указанных вопросов является предметом учебной дисциплины «Частная физиология сельскохозяйственных растений».

**Физиология растений** – наука, которая изучает закономерности жизненных процессов (фотосинтез, дыхание, минеральное и водное питание, рост и развитие и др.), их сущность и взаимосвязь с окружающими условиями.

**Частная физиология сельскохозяйственных растений** - наука, которая изучает особенности жизнедеятельности отдельных видов сельскохозяйственных растений и пути регулирования их продуктивности в агроценозе.

Учебная дисциплина «Частная физиология сельскохозяйственных растений» является одной из фундаментальных дисциплин общебиологической подготовки специалистов в области агрономии. Частная физиология сельскохозяйственных растений изучает видовые физиолого-биохимические особенности полевых, овощных и ягодных культур в формировании урожая и качества продукции, а также рассматривает пути управления и регуляции продукционным процессом и устойчивостью

растений в агроценозе. Частная физиология и биохимия растений составляет теоретическую основу для специальных агрономических наук – растениеводства, плодоводства, овощеводства, агрохимии, защиты растений, частной генетики и селекции.

**Цель** преподавания учебной дисциплины – формирование базовых профессиональных компетенций по управлению обменом веществ сельскохозяйственных растений путем активного вмешательства в деятельность функциональных систем, определяющих рост и развитие растений, их продуктивность и качество урожая.

**Задачами** учебной дисциплины являются:

1. Познание особенностей физиолого-биохимических процессов различных видов сельскохозяйственных растений
2. Изучение видовой отзывчивости культур на воздействие факторов внешней среды
3. Разработка фундаментальных основ формирования урожайности и качества продукции растениеводства.
4. Обоснование путей регулирования и управления продукционным процессом сельскохозяйственных растений.

Учебная дисциплина «Частная физиология сельскохозяйственных растений» относится к дисциплинам государственного компонента, входит в состав модуля «Биологический» и базируется на ранее изучаемых учебных дисциплинах: «Ботаника», «Физиология и биохимия растений», «Биология сельскохозяйственных растений», «Агрохимия».

В свою очередь, знания, полученные при изучении учебной дисциплины «Частная физиология сельскохозяйственных растений», используются при изучении последующих учебных дисциплин: «Земледелие», «Растениеводство», «Технология хранения и переработки продукции растениеводства».

В результате изучения учебной дисциплины студент должен закрепить и развить следующие базовые профессиональные компетенции (БПК-4): знать биологическое разнообразие видов, структурно-функциональную организацию, биологические особенности и физиологические механизмы формирования урожайности сельскохозяйственных растений и применять их в практической деятельности.

**Объект изучения**

- 1) Сельскохозяйственная культура
- 2) Агрофитоценоз

**Культурные фитоценозы, экологическое и географическое зонирование сельскохозяйственных культур.  
Сельскохозяйственные культуры Республики Беларусь**

Человек пока научился использовать в той или иной мере примерно 5% видов растений, которые в настоящее время произрастают на нашей планете

и отличаются очень большим разнообразием, в том числе около 1500 введены в культуру, из них наиболее важное значение имеют примерно 600.

Человек выводил культурные (возделываемые, культивируемые) растения из дикорастущих еще в древние времена. Он отбирал понравившиеся ему вкусные семена, плоды, корни и сеял нужные растения поблизости от своего жилища; поливал их и ухаживал за ними. Год от года семена становились обильнее и крупнее, а корнеплоды или плоды - вкуснее. Так было положено начало возделыванию культурных растений - растениеводству. Из поколения в поколение передавался опыт выращивания растений. Люди отбирали самые ценные для себя растения и улучшали их. Перенимая друг у друга опыт, они обобщали приемы выращивания растений. Появилась наука о земледелии, или земледелии. Она развивалась не сама по себе, а взаимосвязанно с ботаникой, химией, физиологией растений, почвоведением. С развитием науки о жизни растений и о их выращивании улучшать культурные растения стало легче. Оказалось, что можно усилить рост тех органов растения, которые особенно важны для человека. И вот яблоко культурной яблони стало крупнее и слаще; зерно пшеницы - крупнее и питательнее, чем у предков этих растений. И пшеница, и яблоня, и все другие культуры, выращиваемые человеком, стали намного урожайнее своих дикорастущих предков.

Если мы сравним колосья культурной и дикорастущей пшеницы, увидим, что у первой они намного больше. Значит, и листья, и все другие органы культурной пшеницы должны работать интенсивнее, чтобы образовать более крупные колосья, с большим количеством зерен. Следовательно, культурной пшенице нужны лучшие условия жизни, чем дикорастущей. Иначе она не даст хорошего урожая. То же наблюдается у картофеля, свеклы, капусты, ягодников - у любого растения, возделываемого человеком.

Наиболее полную и целостную теорию центров происхождения видов культурных растений сформулировал Николай Иванович Вавилов в ходе исследований в 20-30-е годы прошлого века. В своих экспедициях Вавилов собрал богатейшую коллекцию культурных растений, нашел родственные связи между ними, предсказал возможные для выведения ранее неизвестные, но заложенные генетически свойства этих культур. Он обнаружил существование районов с максимальной концентрацией видов, разновидностей и сортов определенных культурных растений, а также то, что эти районы связаны с местами древнейших цивилизаций.

В ходе исследований Н.И. Вавилова было выявлено семь основных географических центров происхождения культурных растений.

1. *Южноазиатский тропический центр* включает в себя тропическую Индию, Индокитай, Южный Китай, Юго-Восточную Азию. Культурные растения центра: рис, сахарный тростник, огурец, баклажан, цитрусовые, манго, банан, кокосовая пальма, черный перец – около 33 % всех культурных растений.

2. *Восточноазиатский центр* – Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань. Отсюда произошли соя, просо, гречиха, слива, вишня, редька, грецкий орех, мандарин, хурма, бамбук, женьшень – около 20 % культурных растений.

3. *Юго-западноазиатский центр* – Малая Азия, Средняя Азия, Иран, Афганистан, Юго-Западная Индия. Этот центр является прародителем пшеницы, ячменя, ржи, фундука, бобовых культур, льна, конопли, репы, чеснока, винограда, абрикоса, груши, дыни – порядка 14 % всех культурных растений.

4. *Средиземноморский центр* – страны побережья Средиземного моря. Отсюда вышли капуста, сахарная свекла, маслины, клевер, чечевица, овес, лен, лавр, кабачок, петрушка, сельдерей, виноград, горох, бобы, морковь, мята, тмин, хрен, укроп – около 11 % культурных растений.

5. *Абиссинский, или Африканский центр* – Абиссинское нагорье Африки в районе Эфиопии. Оттуда произошли пшеница, ячмень, сорго, кофе, бананы, кунжут, арбуз – порядка 4 % культурных растений.

6. *Центральноамериканский центр* - Южная Мексика. Родоначальник фасоли, кукурузы, подсолнечника, хлопчатника, какао, тыквы, табака, топинамбура, папайи – около 10 % культурных растений.

7. *Южноамериканский, или Андийский центр* - западное побережье Южной Америки. Из этого центра произошли картофель, томат, ананас, сладкий перец, хинное дерево, кокаиновый куст, гевея, арахис – около 8 % культурных растений.

### ***Классификация полевых культур***

Современное растениеводство как отрасль сельскохозяйственного производства включает в себя полеводство, овощеводство, плодоводство, виноградарство, цветоводство, луговоеводство и лесоводство. Но как научная дисциплина растениеводство рассматривает только полевые культуры. Эта наука несет на себе черты прикладной ботаники (морфология, анатомия и систематика полевых культур) и земледелия.

В группу полевых культур входят порядка 100 важнейших видов, которые дают продукты питания, сырьё для технической переработки и корма для сельскохозяйственных животных. Все они различаются между собой по биологическим особенностям, по отношению к условиям окружающей среды, по количеству и качеству получаемой продукции. Специальной научной классификацией растений, произрастающих на нашей планете, постоянно занимаются специалисты по ботанике; при этом они подразделяются на семейства, роды и виды. Делались неоднократные попытки разработать ее также для культурных растений, но ни одна из них пока не получила всеобщего признания среди агрономов.

Рассмотрим основные подходы в классификации культурных растений.

Жуковский П. М. («Культурные растения и их сородичи» (1964) выделил следующие группы культурных растений:

1. *Крахмалоносные*: пшеница, рожь, ячмень, овёс, кукуруза, сорго, просо, рис, пайза, чумиза, могар, гречиха, картофель, батат и др.

2. *Сахароносные*: тростник, свекла и др.
3. *Инулиноносные*: цикорий, топинамбур и др.
4. *Белковые*: горох, фасоль, соя, нут, бобы, чечевица, чина, люпин и др.
5. *Жирномасличные*: подсолнечник, кунжут, клещевина, арахис, рыжик, горчица, рапс, сурепица, сафлор и др.
6. *Волокнистые*: хлопчатник, лён, конопля, джут и др.
7. *Пищевые сочноплодные, сочно-семенные и древесные твердоплодные*: яблоня, груша, слива, вишня, абрикос, персик, смородина, крыжовник, виноград, орех грецкий, лещина и др.
8. *Тыквенные и основные овощные*: арбуз, тыква, огурец, помидор, перец и др.
9. *Кормовые*: брюква, репа, турнепс, люцерна, клевер и др.
10. *Наркотические и стимулирующие*: табак, мак опийный, чай, кофе, какао и др.
11. Некоторые древесные *технические и лекарственные*: эвкалипт, бамбук, хинное дерево и др.
12. *Каучуконосные и гуттоносные* виды.

Многие положения этой ботанической классификации представляют интерес и для агрономов, хотя в ней имеется целый ряд недостатков. Например, зерновые культуры, картофель и некоторые однолетние злаковые травы (пайза, чумиза, могар) попали в одну крахмалоносную группу.

Много внимания в науке уделялось также разработке специальных агрономических классификаций для 100 полевых культур, но строились они на разных принципах. В 1865—1894 гг. Стебут И. А. читал лекции по полеводству в Петровской сельскохозяйственной и лесной академии (ныне РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева), в которых излагал студентам свою группировку, основанную на сходстве их выращивания. В начале 80-х годов XIX в. он приступил к работе над капитальным научным трудом «Основы полевой культуры и меры к её улучшению в России», в котором она была представлена в развернутом виде. К сожалению, из трёх задуманных им томов вышел только первый объёмом около тысячи страниц. В зависимости от способа возделывания он делил все полевые культуры на три группы — растения парового, полевого и лугового клина. Они различались между собой в основном по густоте посева.

К паровым (по современной терминологии «пропашным») растениям относилось большое количество очень различных по назначению сельскохозяйственных культур, которые в то время возделывались с широкими междурядьями (сахарная и кормовая свекла, репа, брюква, кольраби, цикорий, табак, картофель, топинамбур, тыква, кукуруза, конские бобы, фасоль, подсолнечник, озимые рапс и сурепица, кунжут, клещевина, мак, земляной орех, сафлор, хлопок, хмель и др.). Так как хозяйственно ценную часть у этих разнообразных растений составляли корни, клубни, корневища, стебли, листья, соцветия, цветы, плоды и зерна, то ему пришлось разбить эту обширную сборную группу на 10 подгрупп. Растения полевого клина имели значительно меньше междурядья (пшеница, рожь, ячмень, овёс,

просо, рис, гречиха, горох, яровые рапс и сурепица, рыжик, горчица, лён, конопля, могар и др.). Эту группу он делил на 4 подгруппы в зависимости от цели возделывания и использования. Растения лугового клина имели самые маленькие междурядья; сюда относились все многолетние бобовые и злаковые травы (клевер, люцерна, эспарцет, тимофеевка, райграс и др.), а также их травосмеси.

Кроме густоты посева, эти группы отличались между собой также по выносу питательных веществ: наименьшей усвояющей способностью обладали паровые растения, а наибольшей — культуры лугового клина. Была установлена разница и в степени иссушения почвы; больше всего испаряли воды кормовые травы и меньше всего — растения парового клина. Наибольшее количество пожнивных и корневых остатков формировали растения лугового клина, тогда как паровые (пропашные) культуры занимали последнее место. По мнению Прянишникова Д. Н. некоторое неудобство этой классификации заключалось в том, что часто близкие растения приходилось относить к разным группам. В то же время отдельные культуры в зависимости от способа возделывания помещались то в одну, то в другую группу. Ученики и последователи Стебута И. А. пытались в той или иной степени усовершенствовать его классификацию. Например, известный агроном Винер В. В. в своём практическом руководстве по полеводству делил все культуры на растения парового, озимого, ярового, пропашного, травяного и лугового, пластового и выводного клиньев, т. е. расширил их число.

Примерно в это же время в Западной Европе была разработана классификация немецкого ученого Бломейера, в которой за основу бралась цель использования. Он делил все полевые культуры по назначению их урожая на три группы: хлебные, кормовые, промышленные. Но они были очень неоднородными. Например, во вторую из них были включены кормовые травы и корнеплоды. Ещё более пестрой оказалась третья группа, куда относились масличные, прядильные, красильные и другие растения. Сами промышленные (технические) культуры могут представлять также определенный интерес в качестве пищевых или кормовых. Например, основным назначением хлопчатника является получение волокна, в то же время масло идёт для пищевых целей, а жмых на корм домашним животным. Кроме того, некоторые культуры могут быть одновременно пищевыми, техническими и кормовыми (картофель, кукуруза и др.). Прянишников Д. Н. подчеркивал, что даже озимая рожь, если её солома полностью используется на технические цели, может быть отнесена к промышленным культурам (например, в конце XIX в. в Голландии она вся шла для приготовления бумаги). Очень малая доля культурных растений совершенно не подходит для промышленной переработки (многолетние и однолетние травы, силосные культуры и др.).

Являясь одним из ближайших учеников Стебута И. А., Прянишников Д. Н. считал, что наряду с капитальной книгой «Основы полевой культуры», нужно было иметь более краткий и пропорционально построенный учебник.

С этой целью он отредактировал полную запись лекций Стебута И. А., которые были составлены одним из студентов того времени Шуловым И. С. Таким образом, в 1898 г. вышло первое издание нового учебника Прянишникова Д. Н. по полеводству, которое он назвал «Частное земледелие». С учетом большого разнообразия растений полевой культуры было очень нелегко разработать такой учебник, в котором были бы хорошо отражены индивидуальные особенности отдельных видов и не было повторений при характеристике их, имеющих много общего в биологии и агротехнике. С целью облегчения при изучении нужна была какая-то группировка культурных растений. По его мнению строгая ботаническая классификация для этой цели была неудобной, так как растения одного и того же семейства (например, зерновые хлеба и злаковые травы), даже рода и вида часто возделываются с различной целью и требуют не одинаковых агроприемов при их выращивании. Более перспективной он считал такую группировку, в которой были бы объединены цели и способы выращивания различных культур. Поэтому при разработке новой классификации он попытался совместить в той или иной мере оба принципа, которыми пользовались Стебут И. А. и Бломейер.

Прянишников Д. Н. поделил все растения полевой культуры на 4 группы, располагая их в порядке возрастания густоты стояния.

1. *Клубнеплоды и корнеплоды* (культуры парового клина): картофель, топинамбур, сахарная и кормовая свекла, морковь, брюква, репа, цикорий, пастернак, кормовая капуста.

2. *Зерновые* (в основном растения полевых клина) в свою очередь делились на три подгруппы:

а) растения с зернами, богатыми крахмалом: пшеница, рожь, ячмень, овёс, просо, кукуруза, рис, гречиха;

б) растения с зернами, богатыми белком: горох, нут, чечевица, конские бобы, вика, фасоль, соя, земляной орех;

в) растения с зернами, богатыми маслом: подсолнечник, сафлор, кунжут, клещевина, мак, рапс, сурепица, рыжик, горчица, анис, кориандр, тмин и др.

3. *Прядильные растения* (паровой и полевой клин): хлопчатник, лён, конопля.

4. *Кормовые травы* (растения лугового клина): клевер, люцерна, эспарцет, тимофеевка, лисохвост, райграс, костёр безостый, мятлик, сераделла, могар, суданская трава и др.

Кроме того, в виде приложения он выделил дополнительную группу, куда включил наркотические (табак), вкусовые (хмель) и красильные растения, которые в то время выращивались в основном на приусадебных землях. Таким образом, в классификации Прянишникова Д. Н. фактическое количество групп и подгрупп полевых культур было доведено до восьми. Касаясь вопроса распределения культур на группы, он подчеркивал, что идеального решения здесь не может быть, а само рассмотрение каких-то групп можно проводить в любом порядке, если читатели хорошо знакомы с

основами общего земледелия. За 35 лет этот учебник переиздавался 8 раз, а в 1936 г. под редакцией Прянишникова Д. Н. и Якушкина И. В. вышло переработанное 9 издание.

Новый вариант учебника по возделыванию полевых культур «Растениеводство» вышел в 1948 г. под редакцией Якушкина И. В., а в 1953 г. было выпущено второе его издание.

Он придерживался в основном классификации Прянишникова Д. Н., в которой учитывались особенности возделывания и цели культуры. Все полевые культуры им были разделены на следующие группы:

- 1) хлеба озимые;
- 2) хлеба яровые (по преимуществу сплошного посева);
- 3) хлеба пропашные (просо, гречиха);
- 4) хлеба высокостебельные (кукуруза, сорго);
- 5) зерновые бобовые;
- 6) масличные и эфиромасличные;
- 7) картофель и земляная груша;
- 8) сахарная свекла;
- 9) кормовые корнеплоды;
- 10) прядильные культуры (лён, конопля);
- 11) хлопчатник;
- 12) новые лубяные культуры;
- 13) табак и махорка;
- 14) многолетние бобовые травы;
- 15) многолетние злаки;
- 16) травосмеси;
- 17) однолетние злаки;
- 18) однолетние бобовые травы;
- 19) силосные и бахчевые; каучуконосы.

Классификация Якушкина И. В. была построена по принципу комплексной характеристики полевых культур, но в ней были также существенно дополнены биологические особенности растений, непосредственно связанные с отношением их к факторам среды.

В дальнейшем ученые пошли по пути сокращения групп полевых культур. За основу классификации был взят принцип объединения растений полевой культуры по их наиболее существенному признаку, имеющему прямое отношение к производству, т. е. по характеру главного продукта, получаемого при их возделывании. Была принята следующая классификация:

- Зерновые и зерновые бобовые культуры.
- Корнеплоды, клубнеплоды, кормовая капуста, бахчевые и новые кормовые растения.
- Кормовые травы.
- Масличные и эфиромасличные культуры.
- Прядильные культуры.
- Табак и махорка.

Подгорный П. И. также был сторонником группировки полевых культур по их назначению. Он считал, что для 100 полевых культур, которые рассматриваются в курсе растениеводства, очень трудно разработать стройную классификацию, так как они отличаются между собой по биологическим признакам, разнообразию получаемых продуктов, особенностям их возделывания и размещения в севооборотах, степени механизации. В связи с этим не всегда получаются четкие границы между отдельными группами по их назначению, так как многие растения используются для разных целей. Например, лён возделывается как масличное и прядильное растение, а соя как масличное и зернобобовое. Некоторые культуры являются универсальными, так как используются для пищевых, кормовых и технических целей (картофель, кукуруза и др.). Поэтому любые классификации разрабатываются только с целью удобства их изучения. Он считал, что группировка полевых культур должна осуществляться по производственному принципу, и делил их на 4 группы (зерновые, технические, кормовые, бахчевые) с подразделением на несколько подгрупп. По мнению автора, эта классификация отличается простотой, четкостью и достаточной выдержанностью, но ее тоже нельзя считать вполне удовлетворительной во всех отношениях, как и группировки других авторов (Бломейер, Стебут, Винер, Прянишников, Якушкин и т. д.).

В дальнейшем воронежские ученые (Коренев Г. В., Федотов В. А. и др.) внесли в эту классификацию небольшие уточнения, в частности вместо четырех групп в ней осталось три, так как продовольственные бахчевые культуры, по их мнению, должны изучаться в курсе «Овощеводство». В окончательном виде она выглядит примерно такой же, какая была предложена в XIX в. Бломейером. Следует отметить, что многие авторы не одобряют передачу бахчевых культур к овощным (Посыпанов Г. С. и др., 1997, 2006; Алабушев В. А. и др., 2001), бахчевые культуры, которые используются для пищевых, кормовых и технических целей, должны быть в качестве самостоятельной группы в составе полевых.

На основании вышеизложенного анализа принята следующая группировка растений:

1. Зерновые культуры
  - 1.1. Озимые хлеба первой группы
  - 1.2. Яровые хлеба первой группы
  - 1.3. Хлеба второй группы
  - 1.4. Гречиха
2. Зернобобовые культуры
3. Технические культуры
  - 3.1. Масличные и прядильные растения
  - 3.2. Лекарственные и алкалоидные растения
  - 3.3. Сахароносные и крахмалоносные растения
4. Бахчевые культуры
5. Кормовые культуры
  - 5.1. Многолетние бобовые травы

- 5.2. Многолетние злаковые травы
- 5.3. Однолетние травы (бобовые и злаковые)
- 5.4. Растения других семейств
- 5.5. Кормовые корнеплоды

Совершенно особой классификацией полевых культур пользуется в селекции и системе сортоиспытания:

Зерновые (пшеница, рожь, тритикале).

Зернофуражные (ячмень, овес).

Крупяные (гречиха, просо, рис).

Зернобобовые (горох, нут, фасоль, чечевица, чина).

Зернокормовые (кукуруза, могар, пайза, сорго, сорго — суданковые гибриды, суданская трава, чумиза).

Зернобобовые кормовые (бобы, вика мохнатая и посевная, люпин белый, желтый, узколистный и многолетний).

Бобовые травы (донник белый и желтый, клевер гибридный, луговой и ползучий, козлятник восточный, люцерна желтая, изменчивая и синяя, люцерна рогатый, эспарцет).

Злаковые травы (двукосточник тростниковый, ежа сборная, житняк, кострец безостый, лисохвост луговой, мятлик луговой, овсяница красная, луговая и тростниковая, пырей бескорневищный, райграс пастбищный, тимофеевка луговая).

Корнеплоды кормовые (свекла, брюква, турнепс).

Силосные (амарант, борщевик Сосновского, горец Вейриха и забайкальский, капуста кормовая, мальва, редька масличная, силфия, топинсолнечник).

Аридные (камфоросма, кейреук, кохия веничная, полынь белая и солелюбивая, прутняк, терескен).

Масличные (арахис, горчица белая и сарептская, клещевина, кунжут, лен, мак, перилла, подсолнечник, рапс озимый и яровой, рыжик озимый и яровой, сафлор, соя, сурепица озимая и яровая).

Технические (свекла сахарная, стевия, табак, хмель).

Прядильные (конопля, лен-долгунец, хлопчатник).

Эфиромасличные (анис обыкновенный, кориандр, лаванда, мята, пажитник, тмин, шалфей мускатный).

Лекарственные (валериана, зверобой продырявленный, левзея сафлоровидная, наперстянка шерстистая, ноготки лекарственные, пустырник сердечный, расторопша пятнистая, родиола розовая, ромашка аптечная, синюха голубая, тысячелистник обыкновенный, шалфей лекарственный, эхинацея).

Клубнеплодные (картофель, топинамбур).

Таким образом, определить место рассмотрения ряда культур довольно трудно, например, картофель в нашей стране принято рассматривать в группе полевых крахмалоносных растений. В странах же тропиков его относят к овощным культурам. И вместе с тем источником крахмала могут

быть и зерновые культуры, например, широко известен в употреблении крахмал кукурузный. Большая часть масличных растений являются однолетними полевыми растениями — соя, подсолнечник, арахис, кунжут, но в то же время велика роль в производстве растительного масла пальмы масличной, пальмы кокосовой, оливкового дерева, которые рассматриваются среди плодовых растений. Чай китайский традиционно относят к стимулирующим полевым культурам, и одновременно кофе, какао, чай парагвайский и другие отнесены к плодовым растениям.

Имеются трудности в определении места и среди полевых культур: соя является бобовым и масличным растением, лен возделывается на волокно и масло и т. д.

Большим недостатком всех классификаций, которые разработаны для полевых культур, является то, что они ориентированы в основном на получение одного урожая в год какой-то конкретной культуры. С теоретической точки зрения дальнейшая интенсификация в XXI в. должна строиться с учетом более полного использования ФАР на формирование фитомассы (подземная, надземная и хозяйственно-полезная). При этом большая роль должна отводиться промежуточным посевам во времени (озимые, подзимние, ранневесенние, поукосные, пожнивные и др.) и в пространстве (подсевные, смешанные, совместные и др.). В XX в. промежуточные посева применялись в основном на кормовые цели. Для других полевых культур таких агротехнологий очень мало. В XXI в. этой проблеме придется уделять значительно больше внимания. В свою очередь расширение промежуточных посевов во времени и в пространстве может потребовать нового пересмотра традиционных классификаций полевых культур.

Значение групп и отдельных полевых растений подробно будет рассмотрено в следующих разделах.

В структуре растениеводства Республики Беларусь высокий удельный вес занимают зерновые и зернобобовые культуры, а также кормовые культуры, что обусловлено специализацией сельского хозяйства республики главным образом на молочно-мясном животноводстве. Основными зерновыми культурами являются ячмень, рожь, тритикале. Особое место занимают картофель и лен.

Наибольший удельный вес в посевных площадях Республики Беларусь (46-50%, около 2700-3000 тыс. га) занимают кормовые культуры (одно- и многолетние травы, кормовые корнеплоды – кормовая морковь, кормовая свекла, турнепс, брюква).

Второе место среди сельскохозяйственных культур Республики Беларусь занимают зерновые и зернобобовые культуры. Посевная площадь данных культур составляет около 2300 тыс. га или 40-41% от всех площадей. Рожью занято в среднем по годам 4,1% от всех посевных площадей Республики Беларусь, пшеницей – 12,2%, тритикале – 8,6%, ячменём – 7,8%, овсом – 2,5%, кукурузой на зерно – 2,1%, гречихой – 0,2%, зернобобовыми культурами – 2,8%.

Из технических культур возделываются рапс, лён, сахарная свёкла. занимают незначительное место в структуре сельскохозяйственных культур Республики Беларусь. Несмотря на свою популярность в Республике Беларусь, картофель на 01.01.2017 г. занимает 295 тыс. га или только 5% всех посевов культур растениеводства. При этом с 2010 г. посевные площади картофеля сократились на 76 тыс. га или на 20,5%.

Основные овощные культуры – морковь, свекла, капуста.

В 2020 году в сравнении с 2015 годом увеличено производство зерна (101,3 %), рапса (191,4 %), сахарной свеклы (121,5 %), льноволокна (116,6 %), овощей (103,8 %), плодов (143,3 %).

(см. статистический сборник)

## Методы и уровни исследований ЧФСХР

Основными методами ЧФСХР являются:

- **экспериментальный**
- **исторический**

Экспериментальный предполагает проведение экспериментов, опытов.

Опыты бывают:

- Модельные (лабораторные)
- Вегетационные (сосуды, фитотроны, климкамеры)
- Полевые

Исторические методы предполагают изучение жизни растения в процессе его развития.

На всех уровнях изучения широко используются

На всех уровнях изучения широко используются:

### *1. Частные методы*

физико-химические (микроскопия, калориметры, электрофорез).

специфические (методы водных и песчаных культур, биотестов, исследования фотопериодизма, культуры клеток и тканей и др.).

### *2. Междисциплинарные методы*

системно-структурный (объект как структура).

Включает следующие аспекты:

- содержательный
- логический
- энергетический

синтетический (взаимодействие различных методов. Биогеоценология).

Современная физиология растений все больше сближается с физико-химической биологией. Вместе с тем она имеет специфические, свойственные только этой науке методы исследований: методы водных и песчаных культур, биотестов, исследования фотопериодизма, системы «красный–дальний красный свет», культуры клеток и тканей и др. Изолированная клетка – незаменимый объект исследований фундаментальных основ физиологии растений, а также клеточной биотехнологии и биоинженерии растений.

Господствующим принципом физиологических исследований является принцип причинности, используются аналитический и синтетический подходы в познании явлений жизни растения. Физиологи разрабатывают математические модели физиологических процессов, которые экспериментально проверяются. Многие физиологи в работах используют диалектический метод, исторический подход к изучению функций растительного организма.

С помощью всех этих методов физиологи исследуют процессы жизнедеятельности растений на различных уровнях организации, начиная с молекулярно-биологического, биохимического и клеточного и кончая биогеохимическим:

- на молекулярном уровне изучают функции нуклеиновых кислот, белков и других веществ,
- на клеточном и субклеточном – функции клеток и ее органелл,
- на органном – функции листа, стебля, корня и т. д.,
- на организменном – функции целого растения,
- на популятивном – функции вида и сорта растений,
- на ценотическом – функции фито- и агрофитоценозов,
- на биогеохимическом – систему растение–почва и глобальные процессы в биосфере Земли.

## **ТЕМА 2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОПТИМИЗАЦИИ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА АГРОФИТОЦЕНОЗОВ**

1. Фотосинтез как основа продукционного процесса растений.
2. Дыхание и урожай.
3. Водный баланс растения.
4. Рост и развитие растений в онтогенезе.
5. Продукционный процесс ценоза.

### **1. Фотосинтез как основа продукционного процесса растений**

Фотосинтез является основой продукционного процесса растений – синтезируемые органические вещества используются на формирование урожая сельскохозяйственных растений. Различают урожай биологический и хозяйственный. *Биологический урожай* – это суммарная сухая биомасса всех органов растений (корней, стеблей, листьев, плодов). *Хозяйственный урожай* – это сухая биомасса хозяйственно полезной части урожая, используемая в пищу, на корм или переработку (зерно, клубни, корнеплоды, плоды, ягоды и др.). Коэффициент хозяйственного использования ( $K_{хоз.}$ ) показывает, какую долю составляет хозяйственный урожай в биологическом. Он рассчитывается как отношение урожая хозяйственного к биологическому и выражается в процентах.

Посевы и насаждения являются сложными фотосинтетическими системами, их продуктивность определяется комплексом внешних и внутренних факторов. На световой, водный, тепловой режимы и режим питания растений влияют густота стояния, направление рядков, архитектура растений (положение органов в пространстве), степень засоренности и др. Основными фотосинтезирующими органами растений являются листья, поэтому от их суммарной площади в посевах, продолжительности функционирования в значительной степени зависит урожайность сельскохозяйственных культур. Длительность функционирования листьев характеризует *фотосинтетический потенциал* (ФП) – число «рабочих дней» листовой поверхности посева, рассчитываемое как произведение полусуммы площадей листьев за два последующих определения на длительность периода между этими определениями в днях. ФП посева тесно коррелирует как с биологической, так и с хозяйственной продуктивностью растений и в оптимальных условиях составляет для зерновых 2,5-3,0 и для картофеля 1,5-2,0 млн. м<sup>2</sup>·дней/га. Установлено, что каждые 1000 ед. фотосинтетического потенциала посевов формируют 2-3 кг зерна или 5-7 кг картофеля.

Накопление биомассы в посевах зависит не только от интенсивности фотосинтеза, но и интенсивности дыхания, в ходе которого органические вещества расходуются. Основным показателем, характеризующим накопление биомассы в посевах, является *чистая продуктивность фотосинтеза* (ЧПФ) – количество сухой биомассы, накопленной единицей площади листьев за единицу времени. Измеряется обычно в граммах сухой массы на 1 м<sup>2</sup> за сутки, варьирует в пределах 7-20 г/м<sup>2</sup>·сут. ЧПФ максимальна, когда большинство листьев хорошо освещены, с усилением их взаимного затенения, она снижается. ЧПФ не учитывает фотосинтез нелистовых органов, который может быть значительным. Например, у ржи вклад стеблей составляет 50-55 %, а листьев только 20 %.

Формирование урожая сельскохозяйственных культур – сложный процесс, результат которого определяется взаимодействием растений с условиями внешней среды. Ведущее место среди последних занимает обеспечение растений ФАР, водой, теплотой, СО<sub>2</sub>, элементами минерального питания. Среди них только влагообеспеченность и почвенное питание поддаются регулированию.

Совершенствование технологии возделывания сельскохозяйственных культур путем оптимизации внешних условий и соответственно фотосинтетической деятельности посевов для получения высокого и стабильного урожая является задачей программирования урожая.

Традиционная (устаревшая) модель управления фотосинтезом предполагала увеличение количества фотосинтезирующих единиц (хлоропласты, листья), современная (инновационная, прогрессивная) предусматривает активизацию фотосинтетической деятельности, снижение потерь.

### **Эффективность фотосинтеза зависит от:**

1. Донорно-акцепторных отношений
2. Эффективности усвоения ФАР
3. Фотосинтетической активности отдельного органа (эндогенные механизмы)
4. Эффективности использования ассимилятов (потери, транспорт, усвоение).
5. Особенности фотосинтетической деятельности.
6. Ценологических отношений (абиотические и биотические факторы)

#### ***1. Донорно-акцепторные отношения.***

Как пример сложности процессов формирования урожая рассмотрим вопрос о том, что лимитирует дальнейшее повышение урожайности у полевых культур — донор или акцептор ассимилятов. Заметим, что для большинства культур характерно несколько доноров ассимилятов и несколько зачастую конкурирующих акцепторов, каждый со своим механизмом аттрагирования ассимилятов.

#### Регуляция фотосинтеза активностью акцептора

Снижение аттрагирующей способности акцептора приводит к падению ИФ у сортов сои, пшеницы, гибридов кукурузы. Однако, спрос на ассимиляты, является не единственным внутренним фактором, влияющим на ИФ. Удаление главного акцептора у пшеницы, овса и сои при наличии альтернативного акцептора не приводит к падению ИФ. Удаление части зерен из колоса пшеницы снижает ИФ флагового листа, только если одновременно удаляются побеги кущения. При сохранении же последних ИФ снижается незначительно. Не обнаружено также влияния ингибирования экспорта ассимилятов из листа фасоли на ее ИФ при низком уровне последней, поскольку требуется достаточно много времени, чтобы накопить ингибирующий пул ассимилятов в листе.

Вышесказанное подтверждает вывод о том, что ИФ у многих культур определяется аттрагирующей способностью акцептора, снижаясь по мере уменьшения спроса на ассимиляты.

Повышение же спроса на ассимиляты может оказывать двойственное влияние на старение и соответственно на ИФ листьев. Это зависит от того, что требуется растению больше всего в этот момент – углеводы или азот. Если требуются углеводы, то ИФ верхних листьев может увеличиваться, а если реутилизируемый азот, как у бобовых, то ИФ может даже уменьшаться.

Регуляция ИФ по принципу обратной связи наблюдается и в полевых условиях, что подтверждают следующие факты.

1. Чем ближе расположены донорные листья к плоду, тем выше ИФ.

2. Онтогенетическая динамика ИФ может отражать в том числе и аттрагирующую способность листьев. Так, первый пик ИФ у гороха и сои отмечается в период усиленного удлинения бобов, а второй — ускоренного роста семян. У пшеницы ИФ может снижаться непосредственно перед началом активного роста зерновок, когда альтернативные акцепторы ассимилятов практически неактивны, в последующем ИФ достаточно резко

возрастает. Подобно этому увеличение ИФ у картофеля, как правило, совпадает с активным ростом клубней.

3. ИФ листьев у многих культур при повышении освещенности и концентрации  $\text{CO}_2$  сначала возрастает, а через несколько часов постепенно снижается до первоначального уровня.

4. Теплые ночи и соответственно относительно быстрый рост бобов (большой экспорт ассимилятов из донорных листьев) у сои в полевых условиях активизируют ИФ листьев в последующий световой период; прохладные ночи, наоборот, замедляют скорость роста зерновок риса и использование ассимилятов, что обуславливает снижение ИФ на следующий день.

Таким образом, различия между сортами по ИФ скорее могут являться следствием, а не причиной разной урожайности сортов. Степень ингибирования фотосинтеза по принципу обратной связи зависит от вида, сорта и условий выращивания культуры.

#### Лимитирование фотосинтеза донором

Мощная вегетативная масса растения необходима для эффективного налива зерна в конце генеративной фазы. Также отмечена тесная связь индекса листовой поверхности (ИЛП), фотосинтетического потенциала (ФП) и хлорофилльного потенциала (ХЛ) с урожайностью. Однако во всех приведенных случаях коэффициент регрессии выше при низких значениях ФСП и урожайность преимущественно определяется величиной ФСП не за весь вегетационный период, а в генеративной фазе.

Еще одним веским аргументом в пользу лимитирования урожая донором является хорошо известный феномен компенсации разных элементов урожая.

Доказано увеличение урожая в результате повышения фотосинтеза при высокой освещенности и концентрации  $\text{CO}_2$ . Обогащение  $\text{CO}_2$  повышает урожайность многих культур, но в связи с дискуссией о донорно-акцепторных отношениях исключительно важен вопрос о том, в какой фазе развития растения  $\text{CO}_2$  оказывает максимальное влияние на урожайность. Если это происходит перед цветением, то запас накопленных ассимилятов для последующей реутилизации в генеративной фазе определяется фотосинтезом и именно реутилизация реально более заметно лимитирует урожай. Если же это наблюдается в генеративной фазе, активность донора ассимилятов, т. е. фотосинтез листьев, для роста зерновок оказывается более сильным лимитирующим фактором. Второй случай встречается наиболее часто, особенно в благоприятных условиях.

Роль донорно-акцепторных отношений в формировании урожая в значительной мере определяется условиями выращивания культуры, каждое из которых в той или иной мере может ограничивать урожай. Например, урожай пшеницы не реагирует на повышенную концентрацию  $\text{CO}_2$  при пониженных температурах воздуха ни в какой фазе развития, но возрастает при высоких температурах. Улучшение освещенности верхней трети профиля посева высокоурожайных гибридов кукурузы с помощью

специальных отражателей перед цветением початка и сразу после него увеличивает урожай сильнее, чем во время роста зерновок, главным образом благодаря увеличению числа зерен в початке и массы апикальных зерен. Подобные результаты получены также при прореживании посевов кукурузы и пшеницы в поле, что улучшает радиационный режим и соответственно продуктивность одного растения.

#### Лимитирование акцептором

Снижение размеров акцептора ниже определенного уровня, как правило, снижает урожайность. Однако одновременно может происходить некоторое компенсаторное увеличение элементов урожайности, детерминируемое на более поздних фазах развития. Поэтому интерпретация случаев с удалением части акцептора также осложняется контролем фотосинтеза по принципу обратной связи, приводящим к снижению ИФ или ускоренному старению листьев.

Одним из доказательств того, что донор не полностью лимитирует урожай, является наличие зачастую достаточно значительного количества резервов углеводов в растениях при уборке, как, например, у кукурузы, выращиваемой на низких широтах. Другой факт - часть листьев все еще остается зеленой и фотосинтетически активной, когда рост зерновки уже тормозится, как, например, у пшеницы и кукурузы. Ингибирование фотосинтеза по принципу обратной связи, как правило, предотвращает подобную ситуацию. Однако наличие указанного факта предполагает, что продолжительность функционирования акцептора у некоторых культур по меньшей мере лимитирует урожайность. Кроме того, тот факт, что ИФ культуры часто увеличивается с усилением роста генеративных органов, предполагает, что при наличии большей аттрагирующей способности донор мог бы быть более активным.

Усиленная активность акцептора. Как отмечалось ранее, повышение концентрации  $CO_2$  или освещенности увеличивает урожай сильнее всего при их действии до фазы цветения. Именно тогда определяется потенциальная запасающая емкость культуры, зависящая также от генотипа.

Таким образом, имеется широкий спектр активностей донора и акцептора и их соотношений. При этом у одних сортов обнаружена высокая активность донора и низкая – акцептора, а у других – наоборот. Урожай теснее коррелирует с активностью акцептора, чем донора. Однако для получения высоких урожаев необходима высокая активность как донора, так и акцептора.

Как донор, так и акцептор не являются независимыми детерминантами урожая и оба могут в определенной мере его лимитировать. Лимитирование донором и акцептором может меняться даже в течение суток по мере изменения освещенности, влияющей на ИФ (донор), и температуры, воздействующей на рост плодоеlementa (акцептор). У современных районированных сортов, адаптированных к условиям выращивания, донорно-акцепторные отношения достаточно хорошо сбалансированы, за исключением случаев действия экстремальных биотических и абиотических

факторов. Поэтому дальнейшее увеличение потенциала урожая возможно за счет одновременного усиления активности как донора, так и акцептора.

## **2. Эффективность усвоения ФАР**

В процессе фотосинтеза для поглощения 1 молекулы  $\text{CO}_2$  нужно 8-10 квантов света (500 ккал). На усвоение 1 грамм-молекулы  $\text{CO}_2$  используется 22 % энергии (112 ккал), на дыхание затрачивается 20-30% запасенной энергии. Следовательно, теоретически возможный КПД ФАР 16,8%.

Травы и уплотненные посевы могут усвоить 50-60% ФАР, тогда КПД ФАР – 9-10%. У трав из усвоенной энергии ФАР 55% аккумулируется в урожае, 30-35% – в корнях и пожнивных остатках, 5-10% – потери с корневыми выделениями (КПД 5%). У кукурузы – 65% в урожае (КПД 6%)

Существует заблуждение, что фотосинтез неэффективен, так как только малая доля падающей радиации используется на формирование урожая, а также потому что есть некоторые процессы, в частности фотодыхание, которые просто бесполезны. На самом деле при своей максимальной эффективности поглощения солнечной энергии процесс фотосинтеза сравним с лучшими фотоэлектрическими устройствами. Что же касается бесполезности фотодыхания, то оно может носить приспособительный характер. ИФ являлась предметом длительного естественного отбора, но тем не менее селекционеры должны ее улучшать. Ферменты, структуры и регуляторные процессы, вовлеченные в фотосинтез, могут быть более эффективными подобно другим фундаментальным метаболическим процессам.

Эффективность работы фотосинтетического аппарата в посевах, характеризует *коэффициент полезного действия ФАР*, который рассчитывается как отношение энергии накопленной в виде органических веществ к поглощенной листьями энергии. КПД ФАР составляют в пересчете на хозяйственный урожай для пшеницы при урожае зерна 5 т/га около 0,5 %, для кукурузы при урожае 10 т/га 1,1 %. Значения КПД ФАР являются основным показателем продуктивности и урожайности сельскохозяйственных культур. Поэтому повышение значения КПД ФАР в результате применения прогрессивных технологий и максимального использования продуктов фотосинтеза на формирование урожая представляет собой главную задачу растениеводства и селекции.

Величина КПД ФАР и продуктивность посева в значительной степени зависит от освещенности листьев. Верхние листья поглощают прямой и рассеянный свет, нижние используют в основном рассеянный свет, отраженный от поверхности растения и почвы и пропущенный верхними листьями, а также малую долю прямой радиации. При этом изменяется не только интенсивность, но и качество света – возрастает доля длинноволновых красных и инфракрасных лучей.

Таким образом, основными факторами, определяющими поглощение света посевами, служат степень развития листовой поверхности и характер листорасположения. Растения с воронковидным и эректоидным расположением листьев, у которых угол их наклона относительно стебля

увеличивается от верхушки к основанию, имеют предпочтения в сравнении со стелющимся типом, когда верхние листья сильно затевают нижние. Стелющийся тип характерен для клевера, гороха, огурца. Для современных сортов свеклы лучшим является воронковидное расположение листьев, а для кукурузы, пшеницы, ячменя – эректоидное расположение верхних листьев и почти горизонтальное листьев среднего яруса.

Наиболее важной в регуляции структуры листового покрова в этих условиях является борьба с полеганием, существенно снижающим КПД ФАР (до 25 %). Из других особенностей структуры посева, влияющих на поглощение ФАР и на урожай, можно отметить генотипические различия в коэффициентах отражения и пропускания ФАР листьями, удельное распределение площади или массы листьев в единице объема посева, ориентацию листьев в рядах, гелиотропные движения листьев по направлению к солнцу или от него.

**3. Эндogenous регулирование фотосинтеза** включает следующие аспекты (см. курс *Физиологии и биохимии растений*, тема «Фотосинтез»):

- увеличение количества пигментов фотосинтеза
- увеличение отношения хл а/хл б
- повышение активности световой фазы (запас энергии)
- увеличение количества цитохромных комплексов в мембране хлоропласта (ЭТЦ)
- повышение активности АТФаз
- преобладание нециклического транспорта электронов над циклическим (больше АТФ)
- увеличение пропускной способности ЭТЦ фотосинтеза
- активность РДФК, а также др. ферментов фотосинтеза
- равномерный суточный ход фотосинтеза
- преимущество  $C_4$  цикла (ИФ посева у  $C_4$  – 50-145 мг $CO_2$ /(дм<sup>2</sup> в час), у  $C_3$  - 30-125 мг) у  $C_3$  растений есть ФЕП-системы, но они неактивны

#### **4. Эффективность использования ассимилятов**

Экспорт ассимилятов из листьев. Полевые культуры сильно различаются как по скорости, так и по размерам экспорта ассимилятов из листьев. Эти отличия особенно ощутимы при сравнении  $C_3$ - и  $C_4$ -видов. Поэтому различия в ИФ могут детерминировать различия в экспорте ассимилятов. Возможно и обратное, когда большая скорость экспорта ассимилятов стимулирует фотосинтез, что было отмечено на сортах фасоли.

В свою очередь, быстрый экспорт может определяться спросом на ассимиляты со стороны мощного акцептора. Указанные взаимосвязи между процессами характерны для экспорта не только свежих ассимилятов, но и отложенных в запас и экспортируемых ночью. Доля ассимилятов, экспортируемых за дневной и ночной периоды, зависит от продолжительности фотопериода, температуры и сорта.

Размеры флоэмы. Структура флоэмы и флоэмный транспорт, как правило, не лимитируют продуктивность, хотя это и может происходить в некоторых случаях, что объясняется наличием эффективных механизмов по

изменению числа и размеров дифференцируемых сосудистых пучков. Гораздо более значимую роль, чем площадь поперечного сечения флоэмы, в детерминации продуктивности и особенно качества, играет загрузка флоэмных окончаний.

Распределение ассимилятов. Распределение ассимилятов по органам зависит от вида и условий выращивания культуры. Наряду с активностью ферментов на распределение ассимилятов между органами влияет геометрический фактор (относительный размер плода, его удаленность от источника ассимилятов, структура связывающих с донором сосудистых пучков) также может играть немаловажную роль.

В распределении ассимилятов важную роль играет также наличие развитой сосудистой системы. Так, акцептор, расположенный на противоположной от донора ассимилятов стороне колоса у пшеницы, получает лишь 3-10 %  $^{14}C$  от количества ассимилятов, получаемого аналогичным акцептором, но расположенным на той же стороне, что и донор, что подтверждает положение о том, что флоэмный перенос ассимилятов осуществляется в одном ортостихе. Однако подобную схему переноса ассимилятов можно легко нарушить, например, путем частичной дефолиации или пинцировки зерен из колоса пшеницы. Когда же аттрагирующая способность высока, большее сопротивление определенных мелких сосудов можно легко преодолеть.

Гормональный баланс растений также играет важную роль в распределении ассимилятов по органам. При этом фитогормоны могут действовать на разных участках транспортного пути: на донорном конце (влияние на фотосинтез и загрузку флоэмы), в процессе транспорта ассимилятов по сосудам флоэмы и на акцепторном конце (воздействие на разгрузку флоэмы, процессы роста и запасаения). Индуцированный гормоном рост также может оказывать косвенное влияние на транспорт и запасаение.

Ключевую роль в росте акцептора играет не содержание фитогормонов, а чувствительность (восприимчивость) органов к их действию.

На распределение ассимилятов между органами заметный эффект оказывает влияние одного органа на функции другого; классический пример – взаимодействие корня и побега. Первый обеспечивает растение минеральными веществами и водой, а второй – продуктами фотосинтеза. Таким образом поддерживается функциональное равновесие между корнями и надземной сферой, быстро восстанавливаемое после как частичной дефолиации, так и удаления корней.

### ***5. Особенности фотосинтетической деятельности***

Различные виды и даже сорта растений отличаются разной ИФ.

Установлено, что ИФ не имеет тесной связи с мощностью листового аппарата. Так, дикие сородичи пшеницы, особенно диплоидные формы, характеризуются более высокой ИФ в сочетании с меньшей в сравнении с остальными формами площадью флагового листа, большей скоростью старения и более высоким содержанием N на единицу площади листа. В целом ИФ снижается от диких диплоидов к современным сортам на фоне

увеличения размеров клеток мезофилла, числа хлоропластов и активности РБФК в расчете на клетку. Таким образом, повышение урожайности современных сортов пшеницы в сравнении с дикими предшественниками или сортами ранней селекции не связано с повышением ИФ.

ИФ положительно коррелирует с содержанием хлорофилла, азота и числом хлоропластов, но отрицательно – с площадью листьев и урожаем.

Растения, выращенные из крупносемянных сортов, как правило, имеют более крупные листья, меньшую ИФ, но больший урожай. В то же время у сои, например, ИФ в период интенсивного налива бобов положительно коррелирует с урожаем, что, отражает влияние аттрагирующей силы акцептора на ИФ.

ИФ в большинстве случаев отрицательно коррелирует с площадью листьев. Тем не менее следствием большей площади листьев являются меньшая сухая масса и меньшее количество N и соответственно сниженное количество РБФК и других фотосинтетических белков, приходящихся на единицу площади листа в сочетании с пониженными значениями ИФ. Этот феномен известен как «эффект разбавления».

Относительное преимущество любого сочетания ИФ и площади листьев зависит от фазы развития растений, густоты посева и погодных условий. На более ранних фазах развития при низком ИЛП нарастание площади листьев для увеличения поглощения ФАР по меньшей мере компенсирует падение ИФ. В густых же посевах корреляция между площадью листьев и урожаем будет слабее, а с ИФ – сильнее. Таким образом, онтогенетическая динамика от крупных листьев с низкой ИФ в ранние фазы онтогенеза к мелким листьям с высокой ИФ при смыкании междурядий в посевах может быть более предпочтительной. Подобная тенденция в некоторой степени наблюдается у зерновых, в частности у пшеницы и кукурузы, в сочетании с изменением положения листьев от горизонтального к вертикальному по мере увеличения площади листьев в онтогенезе растений в посевах.

Еще одной причиной преимущества форм с более крупными листьями, а не с более высокой ИФ является положительная корреляция между размерами листа и плодоелемента (зерновки).

Вместе с тем оптимальный размер листа зависит также от уровня освещенности и доступности минерального питания и воды, которые в свою очередь влияют, как и другие факторы регуляции фотосинтеза, на относительный вклад сопротивления прилистного слоя и устьичного сопротивления диффузии  $CO_2$ .

ИФ связана с продолжительностью функционирования листа

Повышение урожая у современных сортов в сравнении с сортами ранней селекции обусловлено большей продолжительностью фотосинтетической деятельности, количественно характеризуемой фотосинтетическим потенциалом. Отрицательная корреляция между максимальными значениями ИФ и ФП установлена в сравнительных исследованиях диких форм и современных сортов пшеницы, ранне- и позднеспелых сортов сои.

Более продолжительная фотосинтетическая деятельность форм с низкой ИФ обусловлена более высокой аттрагирующей способностью растущих плодозэлементов. Последняя может оказывать разнообразное влияние на длительность функционирования фотосинтетического аппарата в зависимости от относительных скоростей запасания углеводов, жиров или белков в плодозэлементе, а также азотного питания культуры. При доминировании накопления углеводов на фоне благоприятного азотного питания спрос на ассимилянты со стороны акцептора (зерновки) может продлить фотосинтетическую деятельность листа. Если же происходит интенсивное накопление белков в зерне, а содержание азота в листьях низкое, активизируется реутилизация азота из листьев, в том числе за счет распада белков фотосинтетических ферментов, и листья быстро стареют.

Сортовые различия по продолжительности фотосинтетической деятельности, кроме того, могут объясняться сохранением неодинаковой функциональной активности корневой системы.

Активность рибулезобифосфат-карбоксилазы/оксигеназы (РБФК/О). Фермент РБФК/О является главным компонентом белка листа, он составляет 20 % азота и 40 % всего водорастворимого белка у С<sub>3</sub>-видов. Эти пропорции варьируют от вида к виду и в некоторой мере даже от сорта к сорту. Говоря о межвидовых различиях, необходимо прежде всего упомянуть виды с С<sub>3</sub>- и С<sub>4</sub>-типами фотосинтетического метаболизма углерода, причем доля азота листа в РБФК у С<sub>4</sub>-видов значительно ниже, чем у С<sub>3</sub>-видов. Обнаружена высокая положительная корреляция между активностью РБФК и ИФ. Внутривидовые различия в активности РБФК менее очевидны.

В регуляции фотосинтеза существенную роль наряду с РБФК могут играть и другие ферменты цикла Кальвина (фруктозо 1,6-фосфатаза, седугептулезо 1,7-бисфосфатаза, альдолаза и др.). Поэтому попытка представить РБФК как единственный ключевой фермент, определяющий ИФ, может быть ошибочной, особенно если иметь в виду, что как количество, так и активность РБФК подвержены быстрым изменениям в течение дня в ответ на изменение освещенности и относительно медленным при изменении донорно-акцепторных отношений и концентрации СО<sub>2</sub>.

Влияние габитуса и морфометрических параметров растения на фотосинтез и урожай можно свести к следующим аспектам:

- ✓ Увеличение ИЛП и ФПП приводит к увеличению урожая
- ✓ Выше скорость роста – выше ИФ
- ✓ Чем больше рассеченность листа, тем ниже КПД ФАР
- ✓ Оптимизация архитектоники растения (повышение эректоидности листьев – увеличение ИЛП с 4-5 до 6-7)
- ✓ У зерновых снижение высоты растения и площади листьев – усиливает отток ассимилятов к цветкам (лучше оплодотворение, завязываемость, крупность зерна)

Типы растений по вкладу в ФП различных органов

- листоколосовой тип (овёс, ячмень) – вклад метелки (колоса) и листьев одинаков и составляет 35...40 %;

- стеблевой тип (рожь) – вклад стебля – 50...55%, листьев – 20 %;
- листовой тип (пшеница) – вклад листьев составляет 57%, колоса – 12 %

### **6. Ценоотические взаимоотношения**

ИФ посева у С<sub>3</sub>-видов сельскохозяйственных культур варьирует от 31 до 126 мг СО<sub>2</sub>/(дм<sup>2</sup>·ч), а у С<sub>4</sub>-видов от 50 до 144, причем преимущество С<sub>4</sub>-видов больше лишь при высокой освещенности.

Различия по ИЛП также существенно влияют на межсортовые различия по ИФ участка посева и соответственно урожайность.

Продолжительность фотосинтетической деятельности зависит также от погодных условий. Величина ФП у одного и того же сорта пшеницы в крайних условиях влагообеспеченности различается в 5 раз. При этом вклад боковых побегов в ФП целого растения в засушливых условиях примерно в 2,5-3 раза ниже, чем в благоприятных. Вклад листьев в фотосинтез побега пшеницы в среднем за вегетационный период составляет 61 %, соломины с листовым влагалищем – 30 и колоса – 9 %.

Чем больше рассечена листовая пластинка, тем меньше поглощается ФАР, ниже ИФ посева. Кроме формы листа, на ИФ посева влияет архитектура (угол отклонения от стебля, расположение растений в посеве) листового аппарата.

Более эректоидные листья у зерновых культур обладают преимуществом по ИФ над посевами с горизонтальным расположением листьев при высоких значениях ИЛП и уступают им при низком ИЛП. При этом в обоих случаях средняя ИФ посевов у эректоидных форм выше в фазе налива зерна.

*Уборочный индекс* ( $K_{хоз}$ ), или коэффициент хозяйственной эффективности, означает долю массы хозяйственно полезного органа в надземной биомассе в фазе уборочной спелости.  $K_{хоз}$  у современных высокопродуктивных сортов пшеницы значительно выше, чем у их диких предшественников и стародавних сортов; он достигает 0,51. Однако для понимания продукционного процесса наряду с  $K_{хоз}$  по биомассе необходимо определять  $K_{хоз}$  по азоту, фосфору и калию.

Среди полевых культур можно отметить две противоположные тенденции в отношении  $K_{хоз}$ , в зависимости от того, является ли рост запасящего органа единственным и доминирующим (зерновые культуры) или он продолжается в течение длительного периода наряду с ростом других органов (сахарная свекла). Зернобобовые культуры занимают промежуточное положение. У них  $K_{хоз}$  зависит от относительной продолжительности отдельных фаз развития в вегетационный период, в то время как у сахарной свеклы – от равновесия между накоплением биомассы и сахаронакоплением, определяемыми условиями среды и генетикой. У зерновых и зернобобовых культур  $K_{хоз}$  начинает расти более или менее линейно после цветения и достигает максимума к уборке, а у сахарной свеклы рост  $K_{хоз}$  начинается в начале вегетационного периода. Длина фотопериода, воздействуя на скорость инициации цветения и его продолжительность, оказывает существенное влияние на  $K_{хоз}$ . Так, воздействие коротких дней удвоило  $K_{хоз}$  у гибридов проса за счет не только ингибирования вегетативного роста, но и

увеличения размеров метелки. У картофеля сокращение длины дня с 15 до 11ч уменьшило накопление биомассы на 7 %, а  $K_{хоз}$  увеличило с 0,25 до 0,58. Подобная, хотя и слабая, тенденция обнаружена у риса, пшеницы, кукурузы, причем у последней  $K_{хоз}$  больше зависит от плотности посева и условий среды, чем от продолжительности периода до цветения.

По мере увеличения биомассы и  $K_{хоз}$  в онтогенезе растений достигается определенное состояние развития посева, после которого начинается постепенное снижение  $K_{хоз}$ . Отрицательное влияние загущения на  $K_{хоз}$  отмечается при неблагоприятных условиях выращивания и у сортов ранней селекции, адаптированных к возделыванию при пониженной густоте посева.

$K_{хоз}$  увеличивается с повышением освещенности при выращивании культуры (пшеница), концентрации  $CO_2$  (рис, пшеница) и влагообеспеченности (кукуруза, пшеница), но несколько снижается при усиленном азотном питании, особенно в сочетании с недостаточной влагообеспеченностью.

$K_{хоз}$  у современных сортов пшеницы, кукурузы и риса достигает 0,55. Более высокие величины установлены у нескольких зернобобовых культур, например, у кормовых бобов  $K_{хоз}$  равен 0,7.

*Источники повышения  $K_{хоз}$ :*

1) Оптимальное минеральное питание и орошение способствуют снижению доли корней в общей биомассе растения. Эффективная борьба с сорняками позволяет выращивать относительно более короткостебельные сорта. Успешная борьба с вредителями и болезнями может снизить потребность в ассимилятах для восстановления от повреждений.

2) Снижение высоты растений (в оптимальных для культуры пределах) позволяет сэкономить ассимиляты и использовать их в других органах. Важны формы, у которых высвобождаемые ассимиляты направлялись бы не на формирование дополнительных побегов кущения, а на налив зерен в колосе. Иначе короткостебельные формы будут менее продуктивными. В оптимальных моделях прибавка урожая зерна примерно равна убыли массы соломины, что может указывать на прямую реутилизацию ассимилятов из стебля на налив зерна.

Короткостебельность обычно ассоциируется с более поверхностным расположением корней в почве, что установлено у пшеницы. В процессе селекции пшеницы увеличилась доля зародышевых корней и уменьшилась доля узловых корней. Такое размещение корней может повысить эффективность поглощения питательных веществ из почвы и обеспечить лучшую адаптацию корневой системы к потребностям формирующихся зерновок. Однако оптимальная геометрия корневой системы сильно зависит от почвенноклиматических условий, а также от агротехники культуры.

3) По мере улучшения агротехники (минеральное питание, орошение и др.) происходит снижение массы корней растений. Однако для улучшения фотосинтетической активности и налива зерна у современных высокоурожайных культур может потребоваться более продолжительное

функционирование корней при их более высокой активности. У современных сортов ячменя и картофеля соотношение массы корня и побега меньше, чем у их диких сородичей, оно снижалось в фазе цветения с 0,64 у старых сортов до 0,53 у современных сортов. Среди диких и культурных форм пшеницы доля ассимилятов, направляемых к корням в фазе цветения, была наименьшей у гексаплоидов.

4) Различия в динамике роста корней в течение вегетационного периода также могут вносить весомый вклад в повышение продуктивности современных сортов. Масса корней у зерновых культур достигает максимума в фазе цветения, но сорта могут заметно различаться в последующем по скорости снижения массы корней. Стареющие корни могут быть также источником значительного количества азота для формирования белкового комплекса зерновки у пшеницы.

5) Образование дополнительных побегов способствует выживанию растений в условиях неблагоприятных факторов среды, действия вредителей и болезней. С улучшением агротехники появились сорта полевых культур с уменьшенной кустистостью. Был даже предложен идеатип пшеницы, предусматривающий отсутствие таких побегов (Дональд, 1968). Однако у современных сортов сохранилась некоторая побегообразующая способность, с одной стороны, для выживания в неблагоприятных условиях, а с другой стороны, для эффективного использования благоприятных условий. Более того, как показали опыты с одностебельной пшеницей, дополнительные узловые корни весьма полезны для противодействия полеганию. Кустящиеся сорта ячменя были более урожайными, чем одностебельные, в широком диапазоне плотности посева и условий выращивания. Большинство поглощенного азота у них реутилизируется из побегов кущения, независимо от того, с колосьями они или нет. Однако углерод, используемый на рост непродуктивных побегов, тратится малоэффективно и снижает  $K_{хоз}$ , в частности на высоком фоне азотных удобрений. Поэтому большое внимание в современной селекции зерновых, особенно пшеницы и ячменя, уделяют отбору кустящихся форм с продуктивными дополнительными побегами, что повышает  $K_{хоз}$ .

6) Использование резервов. Запасные отложения в солоmine пшеницы в лучшем случае составляют 5-10 % от конечной массы зерновки, значительно (до 30-40 %) повышаясь при дефиците влаги. Для семян подсолнечника это составляет соответственно 15 и 25 %. Однако дыхательные потери, на которые приходится около половины убыли массы стебля у короткостебельных сортов пшеницы, могут привести к значительному завышению роли резервов в наливе зерна (семян). Вклад запасных отложений в рост зерновки зависит от сортовых особенностей в азотном статусе и от того, когда начинается импорт реутилизируемого азота в зерновку. Если последний происходит позже и при оптимальном обеспечении азотом удобрений, запасы, отложенные до цветения, могут быть менее значимы для налива зерна, чем ассимиляты, временно депонированные в форме фруктана и других компонентов в стебле и листьях. Так, в стеблях

пшеницы концентрация фруктана достигает максимума через 20—40 дней после цветения, и она в 2 раза выше, чем перед цветением. С увеличением периода роста зерновки и с ускорением старения листьев вклад временно запасенных ассимилятов в налив зерна становится вновь более значимым.

У бобовых культур, у которых спрос на азот во время роста плода такой сильный, что это приводит к активной реутилизации его из листьев, депонированные ассимиляты, безусловно, играют более важную роль в формировании белкового комплекса зерна, чем у зерновых культур.

Другую крайность представляют корне- и клубнеплоды с относительно низким содержанием в хозяйственно полезных органах азота и, естественно, низкой его реутилизацией. У этих культур продукты текущего фотосинтеза играют основную роль в накоплении сахара и крахмала.

Кроме участия в наливе зерна депонированные в запас ассимиляты могут повысить устойчивость культуры к неблагоприятным погодным условиям, к повреждению вредителями и поражению болезнями или к полеганию. Однако с запасанием связаны определенные затраты энергии — прямые и косвенные. Прямые затраты идут на транспорт ассимилятов, синтез, их оборот, сохранение и последующую реутилизацию, что составляет значительную величину. Косвенные затраты трудно определить, и это скорее возможный недобор урожая из-за того, что указанные ассимиляты не были использованы для закладки и роста новых органов и изъяты на время из активного оборота. С улучшением агротехники станет возможным замедлить распад запасных белков, РБФК и других ферментов в листьях и обеспечить таким образом более продолжительный рост зерновок за счет текущей фотосинтетической деятельности. Несколько иная ситуация складывается с зернобобовыми культурами, единственным источником азота для которых является симбиотическая азотфиксация. Рост плодов у кормовых бобов начинается тогда, когда СРП достигает максимума, и быстро повышается до тех пор, пока не превысит СРП. Для обеспечения подобного активного роста необходима мобилизация высокоазотистых запасных отложений, что приводит вначале к быстрому падению скорости роста семян, а затем и СРП. Скорость роста семян у сои возрастает медленнее, никогда не превышая СРП. В результате наблюдаются более продолжительный рост семян и замедленное снижение СРП. Однако сорта сои различаются по тому, приближается ли скорость роста семян к СРП или даже превышает ее, а также по роли реутилизируемого азота в формировании белкового комплекса зерна. Установлено, что сорта сои с более длительным периодом роста и налива зерна реутилизуют азот из листьев медленнее.

Скорость роста зерновки у пшеницы иногда тоже превышает СРП, что свидетельствует об использовании депонированных ассимилятов, но это необязательно предполагает реутилизацию азота из листьев, особенно если растение выращивают на высоком азотном фоне. В этих типичных для современного сельского хозяйства условиях скорость роста зерновки может быть постоянной в течение достаточно длительного периода, независимо от освещенности.

*Изменение баланса процессов, происходящих в течение вегетационного периода.* Дальнейшее повышение урожайности и Кхоз потребует совместного увеличения продолжительности как роста и налива семян, так и фотосинтетической деятельности. Повышение их по отдельности может быть неэффективным.

### ***Экзогенное регулирование фотосинтеза***

*Интенсивность освещения* при слабом освещении интенсивнее идет дыхание СКП зависит от вида растения и пути фиксации  $\text{CO}_2$  ( $\text{C}_3$  и  $\text{C}_4$ ) у теневыносливых СКП равен 1 % от полного дневного света (20 тыс. лк), у светолюбивых – 3...5%

*Спектральный состав света* - ИФ выше в красных лучах, сине-фиолетовые стимулируют накопление белка, красный – углеводов зеленый свет воспринимается растением как темнота

#### *Температура*

Оптимальная температура:  $\text{C}_3$ -растения - 20-25 $^{\circ}\text{C}$ ,  $\text{C}_4$ - - 25-40 $^{\circ}\text{C}$ .

При температуре выше оптимальной интенсивность фотосинтеза снижается из-за инактивации хлоропластов и закрытия устьиц.

Температурный максимум:  $\text{C}_3$ -растений – 40-50 $^{\circ}\text{C}$ ,  $\text{C}_4$ - 50-60 $^{\circ}\text{C}$

*Содержание  $\text{CO}_2$  в воздухе.* Повышение  $\text{CO}_2$  с 0,03 % до 0,3 % вызывает увеличение ИФ; от 0,3 до 1,0 % - не сказывается на росте ИФ; свыше 1,0 % - снижение ИФ, депрессия фотосинтеза. Минимальное содержание  $\text{CO}_2$  в воздухе: для  $\text{C}_3$ – 0,005 %, для  $\text{C}_4$ – 0,0005%.

*Водный режим.* При водном дефиците 5-10 % ИФ максимальна, при 20 % – резко падает, при 50 % фотосинтез прекращается.

При большом водном дефиците интенсивность фотосинтеза снижается из-за закрытия устьиц, что уменьшает поступление  $\text{CO}_2$  в листья, снижает транспирацию и приводит к повышению температуры листа. Кроме того, обезвоживание изменяет конформацию и активность ферментов

*Минеральное питание.* Исключение любого ЭМП отрицательно сказывается на фотосинтезе: Фосфор - фосфорилированные соединения участвуют в фотосинтезе; Калий активирует процессы фосфорилирования и участвует в открывании устьиц; Магний входит в состав хлорофиллов, активирует реакции карбоксилирования и восстановления НАДФ; Железо необходимо для синтеза хлорофиллов; Марганец и Хлор участвуют в фоторазложении воды; Медь входит в состав пластоцианина; Азот необходим для формирования хлоропластов и образования пигментов; Сера входит в состав белков ЭТЦ

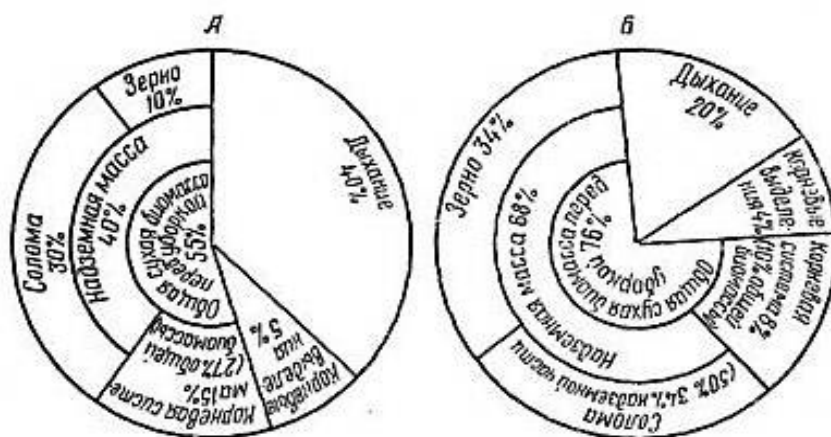
*Защита от болезней и вредителей.* ИФ больных растений значительно ниже по сравнению со здоровыми по причине:

- резко снижается число хлоропластов, концентрация хлорофилла;
- снижается количество цитохромов;
- блокируется нециклический транспорт электронов и фотофосфорилирование;
- нарушается метаболизм НК в хлоропластах;

- снижается активность РДФ-карбоксилазы;
- возрастает фотодыхание.

## 2. Дыхание и урожай.

Распределение продуктов фотосинтеза в растениях пшеницы в зависимости от условий выращивания



А – неблагоприятные, Б – благоприятные условия  
За 100 % принята общая продукция фотосинтеза за вегетационный период (в массе сухого вещества)

### **Дыхательные затраты**

На дыхательные затраты приходится около 50 % поглощенного при фотосинтезе углерода, еще 15—20 % теряется на фотодыхание. Было сделано много попыток снизить потери на фотодыхание и гораздо меньше — на темновое дыхание. При этом, возможно, исходили из того, что темновое дыхание эволюционно более старое, чем фотодыхание, и поэтому более эффективное.

### **Фотодыхание**

Фотодыхание рассматривалось как очевидный канал утечки углерода, что было показано путем анатомических и биохимических исследований на культурах с С<sub>3</sub>- и С<sub>4</sub>-типом фотосинтеза.

Изучение большого числа культур с С<sub>3</sub>-типом фотосинтеза, в частности сои, подсолнечника, риса, показало слабую вариацию как величины углекислотного компенсационного пункта, так и соотношения фотодыхания и фотосинтеза. Фотодыхание, видимо, выполняет существенную адаптивную функцию и помогает избежать фотохимических повреждений растений, особенно при низких температурах или водном стрессе. Когда пшеницу выращивали при низкой концентрации О<sub>2</sub> для снижения фотодыхания и концентрации СО<sub>2</sub>, при которой ИФ была такой же, как на контроле, переход к репродуктивному развитию замедлялся и завязывание семян подавлялось. Подобная тенденция отмечена также у сорго и сои. В какой мере именно фотодыхание вовлечено в этот процесс, до сих пор неясно.

### ***Темновое дыхание***

От 40 до 60 % углерода, ассимилированного при фотосинтезе, обычно теряется в темновом дыхании, варьируя в зависимости от культуры, фазы развития и факторов среды. Темновое дыхание на свету составляет 75-80 % от его величины в темноте.

Мак Кри (1970) представил дыхание культуры состоящим из двух компонент – одной, связанной с grossфотосинтезом и другой – с биомассой. При этом на первую приходилось 25 % затрат (дыхание на рост), на вторую — 1,5 % в сутки (дыхание на поддержание). Хотя биохимические основы этих двух компонент одинаковы, их разделение оказалось весьма полезным.

Дыхание на рост относительно независимо от факторов среды и сортовой специфики до тех пор, пока они не влияют на состав биомассы. По мнению ученых, биосинтетические процессы функционируют с высокой эффективностью. По последним данным, потери, связанные с дыханием на рост, в целом за вегетационный период составляют от 14-18 % у кукурузы и сорго до 34 % у ячменя.

Небольшие резервы снижения дыхания на поддержание могут быть, но за счет потери устойчивости к неблагоприятным условиям выращивания. Энергия дыхания на поддержание тратится на ресинтез ферментативных белков, РНК и мембранных липидов; поддержание необходимого градиента ионов и метаболитов; процессы, связанные с физиологической адаптацией к стрессовым или изменяющимся условиям. Поэтому дыхание на поддержание зависит от факторов среды, в частности от температуры, фазы развития культуры и накопленной биомассы. У кукурузы около половины фиксированного при фотосинтезе углерода за вегетационный период теряется на дыхание, причем 2/3 дыхательных затрат приходится на дыхание на поддержание. У ячменя доля дыхательных затрат на поддержание в среднем за вегетационный период составила около 50 %, возрастая с 18 % в ранние фазы до 72 % в фазе налива семян. По мере старения растений коэффициенты дыхания на рост и на поддержание снижались одновременно с уменьшением содержания протеина.

Кроме сортоспецифических различий в скоростях оборота белков или адаптационных процессов, не исключаются также различия по величине цианидрезистентного дыхания. Последнее не связано с синтезом АТФ, поэтому альтернативный путь часто рассматривают как ненужный, и он протекает наиболее активно, как правило, в более старых органах, особенно запасующих, и, по некоторым данным, может снизить урожай, в частности, пшеницы до 6 %.

### ***Дыхание в онтогенезе***

Сортовые различия по ИД единицы площади листа или сухой биомассы установлены у ряда культур, однако в большинстве случаев прямой связи их с урожайностью не обнаружено. При этом многое зависит от фазы развития, в которой проводили сравнения. У молодых растений доминирует дыхание на рост и наблюдается положительная корреляция между скоростью роста и

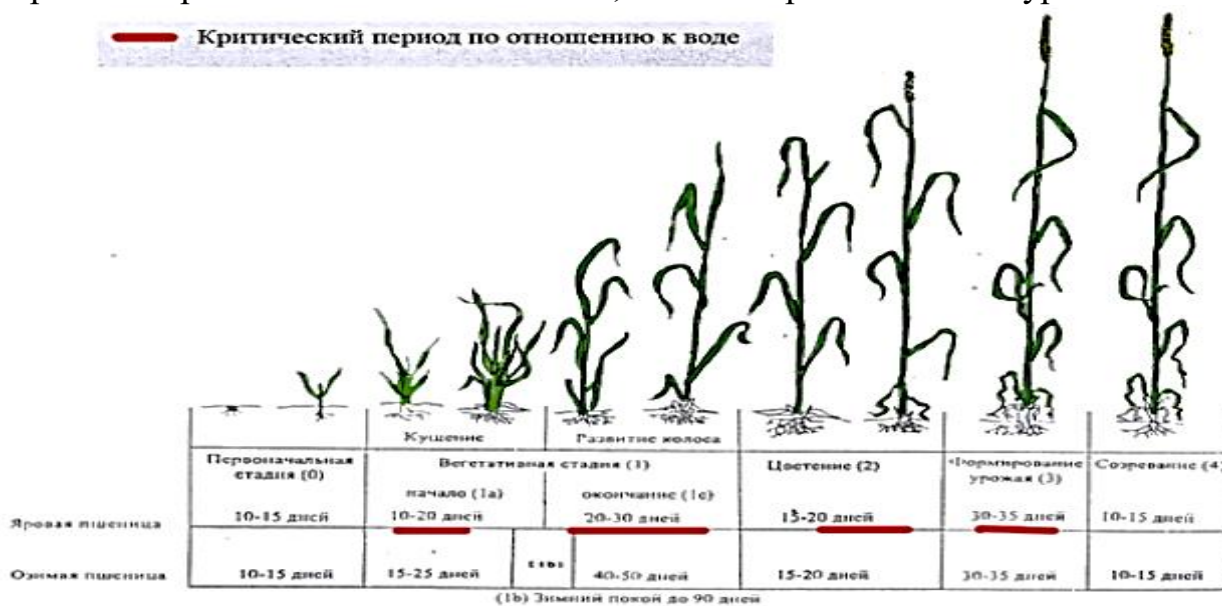
ИД, с возрастом дыхательные расходы на рост сокращаются, а дыхание на поддержание увеличивается.

### 3. Водный баланс растения.

#### Функции воды в растении:

- структурообразователь протоплазмы;
- растворитель разнообразных веществ, обеспечивает транспорт минеральных, органических веществ и газов;
- участвует в биохимических превращениях - в фотосинтезе, дыхании, гидролитических процессах;
- терморегуляция растений;
- определяет тургесцентное состояние растений, обеспечивает сохранение формы травянистых растений, определенную ориентацию органов в пространстве;
- обеспечивает связь органов друг с другом.

Влияние на растение недостатка воды проявляется на всех этапах роста и развития растений как на клеточном, так и на организменном уровнях.



**Транспирационный коэффициент** показывает расход воды в г на создание 1 г сухого вещества. Отражает потребность растения в воде

Культура	$K_T$ (грамм)
Кукуруза	368
Пшеница	513
Подсолнечник	790
Ячмень	431
Картофель	636
Гречиха	578
Хлопчатник	645
Рис	410
Люцерна	831

### ***Расходование воды растениями.***

- ✓ Одно растение пшеницы пропускает через себя за лето 2-3 л воды,
- ✓ кукурузы или подсолнечника - до 100 л;
- ✓ 1 га пшеницы расходует за лето 2-3 тыс. м<sup>3</sup> воды,
- ✓ при засухе эти количества возрастают в 2 - 3 раза

### ***Вода влияет на рост корневой системы:***

При недостатке воды корневая система слабая, корни тонкие, с плохо развитой корой. Как результат наблюдается снижение скорости роста у корней и низкая поглощающая способность.

### ***Эндогенное регулирование водного режима:***

- ✓ *мощность развития корневой системы, и наличие ростовых процессов*
- ✓ *обеспечение корней органическими веществами*
- ✓ *наличие митохондрий в корнях, обеспечивающих эффективное дыхание*
- ✓ *наследственно закрепленные свойства* (днем выделяется значительно большее количество пасоки чем ночью, минимум плача наблюдается в ранние утренние часы)

### ***Экзогенное регулирование водного режима***

- ✓ *Газовый состав почвы*  
O<sub>2</sub> - не ниже 5%, CO<sub>2</sub> не выше 10%,
- ✓ *Влажность почвы,*  
70-80% % ПВ,
- ✓ *Температура*  
min - 0...+5, opt - +25...30, max - +40...45 °C
- ✓ *Регулирование транспирации*

## **Рост и развитие растений в онтогенезе.**

### ***Скорость роста посева***

Скорость роста посева - накопление биомассы единицей площади посева за единицу времени. СРП интегрирует прибыль биомассы за счет фотосинтеза и убыль за счет дыхания, компенсаторные эффекты между площадью листьев и ИФ, а также между различными геометрическими параметрами посева (угол отклонения листьев от стебля, форма листовой пластинки, высота растений в посеве и др.).

У различных сортов зерновых СРП примерно одинакова до цветения и сильно различается во второй половине вегетационного периода.

СРП у культур с С<sub>4</sub>-видом фотосинтеза выше, чем с С<sub>3</sub>-видом, что объясняется более высокой ИФ посева у С<sub>4</sub>-видов. Особенно заметным преимущество С<sub>4</sub>-вида становится при высоких значениях ИЛП и освещенности, но оно сохраняется и в обычных условиях – 50-54 г/(м<sup>2</sup>·сут) у С<sub>4</sub>- и 30-34 - С<sub>3</sub>-видов. Одной из причин этого является то, что анатомические и биохимические особенности С<sub>4</sub> благоприятствуют более эффективному использованию РБФК и других белков. С<sub>4</sub>-метаболизм обеспечивает также

более быстрый и полный экспорт ассимилятов из листьев, более раннее появление и разворачивание листьев.

### ***Относительная скорость роста***

ОСР снижается по мере увеличения размеров растения и абсолютной скорости роста. Достоверные различия по ОСР, особенно заметные при высоких и низких температурах, обнаружены также между видами с С<sub>3</sub>- и С<sub>4</sub>-типом фотосинтеза.

### ***Внутривидовые различия***

Обнаружены межсортовые различия СРП, особенно в неблагоприятных условиях выращивания, как, например, у пшеницы при высоких температурах воздуха или у кукурузы — при низких температурах. Это может быть важно для повышения урожайности.

Высота соломины также влияет на СРП, коррелируя с ней положительно, что наблюдается у сортов пшеницы и овса. Эти различия невелики, но и они могут внести вклад в повышение урожайности при сравнении новых и старых сортов, особенно современных полукарликовых и старых относительно более высокорослых сортов пшеницы и ячменя. Там, где обнаружены межсортовые различия по СРП, они, как правило, коррелируют положительно с площадью листьев и отрицательно с ИФ (пшеница, горох, хлопчатник, райграс, овсяница, люцерна).

### ***Аспекты эндогенного регулирования роста и развития растений:***

1. Рост и развитие растения – *интегральные показатели*, которые связаны с ИФ, ИД, ВР, ОВ
2. Интенсивность роста *проростка* зависит от крупности *семени*
3. Скорость роста **снижается по мере увеличения размеров** растения и подчиняется закону Сакса
4. Рост определяется **генетическими особенностями** высота растения положительно коррелирует со скоростью роста.- карликовость и гигантизм
5. Рост и развитие определяется **гормональным статусом**
6. **Особенности роста** (периодичность, ритмичность, полярность, ростовые корреляции,)
7. Физиологический **покой** (органический, вынужденный)

### ***Способы управления ростом и развитием:***

– *хирургические* (обрезка деревьев и кустарников, прищипывание, пасынкование, удаление старых больных побегов и прививки);

– *химические* (внесение удобрений, регуляторов роста, средств защиты растений);

– *физиологические* (регулирование покоя, онтогенеза, конкуренция растений в посевах и др.);

– *селекционные* (выведение сортов целевого назначения);

– *физические* (регулирование светового, теплового и водного режимов (в закрытом грунте), воздействие электромагнитным и гамма излучением и др.);

– *биотехнологические* (культура *in vitro*, методы эмбриогенеза, клеточной и генной инженерии).

## Продукционный процесс ценоза.

*Продукционный процесс растения* – это процесс формирования урожая (продуктивности)

*Факторы:*

1. Генетические особенности (**потенциал**)
2. Внешняя среда (**условия**)

Задача агрономии обеспечить растению условия для реализации **максимальной продуктивности**



**Реализация** продуктивности агрофитоценоза подчиняется закону минимума и определяется **лимитирующим** фактором среды (находящемся в минимуме)

**Управление** продукционным процессом должно быть **множественным**, т.е. направленным на максимальное количество факторов

При **оптимальном соотношении факторов** среды на каждом этапе возможно **максимальное** для данного генотипа и для конкретных условий **формирование продуктивности**.

Важным моментом в жизни растений является выделение *критических периодов* по отношению к факторам среды.

Обычно к ним относятся три периода:

- 1) набухания семян и появления всходов;
- 2) интенсивного роста растений;
- 3) формирования и развития генеративных органов.

**Потенциальная урожайность** — наибольшая урожайность, обусловленная генотипом сорта, выращенного в благоприятных условиях.

**Биологическая урожайность** — количество продукции, выращенной на единице площади.

**Хозяйственная (фактическая) урожайность** — количество убранной с единицы площади продукции.

Для управления формированием урожая необходимо знать, из каких компонентов он складывается, какова возможная вариабельность этих величин в зависимости от сорта, природно-климатических условий и технологии возделывания.

**Структура урожая** — компоненты урожая, которые определяют его величину (густота стояния растений, число колосьев, плодов, семян на одном растении и на 1 м<sup>2</sup>, масса 1000 семян).

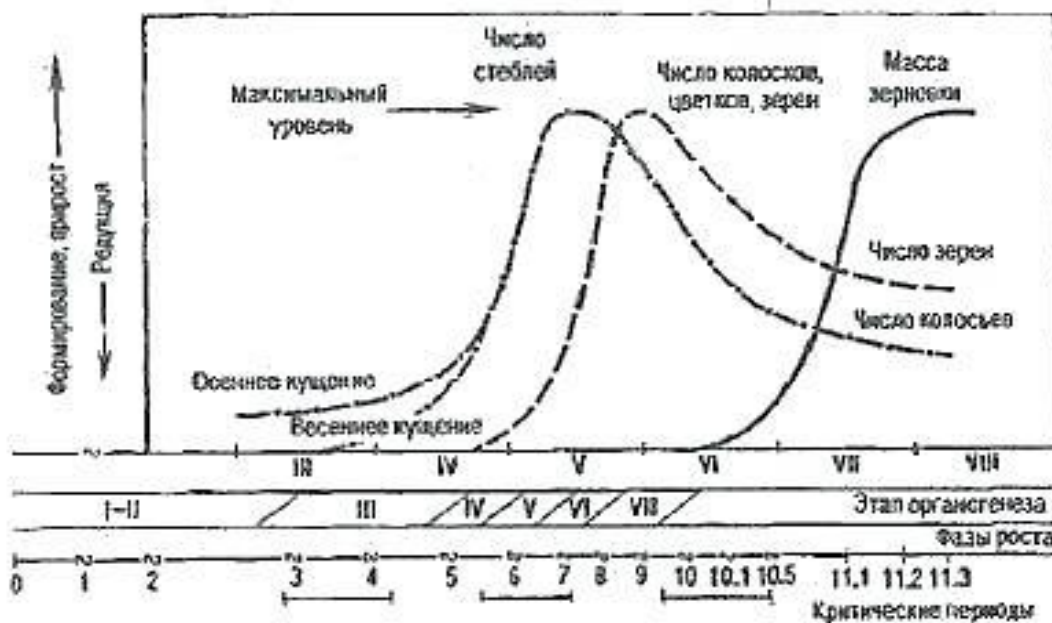
Компоненты урожайности озимой пшеницы (г/ м<sup>2</sup>):

$$Y = K * Z * M / 1000,$$

K - число колосьев на 1 м<sup>2</sup> (300-600);

Z - число зерен в колосе (20-40);

M - масса 1000 зерен, г (30-45);



**Вклад компонентов в итоговую урожайность**

50 % - густота продуктивного стеблестоя

25 % - число зерен в колосе

25 % - масса зерен

## ***Стресс и элементы продуктивности растения***

Компоненты урожая	Отрицательные факторы
Густота стояния растений, число всходов на 1 м <sup>2</sup>	Низкое качество семян Ошибки при посеве (сроки, способы, глубина, норма высева) Почвенная засуха, переувлажнение Прикорневые, корневые болезни Вредители
Число продуктивных стеблей, колосьев на 1 м <sup>2</sup>	Неправильное внесение азотных удобрений (сроки, дозы) Болезни, вредители Сорняки Полегание
число зерен в колосе	Ошибки при внесении удобрений, особенно азота Болезни листьев и колосьев, вредители Сорняки Полегание
масса 1000 зерен	Болезни и вредители колоса Неправильное применение азота Дефицит микроэлементов Недостаток влаги Полегание

### ***Факторы, определяющие рост и развитие растений***

#### ***1. Регулируемые факторы:***

- ✓ культура, сорт,
- ✓ агротехника (обработка почв, посев, уход, уборка);
- ✓ засоренность посевов;
- ✓ поражение растений вредителями и болезнями.

#### ***2. Частично регулируемые факторы:***

- ✓ влажность почв;
- ✓ водная и ветровая эрозия;
- ✓ почвенное плодородие и др.

#### ***3. Нерегулируемые факторы:***

- ✓ агроклиматическая зона, ФАР
- ✓ климат (гидро-термический режим, ветер и др.)
- ✓ тип почв
- ✓ рельеф.

### ***Управление продукционным процессом***

Виды коррекции в системе «почва–растение»: физическая, химическая, биологическая

***1. Физическая коррекция*** – это система мероприятий, направленных на создание и поддержание благоприятного для растений водного, теплового, воздушного режима, а также почвенного плодородия. К физической коррекции относятся: агрометеорологические, агротехнические, культуртехнические, гидромелиоративные мероприятия.

2. Химическая коррекция – это система мероприятий, направленных на регулирование продуктивности растения за счет применения средств химизации. К методам химической коррекции относятся: химическая мелиорация, химическая защита растений, использование минеральных удобрений.

3. Биологическая коррекция – это система мероприятий, направленных на восстановление трофической системы агрофитоценоза (почва-растения-атмосфера) (адаптивное, экологическое земледелие). К методам биологической коррекции относятся: биологическая мелиорация, биологическая защита растений, использование физиологически активных веществ, научно-обоснованные севообороты, симбиоз.

### **Тема 3. СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ**

1. Растение, как саморегулирующаяся система
2. Внутриклеточный уровень регуляции
3. Межклеточный уровень регуляции
4. Организменный уровень регуляции
5. Ценотический уровень регуляции

#### **1. Растение, как саморегулирующаяся система**

Растение – это сложный живой организм, представляющий собой самоорганизующуюся, саморегулирующуюся и саморазвивающуюся адаптивную систему.

Все компоненты этой системы взаимосвязаны, отличаются скоординированной функциональностью и находятся в строгой иерархии и соподчинении между собой.

Многокомпонентная иерархическая структура растения требует слаженной, эффективной и высокочувствительной системы регуляции физиолого-биохимических процессов на всех уровнях организации.

Изучение систем и механизмов регуляции и регуляторных функций растений, связанных с особенностями строения и организации структур, а также систем адаптации и устойчивости растения в изменяющихся условиях внешней среды необходимо для совершенствования технологий возделывания сельскохозяйственных растений.

В настоящее время уровень интенсификации сельскохозяйственного производства растениеводческой продукции достиг весьма значительного уровня. Дальнейшее повышение урожайности, которое бы не сопровождалось ростом себестоимости продукции, возможно за счет использования внутренних регуляторных механизмов растения. В связи с этим, познание систем растительной регуляции с целью управления продукционным процессом является актуальным и своевременным. В свою

очередь, создание сбалансированного пластичного агроценоза на основе оптимизации деятельности внутрисистемных адаптационных систем является одной из основных задач агрономии и направлено на повышение эффективности растениеводства.

Выделяют несколько уровней регуляции у растений: внутриклеточный, межклеточный и организменный. Отдельно рассматривается популяционный, или ценотический уровень, описывающий процессы регуляции функционирования агрофитоценоза. Сложность разработки эффективных приемов управления ростом и развитием растений связано с тесной взаимосвязью регуляторных механизмов на всех уровнях организации, в основе которой лежит принцип целостности растительного организма.

Целостность растения и его гомеостатичность обеспечивается рядом систем, образованных специализированными клетками и тканями:

***Функциональные системы:***

- автотрофного (листья) питания
- почвенного (корни) питания
- проводящая система (ксилема, флоэма и ПП)
- скелетная (механические ткани)
- двигательная
- половая системы.

Специфичность функциональных систем растения определяется **прикрепленным образом жизни**.

Который в свою очередь является эволюционным приспособлением, возникшим в результате **преимущества автотрофного** типа питания у растений.

Питание растения осуществляется **всей поверхностью**, поэтому для установления контакта с пищей растение ограничивается только ростовыми движениями. Функциональные системы растения, животного и человека единообразны. Так, проводящая система растения функционально эквивалентна кровеносной у животных, за исключением переноса кислорода и удаления катаболитов. Диффузный характер имеют дыхательная и выделительная системы. Газообмен у растений осуществляется по системе межклетников с помощью устьиц, чечевичек. Функции нервной системы у растений выполняют системы раздражимости, с помощью которых растения улавливают изменения внешней среды и вырабатывает ответные реакции. Рецепторами при этом выступают молекулы белков, гликолипидов, пигментов, лектинов, локализованные в цитоплазме или вмонтированные в мембраны цитоплазмы и органоидов клетки. Передача нервных импульсов у растений осуществляется по проводящей системе и симпласту за счет возникновения и передачи мембранного потенциала действия. У растений отсутствуют дифференцированные органы чувств, но их функцию выполняют специальные рецепторы. Различают фото-, хемо- и механорецепторы, воспринимающие соответственно воздействие света, химических веществ, силы тяжести и механических раздражителей.

Специфичность функциональных систем растения определяется прикрепленным образом жизни. Который в свою очередь является эволюционным приспособлением, возникшим в результате преимущества автотрофного типа питания у растений.

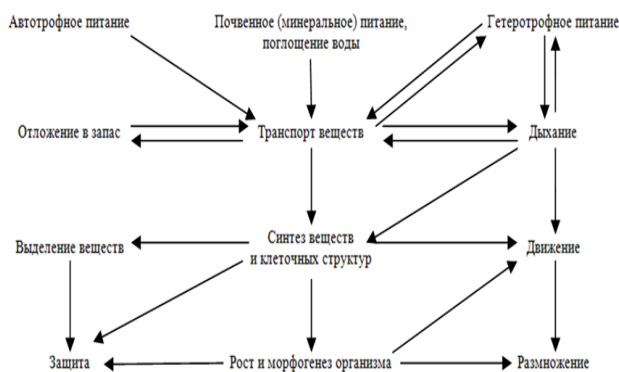


Рис. 1. Основные физиологические функции растений и их взаимосвязь (по В. В. Полевому, 1982)

Гетеротрофное питание характерно для прорастающих семян, незеленых органов растений и наблюдается в ночное время суток, когда фотосинтез отсутствует. Все функциональные системы растения тесно взаимосвязаны. В основе их взаимодействия лежит метаболизм, включающий обмен и транспорт веществ и энергии (рис. 1).

Взаимосвязь физиологических функций растения обуславливает согласованность деятельности систем регуляции от клеточного до популяционного уровня организации (рис.2).

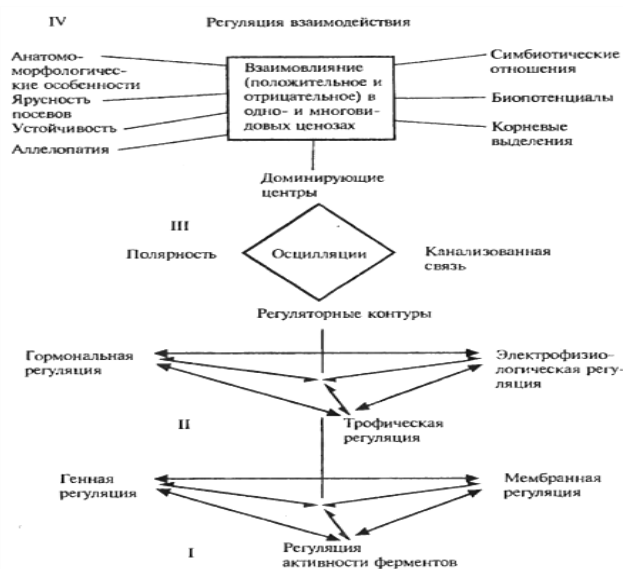


Рис. 2. Системы регуляции растения и их взаимосвязь: уровни регуляции: I – внутриклеточный; II – межклеточный; III – организменный; IV – ценотический

Поскольку до 95 % органического тела растения является продуктами фотосинтеза (автотрофность), а субстратами для него выступают доступные повсеместно углекислый газ, свет и вода, растению нет необходимости в активном передвижении в поисках пищи. Питание растения осуществляется всей поверхностью, поэтому для установления контакта с пищей растение ограничивается только ростовыми движениями.

Сопряженная деятельность регуляторных систем обеспечивает гомеостаз, то есть способность растений сохранять постоянство внутренней среды при изменениях экологических факторов, а также развитие организма (эпигенез). Гомеостаз на всех уровнях организации обеспечивается отрицательными обратными связями, а эпигенез – положительными обратными связями.

К внутриклеточным системам регуляции относятся генетическая, мембранная и метаболическая. «Пусковым» механизмом является регуляция генетической экспрессии клетки.

Кроме изменения в проявлении генетического потенциала и реализации генома генетическая экспрессия определяет активность ферментных систем. Мембранная регуляция обусловлена сдвигами в мембранном транспорте, связыванием или освобождением ферментов и регуляторных белков, изменением активности мембранных ферментов.

Метаболическая регуляция кроме изменения активности ферментов, выполняется системами, ответственными за новообразование энергоемких молекул, прежде всего АТФ, способных снабжать энергией все виды работ в клетке. Межклеточные взаимодействия включают трофическую, гормональную и электрофизиологическую системы регуляции. Трофическая система реализуется с помощью химических веществ, продуктов метаболизма. Они могут использоваться в обмене веществ или выступать регуляторами активности ферментов. Одним из самых тонких механизмов структурных и функциональных изменений является гормональная система регуляции, осуществляемая с помощью фитогормонов – регуляторов роста растений. Электрофизиологическая система является аналогичной нервной системе животных.

Организменный уровень регуляции определяется наличием у растений центров организации – доминирующих центров, воспринимающих сигналы внешней и внутренней среды. Доминирующие центры, вырабатывая ответную реакцию на воспринятые сигналы, определяют физиологическую реакцию организма: создают физиологические градиенты (полярность), канализированные связи (сосудисто-волокнистые проводящие пучки) и физиологические осцилляции. Полярность и канализированные связи обеспечивают пространственную координацию физиологических и морфогенетических процессов в растении, осцилляция – временную координацию. Реализация координирующего действия доминирующих центров осуществляется посредством гормональной, трофической и электрофизиологической систем регуляции, которые на организменном уровне объединяются в регуляторные контуры с обратными отрицательными и положительными связями, составляющими основу раздражимости.

Ценотический, или популяционный уровень определяется взаимодействием растений в фитоценозе, которое также может быть определено как положительные и отрицательные эффекты. Ценотические системы регуляции основаны на биологических, анатомо-морфологических и физиолого-биохимических особенностях растений, проявлением адаптационно-приспособительных механизмов, аллелопатических и симбиотических взаимодействий. Являясь интегральным уровнем контроля и управления ростом и развитием растений, ценотическая регуляция представляет собой видимый результат согласованного действия внутри-, межклеточных и организменных систем регуляции.

## 2. Внутриклеточный уровень регуляции

Внутриклеточные системы регуляции в эволюционном плане являются наиболее древними. Основу этой регуляции составляет рецепторно-конформационный принцип. Во всех случаях белковая молекула – будь то фермент, рецептор или регуляторный белок – “узнает” специфический для нее фактор и, взаимодействуя с ним, изменяет свою конфигурацию. В мультикомпонентных комплексах ферментов, генов и мембран конформационные изменения молекул рецепторов кооперативно передаются на весь комплекс, влияя на его функциональную активность.

Биологические катализаторы физиолого-биохимических процессов в растении – *ферменты* – отличаются значительной лабильностью и изменчивостью активности, что связано как с их белковой природой и множественностью путей синтеза полипептидов, так и с высокой их молекулярной массой.

Различают следующие пути регуляции ферментативной активности: индукция ферментов, субстрат–ферментные взаимодействия, изменение активности фермента путем воздействия неспецифическими физико-химическими факторами, изо- и аллостерическая регуляция, активация зимогена, связывание и освобождение ферментов.

В зависимости от локализации катализируемой ферментативной реакции каждый фермент характеризуется индивидуальным диапазоном pH-реакции, отклонение кислотности среды инактивирует фермент. Скорость ферментативной реакции тесно сопряжена также с температурным фактором, что определяется белковой структурой апофермента.

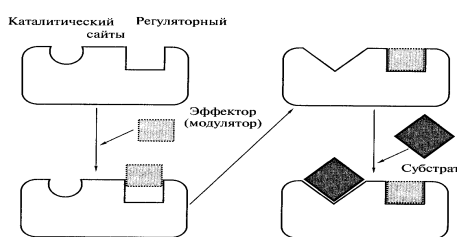


Рис. 3. Схема аллостерической регуляции активности фермента (по Нетрусову А. И., Котовой И. Б., 2009)

Более тонкая регуляция осуществляется путем воздействия на активный (каталитический) и/или аллостерический центр фермента, изменчивость активности и конформации которых под действием эффекторов или изменения соотношения фермент-субстрат вызывает смещение активности ферментативного процесса (рис. 3).

Активность фермента также регулируется наличием кофермента у двукомпонентных ферментов, а также активаторов или ингибиторов, с помощью белок-белковых взаимодействий, путём осфорилирования / дефосфорилирования молекулы фермента и частичным (ограниченным) протеолизом. Важным способом регуляции ферментативной активности является трансформация латентной формы фермента (зимогена) в активную форму. Это достигается разрушением определенных ковалентных связей в молекуле полипептида с помощью протеаз. ,

Ферментативная регуляция осуществляется также путем изменения их генетического синтеза и мембранного связывания.

Как известно, генетический потенциал организма определяется структурой ДНК, генома. Его реализация детерминирована совокупностью факторов внешней и внутренней среды и проявляется в генетической экспрессии. Обычно в клетке одновременно функционирует лишь 5 % генов, в то время как остальные находятся в неактивном «спящем» состоянии. В среднем сельскохозяйственные растения реализуют около 30 % генетического потенциала, лимитирование генетической экспрессии связано с воздействием комплекса стресс-факторов.

*Системы генетической регуляции* включают управление транскрипцией, процессингом, трансляцией, созреванием и формированием нативной структуры белка (рис. 4).

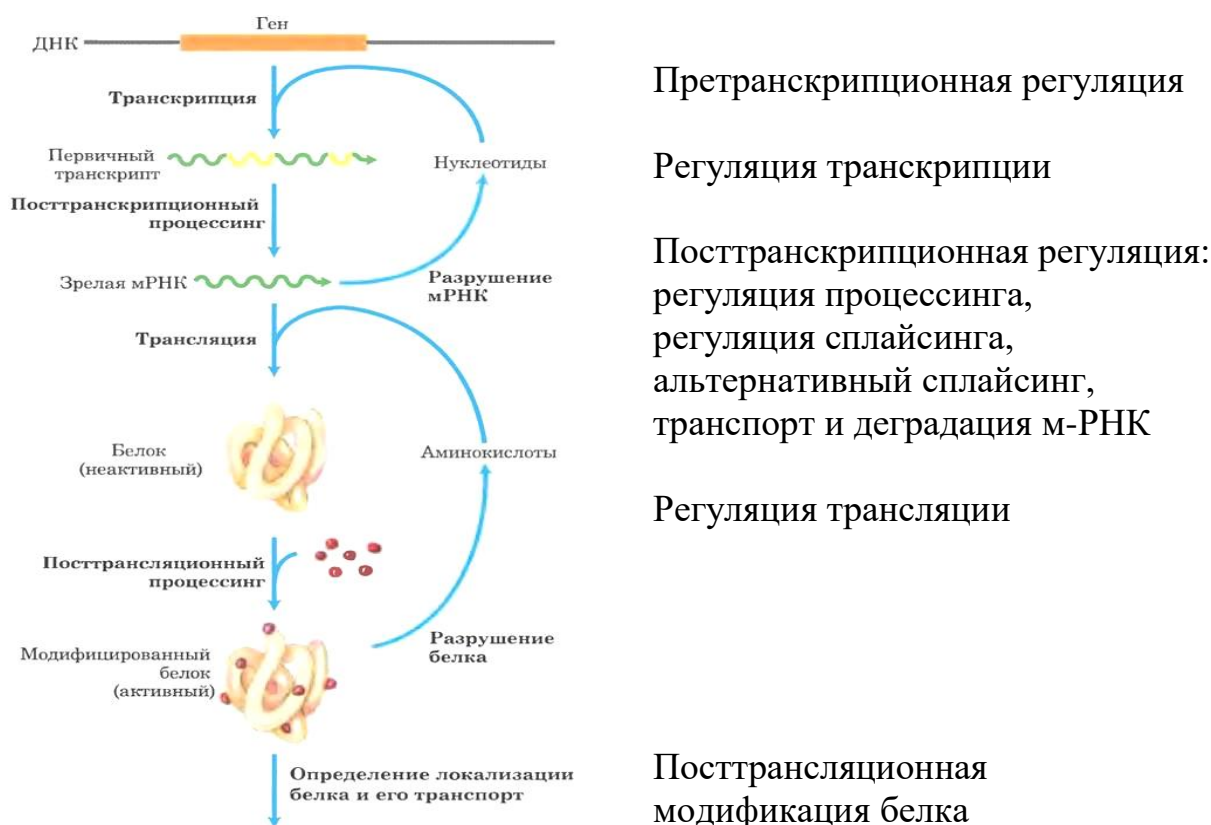


Рис. 4. Уровни регуляции экспрессии генов

Реализация генетической программы растения осуществляется путем переноса генетической информации с ДНК на РНК (транскрипция). В результате транскрипции считывается транскриптон включая как ген-кодирующие участки (экзоны), так и некодирующие вставки (интроны) и образуется «незрелая» матричная РНК, затем начинается процессинг, в ходе которого происходит посттранскрипционное «дозревание» РНК и сплайсинг (вырезание) интронов. Дальнейший синтез белка осуществляется в рибосоме, где на матрице РНК осуществляется сборка полипептидной цепи из аминокислот (трансляция).

Место начала синтеза РНК на ДНК определяется промотором, а завершается в терминаторе. Акцепторный участок ДНК с акцепторными

генами, ограниченный промотором и терминатором, составляет транскриптон – единицу транскрипции. Информативная часть транскриптона содержит структурные гены (рис. 5).

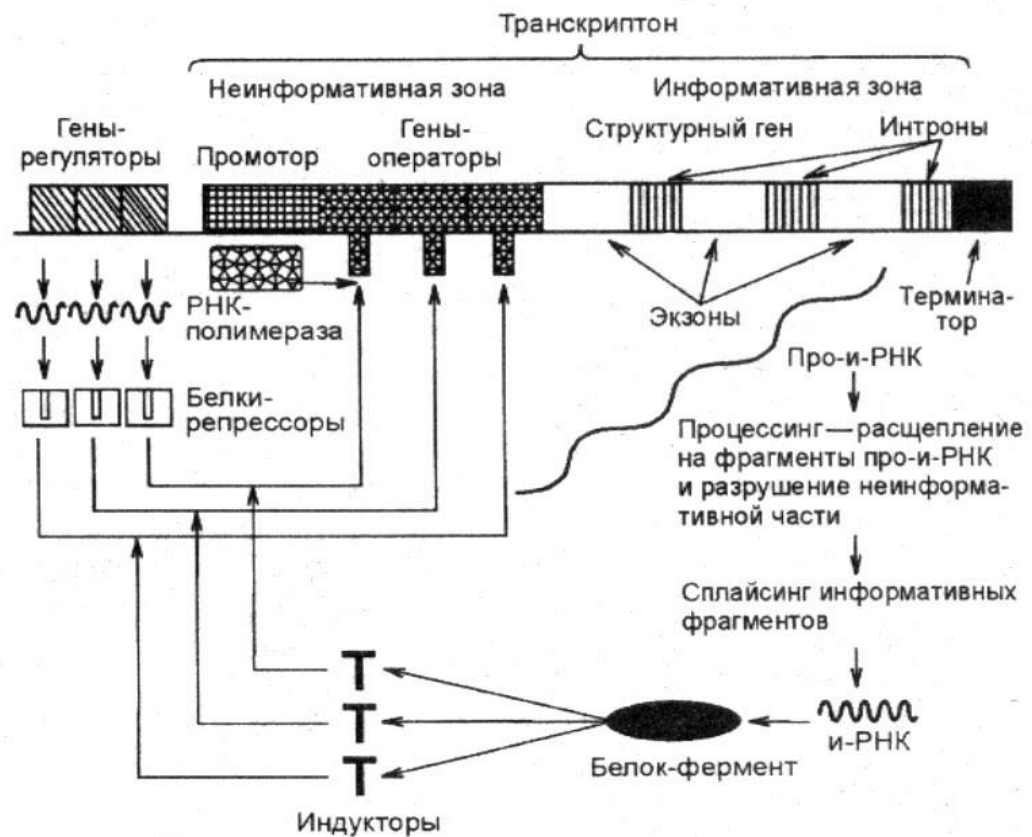


Рис. 5. Схема и регуляция транскрипции

У эукариот в промоторной зоне локализованы не только участки инициации транскрипции, но и определяющие ее частоту. Регуляция экспрессии генов на уровне транскрипции начинается с различия лидерных зон. Промотор содержит дополнительные регуляторные последовательности, влияющие на активность инициатора (минимального промотора), которые могут находиться вблизи инициатора (проксимальные) или отстоящие дальше от точки инициации (дистальные).

Кроме регуляторных последовательностей промотора содержатся последовательности, участвующие в изменении базового уровня транскрипции – энхансеры и сайленсеры. Энхансеры – регуляторные последовательности, которые активируют, ускоряют транскрипцию, а сайленсеры угнетают, замедляют ее. Обычно энхансеры и сайленсеры локализованы в спейсере, то есть в нетранскрибируемой области. И, наконец, имеется группа последовательностей, участвующих в регуляции экспрессии генов под действием различных внутри и внеклеточных регуляторов (гормонов, белков теплового шока, ионов металлов и т.д.). Указанные регуляторные последовательности представляют собой места связывания специфических белковых факторов. Взаимодействуя в качестве эффекторов с

локусами компетенции, белки-регуляторы изменяют доступность ДНК РНК-полимеразе, регулируя транскрипцию.

Растительные клетки содержат большой набор регуляторных белков, которые репрессируют геном, как в отдельности, так и во взаимодействии друг с другом. Регуляция транскрипции определяет дифференциацию клеток. Дифференцированные клетки содержат разные белковые регуляторы, в результате чего транскрибируют индивидуально специфичный набор генов. Одним из путей посттранскрипционной регуляции является альтернативный сплайсинг – когда вместе с интронами удаляются и некоторые экзоны, разные в разных случаях. За счет этого на основе одного гена может быть синтезировано несколько разных зрелых мРНК (с разными наборами экзонов) и, соответственно, будет синтезировано несколько разных белков.

Общая схема этапов трансляции и их регуляции представлена на рисунке 6. Регуляция трансляции возможна на уровне активации мРНК и аминокислот, формирования и работы полирибосомного комплекса и разрушения отработанных матриц.

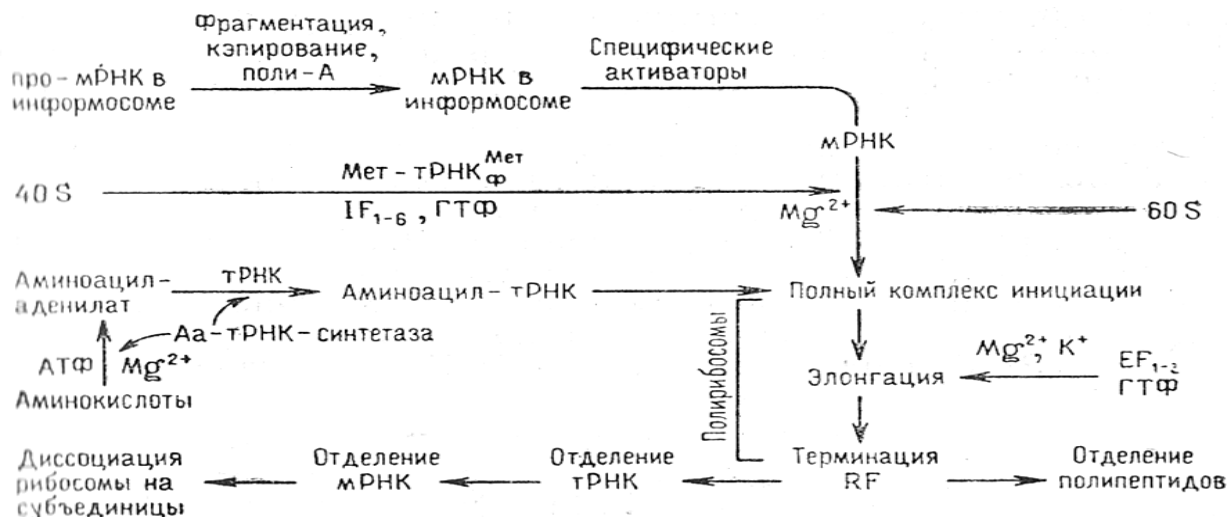


Рис. 6. Общая схема этапов трансляции (по В. В. Полевому, 1982): А – активация про-мРНК, Б – образование комплекса инициации, В – активация аминокислот, Г – деградация полирибосомы; IF<sub>1-6</sub> – факторы инициации, EF<sub>1-3</sub> – факторы элонгации, RF – фактор освобождения

Активация информосомных мРНК на уровне кэпирования и полиаденилирования может находиться под контролем гормонов и других специфических факторов. Гормоны способны вызывать избирательную активацию латентных матриц определенного типа. Имеются также данные о наличии в клетках факторов инициации, специфичных для отдельных типов мРНК (особенно IF<sub>3</sub>). Регуляция синтеза белков может осуществляться при формировании инициаторного комплекса (см. рис. 6., Б), в том числе и путем изменения концентрации Mg<sup>2+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Mn<sup>2+</sup> и K<sup>+</sup> в среде.

Так, острый минимум инициации синтеза полипептида наблюдается при снижении концентрации K<sup>+</sup> (или NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) до уровня 30–50 мМ. Увеличение ионной силы препятствует инициации. Механизмы же регуляции элонгации

и терминации изучены слабо. На уровне элонгации помимо факторов EF и ГТФ лимитировать синтез полипептидов могут модифицированные и изоакцепторные тРНК. В свою очередь, активность ферментов, модифицирующих тРНК, также контролируется гормонами.

Системы генетической регуляции также работают на уровне созревания белков за счет их модификаций и фосфорилирования, продолжительности функциональной активности белков, а также на уровне транспорта мРНК в цитоплазму, регулируемого порами в ядерной оболочке, и белков в органеллы, связанного с эндоцитозом.

Изменения генетической и ферментативной активности определяют и системы мембранной регуляции. *Мембранная регуляция* осуществляется благодаря изменениям в мембранном транспорте, связыванию или освобождению ферментов и регуляторных белков и путем изменения активности мембранных ферментов. Так связывание или высвобождение ферментов мембранными структурами регулирует их активность (контактная регуляция). Мембраны контролируют построение белков, ферментов и других физиологически активных молекул, участвуя в транспорте структурных компонентов, тем самым регулируют их активность (дистанционная мембранная регуляция). Также контактным и дистанционным способом осуществляется мембранная регуляция генетической экспрессии.

Основу мембранной регуляции составляет система мембранных хемо-, фото- и механорецепторов, позволяющих клетке воспринимать изменения во внешней и внутренней среде и в соответствии с этим изменять функциональную активность клетки.

Таким образом, все системы внутриклеточной регуляции тесно взаимосвязаны и взаимозависимы, их функциональность, в конечном итоге, определяет функциональность регуляторных систем на межклеточном, организменном и ценотическом уровнях.

### **3. Межклеточный уровень регуляции**

Основу межклеточной регуляции физиолого-биохимических процессов в растении составляют гормональные и трофические взаимодействия, а также электрофизиологические системы.

В основе *трофической регуляции* лежит взаимодействие путей питания растения – автотрофного, осуществляемого фотосинтезирующими надземными органами и почвенного (минерального), осуществляемого корневой системой.

Корни, поглощая воду и растворенные в ней минеральные вещества, транспортируют их в надземные органы, обеспечивая поддержание водного режима и тургорного состояния клеток, влияющего на формирование архитектоники и габитуса растения. Поступающие с водным током элементы минерального питания, перемещаясь по ксилемным путям, используются всеми органами для роста и развития, часть неиспользуемых элементов

накапливаются в буферных клетках корня и стебля или реутилизируются посредством флоэмного транспорта. Кроме трофической роли, неорганические вещества выполняют регуляторную и каталитическую функцию, участвуют в реакциях пластического и энергетического обмена.

Надземные органы, осуществляющие автотрофное питание, используют в качестве питательных субстратов, кроме минеральных веществ и воды, поступающих от корней, углекислый газ, поглощаемый ими из атмосферы в результате газообмена. И под действием энергии солнечного света осуществляют образование органического вещества в процессе фотосинтеза, которые по флоэмным путям транспортируются по растению.

В свою очередь, корни получая из надземных фотосинтезирующих органов органические вещества (ассимиляты), используют их как строительные блоки, запасные питательные вещества, а также в качестве субстратов для дыхания и получения энергии, что также рассматривается как механизм трофической регуляции.

Таким образом, стабильность трофических систем обеспечивает согласованная работа полярных органов. Изменения в соотношении и функциональности надземной и подземной частей растения определяет сдвиги морфогенеза и развития растений, а также проявление ростовых корреляций.

В агротехническом плане, наиболее регулируемым представляется почвенное (минеральное) питание. Изменения в обеспечении растений макро- и микроэлементами незамедлительно вызывают структурные нарушения метаболизма. Физиологическая и регуляторная роль элементов минерального питания составляет основу агрохимии. В настоящее время оптимизация системы питания растений посредством внесения удобрений, является одним из наиболее эффективных путей трофической регуляции роста и развития. Кроме питательных веществ к элементам трофической регуляции относятся также витамины и другие вторичные метаболиты, оказывающие влияние на функциональную активность растения.

Несмотря на высокую физиологическую роль трофических регуляторных систем, важно отметить, что их действие, носит скорее количественный, чем качественный, характер. В условиях недостатка пищевых эффекторов лимитируются ростовые функции (количественное нарастание клеток, тканей и органов), в то время как качественное преобразование структур (развитие) продолжается в соответствии с онтогенетической программой. Все это указывает, что наряду с трофическими взаимодействиями в растительном организме функционируют более совершенные системы регуляции, обеспечивающие взаимодействие всех его частей.

Кроме трофических эффекторов, которые оказывают регуляторное действие в достаточно больших концентрациях, в растении имеются системы межклеточной регуляции, вызывающие росторегулирующий эффект в очень малых концентрациях ( $10^{-4}$ – $10^{-6}$  %) – фитогормоны. Механизмы управления

активностью и синтезом фитогормонов составляют основу *системы гормональной регуляции*.

Отличительной особенностью фитогормонов, кроме дозового характера действия, является комплексное воздействие на реализацию генетических программ, как роста, так и развития, лабильность и регулируемость действия и биосинтеза. Фитогормоны синтезируются во всех органах растений, перемещаются по ксилеме, флоэме и в радиальном направлении и оказывают регулирующее действие, как правило, в местах конечного или промежуточного транспорта.

Фитогормоны – это низкомолекулярные эндорганические вещества, с помощью которых осуществляется взаимодействие клеток, тканей и органов, необходимые для запуска и регуляции физиологических программ.

Впервые наличие гормональных веществ у растений предположил Ч. Дарвин в 1880 году, изучая физиологическую природу ростовых движений. Однако широкое развитие учения о фитогормонах было начато в 1910-х годах, после работ г. Фиттинга, изучавшего процессы опыления и оплодотворения у орхидей и П. Бойсен-Иенсена, продолжившего опыты Ч. Дарвина и доказавшего наличие в растении гормона роста (ауксина).

За последующие 60 лет были открыты основные группы регуляторов роста растений – ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизины, этилен, а также фенольные ингибиторы роста негормональной природы. По мере изучения различных групп гормональных веществ стало очевидно, что фитогормоны контролируют не только рост растений, но и их развитие, переход к репродуктивной фазе, оплодотворение и созревание, регулируют покой растения. В связи с этим, укоренившееся название «регуляторы роста растений» не отражает в полной мере функциональность фитогормонов.

Теория функциональности фитогормонов разработана Дж. Боннером, предположившим, что эффект гормональной регуляции связан с экспрессией репрессированных генов. Индуцируемый гормонами синтез информационной РНК приводит к образованию или активации ферментов и запуску ряда метаболических превращений. Аналогично проявляется и депрессирующее действие гормональных регуляторов.

Поливалентность фитогормонов заключается в том, что все они действуют на рост и развитие клеток, тканей и органов, регулируют прохождение этапов органогенеза, осуществление пластического и энергетического обменов. Однако у каждой группы выявлены доминирующие специфические функции. Так, ауксины контролируют апикальный рост и корнеобразование, гиббереллины – рост органов в длину за счет активации растяжения клеток, цитокинины отвечают за побегообразование и ветвление.

Ингибиторы роста регулируют переход от вегетативной к репродуктивной фазе онтогенеза, процессы старения и покоя. Причем абсцизины, как правило, работают в условиях абиотического стресса, особенно водного, поэтому абсцизовая кислота (АБК) носит название «гормона стресса», в то время как этилен контролирует физиологическое

старение и торможение роста в условиях механического стресса и назван «гормоном старения».

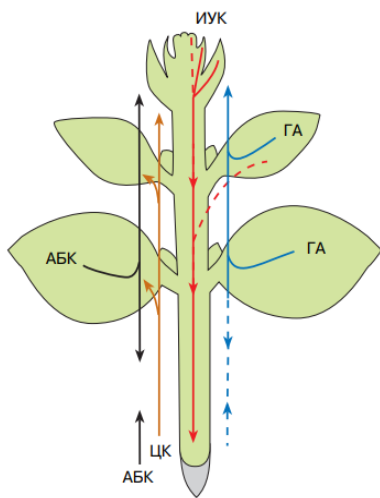


Рис. 7. Места преимущественного образования и направления транспорта фитогормонов в целом растении (по В. В. Полевому, 1982): ИУК – индолил-3-уксусная кислота (ауксин), АБК – абсцизовая кислота, ГА – гиббереллины, ЦК – цитокинины

Несмотря на отсутствие органов чувств у растений, они способны ощущать свое тело в пространстве благодаря локализации синтеза фитогормонов (рис. 7). Так, стабильность содержания ауксинов сообщает растению о целостности конусов нарастания, гиббереллинов – дает ощущение присутствия и работы листьев, цитокининов – корней. Выработка ингибиторов информирует растение о состоянии факторов внешней среды. В последние годы, кроме указанных выше, открыты стероидные и пептидные гормоны растений, элиситоры и негормональные регуляторы роста.

Системы гормональной регуляции растения обеспечиваются работой систем отдельных гормонов, которые включают механизмы внутриклеточного регулирования – генетической экспрессии и ферментативного синтеза, конъюгирования и освобождения гормона из связанного состояния, способы мембранного и дальнего транспорта, механизмы действия, которые определяются наличием рецепторов и их локализацией, и, наконец, ферменты, кофакторы и ингибиторы разрушения фитогормона (рис. 8).

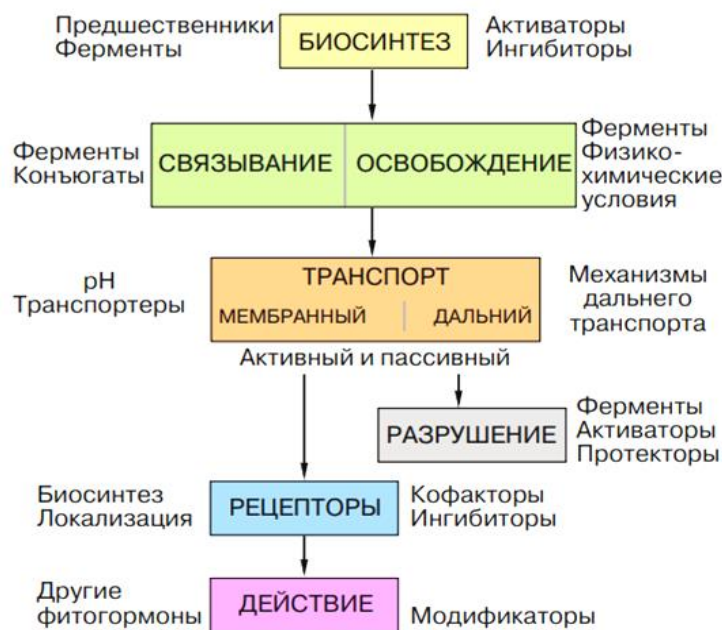


Рис. 8. Основные компоненты системы регуляции фитогормонов (по В. В. Полевому, 1997)

Компетентность клеток к фитогормону определяется наличием специфических рецепторов, связывание с которым и запускает цепь реакций преобразования гормонального сигнала в функциональные ответы клетки. Все группы фитогормонов работают в комплексе, составляя единую гормональную систему. Регуляция роста и развития растений осуществляется путем различных сочетаний гормонов в каждый конкретный период онтогенеза, а также в условиях определенных экологических факторов.

Если гормональная система в растении выполняет среди прочих функцию органов чувств животных, то ряд функций нервной системы в растении осуществляют электрофизиологические взаимодействия между клетками, тканями и органами. *Электрофизиологическая система регуляции* у растений включает в себя возникновение градиентов биоэлектрод потенциалов (БЭП) между разными частями растения и генерацию распространяющихся потенциалов (потенциала действия и переменного потенциала).

Основными структурными компонентами электрофизиологии клетки являются проводящая система и цитоплазматические мембраны – плазмалемма и тонопласт, а возникающий на них мембранный потенциал – это основная электрическая характеристика клетки. Мембранный потенциал соответствует состоянию клетки во время физиологического покоя, когда обмен веществ находится в равновесном состоянии. Потенциал покоя представляет собой разность электрических потенциалов живой структуры (внутреннего содержимого клетки или ткани, существующих вне дополнительного воздействия на них каких-либо факторов) и окружающей нейтральной среды. Живые структуры всегда имеют более отрицательный заряд, чем среда. Мембранный потенциал определяет все типы электрической активности живых организмов.

Разности потенциалов покоя отдельных структурных компонентов, связанные с различием уровня и скорости их естественного обмена веществ (вне стресса), называют метаболическими потенциалами. Такими потенциалами обладают не только различные органы и ткани, но и противоположные стороны одной и той же ткани и даже мембран. Участки с более интенсивным обменом становятся более электроотрицательным по отношению к окружающим тканям (например, фотосинтезирующие органы, апикальные меристемы и т.д.).

Кроме потенциала покоя в растении различают электрический потенциал течения, вызываемый транспортом электролитов по проводящей системе и определяемый концентрацией электролитов и удаленностью конечных точек транспорта. Потенциал течения, в отличие от метаболического, характеризуется положительным зарядом.

Также электроотрицателен потенциал повреждения (переменный или демаркационный), возникающий при поранении или другой дестабилизации структур между поврежденным и неповрежденным участками.

Потенциал повреждения обуславливает возникновение потенциала действия (ПД), который лежит в основе раздражимости клетки и отвечает за

восприятие раздражения, его передачу и возбуждение. Участок раздражения также электроотрицателен по отношению к участку, находящемуся в состоянии покоя. ПД индуцируется лишь при достижении критического уровня деполяризации МП плазмалеммы и перемещается по живым клеткам проводящих пучков.

Суммация электрических потенциалов в растении и различия физико-химической природы их возникновения определяет полярность зарядов и градиент биоэлектрод потенциалов.

Возникновение биоэлектрод потенциалов приводит к изменению транспорта ионов через мембраны и накоплению элементов питания, изменяются осмотические свойства клетки, скорость метаболизма. Имеются данные, подтверждающие, что прорастание пыльцы на рыльце пестика также стимулируется возникновением потенциала действия. ПД вызывает замедление скорости роста стебля, что может быть связано с потерей тургора клетками, вследствие значительного выхода ионов  $K^+$  и  $Cl^-$  из клеток при генерации ПД.

Биопотенциалы также участвуют в проявлении полярности, ростовых движений и корреляций. В результате передачи электрод потенциалов происходит информирование отдаленных органов о воздействии стрессора, что используется в адаптации и устойчивости растений.

Обнаружено влияние электрических сигналов на скорость транспорта ассимилятов во флоэме. На листьях кукурузы показано, что раздражение холодом сопровождается генерацией ПД и вызывает значительное снижение скорости флоэмного транспорта на расстоянии свыше 15 см от зоны раздражения. В данном случае исследователи также предположили, что замедление флоэмного транспорта может быть связано с вызванным генерацией ПД понижением симпластической концентрации  $K^+$  и  $Cl^-$ . При этом авторы не исключают, что снижение скорости флоэмного транспорта может быть также обусловлено закрытием пор, либо уменьшением скорости загрузки ассимилятов в ситовидные элементы.

Изменение в градиентах потенциалов клеток, тканей и органов может быть вызвано дестабилизацией под влиянием факторов как экзогенной, так и эндогенной природы. Управление воздействием данных эффекторов и составляет основу электрофизиологической регуляции ростом и развитием растений. Среди внутренних факторов, определяющих возникновение электрофизиологических градиентов, большую роль играют эндогенные регуляторы роста. ПД может индуцировать и экспрессию генов

Таким образом, все три межклеточные системы регуляции тесно взаимосвязаны. Фитогормоны оказывают влияние на функциональную активность мембран и транспорт трофических факторов. Электрическая сигнализация действует на транспорт ионов, метаболитов, в том числе фитогормонов и т.д.

Важно подчеркнуть, что межклеточные системы регуляции на клеточном уровне действуют только через внутриклеточные системы регуляции, то есть через метаболическую, генетическую и мембранную

системы. Таким образом осуществляется принцип иерархии систем регуляции в целом растительном организме.

#### 4. Организменный уровень регуляции

Растение представляет собой сложный организм, состоящий из миллиардов клеток. Каждая клетка обладает тотипотентностью, несет в себе генетическую информацию обо всем организме и при определенных условиях может реализовать ее, то есть из отдельной клетки возможно вырастить целое растение. Однако большая часть генов находится в неактивном состоянии, и работа клеток осуществляется в соответствии с общей генетической программой растения. В основе реализации генетической программы онтогенеза растения лежат взаимодействия внутри-, межклеточных и организменных систем регуляции.

Онтогенез растения складывается из двух сопряженных процессов: роста – количественного нарастания клеток, тканей, органов и развития – качественных изменений структур, их дифференциации.

В биологии приняты различные подходы к периодизации онтогенеза – по продолжительности жизни и плодоношения, по фенологическим фазам, этапам органогенеза и др. В наиболее общем понимании в онтогенезе растения выделяются два основных периода – вегетативный (формирование вегетативных органов, нарастание биомассы) и репродуктивный (формирование генеративных органов, оплодотворение, плодообразование, размножение). Переход от вегетативного к генеративному развитию генетически запрограммирован и является результатом длительной эволюции вида и приспособлен к определенным условиям среды. Под действием стрессоров и экзогенных эффекторов в генетической программе онтогенеза могут происходить системные сдвиги, переключение подпрограмм (рис. 9).

По М. Х. Чайлахяну (1988), в растениях имеются 2 типа регуляций, влияющих на переход растений от этапа молодости к зрелости, – автономный и индуцированный.

Автономная регуляция (возрастной контроль) проявляется в переходе растений к генеративной фазе лишь в определенном возрасте и связан с накоплением определенного количества и качества трофических, физиологически активных веществ и их соотношения. Индуцированная регуляция вызывается определенными внешними факторами. Особое значение для многих видов растений имеет воздействие температуры (яровизация) и фотопериода (фотопериодизм). Следует вспомнить о значении света для регуляции процессов жизнедеятельности растения в онтогенезе. В семени и проростке имеются системы, воспринимающие действие света разной интенсивности и качества (фотоморфогенез). При прорастании семени проросток движется к источнику света (фототропизм). Далее формируются органы автотрофного питания (фотосинтез). Закладка генеративных органов многих растений зависит от длины светового дня (фотопериодизм).



Рис. 9. Общая генетическая программа роста и развития растений (по Н. Н. Третьякову и др., 1998)

Градиенты биоэлектрических потенциалов и фитогормоны определяют полярность осевых органов растения – верхушки побега и кончика корня. Все остальные органы – боковые побеги, корни – формируются под углом к осевым. Различная их пространственная ориентация обеспечивает габитус растения.

Таким образом, верхушки побега и корня, взаимодействуя между собой и с другими частями с помощью гормональных, трофических и электрофизиологических факторов, осуществляют в растительном организме функцию централизации управления, выполняют роль доминирующих центров (рис. 10).

Формирование доминирующих центров инициируется их аттракционной способностью, связанной с высокой меристематической активностью. Притягивая поток трофических и физиологически активных веществ доминирующие центры определяют образование проводящих и других специализированных тканей, координируют функциональную активность растения.

Проводящие ткани не только транспортируют вещества, но также передают электрофизиологические импульсы и потенциалы, то есть осуществляют связь между органами, выполняя функции каналов связи. Канализованные связи наряду с полярностью определяют пространственную организацию частей и органов растений и также контролируются доминирующими центрами.

Кроме пространственной координации целостность организма растения обеспечивает временная интеграция организационных структур – осцилляция, которая проявляется в метамерности строения и ритмичности физиологических процессов. Осцилляции имеют волнообразный характер и отражают изменения внешней (экзогенные ритмы) или внутренней (эндогенные ритмы) среды.



Рис. 10. Функции доминирующих центров растения (по В. В. Полевому, 1989)

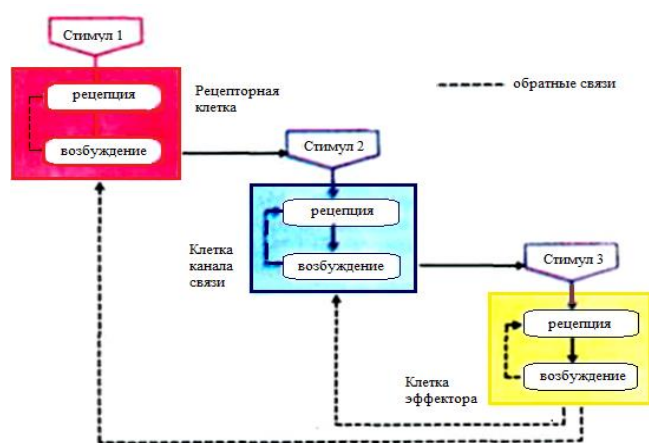


Рис. 11. Схема восприятия и передачи раздражения по типу обратной связи (по В. В. Полевому, 1989)

Различают суточные (циркадные), сезонные и возрастные (физиологические) ритмы. Осцилляции разных уровней входят друг в друга, образуя подобие иерархической системы, которая определяет устойчивость организма.

Причинами эндогенных ритмов являются отрицательные обратные связи: аллостерическое торможение ключевых ферментов, действие конечных метаболитов на генетическую экспрессию, обратный транспорт трофических и метаболитических эффекторов и т.д.

В основе регуляции по типу обратной связи лежит принцип передачи раздражения и биоэлектрических потенциалом между клетками и органами (рис. 11).

Гомеостаз растения, то есть способность поддерживать постоянство внутренней среды, на всех уровнях организации также обеспечивается обратными связями. Например, интенсивная транспирация, приводящая к дефициту воды в тканях листа, вызывает сужение устьичных отверстий, что снижает испарение и восстанавливает оптимальный водный режим растения.

В основе всех систем регуляции на разных уровнях лежат отражательные рецепторно-конформационные реакции белков, обуславливающие раздражимость. Все системы организма объединены в сложные регуляторные цепи, или контуры. Свойство раздражимости представляет собой интегральный результат функциональной активности регуляторных систем, организованных в регуляторные контуры.

Следовательно, организменный уровень интеграции достигается взаимодействием частей растения по принципу регуляторных колебательных контуров и благодаря доминирующим центрам управления.

## 5. Ценотический уровень регуляции

Растение – это открытая система, постоянно обменивающаяся со средой веществом, энергией и информацией. Взаимодействие растений между собой определяет фитоценоз, с животными и микроорганизмами – биоценоз, с совокупностью экологических факторов биотической и абиотической природы – биогеоценоз.

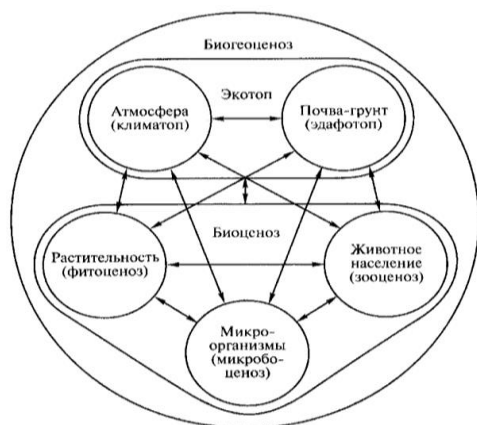


Рис. 12. Структура биогеоценоза (по В. Н. Сукачеву)

Ценотические взаимодействия объектов чрезвычайно разнообразны (рис. 12). В популяции возможны как положительные взаимодействия, так и отрицательные. Регуляция их определяется морфолого-биологическими, анатомическими и физиолого-биохимическими особенностями видов растений, составляющими фитоценоз.

Их устойчивостью, аллелопатическими и симбиотическими отношениями.

Ценотические взаимоотношения растений и среды обеспечивают разнородность популяции, которая проявляется в результате конкуренции за факторы жизни и пространство. Менее приспособленные особи и виды заменяются более адаптированными и конкурентоспособными, происходит отбор, являющийся движущей силой эволюции.

Различают специфические и неспецифические отношения. Специфическими являются конкурентные и симбиотические

взаимоотношения, а неспецифическими – экологические воздействия. Одним из факторов ценотической регуляции является аллелопатия растений – их взаимное влияние друг на друга с помощью выделяемых ими физиологически активных химических веществ. Эти вещества могут выполнять роль ингибиторов или стимуляторов. Наибольшей активностью обладают корневые выделения. В сельскохозяйственной практике под аллелопатическим взаимодействием обычно понимают конкурентные отношения растений в природе.

Механизмы действия ингибиторов очень разнообразны. Это угнетение деления и растяжения клеток, подавление роста, индуцированного гибберелловой или индолилуксусной кислотами, уменьшение поглощения минеральных солей при выращивании растений в смешанных культурах, угнетение фотосинтеза и дыхания, влияние на транспирацию, подавление биосинтеза, изменение проницаемости клеточных мембран, ингибирование специфических ферментов и другое.

Аллелопатия, как способ ценотической регуляции, как правило, носит узкоспецифичный характер и является результатом совместной эволюции видов. В связи с этим, ее важно учитывать при севообороте растений. Большинство культурных растений имеют слабую аллелопатическую активность, в отличие от сорняков, которые достаточно легко угнетают другие виды, и в целом ухудшают состояние почвы. Чтобы избежать подобных проблем, можно ознакомиться с основными примерами аллелопатического влияния растений друг на друга.

В ценозе различают конкурентную силу растения, которая определяется усиленным ростом, повышенной фотосинтетической деятельностью, продуктивностью и т.д., а также конкурентную выносливость – способность растений минимизировать потребность к ресурсам. первыми гибнут особи у которых конкурентная сила меньше, а минимальный уровень потребления выше.

Механизмы, регулирующие видовой состав сообщества, определяют и обилие видов, и жизненное состояние. Конкуренция в ценозе регулирует численность особей. У хлебных злаков густота стеблестоя контролируется интенсивностью кущения.

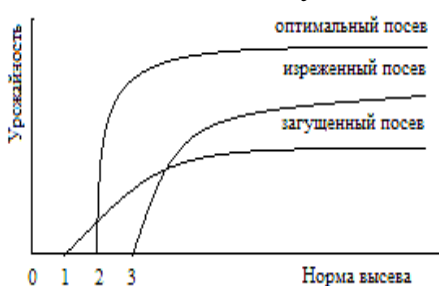


Рис. 13. Влияние густоты посева на уровень урожайности

Важное значение имеет и формирование фотосинтетического потенциала посева и индекса листовой поверхности. Чем больше вегетативная биомасса, тем интенсивнее фотосинтетическая деятельность и отток питательных веществ к формирующимся семенам. Вместе с тем, избыточное кущение и нарастание биомассы определяют усиление конкуренции за факторы жизни, в растении усиливается мобилизация запасных веществ из вегетативных побегов на формирование зерна (рис. 13).

Ввиду конкуренции за свет стебли вытягиваются, что приводит к полеганию посева. Кроме конкурентных отношений в биоценозе проявляются и стимулирующие влияния организмов друг на друга, такие взаимоотношения носят название симбиотических. В симбиоз с автотрофными растениями вступают грибы, актиномицеты, бактерии, водоросли. Наибольшее значение в агрономии имеет симбиоз бобовых культур с азотфиксирующими бактериями.

При возделывании культур с выраженными симбиотическими отношениями необходимо учитывать биологические особенности всех симбионтов и создавать благоприятные условия для их взаимодействия.

Установлено, что между поверхностью сосущих корневых волосков и частицами почвы, между сосущими корешками растений возникает разность электрических потенциалов, которая влияет на интенсивность поглощения ионов, содержащихся в почвенном растворе. Видимо, такие электрические взаимодействия играют существенную роль в распределении питательных веществ между соседними растениями.

В ценотической регуляции также принимают участие фитогормоны и гормоноподобные вещества. Так, выделение поврежденным растением этилена и жасмонатов является предупредительным сигналом для остальных растений популяции о воздействии стрессора. Уловив такой сигнал, растения запускают адаптационные программы еще не испытав воздействие стресса.

Продуктивность фитоценозов зависит и от морфофизиологических особенностей составляющих их растений. Оптимизация морфотипа растений – важная задача физиологов и селекционеров. Концепция модели сорта, успешно используемая в селекции пшеницы, риса, кукурузы и других сельскохозяйственных культур, носит зональный характер. Например, короткостебельные сорта пшеницы в засушливые годы менее урожайны, чем сорта с длинным стеблем, так как фонды ассимилятов, реутилизируемые при наливе зерна, у короткостебельных сортов ограничены.

Высота растений определяет также ярусность ценоза. В естественных сообществах верхний ярус составляют светолюбивые растения, нижний – теневыносливые.

Благодаря ярусности и плотности изменяется и температурный режим биоценоза. Поскольку удельная теплоемкость растительной массы выше, чем воздуха, то поступающая энергия большей частью поглощается фитомассой и меньше расходуется на нагрев воздуха. В результате днем температура воздуха в биоценозе ниже, чем на открытом месте. Ночью же при сокращении поступления солнечной энергии тепловая энергия излучается фитомассой и поглощается воздухом. В силу невысокой теплопроводности воздуха значительная часть тепловой энергии задерживается в растительном покрове и температура там оказывается выше, чем на открытом месте.

Растительное сообщество как совокупность особей разных видов различных жизненных форм представляет собой единое целое, состояние которого в любой момент обусловлено причинно-следственными связями

компонентов сообщества друг с другом и со средой. Однако это состояние не жестко детерминировано, а в определенной мере имеет случайный характер и зависит от состояния экзогенных и эндогенных факторов.

Используя и преобразуя факторы жизни растения изменяют среду – поглощают минеральные вещества и образуют органические, преобразуют газовый состав атмосферы, участвуют в почвообразовании и т. д. Таким образом, используя особенности ценологических взаимодействий, весьма эффективным приемом регулирования роста и развития растений является управление экологическими факторами – регулирование светового, теплового, водного режима, условий питания и произрастания. Эти механизмы составляют основу агротехники и широко используются в растениеводстве.

### **ТЕМА 3 ФЗИОЛОГИЯ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР**

1. Основные виды зерновых культур, производство и значение
2. Фенофазы и этапы органогенеза.
3. Морфо-биологические особенности.
4. Физиологические особенности С3-видов (пшеница).
5. Физиологические особенности С4-видов (кукуруза).
6. Физиолого-биохимические основы формирования качества урожая.
7. Влияние внешних условий на урожайность и качество зерна.
8. Основные проблемы устойчивости зерновых.

#### **1. Основные виды зерновых культур, производство и значение**

Среди полевых культур наибольшее значение имеют зерновые культуры, основной продукт которых – зерно. Зерновые культуры являются самыми распространенными из всех растений, выращиваемых человеком. Под ними занято около половины обрабатываемых земель (пашни).

Основное значение зерновых культур – пищевое, кормовое и техническое. Зерно злаковых, крупяных и других культур широко используется в мукомольной, крахмально-паточной, спиртовой, пивоваренной, комбикормовой промышленности, в хлебобулочном, крупяном, макаронном и кондитерском производстве, оно также является основой либо важной составной частью животноводства, кормовой базой для скота и птицы.

Кроме зерна и продуктов его переработки используют зеленые корма, селю, силос и другие продукты, получаемые из зерновых культур. Определенное значение зерновые культуры имеют в медицине. Отвары и водные настои цветков и створок бобов фасоли помогают лечить диабет, гипертонию, ревматизм, мочекаменную болезнь. Кукурузные рыльца в виде экстракта и настоя — хорошее желчегонное средство, применяемое при

холецистите, гепатите. Кукурузное и льняное масло предупреждает атеросклероз. Отвары из соломы и зерен овса, цветков гречихи также используются в народной медицине. Хорошо известны медоносные свойства цветков гречихи.

По основным ботаническим особенностям зерновые злаковые культуры подразделяют на две группы:

- ✓ колосовидные хлеба, или злаки первой группы (пшеница, рожь, тритикале, ячмень, овес (у овса соцветие не колос, а метелка));
- ✓ метельчатые (просовидные) хлеба, или злаки второй группы (просо, чумиза, сорго, рис, кукуруза (у кукурузы соцветие метелка только у мужских цветков, у женских — початок)).

Экологические особенности разных культур определяют основные зоны их распространения. Пшеницу и другие злаки первой группы возделывают главным образом в умеренном климате. Хлебные злаки второй группы более приспособлены к условиям субтропиков и тропиков, где они занимают основные поля.

Наиболее распространенные зерновые, которые называют хлебами человечества – это пшеница (дает около 21% зерна), рис (более 20%), кукуруза (почти 23%) (рис. 1).

В мире наиболее высокую урожайность обеспечивают рис, кукуруза, озимая пшеница и ячмень. Рожь, просо, гречиха и зернобобовые отличаются более низкой урожайностью зерна. Общее производство зерновых в мире в 2019 году составило 2 719 млн тонн, в том числе фуражного зерна – 1 444 млн тонн. При объеме потребления зерна в 2 721 млн тонн запасы его составили 866 млн тонн

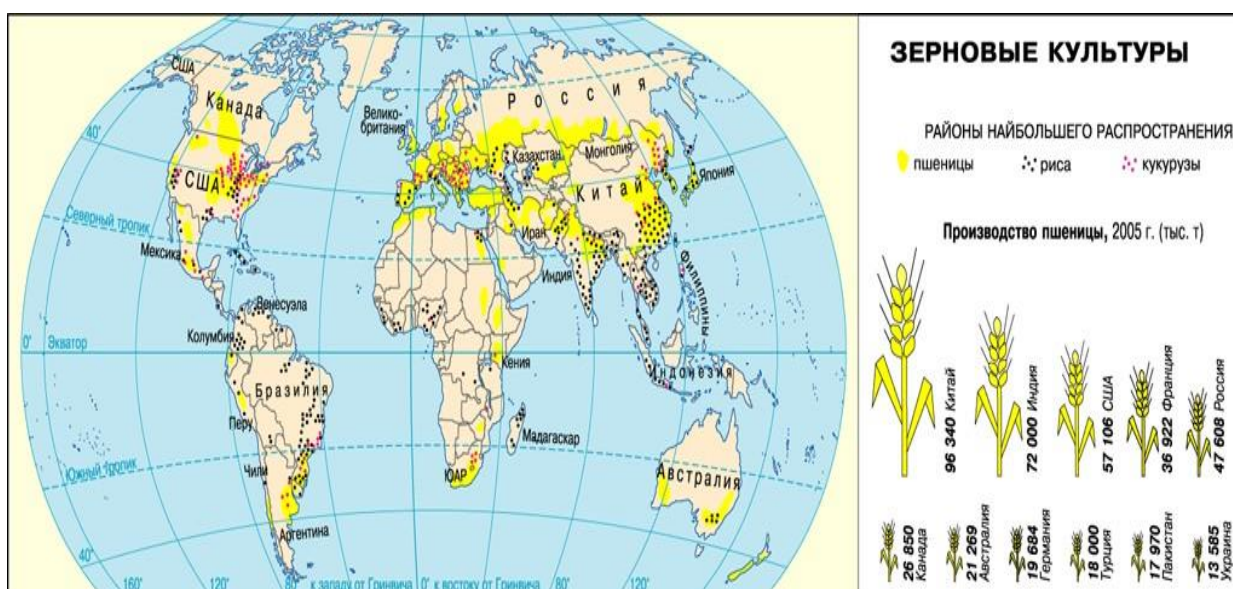
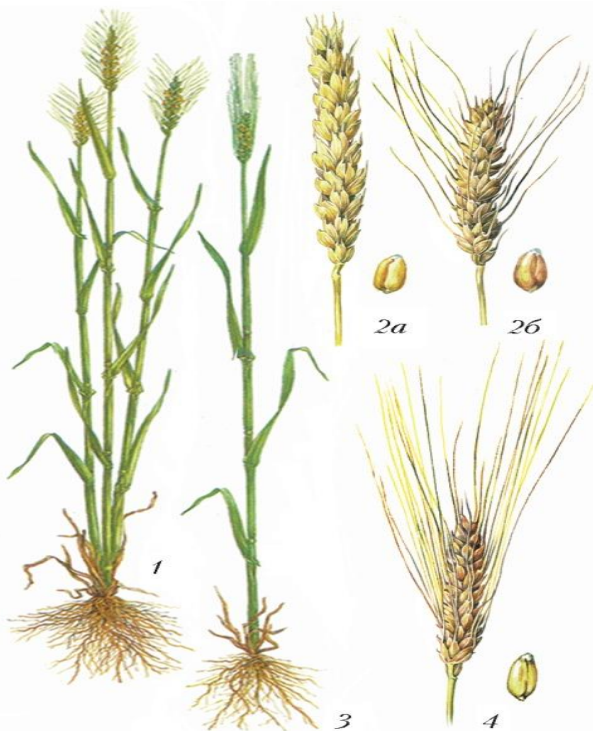


Рис. 1. Распространение основных зерновых культур в мире



Рис. 2. Основные злаки

Посевы пшеницы сосредоточены, преимущественно, в умеренном и субтропическом поясах Северного полушария, где достаточное количество тепла и влаги. Выращивают озимую и яровую пшеницу. Озимая пшеница имеет более высокую урожайность, чем яровая, поскольку имеет более длительный период вегетации. Однако в холодные бесснежные зимы она часто вымерзает, что вызывает необходимость пересева весной яровыми сортами. Объемы производства пшеницы представлены на рис. 4.



1 – общий вид растения мягкой пшеницы в фазе колошения; 2 – колос и зерновка мягкой пшеницы (2а – безостой, 2б – остистой); 3 – общий вид растения твердой пшениц..

Рис. 3. Пшеница

Наибольшее хозяйственное значение имеют такие зерновые культуры семейства злаков, как пшеница, рожь, кукуруза, ячмень, рис, овёс (рис. 2).

**Пшеница** (рис. 3) — одно из древнейших культурных растений. Её возделывают более 10 тыс. лет. Зерновки пшеницы находили при раскопках первых поселений человека и даже в пирамидах египетских фараонов.

По данным статистической службы ООН ФАО, она дает почти 30 % мирового производства зерна и снабжает продовольствием около 70 % населения Земли.

Сейчас посевы пшеницы занимают примерно 210 млн га – почти половину мировой пашни под зерновыми культурами. В рейтинге стран-производителей пшеницы 1-е место занимает Китай (производит около 126 млн т, или 17 %), 2-е место – Индия (95 млн т, или 13 %), 3-е место – Россия (60 млн т, 8 %), 4-е место – США (55 млн т, 7,5 %), 5-е место – Франция (39 млн т, 5 %). Беларусь занимает 34-е место в мире с объемом производства пшеницы 2,9 млн т, или около 0,3 %.

Главными экспортёрами зерна на мировой рынок являются США, Канада, Франция, Австралия, Аргентина, Южно-Африканская Республика.

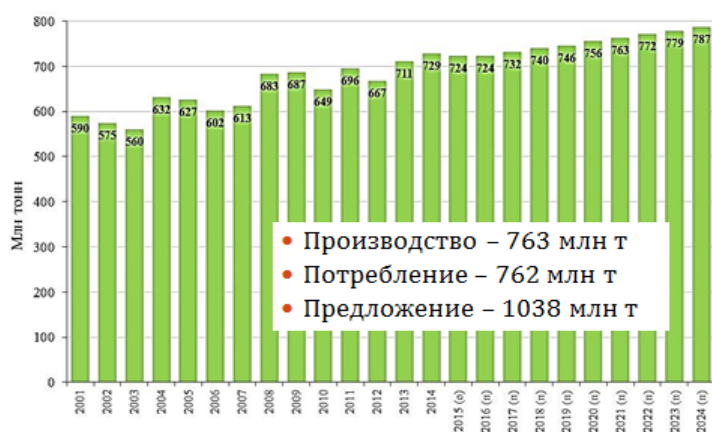


Рис. 4. Производство пшеницы в мире, млн т

Средняя урожайность зерновых в республике пока остается на уровне 30–35 ц/га, хотя имеются хозяйства, где ежегодно получают урожай свыше 50 ц/га, а то и 80–105 ц/га. Насущная проблема – повышение урожайности основных сельскохозяйственных культур при одновременном улучшении качества зерна.

В зерне пшеницы содержится 10–20 % белка, 63–74 % крахмала, примерно по 2 % жира, клетчатки и золы. Зерно ее широко используется для производства муки, белого хлеба, манной крупы, макаронных и кондитерских изделий, отруби – в производстве кормов для животноводства.

**Рис** (рис. 5) является главной продовольственной культурой почти для половины человечества.



Рис. 5. Рис

В переводе с санскрита рис означает «основа питания человека». Свыше 60 стран мира возделывают рис, более половины человечества питаются им. Он занимает второе место после пшеницы по площади посевов и по валовому сбору зерна.

Это культура тропического и субтропического поясов с продолжительным и теплым летом. Ее выращивают, преимущественно, на орошаемых (затопляемых) землях в Азии, Латинской Америке, Африке. В большинстве стран получают два урожая в год, поэтому при значительно меньшей площади, чем под пшеницей, риса собирают почти такое же количество. Страны Азии дают 9/10 мирового производства риса.

Крупнейшими производителями риса являются Китай, Индия, Индонезия, Вьетнам, Бангладеш, Япония, Таиланд. Средняя урожайность риса в мире —

19 ц/га. Мировыми лидерами по производству риса являются Китай и Индия.

Рисовая крупа состоит в основном из углеводов, в ней мало белка, жира и золы. Она отличается высокими вкусовыми качествами, легко переваривается и служит диетическим продуктом, а рисовый отвар обладает целебными свойствами. Белок риса по сравнению с другими зерновыми культурами содержит повышенное количество незаменимых кислот, таких как лизин, валин, метионин. Но однообразное продолжительное питание одним рисом приводит к заболеванию «бери-бери» (авитаминоз, болезнь нервной и сосудистой системы), поскольку крупа бедна белковыми веществами и витаминами.

Из зерна риса получают муку, которая не подходит для хлебопечения. Из нее вырабатывают фитин, витамин Е и другие фармацевтические препараты.

Рис имеет кормовое назначение. Рисовую солому используют на корм скоту. По кормовой ценности она превосходит пшеничную солому — в 1 кг ее содержится 0,24 корм. ед. и 22 г сырого белка. Рисовые отруби используются в животноводстве как корм для скота.

Рис имеет также техническое назначение. Из него получают рисовый крахмал, который имеет большую ценность для текстильной, парфюмерной и медицинской промышленности.

Из зародышей риса получают рисовое масло, применяемое для мыловарения и производства свечей.

Рисовая солома идет на изготовление бумаги, тонкой и прочной папиросной бумаги, картона, веревок, мешков, циновок, шляп, сандалий, корзин.

В Китае очень популярно традиционное рисовое вино. В Японии из риса производят национальный спиртной напиток — рисовую водку (саке).

**Кукуруза** (маис) (рис. 6) занимает традиционно высокое место в зерновом балансе стран Западного полушария, которое является ее родиной.

Из кукурузы изготавливают более 150 видов различных продуктов, что определяет ее пищевое значение. Кукурузная мука в качестве примеси к пшеничной и ржаной идет для выпечки хлеба, из нее готовят специальное кушанье — мамалыгу (широко употребляется на Кавказе, в Молдавии, Закарпатье), используют как необходимый компонент бисквитов, кексов и других кондитерских изделий.

Из зерна кукурузы вырабатывают несколько сортов крупы (ее выход — до 64 %), в том числе «кукурузную манку», заменяющую манную крупу из пшеницы, а также используют ее в производстве крахмала, глюкозы, патоки, пива, спирта, сахарного сиропа, кукурузных хлопьев и т. д.

Выделяемые при переработке кукурузы зародыши зерна содержат 30–40 % липидов, которые идут для получения пищевого масла, витамина Е, лечебных препаратов из пестичных цветков (столбиков и рылец). В пищу употребляют отваренные и консервированные початки и зерна кукурузы в фазе молочной спелости. Однако как пищевой продукт белок зерна

кукурузы беден незаменимыми аминокислотами (лизином и триптофаном) и богат малоценным в кормовом отношении белком зеином.



Рис. 6. Кукуруза

Значительное распространение культура приобрела также на юге Европы, в Китае и Южной Африке. Почти половина объемов выращивания и экспорта кукурузы приходится на США. Довольно много кукурузы выращивается в Аргентине, Бразилии, Мексике, Китае

Кукуруза — культура универсального значения: пищевого, кормового, технического и других видов использования. В зерне кукурузы нормальной влажности (14–15 %) содержится 65–70 % углеводов, 9–12 % белков, 4–6 % липидов, витамины и минеральные вещества. Она используется в мукомольно-крупяном, хлебном и кондитерском производствах, крахмалопаточной, спиртовой и других отраслях промышленности.

Кукуруза — важнейшая кормовая культура. Из общего мирового производства зерна кукурузы на корм скоту потребляется 60 %. Это ценный компонент комбикормов. Как концентрированный корм зерно кукурузы скармливают всем видам животных, особенно свиньям и молочному скоту, а также птице. В 1 кг зерна содержится 1,34 кормовых единиц (корм. ед.) и 78 г перевариваемого белка.

Как кормовая культура кукуруза имеет огромное значение для развития животноводства, так как служит источником высокопитательных концентрированных и сочных кормов для всех видов скота и птицы; используется в виде зерна, силоса, свежей зеленой массы и отходов промышленной переработки.

Большим многообразием характеризуется и техническое использование кукурузы. Стебли ее служат сырьем для выработки бумаги, строительных и изоляционных материалов, линолеума и других изделий. Стержни початков используются в химической промышленности, из них вырабатывается фурфурол — вещество, используемое для очистки и разделения растительных и минеральных масел, изготовления искусственных волокон, пластмасс.

Пестичные столбики кукурузы используют в медицине. Из стеблей и початковых стержней получают активированный уголь, анестезирующие средства.

По урожайности зерна кукуруза превосходит все зерновые хлеба, уступая только рису. В мировом производстве зерна кукуруза занимает 3

место (после пшеницы и риса). Лидерами по выращиванию кукурузы являются США и Китай. Почвенно-климатические условия Беларуси позволяют получать 350–400 ц/га зеленой массы и 50–70 ц/га зерна кукурузы. В Беларуси кукуруза возделывается в основном как силосная культура.

**Ячмень** (рис. 7). Яровой ячмень, яровая пшеница и овес относятся к группе ранних яровых хлебов. По урожайности яровые хлеба во многих регионах уступают озимым, но дают высококачественное продовольственное и фуражное зерно и по валовому сбору занимают первое место.



Рис. 7. Ячмень: морфологические особенности разновидности паллидум (шестирядного — а), колосья на поле в июле (б), в августе (в) и его зерновки (г)

В состав зерна ячменя входят (в процентах на сухое вещество): белок – 12 %, жир – 2,1 %, безазотистые экстрактивные вещества – 64,6 %, клетчатка – 5,5 %, зола – 2,8 %. Белок ячменя содержит все незаменимые аминокислоты, включая особо дефицитные и наиболее ценные – триптофан и лизин. Некоторые сорта в протеиновой фракции содержат 4,5–5,0 % лизина.

Высота и облиственность растений (количество и ширина листьев) имеет важное значение при использовании ячменя на зеленый корм в чистом виде. Чрезвычайно эффективно использование на корм скоту зеленой массы ячменя в виде витаминной подкормки или сена — при выращивании ячменя в смеси с зернобобовыми (соя, пелюшка, чечевица, чина, вика яровая и озимая).

Солома и мякина ячменя после предварительной подготовки (запаривание, особенно с аммиаком) широко используются на корм скоту. По питательности ячменная солома ниже овсяной, но не уступает пшеничной. В ячменной соломе содержится 4,4 % протеина, в мякине – 6,2 %.

В СНГ условно можно выделить три основные ячменные зоны: северную – продовольственной культуры; южную – в основном кормового ячменя; западную – пивоваренного ячменя. В Беларуси ячменем, преимущественно сортами пивоваренными, засеваются значительные площади до 15–20 % всех зерновых.

Валовой сбор ячменя, просяных культур, овса и ржи существенно меньше, чем пшеницы, риса и кукурузы. Наибольшие урожаи ячменя собирают страны умеренного и субтропического климатических поясов Северного полушария (Канада, Россия, Германия, Испания, Франция). Общий объем производства ячменя в мире – около 145 млн т. Крупнейшие производители – Россия (14 %), Франция (8 %), Германия (8 %), Австралия и Украина (по 6 %). Беларусь занимает 16-е место в мире производя около 1,4 % мирового производства ячменя.

Овес и рожь распространены примерно в тех же регионах и странах мира, где и ячмень. По валовому сбору овса в мире выделяют Россию, Канаду, США, Австралию, Германию; ржи - Россию, Польшу, Украину, Китай. Овес преимущественно кормовая культура, рожь - продовольственная. Из ржи выпекают черный хлеб. Традиционно в мире черным хлебом славятся Польша, Германия, Дания, Россия, Швеция.

**Овес** (рис. 8) – ценная продовольственная и кормовая культура.



Рис.8. Овес

В зерне овса содержится 12—15 % белка, 40—45 % крахмала, 4,0—6,0 % липидов. Белок легко усваивается и отличается повышенным содержанием необходимых для организма человека аминокислот (аргинин, гистидин, лизин, триптофан). По сравнению с другими хлебными злаками зерно овса содержит значительно больше липидов, особенно в зародыше; в их составе преобладают линоленовая и олеиновая кислоты. Кроме того, зерно овса богато витаминами В1, В2, соединениями железа, кальция и фосфора.

Часть зерна высшего качества используется непосредственно человеком для своих продовольственных целей — крупа, толокно, хлопья, геркулес, детское питание, печенье и пр. Продукты, изготовленные из переработанного зерна овса, отличаются высокой питательностью, калорийностью и легко усваиваются организмом человека. Их широко используют в диетическом и детском питании. В хлебопекарной промышленности муку овса примешивают в небольших количествах к пшеничной или ржаной муке. Для хлебопечения одна овсяная мука малоприспособна из-за отсутствия в ней клейковины.

Овес — важнейшая зернофуражная культура Республики Беларусь. Принято считать, что 1 кг зерна овса соответствует 1 кормовой единице (стандарт). Зерно овса используют как незаменимый концентрированный и хорошо усваиваемый корм для лошадей, птицы, племенных животных.

Переработанное зерно овса включают как обязательный компонент в комбикорма. Включение в рацион кур-несушек до 40 % голозерного овса приводит к повышению яйценоскости, что обеспечит дополнительную прибыль до 250 долл. США в расчете на 1000 голов. Голозерный овес при добавлении ферментов может быть также использован как монокорм при откорме бройлеров.

Овес широко используется на зеленый корм, силос, сено, особенно в смеси с однолетними бобовыми культурами (вика яровая, горох, пелюшка). Это лучшая культура для посева в смеси с бобовыми растениями — викой, горохом, чиньей. Вико-овсяные, горохо-овсяные и другие смеси используют как основные компоненты зеленого конвейера. Смешанные посевы овса с бобовыми культурами широко применяют в качестве парозанимающих культур, а также в качестве основных предшественников озимых культур в районах достаточного увлажнения. Большую ценность в пищевом отношении представляет голозерный овес, содержащий намного больше белка, жира и крахмала, чем пленчатый овес.

Овсяная солома и солома — самые питательные из зерновых культур, они полностью используются на корм скоту.

В мировом земледелии овес занимает около 13 млн га и по сумме посевных площадей находится на пятом месте в мире после пшеницы, риса, кукурузы и ячменя. Основное мировое производство овса сосредоточено сейчас в среднеширотной полосе Северного полушария — в России, Беларуси, Казахстане, США, Польше, Германии и Канаде. В Северной Америке его выращивают во всех провинциях Канады и штатах США. Средняя урожайность овса в мире 20,2 ц/га.



Рис. 9. Рожь

**Рожь** (рис.9) – неприхотливая, малотребовательная и высокоотзывчивая культура. Она может давать хозяйственно целесообразную урожайность там, где пшеница вовсе не даст урожая (районы с суровыми зимами, песчаные, смытые почвы и т.п.). На высоком же агрофоне короткостебельные сорта ржи по урожайности не уступают пшенице.

В мировом земледелии ржи принадлежит пятое место среди зерновых культур. Площадь посева ее на земном шаре составляет около 11 млн га. В настоящее время, по данным ФАО, лидерами по выращиванию ржи являются Польша, Россия и Германия.

В Беларуси в полях севооборота озимые занимают ~30 % пашни, а урожаи ржи составляют ~1,1—1,4 млн т, т. е. около 20 % валового сбора зерна колосовых культур. Озимые рожь, пшеница и тритикале возделываются как основные продовольственные культуры. Обычно урожаи ржи несколько ниже, чем пшеницы и тритикале.

Рожь посевная широко распространена в мировом земледелии как важнейшая продовольственная культура, вторая по значению хлебная культура. В зерне ржи в зависимости от условий выращивания и сорта содержатся: белки — 9-17 %, крахмал — 52-63,5 %, жир — 1,6-1,9 %.

Мука, отруби, дробленое зерно — хороший концентрированный корм (1 кг зерна содержит 0,34 кормов. ед.).

Зерно ржи перерабатывается на спирт и крахмал; из соломы получают кристаллический сахар, целлюлозу, фурфурол, уксус, лигнин.

Хотя по калорийности, переваримости и усвояемости ржаной хлеб уступает пшеничному, содержит меньше белка и клейковины, однако превосходит его по биологической ценности белка, поскольку содержит в 1,5 раза больше лизина и несколько больше треонина и тирозина. Он содержит также витамины группы А1, В1, В2, Е, РР и пользуется спросом у населения. Хлеб из ржаной муки обладает специфическим ароматом и вкусом. Особенно хорошими вкусовыми качествами обладает ржаной хлеб из отсевной (пеклеванной) муки. Имеются сведения, что употребление его способствует работе желудочно-кишечного тракта.

**Тритикале** (Triticale) (рис. 10) - новый род злака, синтезированный человеком путем сложной отдаленной гибридизации между пшеницей и рожью. В мире, в том числе и в нашей стране, созданы различные яровые и озимые, двух- и трехвидовые вторичные тритикале, объединяющие морфологические признаки и биологические свойства пшеницы и ржи. Это растение обладает повышенной устойчивостью к неблагоприятным условиям среды и болезням.



Рис. 10. Тритикале

Сорта тритикале, в зависимости от их биологических свойств, делят на три группы: зерновые, кормовые и зерно-кормовые. В их зерне содержится на 1,5 % белка больше, чем у пшеницы. Содержание клейковины такое же или на 3—4 % выше, чем у пшеницы, однако качество ее ниже. Тритикале характеризуется повышенным содержанием незаменимых аминокислот (лизин, триптофан).

В зерне тритикале на 20 % больше лизина — важнейшей аминокислоты, которая не синтезируется животным организмом и должна поступать вместе с кормом. Отруби тритикале содержат от 18,4 до 19,5 % белка, витаминов и минеральных веществ. Из них можно производить белковые концентраты. Повышенное содержание белка в зерне тритикале с лучшим

соотношением наиболее ценных аминокислот по сравнению с другими хлебными злаками позволяет использовать ее как особо ценную кормовую культуру. Как и другие зерновые культуры, тритикале служит богатым источником энергии в рационах домашних животных.

Хорошая облиственность растений позволяет использовать зеленую массу на сенаж, силос, травяную муку, зеленый корм и выпас. По сравнению с пшеницей и рожью зеленая масса тритикале лучше поедается животными вследствие большего содержания в ней сахаров и каротиноидов. Период использования тритикале на зеленую массу более длительный; даже после цветения соломина не древеснеет, бывает мягкой, слабо снижающей кормовые достоинства. Убранные на зеленую массу посевы тритикале являются хорошими предшественниками для озимых культур и поукосных посевов яровых.

Тритикале дают высокие и устойчивые урожаи зерна, нередко превышающие лучшие сорта пшеницы и ржи. Посевные площади озимого тритикале в республике стабилизировались в последние годы на оптимальном уровне в 350—400 тыс. га. По этому показателю, по данным ФАО, Беларусь вышла на третье место в мире, уступая только Польше и Германии, где возделывается 1195 и 480 тыс. га соответственно (2005).

Культура озимого тритикале внесла значительный вклад в баланс кормового зерна Республики Беларусь, посевы его за последнее десятилетие увеличились с 12 до 400 тыс. га и на 95 % представлены белорусскими сортами. По аналогии с озимым, яровое тритикале, созданное путем гибридизации яровой пшеницы с яровой рожью, широко возделывается в Мексике, Китае, Австралии, Канаде, Польше. За последние 3 года посевные площади ярового тритикале в Республике Беларусь увеличились с 2,7 до 13,1 тыс. га, с перспективой дальнейшего расширения до 100 тыс. га. По урожайности зерна яровое тритикале значительно превышает яровую пшеницу и овес и находится на уровне ячменя.

Для каждого региона мира характерен свой набор основных зерновых культур: для Европы – пшеница, ячмень, рожь; для Азии – рис, пшеница; для Америки – кукуруза, пшеница; для Австралии – пшеница; для Африки – кукуруза, сорго, просо.

Просо, сорго, джовара, баджра, раги – это важные продовольственные культуры для большинства африканских стран и некоторых стран Азии. В США, странах Латинской Америки их широко используется в производстве комбикормов. Наибольшие урожаи просяных культур собирают в Индии, Нигерии, США, Мексике, Китае.

**Просо** (рис. 11) относится к основным крупяным культурам, из зерна которого получают пшено. В пшене содержится 12 % белка, 81 % крахмала, 3,5 % жира, 0,15 % сахара и 1,04 % клетчатки. По содержанию белка (12 %) пшено по сравнению с рисом (6 %), перловой (9,6 %) и гречневой (10 %) крупами занимает первое место, но несколько уступает в этом отношении овсяной крупе (16 %). К достоинствам пшена надо отнести быстроту его разваривания — в этом отношении оно не может конкурировать только с

манной крупой. Наряду с крупой просо дает муку, которая употребляется в чистом виде или как примесь, например, ко ржаной муке для повышения ее пищевых качеств.

В непереработанном виде просо используется как концентрированный корм для домашней птицы и при откорме свиней; частично оно идет так же для приготовления солода в пивоваренной промышленности.



Рис. 11. Просо



Рис. 12. Сорго

Просо можно высевать на зеленый корм и сено. При подкашивании просо может давать два укоса. Просяную солому и полову также используют на корм, они обладают высокими кормовыми качествами, содержат соответственно 0,51 и 0,42 корм. ед. в 1 кг.

Большое значение просо имеет как главная «страховая» пересевная культура (пересев площадей погибших озимых, яровых или других культур), а также как пожнивное растение (после уборки озимых или других рано созревающих культур). Будучи засухоустойчивым растением, просо занимает одно из первых мест по урожайности среди зерновых культур.

Оно имеет значение и как пропашное растение (при широкорядных посевах) в качестве предшественника яровых зерновых культур. Средняя мировая урожайность проса около 20 ц/га. По посевным площадям и производству зерна проса первое место в мире занимает Индия, где засеивается этой культурой 18,7 млн га; в Пакистане – 911 тыс. га. Его возделывают в Азии, Африке, Европе и в восточных штатах США. Основные площади посевов проса в России сосредоточены в Поволжье, Ростовской области, Центральном Черноземье, Западной Сибири, на Северном Кавказе. Просо способно формировать высокий урожай зерна. Потенциальная урожайность проса в 2 раза выше, чем у пшеницы. Однако фактическая урожайность остается в пределах 8–14 ц/га. В Беларуси возделывают сорта проса как зернового, так и зернокармального направления.

**Сорго.** (рис.12) – ценная пищевая и кормовая культура для районов, в которых пшеница и другие основные зерновые культуры расти не могут либо дают небольшие урожаи из-за засушливого климата. Из зерна сорго получают крупу и муку, кроме того, это ценный корм для скота и птицы, а также сырье для комбикормовой, крахмало-паточной и спиртовой промышленности. Зерно может быть употреблено на корм свиньям, крупному рогатому скоту, лошадям и птицам. Зерно сорго - прекрасное сырье для комбикормов. Зеленая масса сорго - хороший корм для скота и растущего молодняка. Сорговый силос приближается по качеству к кукурузному. Сорговое сено (при скашивании до огрубения стебля) мало отличается от сена суданской травы. Особенно ценное сено получается при посеве сорго в смеси с соей или лобией. Сорго хорошо отрастает после укуса и может с успехом использоваться в качестве пастбища. Ценным качеством сорго является сохранение листьями и стеблями зеленого цвета и сочности во время полной спелости зерна, что позволяет использовать их на силос. В зеленой массе сорго иногда содержится ядовитое вещество — дурин (глюкозид), переходящий при гидролизе в синильную кислоту (чаще в засуху).

### **Зерновые культуры в Беларуси**

Зерновые культуры занимают второе место среди сельскохозяйственных культур Республики Беларусь. Посевная площадь данных культур составляет около 40% от всех площадей или около 2500 тыс. га. Рожью занято 4,1% от всех посевных площадей, пшеницей – 12,2%, тритикале – 8,6%, ячменём – 7,8%, овсом – 2,5%, кукурузой на зерно – 2,1%

## **2. Фенофазы и этапы органогенеза.**

Жизненный цикл каждой культуры состоит из ряда периодов, характеризующихся качественными изменениями биохимических реакций, физиологических функций и органообразовательных процессов.

В развитии зерновых можно выделить 2 основных периода:

1) формирование вегетативных органов – корней, стеблей, листьев, выполняющих важнейшие функции питания, фотосинтеза, дыхания, водоснабжения и передвижения веществ в организме;

2) формирование генеративных органов – соцветий, цветков и органов размножения.

В агрономической практике такого деления недостаточно. Все мероприятия по уходу за растениями привязаны к определенным фазам развития. В процессе онтогенеза (от всходов до созревания семян) у растений наблюдается несколько фенологических фаз, связанных с морфологическими изменениями в строении и образовании новых органов или частей растения (листьев, побегов, стеблей, органов плодоношения, семян).

Каждая из указанных фенологических фаз включает ряд процессов роста и развития, поэтому каждая макростадия в свою очередь подразделяется на микростадии. В агрономической практике разных стран применяют

различные шкалы для идентификации фаз развития злаковых культур: Фикеша (1954), Келлера и Баггиолини (1954), Задокса, Чанга и Конзака (1974) и др. На сегодняшний день наиболее широкое практическое применение получила унифицированная расширенная шкала – код ВВСН.

Название кода ВВСН является сокращением от названия организаций, стоявших у истоков его разработки: *В* – Biologische Bundesanstalt for Land – und Forstwirtschaft (Биологическое федеральное учреждение сельского и лесного хозяйства); *В* – Bundessortenamt (Федеральное сортовое управление); *СН* – Chemische Industrie (Химическая промышленность в составе Объединения аграрной промышленности). В русскоязычной версии код ВВСН известен как «Десятичный код» (ДК).

У зерновых хлебов отмечают следующие фазы роста и развития: всходы, кущение, выход в трубку, колошение или выметывание, цветение, спелость (молочная, восковая и полная) (рис. 13). Фазе всходов предшествуют набухание и прорастание семян. Начало любой фазы отмечают, когда не менее 10 % растений вступят в соответствующую фазу, полной – 75 % учетных растений.

Однако фазы развития растений не отражают все сложные органообразовательные процессы, происходящие в растениях. Каждый орган, как и растение в целом, при формировании проходит ряд этапов. Установлено, что влияние каждого фактора среды, определяющего продуктивность растения, неодинаково на различных этапах его индивидуального развития (онтогенез). В связи с этим при интенсивной технологии возрастает роль контроля над состоянием растений по этапам органогенеза, так и меняющихся условий произрастания.

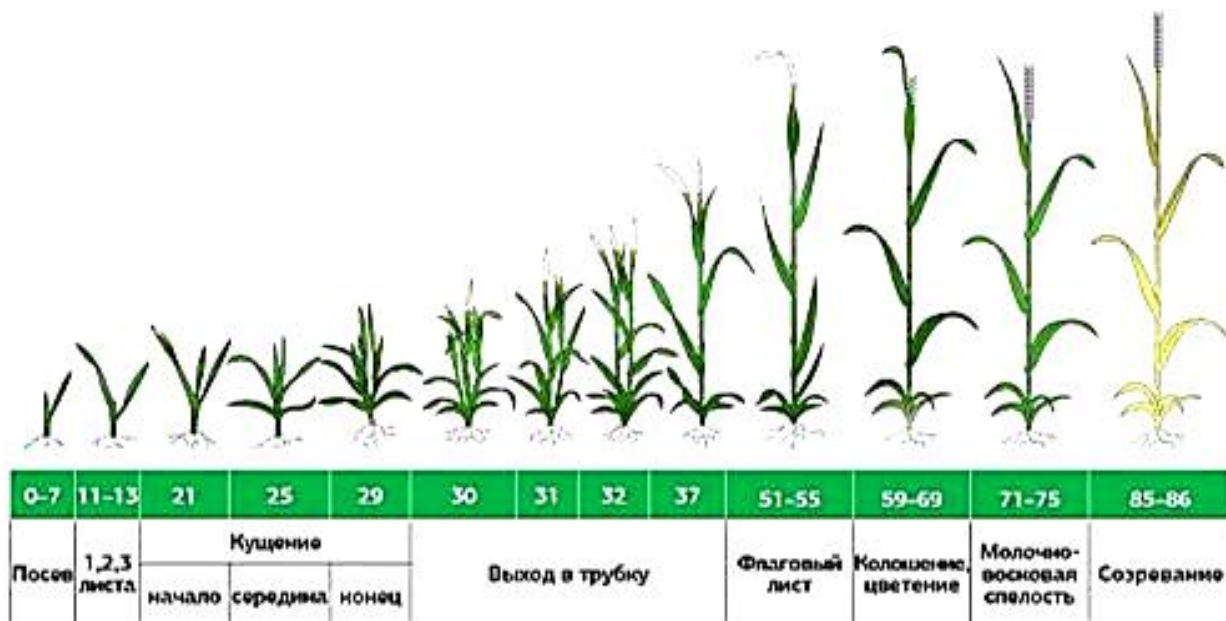


Рис. 13. Фазы развития пшеницы

Ф. М. Куперман установила в развитии злакового растения двенадцать основных **этапов органогенеза**, общих для всех покрытосеменных растений (рис. 14), на каждом из которых формируются характерные для данного этапа развития органы растения. В разные фазы развития у растений наблюдаются и разные требования к факторам внешней среды.

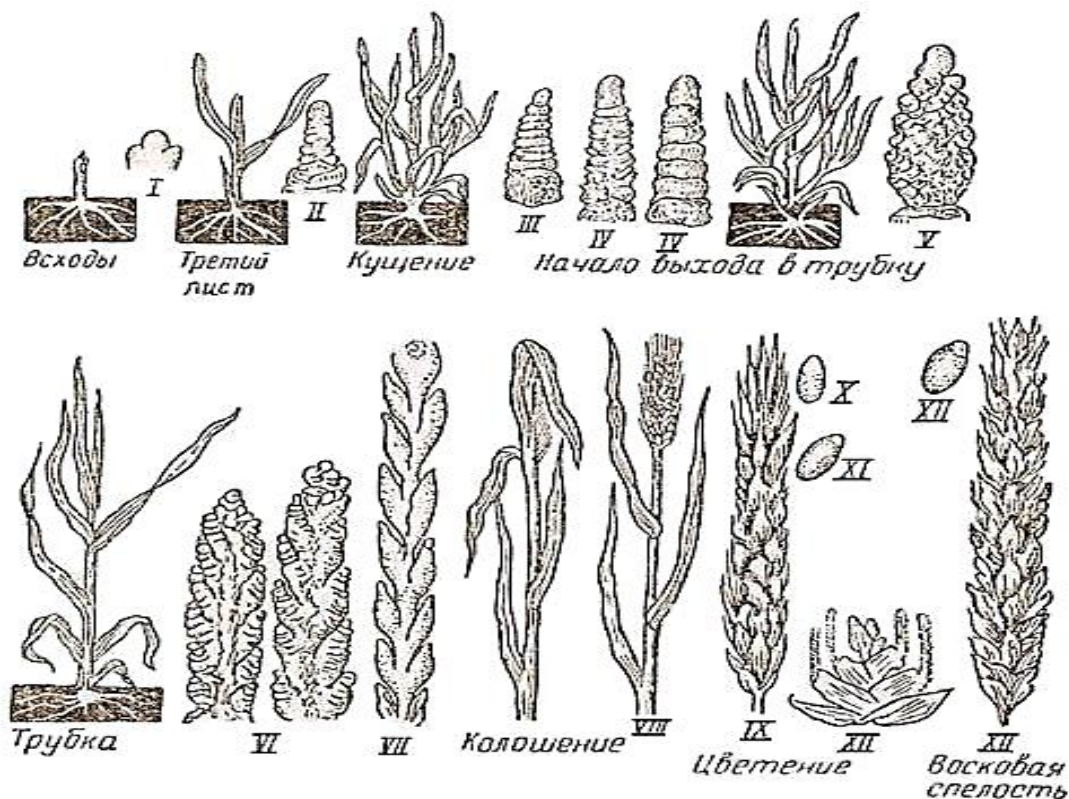


Рис. 14. Этапы органогенеза пшеницы

I. В набувшем от влаги семени начинается активное разрастание зародышевых органов. При прорастании зерновки трогается в рост главный зародышевый корешок. Через сутки-двое появляются зародышевые корни. Конус нарастания (точка роста) недифференцированный. Этап завершается прорастанием семени и появлением всходов.

II. Дифференциация основания конуса нарастания на зачаточные узлы, междоузлия и стеблевые листья.

III. Вытягивание и сегментация конуса нарастания – зачаточной оси колоса. С началом кущения образуются вторичные (узловые) корни.

IV. Формирование колосковых бугорков (конуса нарастания второго порядка). Растут нижние междоузлия. Начало выхода в трубку.

V. Формирование цветков в колосках. Первыми начинают дифференцироваться колосковые бугорки в средней части колоса, а затем процесс идет вверх и вниз вдоль оси. На этом этапе окончательно определяется потенциально возможное для сорта число цветков в колосках. Продолжается выход в трубку.

VI. Формирование пыльниковых мешков и завязи пестика. Идет рост тычинок, пестика и покровных органов цветка. Усиленно растут средние междоузлия. Стеблевание.

VII. Завершение процесса формирования пыльцы. Усиливается рост тычиночных нитей. Начинается интенсивный рост члеников соцветия и покровных органов цветка, а также верхних междоузлий. Стеблевание.

VIII. Завершается процесс формирования всех органов соцветия и цветка. Усиленно растет самое длинное верхнее междоузлие. Идет выколашивание.

IX. Цветение, оплодотворение, образование зиготы. Рост междоузлий стебля прекращается.

X. Формируются зерновки. К концу этапа зерновки достигают типичной для сорта длины.

XI. Накопление питательных веществ в зерновках (налив), идет их рост в толщину и ширину; фазы молочного и тестообразного состояния.

XII. Рост зерновки прекращается, наступает восковая и полная спелость. Накопленные в зернах питательные вещества превращаются в запасные.

Таким образом, в ходе онтогенеза у растений зерновых культур одновременно протекают возрастные, этапные и органообразующие процессы. Продолжительность отдельных фаз вегетации и этапов органогенеза неодинакова. Она обусловлена биологическими особенностями вида, сорта и погодными условиями в период прохождения той или иной фазы вегетации

### Набухание и прорастание семян (I этап).

Первая макростадия включает следующие изменения (рис. 15):

ДК 00 – Сухая зерновка.

ДК 01 – Начало набухания.

ДК 03 – Полное набухание.

ДК 05 – Появление зародышевого корешка из зерновки.

ДК 06 – Увеличение длины зародышевого корешка, видны боковые корни.

ДК 07 – Появление coleoptиле

ДК 08 – Появление coleoptиле на поверхности почвы

ДК 09 – Появление листа на конце coleoptиле



Рис. 15. Стадии набухания и прорастания семян

Для прорастания семян требуются в достаточном количестве влага, тепло и кислород воздуха. Для семян разных зерновых культур требуется различное количество воды для набухания. Так, пшеница и рожь поглощают около 56 % воды от массы зерна, ячмень – 48 %, овес – 60 %, кукуруза – 44 %, просо и сорго – около 25 %.

Минимальные температуры, при которых могут прорасти семена зерновых для хлебов первой группы 1–2 °С, оптимальная 20–25 °С; для хлебов второй группы: для проса и кукурузы – минимальная температура 8–

10 °С, для сорго и риса – 11–12 °С; оптимальная температура для хлебов второй группы 25–30 °С.

На скорость прорастания семян влияет доступ кислорода. Затрудненный доступ кислорода при увеличении глубины посева семян или избыточном содержании воды в почве снижает их всхожесть. С началом роста зародыша потребление кислорода резко увеличивается. Диоксид углерода (СО<sub>2</sub>), напротив, снижает энергию прорастания семян.

Любое повреждение зерновки отрицательно влияет на всхожесть и дальнейший рост растений.

После набухания семян биохимические и физиологические процессы в них происходят более интенсивно, чем в сухих семенах. Под действием ферментов запасные питательные вещества превращаются в удобоусвояемую для зародыша форму. Так, фермент амилаза (α- и β-формы) расщепляет крахмал в эндосперме зерновки до декстринов и мальтозы, которая под действием фермента мальтазы расщепляется до глюкозы. Одновременно с накоплением глюкозы идет образование сахарозы, которая используется растущим проростком.

В данную стадию предусмотрены следующие агротехнические приемы: ДК 00 – обработка семян (протравители, стимуляторы роста, микроэлементы); ДК 01-07 – обработка гербицидом с почвенным механизмом действия;

#### **Всходы, рост проростка** ((I-II этапы, всходы – 3 лист – начало кущения)

По мере набухания семена начинают прорастать. Сначала трогаются в рост зародышевые корешки, а затем стеблевой побег. Прорвав семенную оболочку, стебелек начинает пробиваться на поверхность почвы (рис. 16).

Стебелек сверху покрыт тонкой, прозрачной пленкой в виде чехлика, называемого колеоптиле. Колеоптиле — это видоизмененный первичный влагалищный лист растения, защищающий молодой побег от повреждения. Как только стебелек выйдет на поверхность почвы, под влиянием солнечного света колеоптиле разрывается и наружу появляется первый настоящий лист. В момент выхода наружу первого зеленого листа у растений зерновых хлебов отмечается фаза всходов.

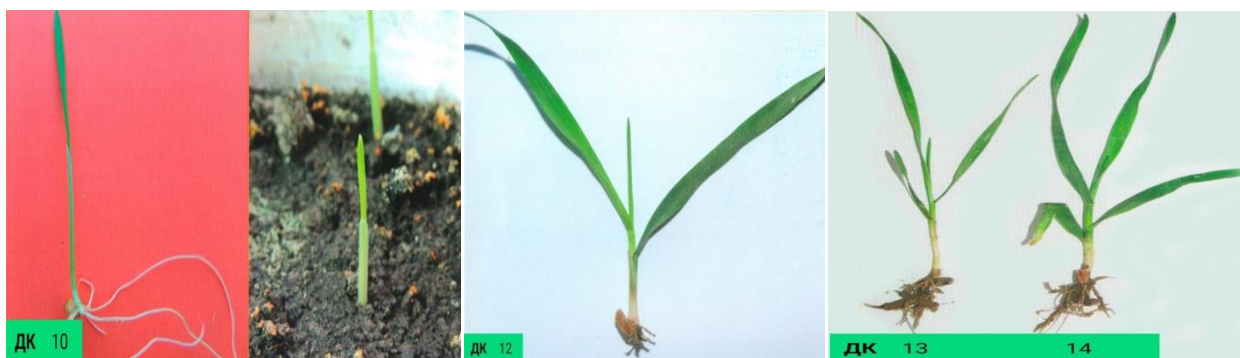


Рис. 16. Стадии всходов и роста проростка

**ДК-10** – Первый лист

**ДК 11** (стадия 1-го листа) – разворачивается 1-й лист, показывается верхушка 2-го

**ДК 12** (стадия двух листьев) – разворачивается 2-й лист и показывается верхушка 3-го

**ДК 13** – (стадия трех листьев): разворачивается 3-й лист, показывается верхушка 4-го

**ДК 14** – (стадия четырех листьев): разворачивается 4-й лист, показывается верхушка 5-го

и т.д. к ст. **ДК 19** – развернуто 9 и более настоящих листьев.

На данном этапе развития зерновые культуры проявляют следующие требования к температуре: минимальная – пшеница, ячмень 2-4, рожь, тритикале – 1-3, овес – 3-5 °С; оптимальная –12-17°С (20-25°С); максимальная – 25-30 °С.

Продолжительность фазы 5–11 дней (чаще 7-8). В этот период формируются следующие элементы продуктивности: всходы, густота стояния растений.

Агротехнические приемы: ДК 12-15 – обработка посевов инсектицидами (при наличии вредителей); ДК 13-14 – защита посевов гербицидами с комбинированным механизмом действия (почвенным и листовым).

Возможные потери урожая – 20-30%.

Разные виды злаков имеют отличительные признаки всходов (рис. 17).



Рис. 17 . Различия хлебов 1 группы по всходам

### **Кущение (II-III этапы)**

Через 10–12 дней после появления всходов у растений образуется несколько листьев (чаще три). С этого момента рост стебля и листьев временно приостанавливается и начинается новая фаза развития растения – кущение.

Кущение – это образование побегов из подземных стеблевых узлов (рис. 18).

**ДК 21** - 1 побег кущения,

**ДК 22**- 2 побега,

**ДК 23** – 3 побега

и т.д до ДК 29 - 9 и более побегов

Сначала из них развиваются узловые корни, а затем боковые побеги, которые выходят на поверхность почвы и растут так же, как и главный стебель. Боковые побеги могут образовываться также из узловых корней, находящихся ближе к поверхности почвы. Верхний узел главного стебля

(расположенный на глубине 1–3 см от поверхности почвы), от которого отходят боковые побеги, называется узлом кущения (рис. 19). Узел кущения – это важнейший орган злакового растения, повреждение которого приводит к ослаблению роста или гибели растения.



Рис. 18. Кущение злаков

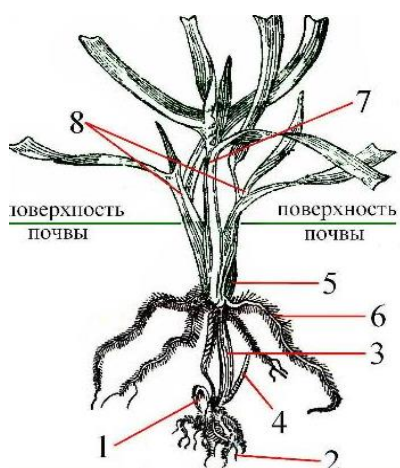


Рис.19. Кущение хлебных злаков (пшеница):

- 1 – зерновка;
- 2 – первичные (зародышевые) корни;
- 3 – стеблевой побег;
- 4 – боковой побег из зародышевого узла;
- 5 – узел кущения;
- 6 – вторичные (узловые) корни;
- 7 – главный стебель;
- 8 – боковые побеги

По характеру кущения различают общую (количество развитых и недоразвитых побегов) и продуктивную (количество плодоносящих стеблей) кустистость. При благоприятных условиях у злаков образуется от 5 до 8 побегов на одном растении – у озимых культур, и от 2 до 3 – у яровых. Среди яровых лучше кустятся ячмень и овес.

Стеблевые побеги, образовавшие соцветия, но не успевшие к моменту уборки сформировать семена, называются *подгоном*, а побеги без соцветий — *подседом*.

Кущение – самая уязвимая стадия развития. Лимитирует кущение недостаток воды. Минимальная температура для злаков в фазу кущения – 3–5 °С, оптимальная – 10–12°С. Продолжительность фазы – 30–55 дней.

В период кущения формируются следующие элементы продуктивности: высота, число листьев, кустистость, происходят закладка побегов, колосков и цветков, а также обильный рост корней.

Большое значение для будущей продуктивности злаков имеет глубина залегания узла кущения которая определяется сортовыми особенностями, экологическими факторами (при недостатке света узел кущения залегает ближе к поверхности, при пониженной температуре воздуха узел кущения

заглубляется, на легких почвах узел кущения заглубляется), а также агротехникой посева (глубина заделки семян). В узле кущения размещаются все части будущего растения, одновременно он служитместилищем запасных питательных веществ. Отмирание узла кущения приводит к гибели растения.

Интенсивность кущения зависит от условий произрастания, видовых и сортовых особенностей зерновых хлебов. При благоприятных условиях (повышенная влажность почвы и высокая температура) период кущения растягивается, а число побегов увеличивается. Особенно сильное кущение у зерновых хлебов наблюдается при разреженных посевах. В обычных полевых условиях озимая пшеница и рожь образуют по 3–4 стебля на куст, яровые зерновые культуры – 1,5–2 стебля.

Динамика формирования побегов кущения и узловых корней у зерновых культур неодинакова. У ржи и овса кущение и укоренение протекают одновременно с ростом листьев. У ячменя и пшеницы побеги кущения появляются раньше начала укоренения, кущение происходит в период появления 3 листа, а укоренение – 4–5 листа. У проса побеги кущения образуются в период появления 5–6 листа, у кукурузы – 6–7 и у сорго – 7–8 листа. Вторичные корни у этих культур начинают развиваться при образовании 3,4 листа. Этим в значительной степени объясняется способность хлебов второй группы лучше переносить недостаток влаги в начальный и (кроме кукурузы) в последующие периоды роста и развития.

Агротехнические приемы в фазу кущения:

ДК 21-29 – защита посевов от сорной растительности;

ДК 21-29 – обработка посевов инсектицидами (при наличии вредителей);

ДК 21-23 (осень) – внесение регулятора роста для снижения высоты растений и усиления кущения;

ДК 22-24 (осень) – внесение фунгицидов для борьбы с листовой инфекцией и снежной плесенью;

ДК 21-22 (весна) – внесение регулятора роста усиления кущения;

ДК 21-24 (весна) – подкормка азотными удобрениями.

Возможные потери урожая – 20–40 %

**Выход в трубку** (IV этап, удлинение стебля – начало выхода в трубку)

У зерновых хлебов образование стебля с узлами, междоузлиями и зачаточным колосом начинается еще в период кущения. В конце фазы кущения междоузлия начинают удлиняться и стебель появляется над поверхностью почвы. Этот период развития растения называется выходом в трубку. Началом выхода в трубку следует считать такое состояние растений, когда внутри листового влагалища главного стебля легко прощупываются стеблевые узлы, бугорки (на высоте 5 см от поверхности почвы) (рис. 20).

**ДК 30-39** - происходит удлинение и утолщение междоузлий стебля и интенсивный рост колоса.. В этой фазе растения должны быть хорошо обеспечены влагой, элементами питания и другим условиям среды, так как с выходом в трубку начинается усиленный рост растений. Продолжительность

фазы – 12-14 дней. Формируются следующие элементы продуктивности: число колосков в колосе, продуктивная кустистость.

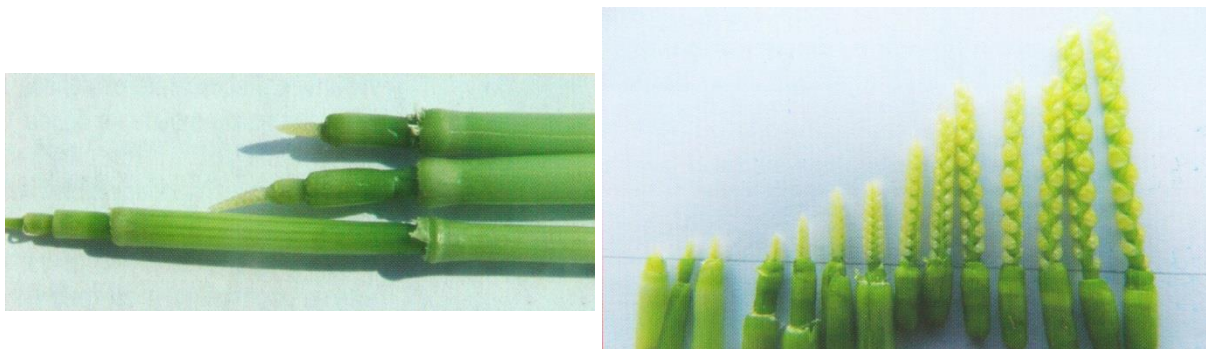


Рис. 20. Удлинение стебля – начало выхода в трубку злаков

В фазу выхода в трубку проводят следующие агротехнические приемы:  
ДК 31-32 — внесение азотных удобрений и микроудобрений, фунгицидов, регуляторов роста;

ДК 37-39 — внесение азотных удобрений и микроудобрений, фунгицидов, регуляторов роста и инсектицидов.

Возможные потери урожая – 20-30 %

**Стеблевание (V-VII этапы)** – промежуточная фаза – характеризует рост колоса во влагалище листа (рис. 21).

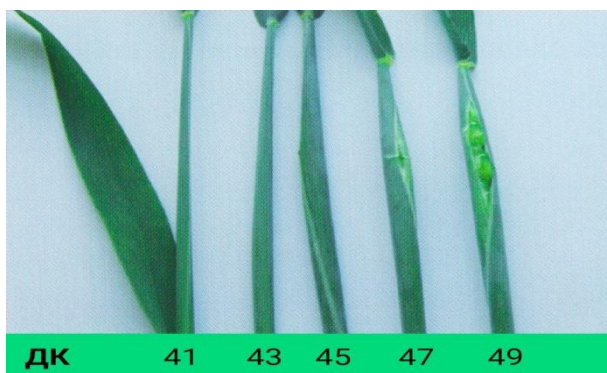


Рис. 21. Стеблевание пшеницы

Агротехнические приемы:

ДК 40-49 — защита посевов от болезней и вредителей.

Возможные потери урожая – 15-25%

**Колошение или выметывание (VIII этап)**

По мере разрастания стебля колос или метелка выходят из влагалища листа. Начало выхода соцветий из верхних листовых влагалищ отмечают как фазу колошения или выметывания (рис. 22).

ДК 50-51 – выход колоса.

ДК 53 – Появилась 1/4 часть колоса.

ДК 55 – Появилась 1/2 часть колоса.

ДК 57 – Появилась 3/4 часть колоса.

ДК 59 – Колос появился полностью.

Оптимальная температура в фазу колошения для пшеницы 16-23 °С, для ячменя – 20-22°С. Продолжительность фазы – 5-10 дней.

ДК 40-49 - рост колоса внутри флагового листа

В фазу стеблевания зерновые потребляют 40-60% воды от всего водопотребления культуры за вегетацию. Продолжительность фазы 30-35 дней.

Формируются следующие элементы продуктивности: число цветков в колоске, фертильность цветков, число зерен, плотность колоса.

Формируются следующие элементы продуктивности: фертильность цветков, число зерен



Рис. 22. Колошение пшеницы

### Цветение (IX этап)



Рис. 23. Цветение пшеницы

В фазу цветения растения очень чувствительны к перепадам температур. Минимальная температура для злаков в этот период 2-3 °С, оптимальная – 16-25 °С.

Продолжительность фазы – 5-7 дней, у ржи – 10-15 дней. В эту фазу формируется озерненность колоса. Формируются следующие элементы продуктивности: фертильность цветков, число зерен.

Агротехнические приемы:

ДК 61-65 — защита колоса против болезней и вредителей..

Возможные потери урожая – 20-30%.

### Формирование зерна (X этап)

В период цветения происходит оплодотворение завязей, после чего в зерновке формируется окончательное число зерен в колосе. С этого момента начинается стадия образования зерновки, которая длится до момента, пока зерновка не достигнет своей формы

В это время рост стебля прекращается и питательные вещества из стебля и листьев передвигаются к формирующемуся зерну. В зерне образуются зародыш, эндосперм и другие его части.



Рис. 24. Формирование и налив зерна

Агротехнические приемы:

ДК 51-32 — внесение азотных удобрений и микроудобрений, фунгицидов, регуляторов роста;

ДК 57-39 — внесение фунгицидов, регуляторов роста и инсектицидов.

Возможные потери урожая – 20-30%

После колошения у большинства зерновых хлебов наступает фаза цветения (рис. 23). Только у ячменя цветение обычно заканчивается в колосьях, еще не вышедших из листовых влагалищ.

ДК 60-61 – Начало цветения. Появляются тычинки.

ДК 65 – Середина цветения. 50% зрелых тычинок.

ДК 69 – Завершение цветения.

Через 10–12 дней после оплодотворения зерно достигает нормальной величины и формы (рис. 24).

Продолжительность фазы 11-14 дней

Из элементов продуктивности формируется размер зерна.

Возможные потери урожая – 10-15%. **Налив и созревание зерна (спелость)** (XI- XII этапы)

При наливе и созревании зерна происходит формирование запасных веществ семени. Влажность зерна снижается до 37–40 %.

Период налива делят на четыре фазы (рис. 25):

1) фаза *водянистого состояния* – сухое вещество составляет 2–6 %, продолжительность 6 дней;

2) фаза *предмолочная* – сухого вещества до 10 %, продолжительность 6–7 дней;

3) фаза *молочного состояния* – зерно содержит белую молокообразную жидкость, содержание сухого вещества – 50 %, продолжительность 7–15 дней;

4) фаза *тестообразного состояния* – сухого вещества 85–90 %, продолжительность – 4–5 дней.



Рис. 25. Созревание зерна пшеницы

Созревание начинается с прекращения поступления пластических веществ. Влажность зерна снижается до 12–18 и даже до 8 %. Период созревания делят на две фазы:

1) *восковой* спелости – эндосперм упругий, оболочка зерна приобретает желтый цвет. Влажность снижается до 30 %. Длительность фазы 3–6 дней. В этой фазе приступают к двухфазной (раздельной) уборке;

2) *твердой* спелости – эндосперм твердый, на изломе мучнистый или стекловидный, оболочка плотная, кожистая, окраска типичная. Влажность в зависимости от зоны 8–22 %. Продолжительность фазы 3–5 дней. В этой фазе протекают сложные биохимические процессы, после чего появляется новое свойство семени – нормальная всхожесть.

Дополнительно выделяют еще два периода: послеуборочное дозревание (заканчивается синтез высокомолекулярных белковых соединений, углеводов) и полная спелость (начинается с момента, когда всхожесть семян достигает максимальной и они готовы начать новый цикл).

**ДК 70-79** – Молочная спелость.

**ДК 80-89** – Восковая спелость.

**ДК 90-99** – Полная спелость.

Продолжительность фазы созревания 30-40 дней. В это время формируется один из ключевых элементов продуктивности – масса зерновки.

Агротехнические приемы:

ДК 75-79 – обработка посевов против стекания зерна (щавелевая или янтарная кислота); внесение азотных удобрений (недостаток питания в данную фазу приводит к снижению массы 1000 зерен).

Возможные потери урожая – 10–20 % (молочная спелость) и 20-30% (восковая спелость).

Таким образом, в ходе онтогенеза у растений одновременно протекают возрастные, этапные и органообразующие процессы. В то же время анализ взаимосвязей этих процессов показывает, что нормальный морфогенез органов – одно из важнейших внутренних условий для осуществления возрастных и стадийных процессов в онтогенезе растения. Без образования соответствующих морфоструктур с характерными для них физиологическими функциями и качественно новыми превращениями веществ нормальный ход онтогенетических процессов задерживается и, несмотря на наличие благоприятных условий, зачастую прекращается (рис. 26).

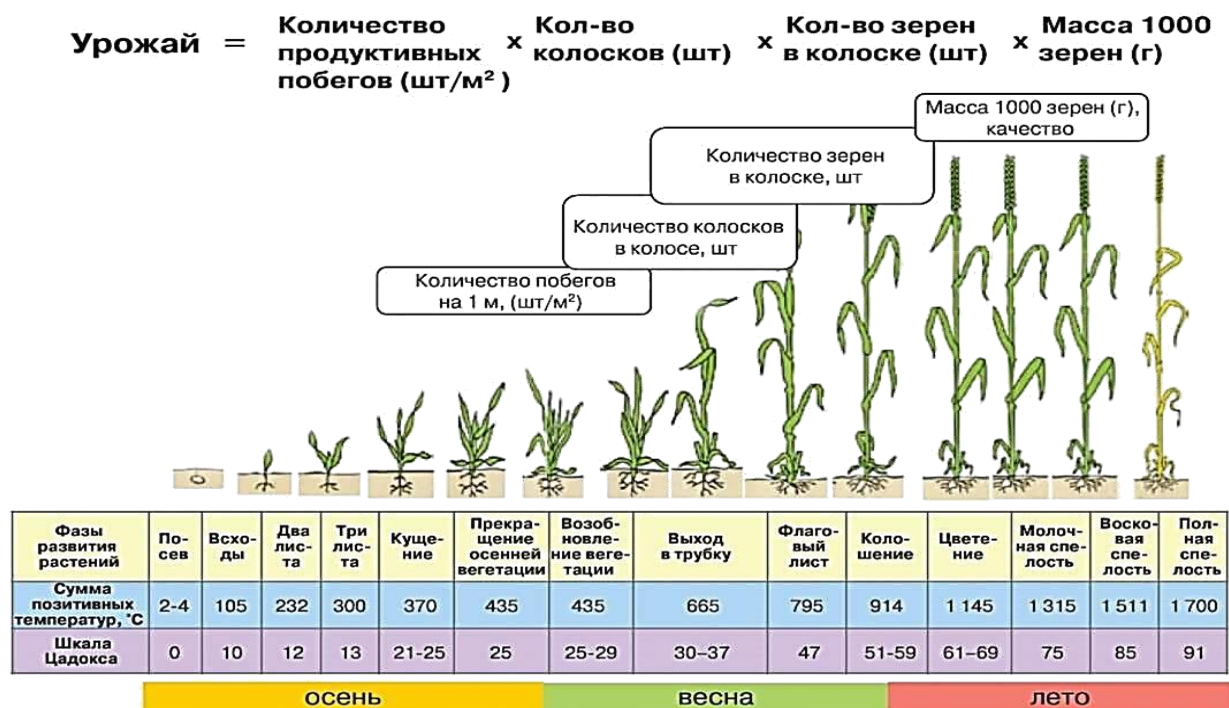


Рис. 26. Формирование продуктивности озимой пшеницы в онтогенезе

У кукурузы выделяют следующие фенологические фазы: прорастание семян (зародышевой корешок обнаружен у 70 % зерновок), всходы (развертывается первый лист), фаза пяти листьев (переход растения к автотрофному питанию), кущение, начало стеблевания, фазы 7, 9, 11-го листьев, выметывание и цветение метелки, цветение початка, молочной, восковой и полной спелости (рис. 27).

**Всходы–формирование листьев.** Через 1-2 дня после наклевывания (зародышевый корень прорывает оболочку семени и выходит наружу) семян

в рост трогается почка зародыша, и вскоре появляется колеоптиле с заключенными в нем зародышевыми листьями и конус нарастания. Первый настоящий лист и вместе с ним второй обгоняют в росте колеоптиле и выходят наружу. В первые 5-7 дней после проявления проростков на поверхности почвы быстро вырастают первые 3 листа. После этого рост надземной части растения на некоторое время замедляется, а затем возобновляется. От появления всходов до начала интенсивного роста растения проходит 8-12 дней. Этот период и считают продолжительностью фазы всходов. Очередные листья кукурузы появляются неравномерно: первые 3 листа – быстро один за другим через каждые 1-2 дня, следующие 4-8-й листья – через каждые 3-5 дней, затем с 10-12-го листа появление их замедляется.

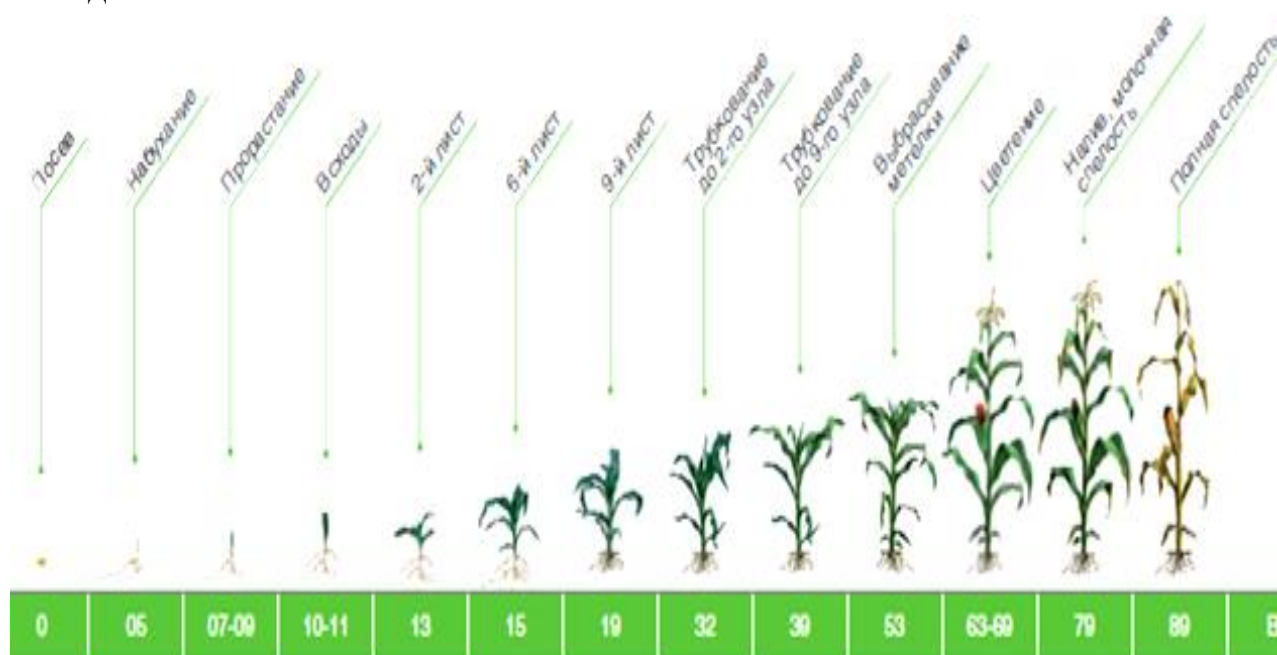


Рис. 27. Фенологические фазы роста и развития кукурузы

Различные по скороспелости гибриды кукурузы формируют разное количество листьев: раннеспелые – 11-13, позднеспелые – 23-25 штук.

Площадь листьев на растении у среднеспелых и позднеспелых гибридов составляет 0,4–1,2 м<sup>2</sup>. К началу цветения метелок формируется 60–65% от наибольшей ассимиляционной поверхности листьев на растении.

Во время образования 4-6-го листьев начинает формироваться мужское соцветие – метелка. Метелка проходит в развитии 9 этапов органогенеза.

Женское соцветие – початок – закладывается при появлении 7-8-го листа. В развитии початка выделяют 12 этапов органогенеза.

**Выметывание** наступает, когда метелка на 1,5-2 см выдвигается из раструба верхних листьев. Через 3-4 дня после появления метелки начинается цветение.

**Цветение метелки** продолжается 5-7 дней. К этому времени обычно заканчивается и формирование початка.

Наступление фазы цветения початков определяется по выходу из листьев обертки початка столбиков пестика с рыльцами в виде шелковистых нитей. В пределах одного растения первым зацветает самый верхний початок.

**Цветение початков** наступает на 3-5 дней позже цветения метелок. В жаркую сухую погоду разрыв в цветении мужского и женского соцветий увеличивается до 10 дней. В этом случае початок будет невыполнен зерном (череззерница).

Период от оплодотворения до того момента, когда зерновка достигнет максимальной величины, называют фазой **формирования зерна**.

**Налив зерна** характеризуется интенсивным накоплением в нем пластических веществ. Эту фазу часто характеризуют как фазу молочной **спелости** зерна. В конце фазы восковой спелости прекращается поступление пластических веществ в зерновку. В ней накапливается максимальное количество сухого вещества и начинается затвердение с верхней части зерновки.

Фаза полной спелости наступает при снижении влажности до 20-25% и зерно становится твердым.

Кукуруза проходит те же этапы органогенеза, что и другие злаки.

*I и II этапы* характеризуются закладкой вегетативных органов. К концу второго этапа определяются число листьев главного побега и число побегов второго порядка. На последующих (*III–VII*) этапах идет формирование цветков. *VIII этап* – выметывание метелки – совпадает с фазой развития, обычно регистрируемой при фенологических наблюдениях. На *IX этапе* органогенеза початка протекают процессы цветения, опыления и оплодотворения; затем рыльце отмирает, столбики буреют и засыхают. *X и XI этапы* – формирование зерновки и молочная спелость. *XII этап* – восковая спелость – завершается созревaniem семян, т. е. фазой полной спелости.

### 3. Морфо-биологические особенности

В полевой культуре наибольшее значение имеют растения семейства мятликовые, или злаки – *Poaceae*, *Gramineae*. По современной ботанической классификации это семейство подразделяется на три подсемейства: бамбуковидные (*Bambusoideae*), мятликовидные (*Poacoidae*), просовидные – *Panicoidae*. Растения подсемейства бамбуковидные произрастают в тропических и субтропических странах.

К подсемейству мятликовидные относятся широко распространенные хлеба: пшеница, рожь, ячмень, овес, а также кормовые травы – мятлик, костер, овсяница, тимофеевка и др. Подсемейство просовидные включает кукурузу, или маис, просо, сорго, рис, сахарный тростник. Все роды этих подсемейств имеют виды, нередко многочисленные. Род пшеницы, например, насчитывает 27 видов, овес – 16, сорго – более 30 видов.

Внутри вида различают более мелкие систематические единицы – разновидности, а в пределах разновидности — сорта, под которыми

понимают группы растений со сходными морфологическими признаками и хозяйственно-биологическими свойствами.

Зерновые хлеба по родовым отличиям разделяют на хлеба первой группы – пшеница, рожь, ячмень, овес и хлеба второй группы – кукуруза, просо, сорго, рис. Многие хлебные культуры, а именно пшеница, рожь, ячмень и овес, имеют яровые и озимые формы. Эти формы различаются между собой по способу выращивания. Так, нормальное развитие озимых культур связано с условиями перезимовки – их высевают осенью, а урожай получают на следующий год. Яровые культуры нуждаются в более коротком периоде воздействия пониженными температурами, им достаточно весеннего периода. Поэтому их высевают весной, и урожай они дают в год посева.

*Особенности строения растений.* (рис. 28).

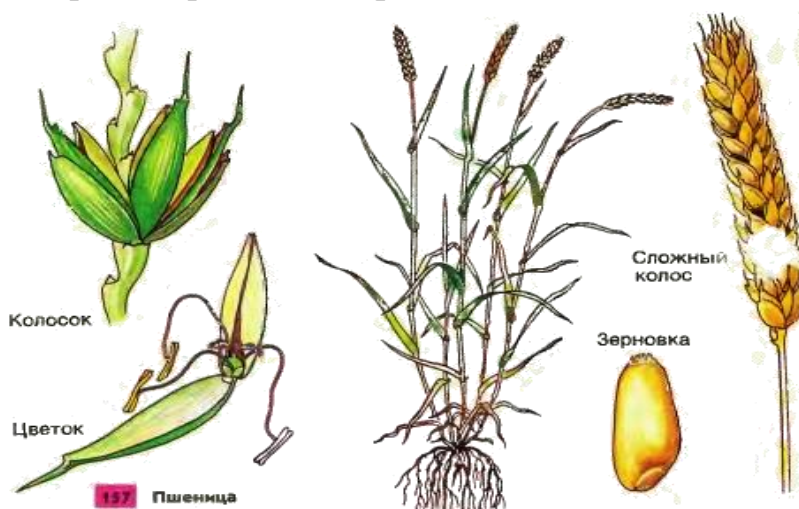


Рис. 28. Внешний вид злакового растения

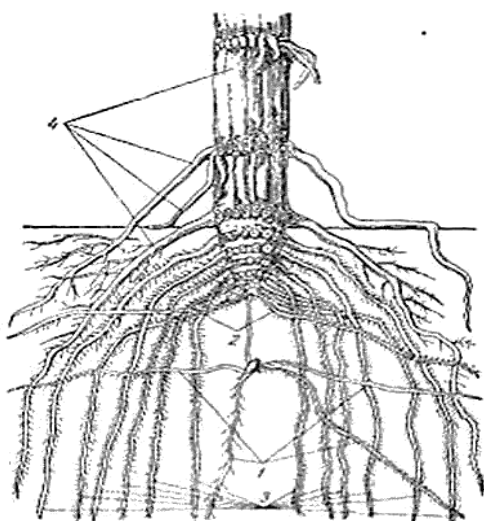


Рис. 29. Корневая система зерновых:  
1 – первичные, зародышевые корни;  
2 - вторичные, или узловые; 3 –  
эпикотильные, или колеоптильные; 4 –  
воздушные корни

*Корневая система* зерновых мочковатая.

По происхождению корни разделяют на первичные, или зародышевые, и вторичные, или узловые, возникающие из подземных стеблевых узлов. У высокостебельных хлебов (кукуруза, сорго) формируются эпикотильные корни, из ближайших к поверхности почвы надземных узлов часто развиваются так называемые опорные, или воздушные, корни (рис. 29). Они способствуют повышению устойчивости растений к полеганию и ветровалам, а также дополнительному питанию.

При прорастании зерна сначала образуются зародышевые, или первичные, корни. Число их типично для отдельных видов: у ячменя оно составляет 5...8, у ржи – 4, у пшеницы – от 3 до 5, у тритикале – 6 и у овса – 3...4. Затем в начале процесса кущения развиваются вторичные корни (рис. 30).

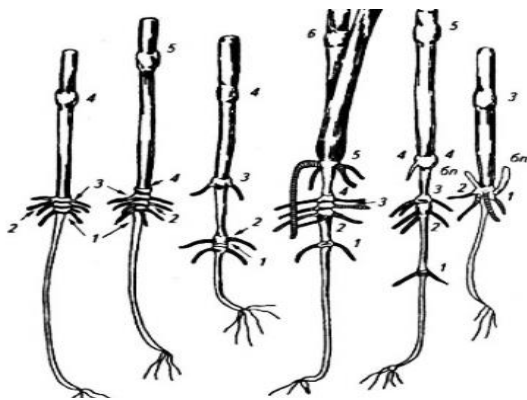


Рис. 30. Образование нескольких ярусов корней из узлов главного побега у пшеницы (цифрами указан порядок ярусов боковых корней, *bn* — боковые побеги)

Как первичные, так и вторичные корни образуют корневые волоски, которые размещаются на расстоянии 0,1–1,2 см от кончиков корешков. Та часть корневой системы, которая покрыта корневыми волосками, называется активной деятельной областью.

Общая поверхность корневых волосков у одного пшеничного растения очень велика (до нескольких квадратных километров), благодаря чему корневая система растений может использовать минимальные количества минеральных элементов, находящихся в почве.

Четко выраженный ярусный характер имеет корневая система кукурузы. Первые 2–3 недели основную роль в снабжении растений водой и питательными веществами играют зародышевые корни. Число боковых зародышевых корней генетически предопределено и может достигать 13. Растения болезненно переносят повреждение зародышевых корней при обработке пропашными агрегатами до фазы 8–9-го листа.

Кукуруза хорошо развивается и имеет высокую поглощающую способность корней, если на протяжении всей вегетации содержание кислорода в почве не менее 18–20 %. При уменьшении концентрации кислорода до 10 % рост корней замедляется, а при 5 % – прекращается. В условиях недостатка кислорода в корнях кукурузы образуются воздухоносные полости. Оптимальная для кукурузы плотность среднесуглинистых почв находится в пределах 1,1–1,3 г/см<sup>3</sup>.

Рост корней в длину опережает рост надземных органов. У яровой пшеницы уже через 10–15 дней после всходов длина корней превышает 45–50 см, а еще через 15–20 дней достигает 80–90 см. У озимой пшеницы при посеве осенью корни перед уходом растений в зиму достигают глубины 100 см.

Основная масса корневой системы сосредоточена на глубине 15...25 см, но часть корней проникает в почву и глубже. У пшеницы, ржи, ячменя и овса основная часть корневой системы расположена на глубине до 20–30 см, поэтому эти злаки особенно чувствительны к засухе. Корневая система остальных злаковых культур уходит в землю глубже, поэтому они более засухоустойчивы. Наиболее мощная корневая система у кукурузы, озимой пшеницы и ржи (длина корешков достигает 3 м и более).

Наиболее мощная корневая система формируется кукурузы, поскольку она должна быть способна выдерживать большую статическую нагрузку и предотвращать полегание крупных растений. На рыхлых почвах корни кукурузы проникают на глубину до 3 м, а в горизонтальном направлении распространяются в радиусе более 1 м. До 60 % корней располагаются в пахотном слое почвы.

Корневая система, определяющая водный режим и минеральное питание растений, наиболее тесно связана с формированием зерновой продуктивности.

Известно, что урожай яровой пшеницы можно получить и тогда, когда растения развивают лишь зародышевые корни. Они играют особенно большую роль в засушливые годы, когда из-за значительного дефицита влаги в поверхностных слоях почвы узловые корни недоразвиты и растения растут почти исключительно за счет зародышевых корней; их деятельность в основном и ограничивает величину урожая. В таких условиях на долю первых трех зародышевых корней в создания урожая приходится 30–40 %, на долю второй пары зародышевых и coleoptильных корней – по 20–30 % и на долю узловых лишь от 5 до 30 %.

Совершенно иное положение складывается при достаточном увлажнении в условиях высокого фона плодородия почвы, когда урожай достигает 50–60 ц/га. Узловые корни, глубоко проникая в почву, участвуют в создании более 40–50 % от общего урожая. В этом случае основное значение имеет раннее развитие первичной корневой системы.

*Стебель* – соломина, состоит из 5–7 междоузлий (до 25 у кукурузы), отграниченных стеблевыми узлами. Число междоузлий соответствует количеству листьев. У большинства зерновых хлебов соломина полая, у кукурузы и сорго – заполнена паренхимой. Стебель имеет наибольшую толщину в средней части, наименьшую – в верхней.

Метамеры стебля формируются благодаря деятельности верхушечной меристемы на I и II этапах органогенеза. Дифференциация стебля на метамеры начинается еще в зародыше, когда формируются зародышевые листья. Уже на II этапе органогенеза (до начала видимого роста стебля) можно видеть узлы и междоузлия стебля. Однако в сельскохозяйственной практике начало роста стебля принято определять с момента удлинения первого надземного междоузлия, т. е. с фазы выхода в трубку.

Рост стебля у злаков выражается главным образом в значительном удлинении междоузлий и в меньшей мере в их утолщении. Интеркалярный рост междоузлий в длину осуществляется в результате деления меристематических клеток и последующего их растяжения. У некоторых сортов кукурузы стебель ветвится, образуя боковые побеги – пасынки, которые, как правило, не имеют початков.

Для роста стебля, как и растения в целом, необходимы определенные условия освещения, длина дня, температура и другие факторы. При дефиците влаги или резком понижении температуры рост очередного междоузлия

приостанавливается и оно остается укороченным. У большинства злаков наиболее интенсивно междоузлия стебля растут при температуре 24–25 °С.

Высота стебля у большинства сортов пшеницы и овса составляет 60-100 см, ячменя – 40–70 см, кукурузы – до 2–3 м. Увеличение высоты растения снижает устойчивость к полеганию, поэтому для хлебов 1 группы (пшеница, ячмень, рожь) в условиях Беларуси актуально создание короткостебельных сортов интенсивного типа.

*Лист* у зерновых хлебов состоит из листового влагалища и листовой пластинки (рис. 31). На месте перехода влагалища в пластинку находится тонкая бесцветная пленка, называемая язычком (*ligula*). Язычок плотно прилегает к стеблю, препятствует проникновению воды внутрь листового влагалища. У основания листового влагалища образуются двусторонние линейные ушки, или рожки (*auricula*), охватывающие стебель. Развитие язычка и ушек служит видовым отличием хлебов 1 группы (рис. 32).

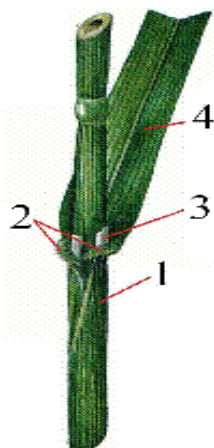


Рис. 31. Строение листа злаков: 1 – листовое влагалище; 2 – ушки; 3 – язычок; 4 – листовая пластинка

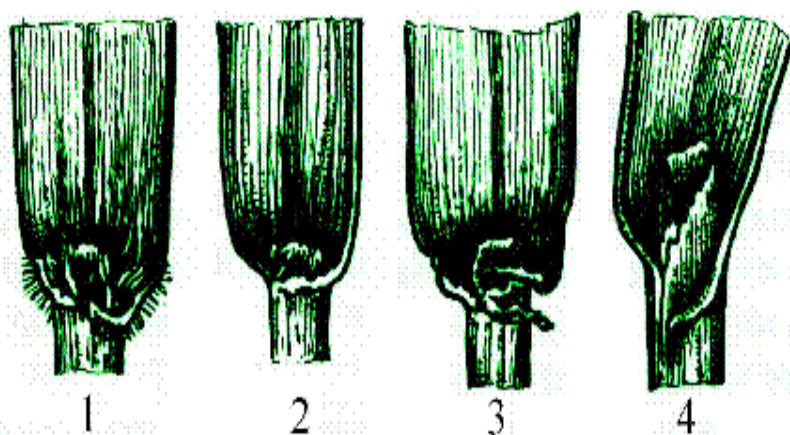


Рис. 32. Отличия хлебов 1 группы по строению листа: 1 – пшеница; 2 – рожь; 3 – ячмень; 4 – овес

Рост листьев и разворачивание листовых пластинок происходят в период от появления всходов и до IX этапа органогенеза. При формировании зародыша в семени из поверхностного слоя меристемы конуса нарастания образуются листовые бугорки. Разрастание первого листового бугорка приводит к образованию первого листа. Затем таким же способом в определенной последовательности образуются второй и третий зародышевые листья. На II этапе онтогенеза все развернувшиеся листья очень сходны как по строению, так и по выполняемым функциям. Обычно у них очень слабо развито листовое влагалище, поэтому эти зародышевые листья называют прикорневыми.

Всего на главном побеге у большинства сортов пшеницы закладывается 8–10 листьев; на боковых побегах кущения в зависимости от порядка кущения образуется на 1–3 листа меньше. У кукурузы число листьев зависит

от группы спелости гибрида: от 8 у раннеспелых до 48 у позднеспелых, обычно – 9–15.

Листья разных ярусов (верхний–средний–нижний) различаются. Верхние – более эректоидные, плотные, содержат больше фотосинтетических пигментов. Нижние листья имеют меньше устьиц по сравнению с верхними. При этом на верхней стороне листовых пластинок их всегда несколько больше, чем на нижней. Влагалища нижних листьев имеют значительно меньше устьиц по сравнению с листовыми пластинками, влагалища верхних листьев с наружной стороны образуют почти столько же устьиц, как и их листовые пластинки. Во влажные годы устьиц меньше, чем в сухие.

У кукурузы обилие устьиц (100–200 млн на одном растении) обеспечивает благоприятные условия для газообмена растений. В жаркое время дня листья скручиваются, их верхняя поверхность покрыта волосками, что предохраняет растение от излишнего испарения влаги.

Листья разных ярусов различаются как по числу устьиц, так и по числу и величине сосудистых пучков. Сосудистые пучки имеют коллатеральное строение: ксилема направлена к верхней поверхности пластинки, флоэма — к нижней. Большие пучки с сильно развитой ксилемой выполняют преимущественно функции водоснабжения. Малые пучки, состоящие главным образом из флоэмы, участвуют в сборе и оттоке продуктов ассимиляции. Малые пучки сосредоточены в основном в верхних листьях. У нижних листьев пшеницы (второго и третьего снизу ярусов) число крупных сосудистых пучков колеблется в зависимости от сорта от 16 до 24, а у верхних листьев — от 20 до 32.

Для верхних листьев характерна более выраженная фототропическая реакция. Так листья верхних ярусов пшеницы за 1 сут описывают почти полный круг. Такое изменение ориентации листовой пластинки позволяет листьям в засушливых условиях защищаться от перегрева, а во влажных районах лучше использовать свет и тепло, которые там находятся в минимуме. У кукурузы, которая чувствительна к недостатку влаги, растения с узкими желобообразными листьями, отходящими от стебля под острым углом, более урожайны и используют даже незначительные осадки и росу, стекающие по листьям и стеблю к корням. В целом более высокую продуктивность формируют растения, у которых листья верхнего яруса более узкие, плотные, вертикально расположенные, а нижние – с широкими, тонкими листовыми пластинками, расположенные горизонтально. Такая архитектура растения позволяет наиболее полно усваивать фотосинтетически активную радиацию, что обеспечивает увеличение урожайности.

*Соцветие* — колос (рожь, пшеница, ячмень) или метелка (овес, сорго, рис); у кукурузы на одном растении образуются два соцветия – метелка с мужскими цветками и початок с женскими (рис. 33).

Колос состоит из членистого колосового стержня (продолжение стебля) и колосков. Широкая сторона колоса называется лицевой, а узкая – боковой. У колоса пшеницы стержень коленчатый, на каждом его членике находится

один колосок, состоящий обычно из двух колосковых чешуй и одного или нескольких цветков; стержень заканчивается верхушечным колоском. Стержень колоса ржи опушенный, на каждом его членике имеется один колосок, в каждом колоске находятся два-три цветка. Колос ячменя отличается от колосьев пшеницы и ржи тем, что у него на каждом уступе колосового стержня сидят три одноцветковых колоска. У многорядных ячменей зерно образуется в каждом из трех колосков, а у двурядных – только в среднем колоске.

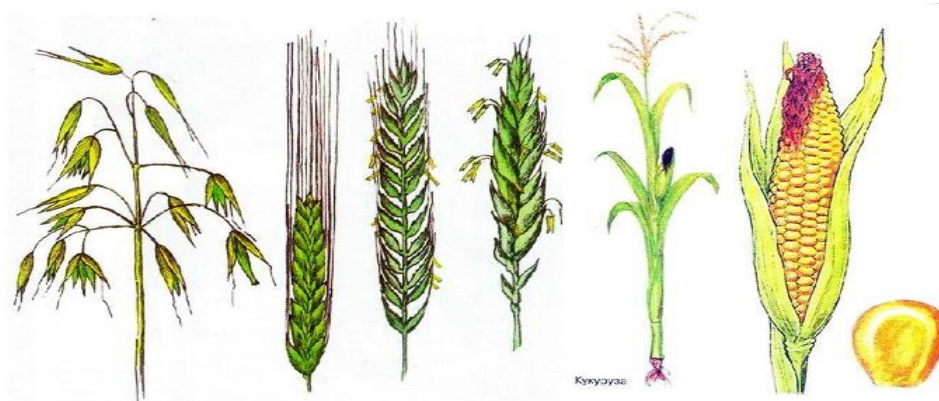


Рис. 33. Соцветия злаковых культур

Метелка имеет центральную ось с узлами и междоузлиями. В узлах располагаются боковые разветвления, которые, в свою очередь, могут ветвиться и создавать ветви первого, второго и последующих порядков. На концах ветвей сидят колоски. Колосок состоит из одного или нескольких цветков и двух колосковых чешуй. Колосковые чешуи развиты неодинаково: у пшеницы они широкие, многонервные, с продольным килем; у ржи очень узкие, однонервные; у ячменя узкие, почти линейные; у овса широкие, со многими выпуклыми продольными нервами.

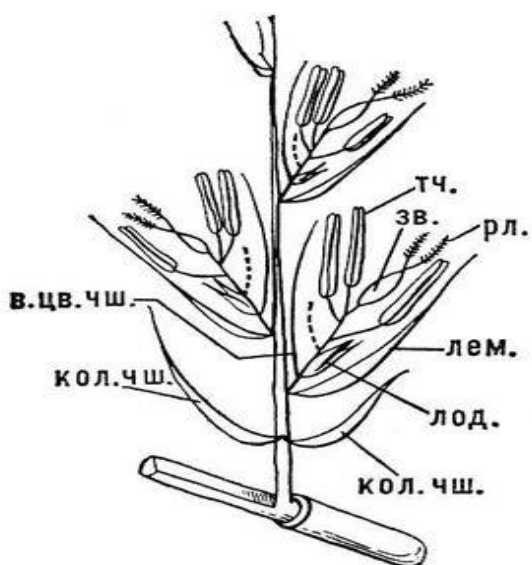


Рис. 34. Строение колоска пшеницы

Цветок имеет две цветковые чешуи — нижнюю, или наружную (у остистых сортов она несет ость), и верхнюю, или внутреннюю, более тонкую, нежную и плоскую (рис. 34).

Между цветковыми чешуями расположены завязь с одной обратной семязпочкой и обычно с двумя перистыми рыльцами и три тычинки (у риса шесть). Расположение рылец у разных злаков различно. Они или расположены на верхушке завязи, или отходят от боков ее. У основания цветковых чешуи имеются еще две небольшие тонкие пленки (lodicula), набухание которых во время цветения обуславливает раскрытие цветка.

По способу опыления зерновые хлеба делятся на самоопыляющиеся и перекрестноопыляющиеся. К самоопыляющимся растениям относятся пшеница, ячмень, овес, просо к перекрестноопыляющимся – рожь, кукуруза и сорго. Растения-самоопылители опыляются, как правило, своей пылью в закрытых цветках. Но иногда (при жаркой погоде) цветки раскрываются, и в этом случае может произойти опыление чужой пылью с других растений, т. е. перекрестное. При этом повышается жизнеспособность растения. Перекрестное опыление биологически полезно: оно повышает жизнеспособность растений. Опыление лучше всего протекает в умеренно теплую, ясную погоду с легким ветерком. Дождливая, холодная или жаркая погода, а также сильные ветры не благоприятствуют опылению перекрестноопыляющихся культур и могут вызвать у них череззерницу (образование семян не во всех цветках).

Кукуруза – однодомное растение. Мужские двухцветковые колоски образуют на верхушке стебля соцветие – метелку, а женские колоски с двумя цветками, один из которых редуцирован, – початки с видоизмененными листьями, образующими обертку. Число продольных рядов цветков в початке от 8 до 16. Пестик с крупной завязью и очень длинным столбиком. Во время цветения он выходит за пределы обертки. Периоды цветения метелки и початка на одном растении не совпадают. Метелка зацветает на 2-4 дня раньше, что обеспечивает перекрестное опыление. Пыльца разносится ветром.

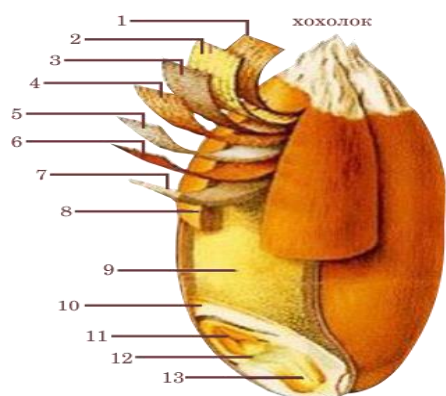
Пыльцевое зерно и пыльцевая трубка содержат достаточно питательных веществ для начальных этапов развития. Но когда пыльцевая трубка должна расти через удлиненный столбик, она использует питательные вещества его клеток. У кукурузы длина столбика цветка, расположенного в нижней части соцветия-початка, может превышать 30 см. Поэтому прорастание пыльцы служит своего рода барьером, преодолеть который неполноценные в том или ином отношении мужские гаметы не могут. Для компенсации таких потерь формируется очень большое количество пыльцевых зерен. На одной метелке кукурузы их образуется 20–25 млн.

*Плод* зерновых хлебов, называемый зерном, представляет собой зерновку – сухой односемянный нераскрывающийся плод. В зерновке следует различать собственно семя, состоящее из зародыша, эндосперма и семенных оболочек, и плодовую оболочку, представляющую собой стенки завязи (рис. 35).

У пленчатых хлебов (ячмень, овес) зерновка покрыта цветковыми чешуями. У голозерных пшениц и ржи зерно легко отделяется от чешуи, у проса, чумизы, риса цветковые чешуи плотно облегают зерновку, у пленчатого ячменя они даже срастаются с зерновкой.

Зародыш расположен у основания зерновки под некоторым углом к эндосперму и может быть легко отделен от него. Он состоит из щитка, который соединяет его с эндоспермом, почечки и зачаточных бугорков корешков. Зародышевая почка семени состоит из конуса нарастания, первичного зачаточного стебля и зародышевых листьев, закрывающих в виде

колпачка конус нарастания. В некоторых случаях в одной зерновке образуются два или даже три зародыша. Это явление чаще всего наблюдается при выращивании пшеницы на высоком агротехническом фоне и при избытке азота на V–IX этапах органогенеза. Явление беззародышевости зерновок, когда при нормально развитом эндосперме зародыш отсутствует, встречается редко. Еще реже наблюдается нормальное развитие зародыша при редуцированном эндосперме.



- 1,2,3 – плодовые оболочки;
- 4,5,6 – семенные оболочки;
- 7 – алейроновый слой;
- 8 – слои клеток плодовой оболочки пшеницы с поверхности;
- 9 – эндосперм;
- 10 – щиток;
- 11 – почечка;
- 12 – осевая часть зародыша;
- 13 – корешок

Рис. 35. Строение зерновки

В эндосперме можно выделить наружный (алеуроный) слой, который почти не содержит крахмала, и собственно эндосперм, клетки которого содержат крахмальные зерна.

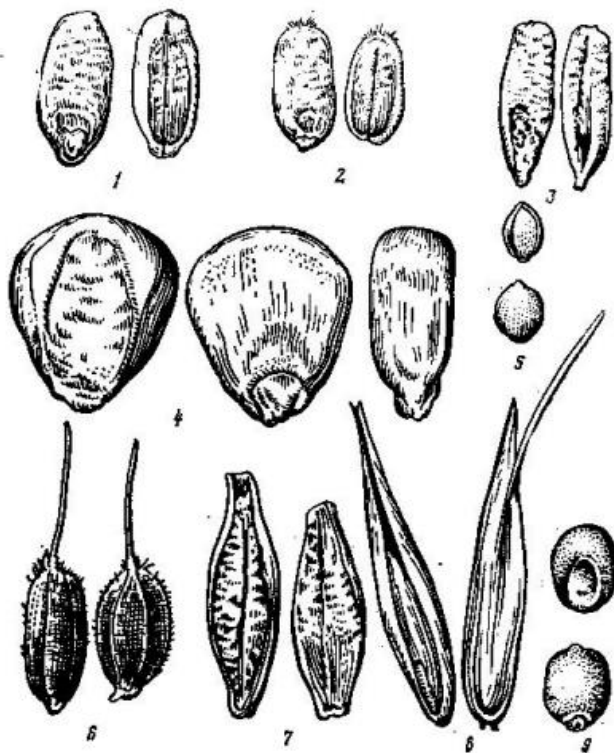


Рис. 36. Зерновки хлебных злаков:

- 1 – твердая пшеница; 2 – мягкая пшеница; 3 – рожь; 4 – кукуруза; 5 – просо; 6 – рис; 7 – ячмень;
- 8 – овес; 9 – зерновое сорго

Размеры и формы зерновки в зависимости от рода, вида, сорта и условий произрастания сильно изменяются (рис. 36).

У пшеницы длина ее колеблется от 4 до 9 мм, ширина – от 0,8 до 2 мм и толщина – от 1,5 до 3,5 мм. Различаются они также и по массе — от 20 до 90 мг. У пшеницы средняя масса зародыша колеблется от 1,7 до 3 % общей массы зерновки, масса плодовых и семенных оболочек – от 11,3 до 17,3 и масса эндосперма – от 78,5 до 87 %.

У ржи зерновка более удлиненной формы, чем у пшеницы, и если у пшеницы отношение длины к ширине составляет 2: 1, то у ржи 3,0–3,5:1.

Соотношение анатомических частей зерна ржи также сильно варьируется и в среднем составляет: эндосперм – 73–77 %, зародыш – 3,5–3,7 %, алейроновый слой – 11–12 %, семенные оболочки – 1,9–6,0 %, плодовые – 5–7 % массы всего зерна.

Ячмень выращивается двух подвидов: много- и двухрядный. Основное место в посевах занимает четырехгранный, или неправильный шестирядный ячмень, у которого средние два колоска в колосе развиты более сильно и теснят боковые, плотно к ним прилегающие. В сечении колос имеет вид четырехгранника. Двухрядный ячмень образует на каждом уступе колосового стержня по одному плодovому колоску с нормально развитым зерном. По форме различают зерновки удлиненные, ромбические и эллиптические (рис. 37). На форму зерна оказывает влияние характер расположения колосков на колосе. У двухрядного ячменя зерна свободно развиваются и имеют правильную симметричную форму. У четырехгранного ячменя сильное развитие средних колосков вызывает искривление плотно прижатых к ним развивающихся зерен боковых колосков, вследствие этого они имеют несимметричную форму и высокую пленчатость (рис. 38). Зерна ячменя неоднородны по крупности, длине, ширине. Если длина зерна превышает 10 мм, то оно считается длинным, коротким – менее 7 мм, широким – более 3 мм, узким – менее 2 мм, толстым – более 3 мм и тонким – менее 2 мм.

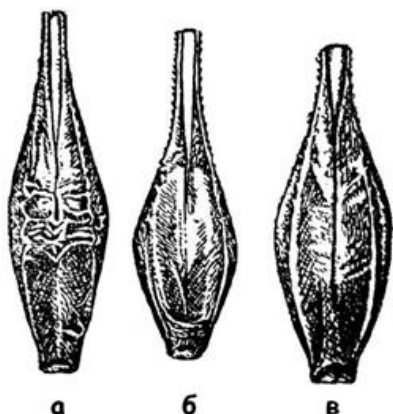


Рис. 37. Форма зерен ячменя:  
а – удлиненное; б – ромбическое;  
в – эллиптическое

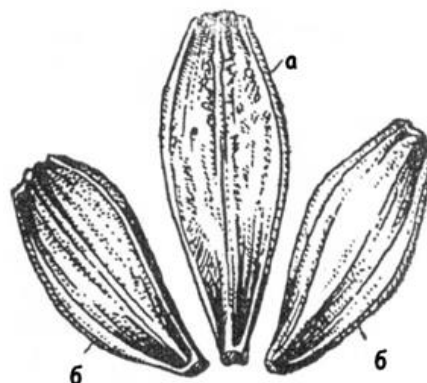


Рис. 38. Зерна многорядного ячменя:  
а – симметричное; б – несимметричное

Цветочные пленки, состоящие из крупных толстостенных одревесневших клеток, плотно облегают зерновку, обычно срачиваются с ней, поэтому ячмень – пленчатая культура. У цветочной пленки ячменя различают большую спинную оболочку, имеющую у верхнего конца гладкую или зазубренную длинную ость и у основания своего рода площадку, с помощью которой зерно крепится на колосовом стержне. Меньшая брюшинная оболочка более тонкая и морщинистая. У основания зерновки ячменя находится небольшой стерженек, называемый щетинкой. Плодовые и семенные оболочки относительно тонкие и составляют не более 6 % массы

зерновки. Плодовые оболочки полупрозрачные, семенные содержат пигменты светло-желтого или сине-зеленого цвета.

В строении зерновки ячмень от других хлебных злаков отличается тем, что алейроновый слой у него состоит из 3–4 слоев клеток. на его долю приходится 12–14 % массы зерновки. Эндосперм у ячменя занимает 63–69 % массы зерна

У кукурузы зерна находятся на початке в попарно расположенных рядах по 25–50 шт. в каждом. Диаметр стержня и доля его в сырой массе початка сильно колеблется в зависимости от гибрида. Спелое зерно кукурузы состоит из трех основных частей: семенной кожуры—перикарпа (6%), эндосперма (84%) и зародыша (10%). По форме зерна выделяют следующие группы кукурузы: зубовидную, кремнистую, мелкосемянную, сахарную, крахмалистую, восковидную и пленчатую (рис. 39). Основное значение в нашей стране и во всем мире имеют кремнистые и зубовидные формы. Размеры зерен колеблется от 2,8 мм у мелкосемянной кукурузы до 25 мм у крахмалистой, а масса 1000 зерен от 50 до 1200 г. В початке образуется от 200 до 1200 зерен.

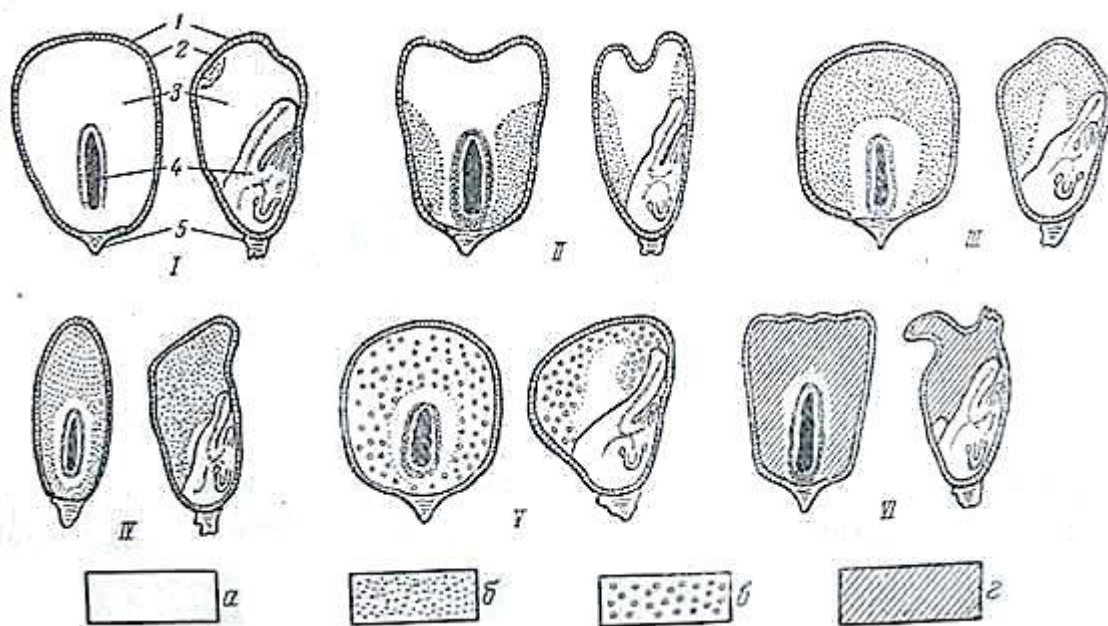


Рис. 42. Схема строения зерна различных групп кукурузы:

I – крахмалистая; II – зубовидная; III – кремнистая; IV – лопающаяся; V – восковидная; VI – сахарная; 1 – перикарпий; 2 – алейроновый слой; 3 – эндосперм; 4 – зародыш.

Эндосперм: а – мучнистый; б – роговидный; в – восковидный; з – сахарный.

Коэффициент размножения у кукурузы в 10 раз выше, чем у других зерновых культур.

Овес имеет соцветие метелку, на ветвях которой расположены двух– или многоцветковые колоски. Местоположение зерна в колоске оказывает значительное влияние на крупность. У двухцветкового колоса верхнее зерно значительно мельче нижнего, что ведет к невыровненности зерновой массы по размерам. Зерновки овса различаются по форме и их разделяют на четыре

типа: 1 – толстоплодная; 2 – переходная от толстоплодной к среднеплодной; 3 – среднеплодная; 4 – тонкоплодная (игольчатая) (рис. 40).

Цветочные пленки овса плотно облегают зерновку, но не прирастают к ней и не удаляются при обмолоте. Этих пленок две – наружная и внутренняя. Наружная цветочная пленка выпуклая, длиннее внутренней, может нести ость, выходящую из середины пленки. Из-за высокой пленчатости у овса на долю эндосперма приходится 61 % (рис. 41). У зерновки гигроскопичность выше, чем у пленок, на 0,8–1 %. Разность влажности создает предпосылки для обмена влагой между сухими пленками и более влажным ядром. Вследствие этого у овса наблюдается повышенная, по сравнению с другими культурами, интенсивность дыхания, он скорее поражается плесенью хранения.

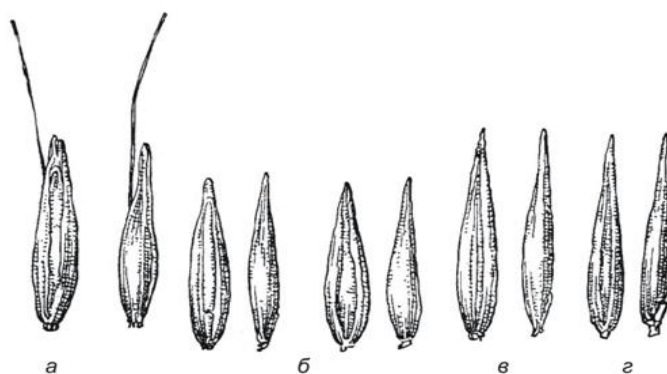


Рис. 40. Типы зерновок овса по форме:  
а – толстоплодная; б – переходная от толстоплодной к среднеплодной; в – среднеплодная; г – тонкоплодная (игольчатая)

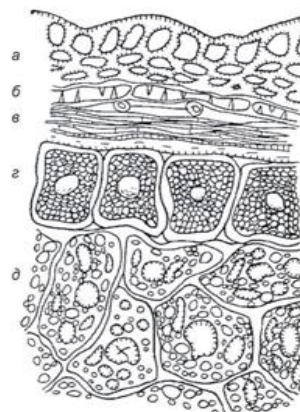


Рис. 41. Поперечный разрез овса: а – цветочная пленка; б – плодовая оболочка; в – семенная оболочка; г – алейроновый слой; д – эндосперм

## Основные морфо-биологические отличия зерновых культур

### Требования к температуре

Показатель	Озимая культура				Яровая культура		
	Пшеница	Рожь	Тритикале	Ячмень	Пшеница	Ячмень	Овес
Минимальная температура прорастания, °С	2-4	1-2	1-3	2-4	2-4	2-4	3-5
Максимальная температура прорастания, °С	25-30	25-30	25-30	25-30	25-30	25-30	25-30
Минимальная температура начала роста, °С	3-5	2-3	3-4	3-5	4-5	4-5	4-6
Морозоустойчивость, °С (без снежного покрова)	-20	-25	-20	-15	-6	-3	-3
Сумма температур, °С (с 1-го листа до полной спел.)	1990-2500	1700-2100	1800-2300	1700-2100	1600-1800	1500-1700	1500-1700

### Отличительные признаки хлебных злаков первой и второй групп

Отличительные признаки	Первая группа	Вторая группа
1. Бороздка на брюшной стороне зерна	имеется	нет
2. Опушение (хохолки) на верхушке зерна	есть (кроме ячменя)	нет
3. Число зародышевых корешков	несколько (3-8)	один
4. Выполненность стебля	полый	чаще выполнен
5. Развитие цветков в колоске	нижние сильнее развиты	верхние сильнее развиты
6. Требования к теплу	невысокие	высокие
7. Требования к влаге	высокие	невысокие
8. Отношение к продолжительности дня	растения длинного дня	растения короткого дня
9. Развитие от всходов до кущения	быстрое	медленное
10. Наличие озимых и яровых форм	озимые и яровые	только яровые

### Характеристика зерновых культур первой группы по соцветиям и зерну

Признак	Пшеница <i>Triticum</i>	Рожь <i>Secale</i>	Ячмень <i>Hordeum</i>	Овес <i>Avena</i>
Латинское название	<i>Triticum</i>	<i>Secale</i>	<i>Hordeum</i>	<i>Avena</i>
Тип соцветия	колос	колос	колос	метелка
Число колосков на уступе стержня или веточке	1	1	3	1
Число цветков в колоске	3-5	2 редко 3 и более	1	2-4, иногда 1
Колосковые чешуи	широкие, многонервные	очень узкие, однонервные	узкие, почти линейные с остевидными заострениями наверху	широкие, с выпуклыми продольными нервами
Наружные цветковые чешуи	гладкие	с ресничками	с выпуклым нервом	гладкие
Характер прикрепления остей у остистых форм	к верхушке наружной цветковой чешуи			к спинке наружной цветк. чешуи
Форма зерна (зерновки)	продолговато-овальная, яйцевидная	удлиненная заостренная к основанию	эллиптическая веретеновидная	удлиненная, сильно суженная
Пленчатость зерна	голое, редко пленчатое, колосковые и цветковые (чешуи с зерном не срастаются)	голое	пленчатое, редко голое	пленчатое, редко голое
Форма бороздки	широкая	глубокая	широкая	широкая
Наличие хохолка	имеется	имеется	отсутствует	имеется
Поверхность зерна	гладкая	мелкоморщинистая	гладкая или слабоморщинистая	опушенная
Окраска зерна	белая, красная	зеленоватая, серая, желтая, коричневая	Желтая или черная	белая, желтая, коричневая
Масса 1000 зерен, г	35 - 40	20 - 30	40 - 45	30 - 35

### Характеристика зерновых культур второй группы по соцветиям и зерну

Признак	Кукуруза	Просо	Сорго	Рис
Латинское название	<i>Zea</i>	<i>Panicum</i>	<i>Sorghum</i>	<i>Oryza</i>
Тип соцветия	метелка (мужское) початок (женское)	метелка	метелка	метелка
Число колосков на веточке метелки	2, реже 4, расположены попарно. В початке колоски расположены попарно, вертикальными рядами	1	2-3, из них один плодущий, остальные опадают после цветения	несколько
Число цветков в колоске	мужских - 2, женских 2, из них только верхний плодущий	1	1	1
Колосковые чешуи	мужские - широкие, женские - короткие	округло-выпуклые	выпуклые, кожистые	узкие, линейно-ланцетные
Цветковые чешуи	тонкие, пленчатые	гладкие, глянцевые	тонкие, нежные	широкие, ребристые
Характер прикрепления остей у остистых форм	-	-	к основанию наружной цветковой чешуи	к верхушке наружной цветковой чешуи
Форма зерна	округлая или гра-нистая, иногда заостренная сверху	округлая, слегка заостренная на концах	округлая или яйцевидная	удлиненно-овальная
Пленчатость зерна	голое	пленчатое, чешуи с зерном не срastaются	голое или пленчатое	пленчатое, чешуи не срastaются с зерном
Окраска зерна	белая, желтая, реже другая	белая, кремовая, желтая, красная, коричневая, серая	белая, желтая, бурая, коричневая, черная	белая, иногда коричневая, красная
Масса 1000 зерен, г	200 - 400	3 - 8	25 - 45	35 - 40

## 4. Физиологические особенности СЗ-видов (пшеница)

### 4.1 Фотосинтетическая деятельность и фотосинтетическая продуктивность пшеницы

#### *Фотосинтетический потенциал*

Ассимиляционная поверхность пшеницы определяется не только листовыми пластинками, но и другими ассимилирующими

хлорофиллоносными органами (соломина с листовыми влагалищами и колос).

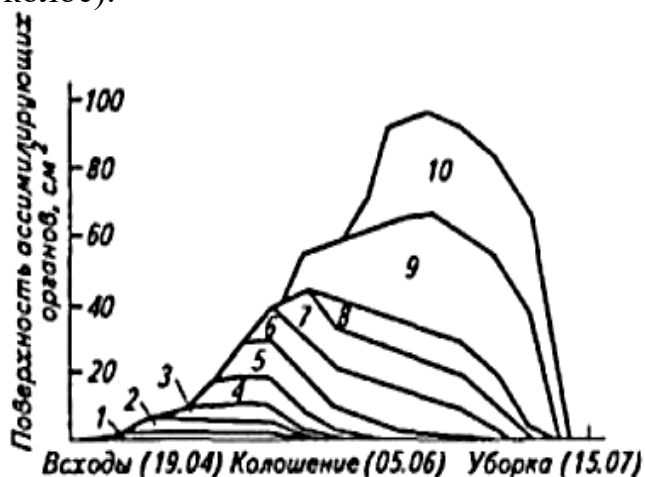


Рис. 42. Вклад органов в ФП: 1-8 – листья; 9 – соломина; 10 – колос

Если результаты определения ФП отдельных органов изобразить графически (рис. 42), то можно ясно представить состав работающего ассимиляционного аппарата за любой отрезок времени. Для этого необходимо опустить перпендикуляры к оси абсцисс из точек, соответствующих началу и концу интересующего нас периода, и определить площади фигур, отображающих фотосинтетические потенциалы разных органов и заключенных между перпендикулярами.

Роль фотосинтезирующих органов пшеницы по фазам развития:

- «всходы–кущение»: листья – 100 % (1-й – 42 %, 2-й – 37 %);
- «кущение–выход в трубку»: листья – 100 % (1-2 – по 14 %, 3-4 – 25-28 %, 5 – 16 %);
- «выход в трубку– колошение»: листья – 75 % (5-7 – по 15-16 %), соломина – 25 %;
- «колошение–начало молочной спелости»: листья – 38 % (1-3 – 0 %, 6-8 – 10-12 %), соломина – 30 %, колос – 32 %
- «спелость» – листья – 16 % (1-4 – 0 %, 7-8 – по 7 %), соломина – 45 %, колос – 39 %.

Если отбросить девятый лист, появляющийся очень редко, то почти 60 % всего ФП листьев за вегетацию приходится на три верхних листа, а за период после колошения 2/3 всей работы листьев выполняют два верхних листа.

Суммарный вклад различных органов в общий фотосинтез яровой пшеницы (от цветения до молочной спелости): листовая пластинка – 30-40 %, листовое влагалище – 19-21 %, открытая часть междоузлия – 9-21 %, закрытая часть междоузлия (под листовым влагалищем) – 1-3 %, колос в целом – 20-36 %, зеленые зерновки – 3-5 %, мякина колоса – 15-35 %.

До трубкования вклад листьев в ФП – 75-100 %, к колошению – стебель с листовыми влагалищами и колосом обеспечивают уже 70 %, а к молочной спелости – 90-95 %.

При оценке роли разных органов, с учетом соломины и колоса, установлено, что в целом за вегетацию на долю листовых пластинок приходится менее половины всего ФП главного побега, а за период от колошения до уборки доля листьев лишь немного превышает 1/4 ФП побега (рис. 43). При этом участие листьев в ФП побега мало изменяется по годам, тогда как относительный вклад соломины и колоса варьирует очень сильно: в сухие годы повышается значение колоса, а во влажные — соломины с листовыми влагалищами.

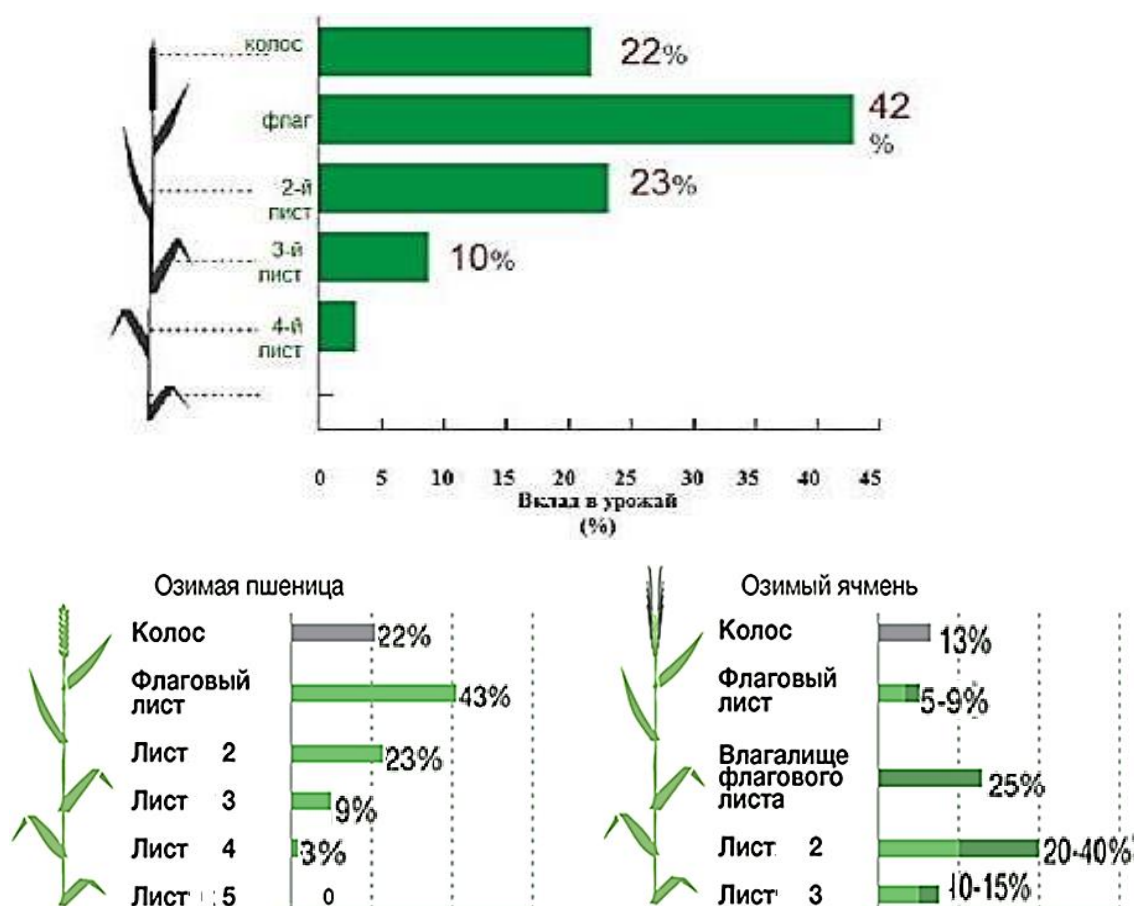


Рис. 43. Вклад различных органов растения пшеницы и ячменя в урожай

В полевых условиях интенсивность фотосинтеза постепенно нарастает от начала развития растений до их перехода к репродукции (колошению), где достигает своего максимума, а затем начинает снижаться. По мнению Ф. Д. Сказкина, наибольшая интенсивность фотосинтеза наблюдается в период формирования микроспор. Затем в период «цветение–начало формирования зерна» интенсивность фотосинтеза, как правило, несколько снижается, а потом сменяется подъемом во время налива зерна и спадом в конце вегетации, наиболее резким у скороспелых сортов и более плавным у среднеспелых. Интенсивность фотосинтеза у позднеспелых сортов сохраняется более продолжительное время.

Максимум ИФ у колоса отмечен в период формирования и налива зерна, и его величина в расчете на 1 г составляет 36,6 мг  $\text{CO}_2$ , или 9,7 мг на один колос. В этот период у колоса, масса которого была 267 мг, величина ассимиляции  $\text{CO}_2$  за один день равнялась примерно 100 мг.

При оценке относительной интенсивности потенциального фотосинтеза различных органов сортов яровой пшеницы установлено, что в сравнении с листовыми пластинками (интенсивность фотосинтеза которых принята за 100 %) интенсивность фотосинтеза влагалищ листа составляет от 39 до 47 %, открытой части междоузлия 30–39 % (Кумаков). Наибольшие различия между сортами наблюдаются в период от цветения до молочной спелости.

Определение интенсивности фотосинтеза целого растения пшеницы показало, что вклад стебля с влагалищем и колоса в общий фотосинтез после фазы трубкования весьма значителен, достигая 70 % в фазе колошения и 90–95 % в фазе молочной спелости (в расчете на орган). Кроме того, фотосинтез колоса почти не подвержен полуденной депрессии, в то время как фотосинтез стебля и особенно листьев был сильно подавлен. В фазе молочной спелости у яровой пшеницы листья усваивают лишь около 17 %, колосья чуть больше 17 % и стебли с влагалищами листьев около 66 % всего  $\text{CO}_2$ , поглощенного в процессе фотосинтеза целым растением.

Фотосинтезирующие органы существенно различаются и по степени использования их ассимилятов для формирования зерновок. Так, почти вся масса транспортных продуктов фотосинтеза колоса попадает в зерновки, в то время как из верхнего листа – всего около 50 %, а из второго сверху листа – менее 20 %. Транспортные продукты фотосинтеза, притекающие из флага в колос, концентрируются в основном в зерновках, в то время как ассимиляты из листьев второго сверху яруса распределяются диффузно как в колосе, так и в зерновках, независимо от расположения колосков на колосковом стержне.

#### *Чистая продуктивность фотосинтеза*

Изучению чистой продуктивности фотосинтеза как важной слагающей урожая пшеницы уделено большое внимание. У этого показателя три основных достоинства: он определяется за длительные промежутки времени, в течение которых колебания, связанные с возрастным состоянием листьев, ярусной изменчивостью, кратковременными изменениями погодных условий и другими причинами, сглаживаются и элемент случайности сводится к минимуму; в изучение вовлекается большое число растений, что позволяет получать статистически достоверные данные; определения ЧПФ не требуют газометрических приборов, как при измерении интенсивности фотосинтеза, и более доступны в полевых условиях. ЧПФ характеризует собственно не фотосинтез в чистом виде, а суточную разницу между фотосинтезом и дыханием целого растения (не листа), отнесенную к единице листовой поверхности.

ЧПФ дает обобщенное и хорошо сопоставимое по вариантам, фазам развития, годам и т. д. представление об удельной производительности ассимиляционного аппарата.

С улучшением питания и водоснабжения пшеницы повышаются интенсивность фотосинтеза и продуктивность растений, что сопровождается увеличением показателей ЧПФ. Вместе с тем между величиной ЧПФ и уровнем минерального питания не наблюдается четкой связи. Использование высоких доз удобрений и увеличение плотности посева, создаваемое загущением, как правило, снижают величину ЧПФ.

Этот негативный эффект можно свести к минимуму, улучшив оптикобиологическую структуру растений, в частности за счет изменения пространственного расположения листьев и уменьшения высоты стебля. Низкорослые сорта с вертикальным расположением листьев характеризуются высокими величинами ЧПФ и  $K_{\text{хоз}}$ , так как такая структура благоприятствует

хорошей освещенности ассимиляционной поверхности, оптимальной даже в период максимального развития листьев.

ЧПФ пшеницы не коррелирует с урожаями надземной массы и зерна. Более того, между величиной ЧПФ и урожаем биомассы наблюдается ясно выраженная обратная корреляционная зависимость ( $r = -0,76 \pm 0,16$ ). Это, видимо, связано с тем, что в фотосинтезе у пшеницы участвуют и другие ассимилирующие органы (стебель с влагалищами и колос), продукция которых приписывается листьям, что для такой культуры, как пшеница, сильно искажает результаты. В то же время массу корней, не говоря уже об опаде, корневых и летучих выделениях, как правило, не учитывают.

Рост урожайности сортов в засушливых условиях определяется главным образом увеличением площади листьев, ФП и  $K_{хоз}$ . При этом сохранение ЧПФ на одном уровне при увеличении размеров ассимиляционного аппарата в процессе селекции связано с малой площадью листьев. В связи с ограничением роста последней в этих условиях повышение ЧПФ следует рассматривать как главный резерв увеличения урожайности.

#### *Пигментный комплекс*

Пигментный индекс зависит от яруса листьев. Содержание пигментов в фазу колошения уменьшается от флагового листа к листьям нижнего яруса.

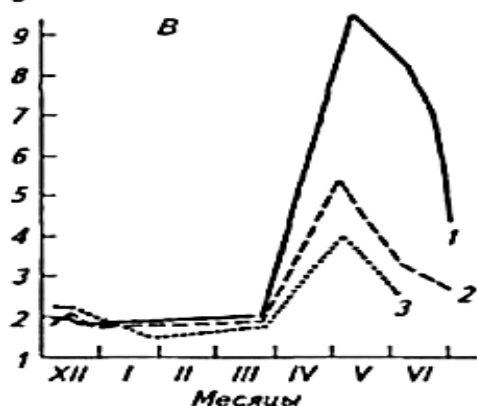


Рис. 44. Содержание хлорофиллов а и б в листьях озимой пшеницы в течение вегетационного периода (Безостая 1(1), Мироновская 808 (2) и Эритроспермум 7020 (3))

Максимальное содержание хлорофилла отмечено в листовых пластинках в фазе «колошение-цветение», минимальное — в фазе «кущение» (рис.44). Наибольшие различия в содержании хлорофилла между листовыми пластинками разных ярусов также наблюдались в фазе цветения, снижаясь в дальнейшем. Наиболее интенсивное разрушение хлорофилла было в листьях третьего сверху яруса, затем второго и флага.

Эффективность использования хлорофилла на фотосинтез у сортов озимой пшеницы также зависит от ярусной и онтогенетической изменчивости листьев.

Величины ассимиляционных чисел у различных органов также различаются. Максимальные их значения наблюдаются в фазе трубкования во время активного роста листьев. Верхние ярусы листьев отличаются большими величинами ассимиляционных чисел.

Эффективность использования хлорофилла на фотосинтез разных органов:

- у листовых пластинок – 0,7–9,3 мг  $CO_2$ /мг хлорофилла в час.
- у влагалищ листа – 0,5–3 мг  $CO_2$ /(мг хл.·ч)
- у стебля – 1,7–4 мг  $CO_2$ /(мг хл.·ч)
- у колоса – 2,3–4,7 мг  $CO_2$ /(мг хл.·ч)

Наиболее высокий коэффициент корреляции между содержанием пигментов в фотосинтезирующих органах и зерновой продуктивностью растений наблюдается в органах верхней зоны за вегетацию ( $r = +0,696$ ), затем идут влагалища листьев ( $r = +0,626$ ) и листовые пластинки ( $r = +0,612$ ); причем в последних с урожаем зерна в большей степени коррелирует содержание хлорофилла *a* ( $r = +0,578$ ), а с хлорофиллом *b* корреляционная зависимость слабая ( $r = +0,132$ ). Существенная корреляционная связь наблюдается между урожаем зерна и содержанием в листовых пластинках каротиноидов ( $r = +0,660$ ); содержание хлорофилла в фотосинтезирующих органах положительно коррелирует и с  $K_{хоз}$ .

Наиболее информативным признаком взаимосвязи содержания хлорофилла в отдельных органах и в целом растении с зерновой продуктивностью может быть не абсолютное его содержание, а соотношение с массой зерна. Этот показатель назван *коэффициентом хозяйственной эффективности хлорофилла*.

$$K_{хоз.эф.хл.} = U_{хоз}/X_{л.},$$

где  $U_{хоз}$  — урожайность зерна, г/растение;

$X_{л.}$  — содержание хлорофилла, мг/г сырой массы органа растения.

Данный показатель дает представление об эффективности использования хлорофилла на формирование зерновой продуктивности (в г/мг хлорофилла). Коэффициент хозяйственной эффективности хлорофилла в большей степени коррелирует с зерновой продуктивностью, возрастая с ее увеличением. У высокопродуктивных сортов он значительно выше, несмотря на колебания в содержании пигмента. Это позволило рассчитать параметры производственного процесса на единицу содержания хлорофилла в целом растении. Такой подход особенно оправдан по отношению к пшенице, у которой в фотосинтетической функции целого растения участвуют не только листовые пластинки, но и влагалища листьев, стебли и колосья. Обычно все расчеты привязывают к единице площади листьев, что неправильно.

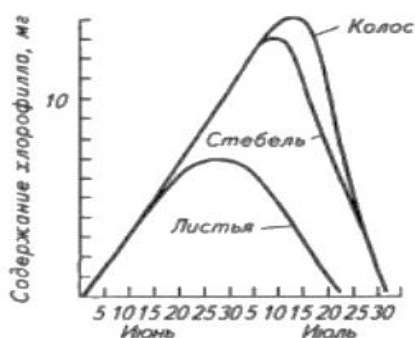


Рис. 45. Структура ФП пшеницы, рассчитанная по содержанию хлорофилла в различных органах

В связи с этим для характеристики мощности развития фотосинтетического аппарата в агрофитоценозах пшеницы предложено определять не листовой индекс, а новую величину — хлорофилловый индекс, выражающийся в г хлорофилла/м<sup>2</sup> или в кг хлорофилла/га агрофитоценоза. Для расчета этих параметров необходимо определять и суммировать количество хлорофилла во всех надземных органах растений. В связи с этим вместо понятия «фотосинтетический потенциал» предлагается использовать «хлорофилловый индекс» за весь вегетационный период или часть его (рис. 45).

Использование хлорофилловых фотосинтетических потенциалов (ХФП) по сравнению с поверхностными для оценки потенциальной продуктивности агрофитоценозов пшеницы имеет преимущество, поскольку в ХФП учитывают содержание пигментов не только в листьях, но и во всех надземных органах в онтогенезе. Выявлена тесная корреляционная связь урожая с величиной хлорофиллового фотосинтетического потенциала в благоприятных погодных условиях. Это свидетельствует о возможности использования данного признака в селекционной практике при оценке перспективных сортов пшеницы.

*Фотосинтез и рост пшеницы при повышенной концентрации CO<sub>2</sub> в воздухе.*

Предполагается, что содержание в атмосфере CO<sub>2</sub> 0,035 %, которое наблюдалось в конце XX в., ко второй половине XXI в. удвоится и достигнет 0,07 %. Подобное изменение климата вызовет изменение донорно-акцепторных отношений и размеров ассимиляционной поверхности, повысит потенциал продуктивности растений, изменит потребность сельскохозяйственных культур в минеральном питании.

Степень увеличения фотосинтеза в ответ на повышение концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере зависит от внешних (температура, водообеспеченность, освещенность, минеральное питание) и внутренних (устычная проводимость, карбоксилирующая активность, напряженность донорно-акцепторных отношений в растении и др.) факторов.

При длительном произрастании пшеницы при повышенной концентрации CO<sub>2</sub> эффект от начальной активации фотосинтеза (29–98 %) и ингибирования дыхания (40–60 %) исчезает, и такие растения начинают отставать в росте от растений, произрастающих при нормальной концентрации CO<sub>2</sub>. Одна из причин этого – уменьшение эффективности работы (или скорости регенерации) рибулезобисфосфат-карбоксилазы/оксигеназы (РБФК/О). Теоретически интенсивность карбоксилирующей работы РБФК/О может повышаться при увеличении CO<sub>2</sub> на 20–30 % при одновременном торможении оксигеназной активности на 40 %. Однако на практике при длительном воздействии высокой концентрации CO<sub>2</sub> на посевы пшеницы наблюдается уменьшение активности РБФК или ее количества. Причиной этого может быть снижение интенсивности синтеза самого белка РБФК/О в результате ограничения доступности азота и недостатка АТФ.

В первой половине вегетации (10–13 дней) в атмосфере с повышенным содержанием CO<sub>2</sub> наблюдается активизация фотосинтеза пшеницы (на 29–98 %) при одновременном снижении дыхания (на 42–56 %). Результатом этого являются увеличение величины нетто-фотосинтеза и соответственно активизация роста при одновременном увеличении площади листьев растения. Высокий уровень минерального, в частности азотного, питания позволяет при этом сформировать в 2 раза большую площадь листьев.

Реакция растений на повышение CO<sub>2</sub> в более поздний период вегетации слабее. Высокие температуры, активизируя дыхание растений, способствуют увеличению соотношения дыхания и фотосинтеза. Одновременно из-за

увеличения площади листьев возникает конкуренция за свет, затененные нижние листья активно используют повышенное количество ассимилятов, синтезируемое растениями пшеницы благодаря высокому уровню  $\text{CO}_2$  в воздухе. В этот период наиболее важны сортовые характеристики, особенно устойчивость к затенению. Высокий уровень азотного питания снижает потребность в освещенности, сохраняя больше растений на единице площади до урожая.

Уже у ювенильного растения пшеницы, помещенного в атмосферу с высоким содержанием  $\text{CO}_2$ , на конусе нарастания начинает закладываться больше колосков и цветков. Зерновая продуктивность индивидуального растения зависит от гибели части колосков и цветков, заложившихся на VI–VII этапах органогенеза (трубкование–колошение). Чем больше колосков закладывается на конусе нарастания, тем более сильная конкуренция возникает между ними в процессе роста за метаболиты и тем больше колосков гибнет. Высокий уровень  $\text{CO}_2$  в воздухе не оказывает влияния на эту закономерность.

На закладку колосков на конусе нарастания существенное влияние оказывает сочетание факторов  $^{\circ}\text{CO}_2$ -уровень азотного питания. На высоком уровне азотного питания число закладывающихся на конусе нарастания цветков больше. В оптимальных по температурному режиму и водообеспеченности условиях высокая потенциальная продуктивность сохраняется к урожаю.

#### *Коэффициент эффективности фотосинтеза*

Поскольку продуктивность наряду с фотосинтезом определяется также и дыхательной компонентой, встает вопрос о взаимосвязи суммарного газообмена с накоплением биомассы у растений. Степень использования усвоенной  $\text{CO}_2$  на построение биомассы у растений характеризуется *коэффициентом эффективности фотосинтеза* ( $K_{\text{эф}}$ ).

Он показывает, какое количество сухой биомассы растение образует в течение суток при усвоении единицы (1 г, 1 кг)  $\text{CO}_2$ .

Теоретически возможный  $K_{\text{эф}}$  равен 0,68. В благоприятных условиях  $K_{\text{эф}}$  приближается к 0,5, в неблагоприятных – снижается до нуля.

Величины  $K_{\text{эф}}$  значительно изменяясь в онтогенезе. Так, у яровой пшеницы  $K_{\text{эф}}$  был максимальным в фазе кущения – 0,42, а в фазе молочн. спелости – 0,08. У озимой пшеницы  $K_{\text{эф}}$  в среднем за вегетацию – 0,4-0,42.

Степень использования усвоенной  $\text{CO}_2$  на построение биомассы у растений характеризуется *коэффициентом эффективности фотосинтеза*.

#### *Коэффициент использования солнечной энергии (КПД ФАР)*

КПД приходящей ФАР на формирование урожаев яровой и озимой пшеницы в среднем за период вегетации варьирует от 0,3 до 4 %

В острозасушливые годы КПД ФАР падает до 0,3 %; при достаточной влагообеспеченности на фоне различного минерального питания – 1-3 %,

С ростом КПД ФАР, как правило, увеличиваются биологические и хозяйственные урожаи.

Теоретически возможно КПД ФАР 7-8 % и даже 10 % (при оптимальном снабжении водой и ЭМП), что соответствует урожайности 150 ц/га.

#### *Фотосинтез и урожай пшеницы*

Представление о связи фотосинтеза растений с урожайностью первоначально базировалось на том, что между ними существует прямая зависимость. Поэтому проводились исследования по установлению положительной связи между интенсивностью фотосинтеза и общей фитомассой, в том числе хозяйственным урожаем (Тимирязев, 1937).

Однако в дальнейшем было установлено, что эта зависимость гораздо сложнее. Зависимость между урожаем, фотосинтезом и дыханием описывает уравнение (Л. А. Иванов (1941)):

$$M + m = fRT - aR'T',$$

где  $M$  - общая сухая биомасса всего растения (без азота и золы);

$m$  - масса опадов-интенсивность фотосинтеза;

$R$  - фотосинтезирующая площадь;

$T$  - продолжительность процесса фотосинтеза;

$a$  - интенсивность дыхания;

$R'$  - дышащая масса растений;

$T'$  - продолжительность процесса дыхания;

$fRT$  - продуктивность фотосинтеза.

Согласно этому уравнению, урожай зависит в первую очередь от продуктивности фотосинтеза, а продуктивность – от интенсивности фотосинтеза, размера рабочей поверхности и рабочего времени за период учета урожая.

Наивысшие урожаи могут быть получены:

– при интенсивном росте размеров площади листьев растений (ИЛП) в агрофитоценозе,

– при наиболее высоких значениях фотосинтетических потенциалов (ФП),

– при наиболее высоких суммах дневного усвоения  $CO_2$

– при высоких коэффициентах эффективности фотосинтеза ( $K_{эф}$ ).

*Все агротехнические мероприятия должны быть направлены на поддержание оптимального хода указанных процессов и согласования процессов фотосинтетического и дыхательного метаболизма.*

## **4.2. Дыхание пшеницы**

Дыхательная способность (ДС) органов растения в ходе вегетации неуклонно снижается (рис. 46). Онтогенетический ход дыхательной способности существенно изменяется при расчете на азот. Двукратное снижение концентрации азота в биомассе главного побега за период «кущение–колошение» сопровождается снижением дыхательной способности с 3,5 до 1,5 мл  $O_2$ /(г сухой массы·ч). Дальнейшее снижение концентрации азота во второй половине вегетации происходит на фоне

уменьшения дыхательной способности при расчете как на сухую массу, так и на азот.

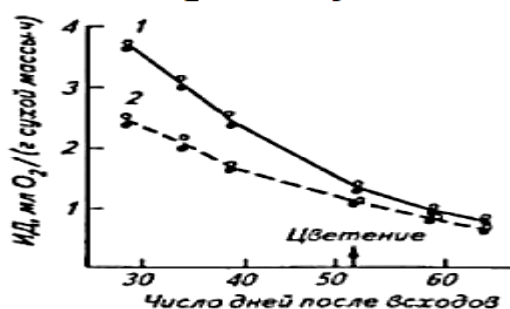


Рис. 46. Динамика дыхательной способности надземной части и корней в онтогенезе яровой пшеницы:  
1 – надземная часть; 2 – корни

Причем для побега она выше, за исключением фазы молочной спелости, когда ДС корней и побега почти одинакова. Сухая масса корня достигает максимума в конце фазы трубкования, в дальнейшем снижается и перед уборкой составляет лишь 67 % от максимальной.

Максимальные величины дыхательных затрат корневой системы и побега не совпадают по времени: у надземной части они наблюдаются в фазе цветения, а у корневой системы – почти за 2 нед до цветения.

Доля корневой системы в дыхательных затратах целого растения максимальна в фазе трубкования и достигает 30–35 %. Затем следует ее быстрое снижение, связанное с интенсивным ростом надземных органов, и к фазе цветения дыхательные затраты корней не превышают 10 %, а к фазе молочной спелости – 4–5 % от суммарных затрат растения.

Данные о динамике сухой массы и дыхательных затрат в онтогенезе растений позволяют оценить долю ассимилятов, потребляемых корневой системой пшеницы в различные периоды вегетации. В фазе трубкования в корни поступает 22–25 % фотоассимилятов, из которых 8–9 % расходуется на дыхание, а остальные 14–16 % (или 2/3 от общего поступления ассимилятов в корни) – на рост. В фазе молочной спелости количество ассимилятов, потребляемых в дыхательном газообмене корней, составляет лишь 4–6 % от суммарного фотосинтеза. Основная часть ассимилятов на заключительных этапах вегетации используется на дыхание (62–78 %) и рост (16–34 %) надземной массы растений. Относительный расход ассимилятов на дыхание увеличивается в ходе вегетации с 35–37 до 68–84 %, т. е. приблизительно в 2 раза. Из общей суммы дыхательных затрат главного побега 30 % приходится на колос, 18–20 – на листья и более 50 % – на соломинку с листовыми влагалищами.

По сравнению с периодом вегетативного роста удельные дыхательные затраты гораздо выше, а в последние дни онтогенеза часто отмечается даже отрицательный баланс сухой массы, т. е. растения расходуют на дыхание и часть веществ, накопленных ранее, что типично для засушливых условий выращивания. Главный побег расходует за сутки на дыхание поддержания в среднем 2,3 % сухой биомассы (в пересчете на  $\text{CH}_2\text{O}$ ), а эффективность превращения ассимилятов в структурную биомассу составляет 0,75.

### 4.3. Минеральное питание

Визуальные признаки недостатка элементов минерального питания пшеницы отражены на рис. 47. Наиболее требовательны растения пшеницы к макроэлементам, особенно азоту, из микроэлементов наибольшее значение имеет медь, марганец и цинк.

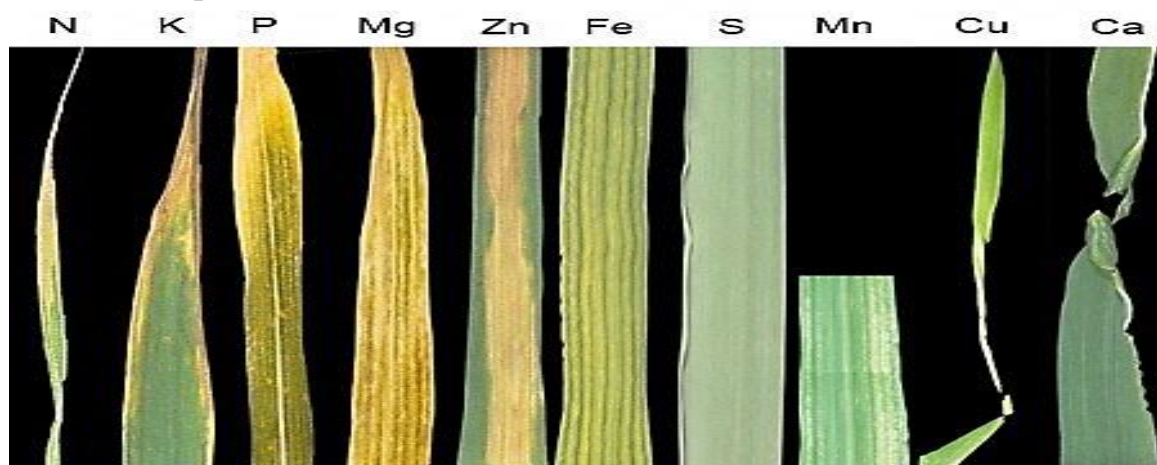


Рис. 47. Признаки недостатка ЭМП у пшеницы

Потребление азота почвой растениями пшеницы начинается сразу после прорастания семян. Первоначально идет использование азота семени, и уже к моменту полного развертывания первого настоящего листа количество азота в проростке значительно превышает его содержание в семени.

Пшеница потребляет азот по крайней мере до фазы молочно-восковой спелости зерна. В некоторых исследованиях установлена прибавка азота в надземной части растений даже в последние дни перед полной спелостью, что представляет собой не первичный азот, а азот, оттекающий из отмирающей корневой системы. После цветения главным потребителем азота становятся формирующиеся и наливающиеся зерновки

Основным источником поступления азота в зерно является азот, реутилизируемый из стареющих и отмирающих вегетативных органов и незерновых элементов колоса (мякины).

Реутилизируется около 70 % азота, содержащегося в главном побеге в фазе цветения. При этом характер реутилизации азота из различных органов побега неодинаков. Уровень реутилизации из мякины очень слабо варьирует по годам, а из листьев и стеблей реутилизация более интенсивна в засушливые годы по сравнению с влажными. В засушливые годы реутилизация из листьев и стеблей усиливается, а первичное потребление нарушается, может наблюдаться даже выделение N. В холодные годы реутилизация из листьев более интенсивна, а из соломины, наоборот, менее интенсивна, чем в теплые годы.

Если сумму реутилизируемого после цветения азота принять за 100 %, то вклад листьев в среднем составляет 35 %, соломины с листовыми влагалищами – 39 и мякины – 26 %.

Вклад вторичного азота (реутилизированного) в накопление азота зерновкой составляет 75–80 % и соответственно первичного – около 20 %.

С фазы цветения и завязывания зерновок изменяется направление потока ассимилятов, которые теперь распределяются между растущими зерновками и завершающей рост и накапливающей запасные вещества соломиной.

При высоких температурах, обуславливающих быстрый рост зерновок, уже в первые 10 дней после цветения подавляющая часть ассимилятов направляется в зерно. Независимо от условий года в этот начальный период общее производство ассимилятов превышает потребности зерновок, в последующий же период налив зерна идет как за счет фотосинтеза, так и за счет мобилизации ранее накопленных веществ. Однако в годы с низким относительным приростом биомассы после цветения возникает необходимость в реутилизации части веществ, накопленных до цветения. Это прежде всего годы с нарастающей засухой и высокими температурами в период налива.

## 5. Физиологические особенности C4-видов (кукуруза)

### 5.1. Рост и развитие кукурузы

Кукуруза характеризуется высокой продуктивностью. За короткое время она формирует больше органической массы, чем другие культурные растения. Содержание сухой массы всего растения увеличивается до начальных стадий созревания, а сухой массы в початках – до полного созревания зерна (рис. 48). В фазах молочной и восковой спелости образуется до 85 % сухой массы зерна.

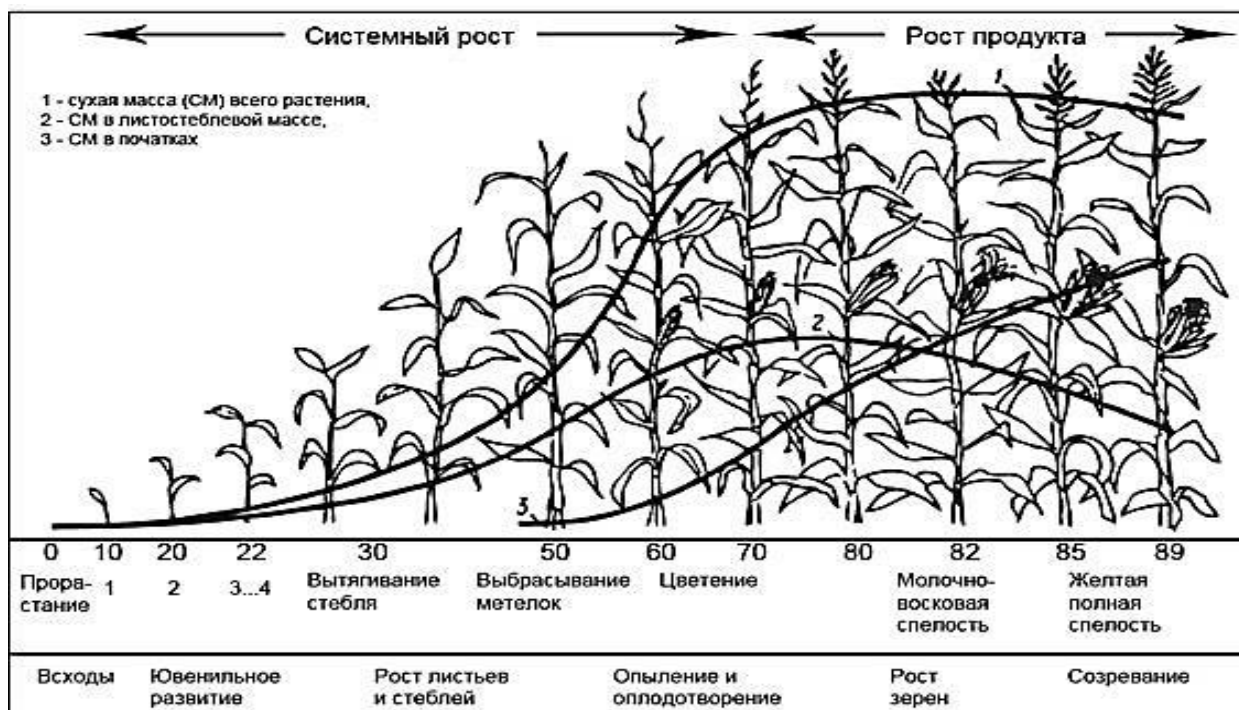


Рис. 48. Нарастание биомассы кукурузы

Кукурузе свойствен синусоидальный тип суточной периодичности роста. В полевых условиях ведущим фактором, определяющим уровень и суточную динамику скорости ростовых процессов у кукурузы, является температура. Кривая скорости роста в основном копирует суточную температурную кривую (рис. 49).

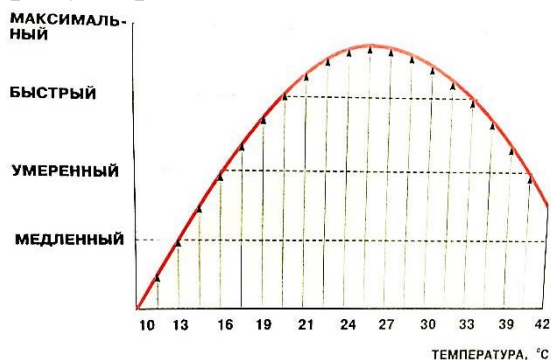


Рис. 49. Темпы роста кукурузы в зависимости от температуры

Минимальная скорость роста совпадает с минимальной температурой и приходится на 5–6 ч. Обычно в дни с ясной погодой максимум скорости роста смещается на более ранние часы (10–11) и не совпадает с вершиной температурной кривой. В облачные дни максимумы скорости роста и температуры, как правило, совпадают во времени. Это относится только к условиям оптимальных или близких к ним температур.

Верхняя граница оптимальной для роста кукурузы температуры проходит примерно через 26 °С. При этой температуре наблюдаются наибольшие часовые приросты – от 2,6 до 6,5 мм в зависимости от биологических особенностей сортов и гибридов, этапов органогенеза и освещенности. При 27–29 °С скорость роста снижается в среднем на 10–15 %. В условиях благоприятного светового режима максимальная скорость роста регистрируется при 29 °С.

Нижняя граница оптимальной зоны температур нечеткая, что обусловлено комплексным характером влияния на рост факторов внешней среды. Однако в большинстве случаев она приближается к 22 °С. Ее можно принять за относительную нижнюю границу температурного оптимума для роста кукурузы.

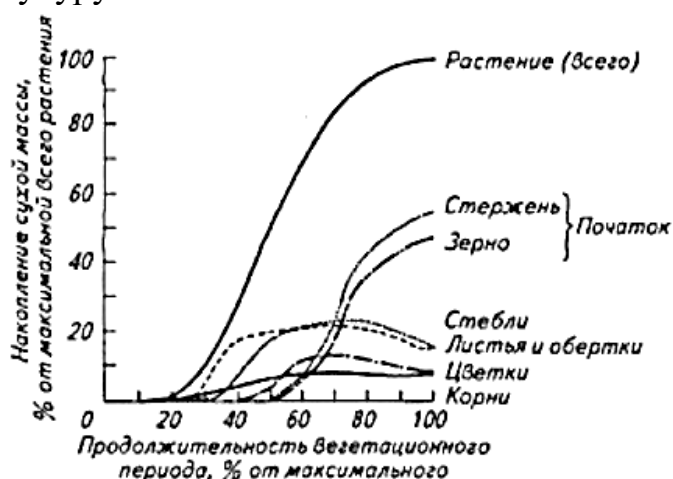


Рис. 50. Накопление сухой массы в целом растении кукурузы и в его органах

Обычно у кукурузы рост стебля в высоту полностью прекращается в день отцветания последних цветков на боковых веточках метелки. Однако некоторая часть растений (от 10 до 30 %) и после полного завершения цветения метелок сохраняет способность к росту в высоту в течение 3–4 сут за счет удлинения 2–3 верхних междоузлий стебля и цветоноса. Суточные приросты стебля в этот период составляют 0,8–2 см.

## 5.2. Водный режим

Кукуруза - сравнительно засухоустойчивая культура, уступает лишь сорго и просу. Фотосинтез у нее протекает даже при водном дефиците 20-23 %. Благодаря мощной корневой системе кукуруза энергично поглощает воду.

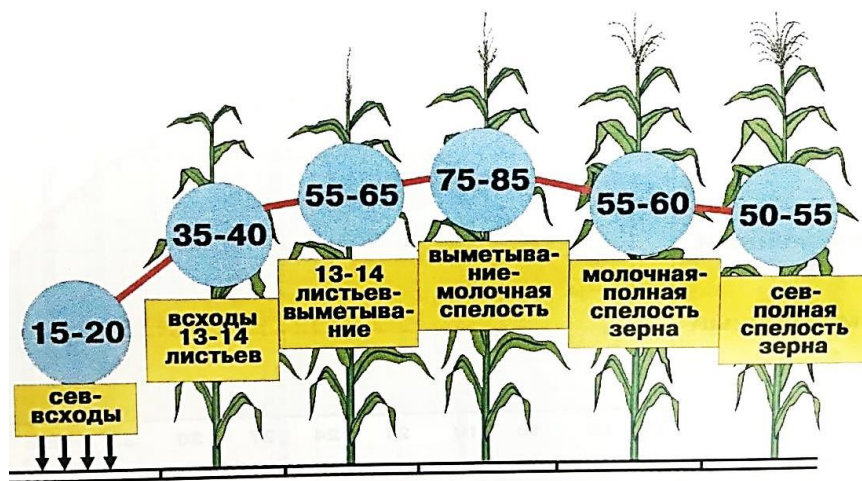


Рис. 51. Потребление воды кукурузой по фазам развития

До образования 7–8-го листа случаи недостатка влаги редки. Если в это время выпадает мало осадков (менее 30 мм в месяц), но стоит теплая погода, кукуруза развивает мощную корневую систему, проникающую глубоко в почву. Это создает хорошие предпосылки для формирования высокого урожая даже при условии недостаточной влагообеспеченности в последующий период.

Максимальный расход воды у кукурузы отмечен в фазы от выметывания метелки до молочной спелости (4–5 нед), когда растения быстро растут в высоту. Благоприятные условия для кукурузы в этот период создаются при выпадении 80–120 мм осадков и при влажности почвы более 60 %.

Наибольшая величина среднесуточного водопотребления кукурузы отмечается в период выметывания–цветения метелок и сохраняется на высоком уровне до молочной спелости зерна. В зависимости от скороспелости гибридов расход воды составляет от 53 до 75 м<sup>3</sup>/ (га·сут). Недостаток влаги в этот период, часто сопровождаемый и воздушной засухой, снижает эффективность фотосинтеза и жизнеспособность пыльцы. При засухе в фазе молочной спелости формируется морщинистое невыполненное зерно. Все это приводит к череззернице, уменьшению урожайности и ухудшению качества зерна. К водному стрессу особенно чувствительны зародыши семян. Поэтому очень важен отбор гибридов, способных добывать и рационально использовать влагу.

Различные типы корней, входящие в мощно развитую корневую систему кукурузы, по-разному поглощают воду на протяжении вегетации. Первичные зародышевые корни поглощают воду на протяжении всей жизни растений, однако во второй половине вегетации преимущественную роль в обеспечении кукурузы водой играют узловые корни.

Требовательность кукурузы к влаге в начале вегетации невысокая (рис.51). Несмотря на большие размеры мучнистой части зерна кукурузы, влажность почвы весной обычно достаточна для набухания и прорастания семян.

Кукуруза характеризуется высокой эффективностью использования воды. Транспирационный коэффициент у кукурузы составляет 350–400, в то время как у картофеля – 600–650, а у льна – 900. Однако транспирационные коэффициенты значительно возрастают у сельскохозяйственных культур, в том числе у кукурузы, при сильном ограничении водообеспечения на фоне высоких температур и солнечной инсоляции.

При улучшении влагообеспеченности кукурузы суммарное водопотребление повышается. При сочетании поливов с рациональным минеральным питанием наблюдается незначительный (до 8–9 %) рост суммарного расхода воды кукурузой за вегетацию. Последнее объясняется тем, что повышенная транспирация поливной и удобренной кукурузы в значительной мере компенсируется не только относительным, но и абсолютным снижением непроизводительного расхода воды на испарение с поверхности почвы.

Наиболее продуктивное использование воды кукурузой отмечено при поддержании влажности почвы не ниже 75–80 % НВ.

### 5.3. Фотосинтез у кукурузы

По способу ассимиляции  $\text{CO}_2$  кукуруза относится к НАДФ-МДГ (МДГ-малатдегидрогеназа, называемая также маликэнзимом) группе  $\text{C}_4$ -растений. Для растений этой группы характерен Kranz-тип (от нем. Kranz — венок, корона) анатомического строения листа, т. е. наличие явно отличающихся друг от друга фотосинтезирующих клеток двух типов, которые располагаются концентрическими кругами: радиально расположенные вокруг проводящих пучков клетки обкладки и основной мезофилл (рис. 52).

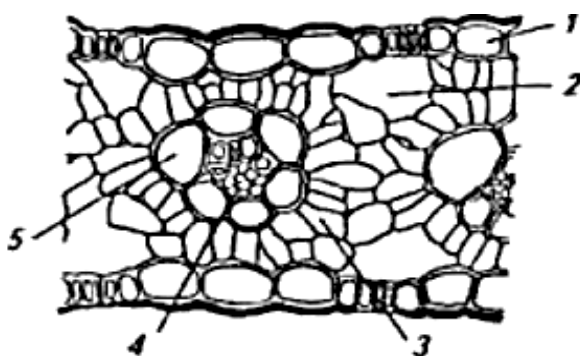


Рис. 55. Поперечный разрез листа кукурузы: 1– эпидермис; 2– межклетники; 3 – мезофилл; 4 – проводящий пучок; 5– клетки обкладки

Клетки обкладки проводящего пучка содержат крупные, лишённые гран (агранальные) хлоропласты. В клетках мезофилла находятся более мелкие гранальные хлоропласты. Эти два типа клеток физиологически неравноценны и выполняют разные звенья фотосинтеза.

$\text{CO}_2$ , поступающий в лист через устьица, попадает в клетки мезофилла, где при участии ФЕП-карбоксилазы вступает в реакцию с ФЕП (фосфоенолпируватом), образуя щавелево-уксусную кислоту (ЩУК).

Затем уже в хлоропластах ЩУК восстанавливается до яблочной кислоты (малата) за счет НАДФН, образующегося в ходе световой стадии фотосинтеза (рис. 53). Затем малат переносится в клетки обкладки сосудистого пучка, где он подвергается окислительному декарбоксилированию малик-энзимом до пировиноградной кислоты (ПВК).

Последняя снова диффундирует в мезофилл, где при участии АТФ происходит регенерация ФЕП, после чего цикл карбоксилирования повторяется с участием новой молекулы  $\text{CO}_2$ .

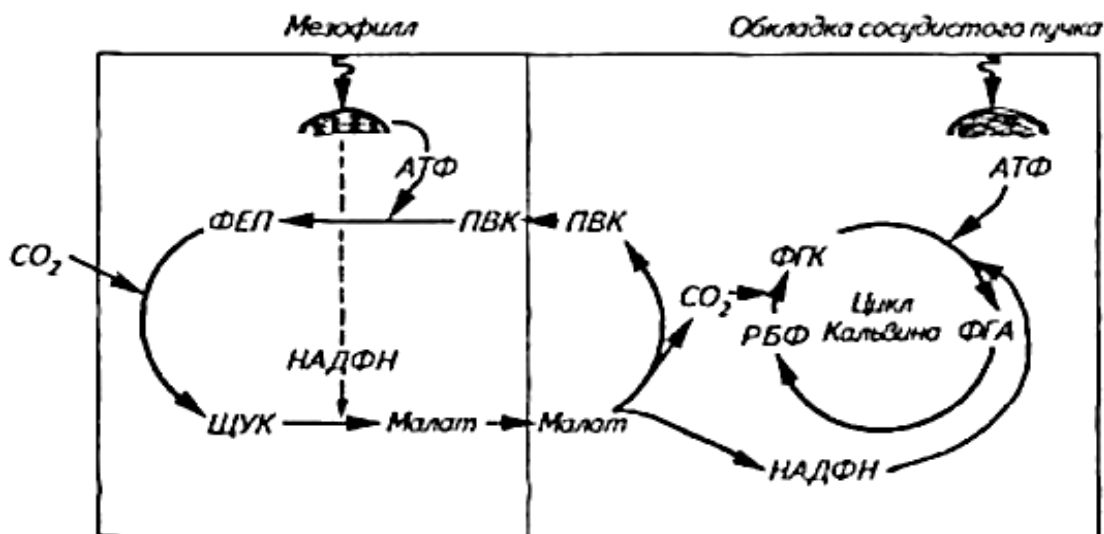


Рис. 53. Схема кооперативного функционирования клеток мезофилла и обкладки сосудистого пучка у  $\text{C}_4$ -растений

Образовавшиеся в результате окислительного декарбоксилирования малата  $\text{CO}_2$  и НАДФН поступают в цикл Кальвина. Следовательно, именно клетки обкладки выполняют роль основной ассимилирующей ткани, поставляющей сахар в проводящую систему. Клетки мезофилла выполняют вспомогательную функцию — подкачку  $\text{CO}_2$  и НАДФН для цикла Кальвина. Таким образом, агранальные хлоропласты клеток обкладки специализируются на темновой фазе фотосинтеза, здесь практически не происходит нециклическое фотофосфорилирование.

Для фотосинтетической фиксации  $\text{CO}_2$  по циклу  $\text{C}_4$  в общем балансе по сравнению с циклом Кальвина требуются две дополнительные молекулы АТФ. Потребность в энергии для фиксации одной молекулы  $\text{CO}_2$  составляет для  $\text{C}_3$ -растений 3 АТФ и 2 НАДФН, для  $\text{C}_4$ -растений — 5 АТФ и 2 НАДФН. Если рассчитывать потребность в энергии и восстановительных эквивалентах по количеству образовавшегося сахара, то эти различия еще более значительны. Несмотря на это,  $\text{C}_4$ -растения обладают более высокой продуктивностью фотосинтеза. Это объясняется тем, что у них  $\text{CO}_2$ , освободившийся в процессе фотодыхания, снова связывается хлоропластами. Если у  $\text{C}_3$ -растений доля фотодыхания в нетто-фотосинтезе составляет примерно 35 %, то у  $\text{C}_4$ -растений 0–6 %, т. е. световое дыхание почти скомпенсировано связыванием  $\text{CO}_2$  по  $\text{C}_4$ -пути.  $\text{C}_4$ -растения характеризуются низким углекислотным компенсационным пунктом (< 5 частей на миллион), тогда как у  $\text{C}_3$ -растений он достигает 45–60. Если у  $\text{C}_3$ -растений прирост показателя фиксации  $\text{CO}_2$  на свету составляет до 3000 частей на миллион, то у  $\text{C}_4$ -растений повышение концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере не увеличивает интенсивность фотосинтеза. Поэтому в условиях

постепенного естественного повышения концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере преимущества С4-растений могут уменьшаться. При концентрации 0,030–0,035 % показатель роста у С4-растений [3–5 г сухого вещества/( $\text{м}^2 \cdot \text{сут}$ )] в несколько раз выше, чем у С3-растений [0,5–2 г/( $\text{м}^2 \cdot \text{сут}$ )].

С экологически важным аспектом эффективного использования  $\text{CO}_2$  связано и гораздо более благоприятное соотношение между транспирацией и накоплением сухого вещества. Это повышает продуктивность и эффективность использования воды растениями.

Одним из основных факторов эндогенной регуляции фотосинтеза является проводимость листа для молекул  $\text{CO}_2$ , тесно коррелирующая с интенсивностью фотосинтеза. Устьичная проводимость (УП), или проводимость в газовой фазе, колеблется в пределах 0,02–0,1 см/с в зависимости от количества и степени открытости устьиц. У кукурузы по сравнению с С3-растениями устьичная проводимость ниже, что связано с меньшим количеством устьиц на единицу площади листьев и с меньшими размерами устьичных щелей.

Проводимость мезофилла (ПМ), или проводимость молекул  $\text{CO}_2$ , в жидкой фазе от клеточных стенок до стромы хлоропластов определяется прежде всего активностью карбоксилирующих ферментов фотосинтеза. У кукурузы ПМ существенно выше, чем у С3-растений. Поэтому в целом проводимость листа для молекул  $\text{CO}_2$  у кукурузы выше, что обеспечивает ее более высокую интенсивность фотосинтеза.

По сравнению с активностью фотосинтетического аппарата, которая изменяется незначительно, процессы распределения ассимилятов, связанные с аттрагирующей способностью и потенциальной активностью меристем растущих органов, отличаются значительной наследственной изменчивостью.

Растущие органы растения создают мощные центры мобилизации и потребления веществ и оказывают большое влияние на интенсивность фотосинтеза, скорость поглощения воды и элементов минерального питания, на направление и скорость передвижения пластических веществ в растении.

В регулировании скорости ростовых процессов у кукурузы важную роль играют также воздушные, или опорные, корни. Особенно интенсивно они развиваются у высокорослых, позднеспелых сортов и гибридов. Эти корни участвуют в дополнительном синтезе аминокислот в период наиболее интенсивного роста растений.

#### **5.4. Особенности дыхания кукурузы**

Важнейшим слагаемым продукционного процесса является дыхание, поставляющее энергию и метаболиты, необходимые для поддержания нормального функционального состояния и роста растения.

В оптимальных условиях выращивания доля суммарного темнового дыхания от истинного фотосинтеза у кукурузы и подсолнечника не зависит от типа фотосинтетического метаболизма и составляет в вегетативной фазе

38–40 %. На долю темнового дыхания на свету, связанного с экспортом ассимилятов из донорного листа, приходится половина общей суммы, т. е. 19–20 % от истинного фотосинтеза, на долю дыхания на рост и дыхания на поддержание – около 19–20 % от истинного фотосинтеза. Доля дыхания на поддержание от дыхания на рост составляет 40 %.

Данный параметр можно использовать для оценки физиологического состояния целого растения: чем больше степень отклонения от приведенных оптимальных соотношений (38–40 %), тем менее благополучны условия выращивания растения.

*Коэффициент эффективности роста* (КЭР) представляет собой отношение прироста биомассы ( $\Delta W$ ) к сумме прироста и затрат дыхательного субстрата:  $\Delta W / (AW + R)$ . Значение КЭР варьирует в широких пределах – от 0,3 до 0,8. У зрелых растений оно ниже, чем у молодых. Уменьшение эффективности роста в онтогенезе коррелирует со снижением в общем выделении  $CO_2$  доли дыхания, связанной с ростовыми процессами.

У кукурузы эффективность роста составляет 0,75 г/г. Это соответствует потреблению на дыхание, связанное с синтезом 1 г биомассы, 0,33–0,43 г глюкозы и выделению 0,48–0,63 мг  $CO_2$ .

В настоящее время количественно оценены дыхательные затраты на функционирование корней. Доля дыхания, связанная с поглощением ионов, составляет 7–25 % от общего дыхания корней кукурузы, а для ассимиляции нитратов требуется около 40%.

Доля дыхания на поддержание в общем дыхании меняется в зависимости от условий выращивания. Она возрастает при ухудшении обеспеченности растений водой, увеличении температуры, загущении посева. Особенно сильно влияние температуры. При 40 °С у теплолюбивой кукурузы дыхание на поддержание составляет 48 % от суммарного дыхания. При низкой температуре (15 °С) затраты на поддержание у кукурузы составляют 35 %.

Водный стресс вызывает обычно двухфазное изменение интенсивности дыхания. При засухе происходит повышение интенсивности дыхания на 15–25 %, снижается сопряженность окисления с фосфорилированием, вызывая ухудшение энергообеспеченности растения.

## 5.5. Минеральное питание

Кукуруза характеризуется высоким потреблением ЭМП из почвы. Для получения 1 ц зерна кукурузе необходимо 2,4–3 кг N, 1–1,2 кг P и 2,5–3 кг K.

Потребность кукурузы в питательных веществах по фазам развития неодинакова (рис. 54).

В течение первого месяца молодые растения кукурузы поглощают от 3,4 до 5,6 кг/га азота. В дальнейшем потребность в нем постепенно увеличивается до цветения, а в фосфоре – до формирования семян.

Кукуруза поглощает фосфора меньше и равномернее, чем азота и калия. Калий усиленно усваивается растениями с первых дней появления всходов и до фазы выметывания. За это время они потребляют его до 90 %. Вскоре

после окончания цветения использование калия растениями стабилизируется, а начиная с фазы молочной спелости зерна содержание его в тканях кукурузы снижается в результате вымывания с осадками и выделения через корневую систему в почву.

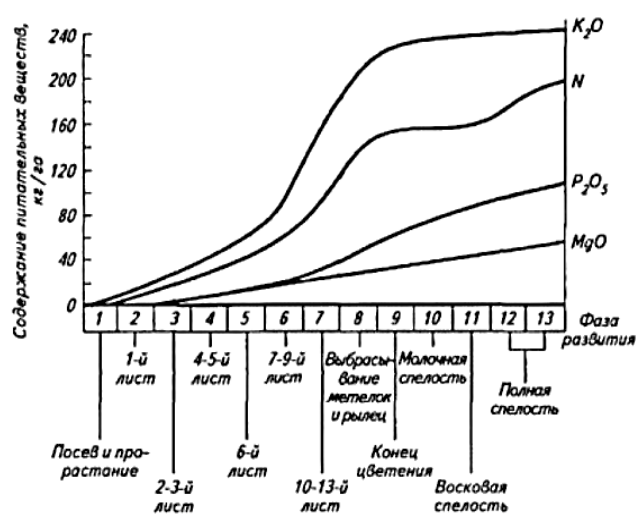


Рис. 54. Потребление ЭМП растением кукурузы

Кукуруза характеризуется очень обильными выделениями корневой системы. Выделяемые ею углекислота, яблочная кислота и другие органические вещества улучшают питание и деятельность азотфиксирующих бактерий почвы, локально увлажняют (на 2–2,5 %) ее пахотный слой, что позволяет растениям использовать питательные вещества в условиях засухи.

Недостаток элементов питания в почве существенно сказывается на формировании зеленой массы и зерна кукурузы. При недостатке азота в почве формируются низкорослые растения с мелкими бледно-зелеными листьями. Оптимальное содержание азота в листьях (до цветения) от 3 до 4 % на абсолютно сухое вещество при соотношении N:P=10:1. Избыточное нитратное питание задерживает образование початков и приводит к повышенному накоплению нитратов в листьях и стеблях.

Особенно острую потребность в фосфоре кукуруза испытывает в начальные фазы развития. При его недостатке рост растений задерживается, листья приобретают фиолетово-пурпурную окраску, цветение запаздывает, образовавшиеся початки имеют уродливую форму с искривленными рядами зерен. Это связано с важной ролью фосфора в нуклеиново-белковом и энергетическом обмене растений. Причем недостаток фосфора в начале вегетации нельзя компенсировать внесением его в более поздние сроки.

Калий активно участвует в углеродном обмене и транспорте веществ в растении. При недостаточном обеспечении этим элементом снижается отток ассимилятов из листьев, нарушается азотное питание растений. В результате прекращается рост растений в высоту, по краям листьев появляются ожоги. Початки формируются слабыми, с щуплым и мелким зерном. Нормальное калийное питание повышает устойчивость растений к засухе, полеганию и грибным заболеваниям.

В начале формирования зерна накопление сухого вещества в стеблях, а в фазе молочно-восковой спелости зерна и в листьях прекращается. Происходит усиленная реутилизация питательных элементов из вегетативных органов в репродуктивные. При этом на налив зерна используется до 59 % азота, 36 – фосфора и 82 % калия, поступающих из других органов растений. Остальное количество поступает в зерно из почвы.

*Магниево* голодание может проявиться в фазе 4–6 листьев в виде продольных светло-желтых полос. Недостаток магния наблюдается обычно на кислых дерново-подзолистых почвах легкого гранулометрического состава.

У кукурузы недостаток *цинка* вызывает болезнь «белые ростки», получившую такое название за очень бледную окраску молодых листьев вскоре после появления всходов. Его недостаток наблюдается на карбонатных почвах.

При недостатке *марганца* на этих почвах растения заболевают серой пятнистостью, которая проявляется в виде серых и желтых пятен и полос на старых листьях. На кислых почвах, особенно при избытке влаги, может произойти отравление растений марганцем.

Кроме перечисленных микроэлементов, на кислых почвах может проявиться недостаток *молибдена*, на торфяных — *меди*, на произвесткованных кислых почвах — *бора*. Поэтому при обработке семян кукурузы протравителями и пленкообразующими веществами рекомендуют включать микроэлементы.

Высокие урожаи кукуруза дает на чистых, рыхлых, воздухопроницаемых почвах с глубоким гумусовым слоем, обеспеченных питательными веществами и влагой, с рН 5,5–7. Почвы, склонные к заболачиванию, сильнозасоленные, а также с повышенной кислотностью (рН ниже 5) для возделывания кукурузы непригодны.

## **5.6. Факторы повышения продуктивности кукурузы**

Дальнейший рост урожайности кукурузы можно ожидать главным образом за счет наращивания фотосинтетического потенциала посева. Для повышения КПД приходящей энергии ФАР до 4–5 % необходимо увеличить фотосинтетический потенциал до 3,3–4 млн м<sup>2</sup>·дней/га. Достичь этого можно при загущении посева до 80–100 тыс. растений на 1 га, но такие посевы должны иметь оптимальную структуру, обеспечивающую хорошую их вентилируемость и освещенность.

Улучшение структуры посева возможно за счет использования гибридов, слабо реагирующих на загущение, а также безлигульных форм и форм с укороченными междоузлиями. Наибольшим поглощением ФАР отличается ступенчатая структура посева с сочетанием рядов низкорослой и высокорослой форм, сужением междурядий до 50 см.

Идеальна такая структура растений в посевах, при которой нижние листья имеют горизонтальное расположение, а в верхних ярусах угол наклона листовых пластинок по отношению к горизонтали последовательно увеличивается (рис. 55). Такая структура позволяет создать более загущенные посевы с увеличенной площадью листьев.

Гибриды кукурузы с вертикальным расположением листьев превышают по урожаю гибриды с горизонтальными листьями при густоте стояния растений 128 тыс/га на 27 %, но уступают на 15 % при густоте 32 тыс/га. В

связи с этим одним из важных направлений селекции является создание сортов и гибридов кукурузы с вертикальным расположением листьев, пригодных для возделывания на высоком агрофоне в условиях загущения.



Рис. 55. Типы растений кукурузы по положению листьев:  
1 – гелиотропный тип;  
2 – обычный тип

При этом агроценоз, формируясь в результате ассимиляционной деятельности растений, их роста и развития, одновременно сам оказывает влияние на условия и параметры слагающих его растений.

Так, в результате ценологических взаимодействий растений (ЦВР) кукурузы в зависимости от индекса листовой поверхности (ИЛП) температура воздуха на уровне деятельной поверхности ( $2/3$  высоты растительного покрова) может отличаться на несколько градусов от температуры, измеренной на метеорологической площадке. При  $ИЛП \leq 1$  температура в посевах выше, чем вне его. Это объясняется уменьшением турбулентного перемешивания воздуха с более высокими слоями атмосферы при значительном пропускании суммарной радиации к почве под растительным покровом.

Увеличение плотности посевов приводит к снижению температуры на  $2^\circ\text{C}$  по сравнению с метеоплощадкой. Влияние ценологического взаимодействия на температуру сильнее проявляется на уровне  $0,2$  м над поверхностью почвы, где среднесуточная разность температур воздуха между изреженным и густым посевами достигает  $3,7^\circ\text{C}$ .

В онтогенезе большинства культур удельная поверхностная площадь листьев при оптимальных условиях выращивания увеличивается.

Величина УПП листьев связана с уровнем пула ассимилятов в системе целого растения. Первые 20 дней после всходов основным органом, потребляющим ассимиляты, является корневая система. При этом соотношение фотосинтез–рост минимальное вследствие небольшой площади ассимиляционной поверхности и преобладания на растениях меристематических тканей. После появления 7-го листа (20–25-й день после начала вегетации) важнейшим потребителем ассимилятов становится листовой аппарат.

Площадь ассимиляционной поверхности и, следовательно, фотосинтез растения возрастают, приводя к повышению соотношения донор–акцептор. В результате этого УПП листьев начинает увеличиваться. После появления 11–12-го листа рост их площади замедляется. Снижение чистой продуктивности посева и появление новых потребителей ассимилятов в виде зачаточных репродуктивных органов вызывают замедление дальнейшего увеличения УПП листьев. Однако у генотипов с высоким соотношением

донор–акцептор, обуславливающим большой фонд ассимилятов, повышение УПП листьев продолжается в репродуктивный период.

В условиях повышенной плотности посевов ( $ИЛП \geq 7$ ) и более напряженных донорно-акцепторных взаимоотношений по сравнению с редким посевом к концу вегетационного периода УПП снижается. Время начала снижения, а также его скорость зависят от интенсивности ЦВР. В посевах с ИЛП, равными 4–5 и 9–10, уменьшение УПП начинается соответственно после фаз молочной спелости и цветения початка.

Наибольшей зерновой продуктивностью отличаются гибриды, имеющие УПП листьев в фазе выметывания метелки  $50\text{--}60 \text{ г/м}^2$  при листовом индексе посева 3–4.

Загущение посевов и связанное с ним снижение температуры среды произрастания растений, быстрое использование ресурсов азота в корнеобитаемом слое почвы приводят к замедлению темпов роста. Продолжительность периода «выметывание метелки–молочная спелость» возрастает в 1,5 раза.

Установленными показателями устойчивости к загущению являются высокая фертильность при повышенной густоте стояния растений, вертикально ориентированные листья, высокие фотосинтетическая активность и  $K_{хоз}$ , короткий интервал между фазами цветения метелки и початка на растении, повышенное соотношение хлорофиллов  $b$  и  $a$ .

Селекционеры до сих пор расходятся в том, поверхности (ИЛП) посевов какими признаками должен обладать идеальный тип гибрида, особенно в экстремальных условиях. В разработанной Г. Л. Филипповым модели кукуруза будущего будет не мощным растением, а более компактной, менее облиственной, более низкорослой, хорошо переносящей загущение. Предстоит снизить площадь листьев одного растения по меньшей мере на 10–12 %, а по сравнению с некоторыми гибридами – до 20 %. Продуктивность растений снизится не более чем на 10–15 %. Но поскольку густота стояния растения повысится на 33–40 %, то урожайность с 1 га увеличится на 20–25 %.

Уменьшение высоты растений позволит более рационально распределять фотоассимиляты, снизит опасность полегания растений, обеспечит более полное использование энергии солнечной радиации. Значительное преимущество можно получить за счет придания листьям улучшенной формы и оптимального распределения в пространстве. Преимущество имеют прямостоячие укороченные широкие листья. Они обеспечивают лучшее проникновение света внутрь ценоза, меньшее взаимное затенение листьев, снижение их перегрева.

Повышение урожайности гибридов тесно коррелирует с содержанием хлорофилла  $b$ , который позволяет с большей эффективностью использовать солнечную радиацию в области 450–480 нм при затенении, а также в утренние и вечерние часы.

Положительным признаком является и способность растений сбрасывать нижние листья при засухе, поскольку это уменьшает испаряющую

поверхность растений и дыхание непроизводительно фотосинтезирующих нижних листьев.

На величину хозяйственного урожая большое влияние оказывает мощность акцепторов фотоассимилятов. Урожай зерна может ограничиваться размером початка. Поэтому селекция должна вестись на более крупный початок или несколько початков. Ряд исследователей отдают предпочтение двухпочатковым гибридам кукурузы. В условиях засухи и при загущении они формируют меньше бесплодных растений, чем однопочатковые.

Значение  $K_{хоз}$  у современных гибридов кукурузы доходит до 0,5. Полагают, что предельное значение  $K_{хоз}$ , которое можно достичь, составляет около 0,6. Следовательно, этот резерв дальнейшего повышения зерновой продуктивности кукурузы нельзя считать полностью исчерпанным. Однако необходимо учитывать, что повышение  $K_{хоз}$  приводит к усилению напряженности донорно-акцепторных отношений и уменьшению устойчивости зерновой продуктивности к действию неблагоприятных факторов.

При неблагоприятных внешних условиях (температурный, водный, световой или питательный стресс) сокращается число и масса зерен, начиная с верхушки початка.

$K_{хоз}$  зависит и от направления использования кукурузы. Индекс урожая у кукурузы на силос достигает 1, в то время как у кукурузы на зерно он колеблется в пределах от 0,38 до 0,42.

Доля вклада различных факторов на прирост урожая кукурузы отражены на рисунке 56.

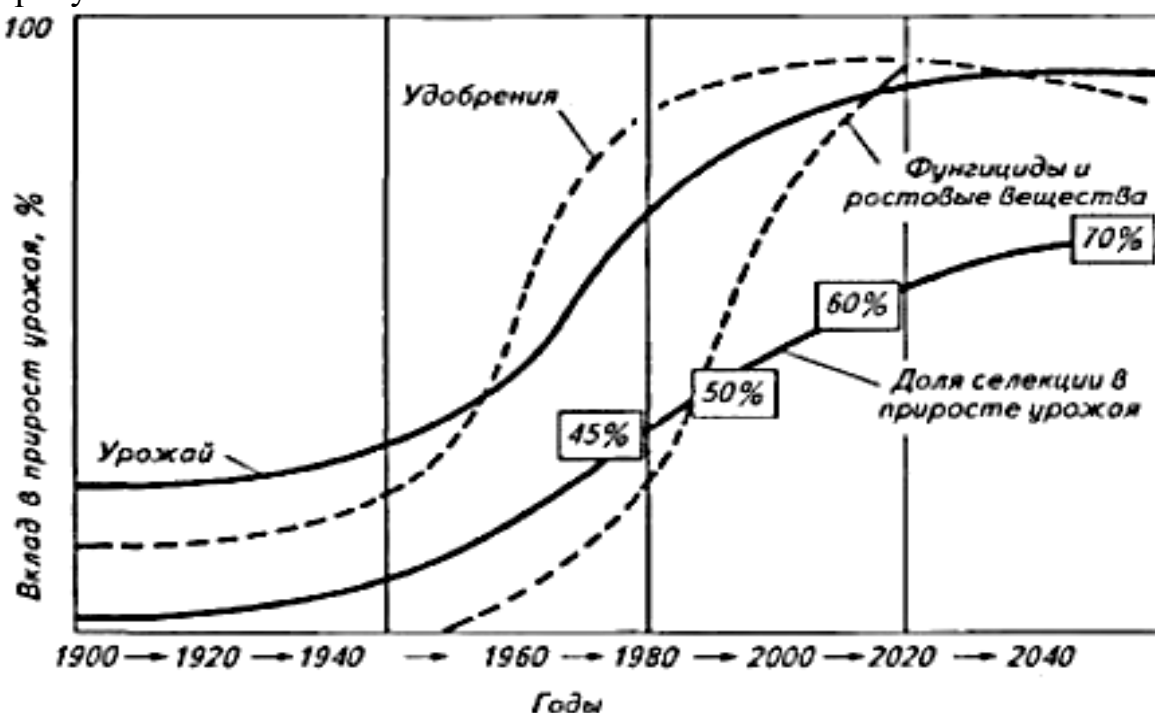


Рис. 56. Влияние различных факторов на прирост урожая кукурузы

Кукуруза – светолюбивое растение. Интенсивность ассимиляции  $\text{CO}_2$  зависит от интенсивности освещения. Затемнение листьев снижает ее. Положение листьев на растении и площадь питания имеют большое значение. Оптимальный ИЛП: на силос – 3,0–6,0, на зерно – 3,0–4,0.

Кукуруза – растение короткого дня, она быстрее всего переходит в генеративную фазу развития при продолжительности светового дня в 8–9 часов.

При продолжительности светового дня выше 12–14 часов вегетативная фаза и весь вегетационный период удлиняются. Поэтому гибриды для северных регионов выращивания кукурузы должны быть генетически приспособлены к условиям длинного дня.

Один и тот же сорт образует в северных районах большее число междоузлий и листьев, чем в южных.

Одним из факторов повышения продуктивности кукурузы является возделывание гибридов. Преимущество гибридов кукурузы перед сортами заключается в следующем:

- ✓ более эректоидное расположение листьев,
- ✓ быстрое разворачивание ассимиляционного аппарата,
- ✓ продолжительный период активного роста,
- ✓ большие значения ЧПФ и образование большей биомассы.
- ✓ гибрид лучше адаптируется к широкому диапазону освещенности,
- ✓ листья с большей удельной поверхностной плотностью (УПП) и большим количеством хлоропластов в единице объема листа,
- ✓ большая проводимость  $\text{CO}_2$  мезофилла,
- ✓ повышенная активность фермента РБФкарбоксилазы,
- ✓ более высокий пигментный индекс.

В условиях изменяющегося климата Республика Беларусь оказалась в зоне неустойчивого земледелия. В этих условиях актуальным становится создание гибридов для экстремальных условий.

*Модель гибрида кукурузы для экстремальных условий.* Растение более компактное, менее облиственное, более низкорослое, хорошо переносящее загущение. Прямостоячие укороченные широкие листья.

Снижение площади листьев 1 растения на 10–12 %. Продуктивность растений снизится на 10–15 %. Но поскольку густота стояния растений повысится на 33–40 %, то урожайность с 1 га увеличится на 20–25 %.

Положительным признаком является и способность растений сбрасывать нижние листья при засухе, поскольку это уменьшает испаряющую поверхность растений и дыхание непроизводительно фотосинтезирующих нижних листьев

Формирование 2 крупных початков (увеличение аттракции; в условиях засухи и при загущении они формируют меньше бесплодных растений, чем однопочатковые)

## 6. Физиолого-биохимические основы формирования качества урожая.

Основными веществами, определяющими питательную ценность зерна злаков, являются белки и крахмал. Других веществ в зерне меньше, и они имеют меньшее пищевое значение. Крахмал составляет **50-70 %** сухой массы зерна. Содержание белка колеблется в пределах **8-25%**.

Различные части зерна сильно отличаются по химическому составу (таб.).

Химический состав отдельных частей пшеничного зерна (в % от сухой массы)  
(по В. Л. Кретовичу).

Части зерна	Весовое соотношение частей	Белки	Крахмал	Жир	Клетчатка	Сахара	Пентозаны и др. углеводы	Зола
Целое зерно	100	16,1	63,1	2,2	2,8	4,3	8,1	2,2
Эндосперм	81,6	12,9	78,8	0,7	0,2	3,5	2,7	0,5
Зародыш	3,2	41,6	0	15,0	2,5	25,1	9,7	6,3
Оболочки алейроновым слоем	15,4	28,8	-	7,8	16,2	4,2	36,7	10,5

Наиболее ценным является зародыш, в котором содержится около 40% белков, до 15% жира (у пшеницы), многие витамины (хотя доля зародыша в общей массе зерна составляет около 3%). Много ценных в-в содержится и в покровных тканях зерновки. Мука злаков, которую получают при размоле зерна на современных сортовых мельницах, состоит в основном из эндосперма. Мука высшего сорта почти нацело состроит из веществ, которые хорошо усваиваются организмом человека; неусвояемых веществ в ней обычно не более 2-3%. Однако в такой муке меньше белков и витаминов, чем в целом зерне.

### Содержание, фракционный и аминокислотный состав белков.

Белок - наиболее ценный и незаменимый компонент любого продукта растительного происхождения. Это связано с тем, что в нем содержатся АК, которые не могут синтезироваться в организме человека и животных (незаменимые АК). Больше всего белков обычно в зерне пшеницы; рожь, овес, просо, ячмень содержат меньше белков; наиболее низким их количеством обычно отличаются семена кукурузы и риса (соответственно 10 и 7 %). В зерне пшеницы количество белков может изменяться от 9 до 26% (12-15% у мягкой, у отдельных видов более), в зерне ржи - от 9 до 19, в овсе - от 8 до 21, в ячмене - от 7 до 25, в просе - от 8 до 19, в кукурузе - от 5 до 20, в рисе - от 5 до 11. Эта изменчивость зависит от сортовых особенностей, климатических факторов, условий выращивания и некоторых других причин.

Основная масса белков семян злаков - запасные белки. Содержание отдельных, белковых фракций в семенах подвержено значительным колебаниям, которые зависят от вида и сорта злаков и условия их выращивания.

**Альбумины**, т. е. белки, растворимые в воде, у большинства злаков составляют относительно небольшую долю общего количества белков в зерне. Концентрация альбуминов в пшенице обычно составляет 5-15% общего количества белков в зерне (0,7-2% массы зерна). В зерне кукурузы альбуминов 6-14 % общего количества белков, в ячмене - 8-15%. Повышенным содержанием альбуминов (до 35% общего содержания белков) характеризуются белки ржи.

Альбумины представляют в основном ферментативно-активные белки. Они очень хорошо сбалансированы по аминокислотному составу и отличаются высокой БПЦ. Особенно много их обнаружено в гидролитических ферментах:  $\alpha$ - и  $\beta$ -амилазы, протеолитические и другие ферменты. Водорастворимые белки сосредоточены главным образом в зародышах семян, и, очевидно, именно в зародышах находится основная масса белков-ферментов.

**Глобулины** - белки, извлекаемые растворами нейтральных солей (0,5-1 н. раствора  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{K}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{KCl}$  или  $\text{NaCl}$ ), обычно составляют значительно большую часть зерна злаков, чем альбумины. Содержание глобулинов в зерне пшеницы в среднем составляло 10-20% общего количества белков, в зерне кукурузы - от 7 до 15, в овсе и ржи - 15-25%. Эта фракция, вероятно, представляет собой в основном запасные белки, но в ней содержатся также и белки ферменты. В глобулинах не несколько ниже содержание лиз., мет.

**Проламины** - белки, растворимые в 70%-ном этиловом спирте, являются специфическими белками, которые синтезируются главным образом в семенах злаков. Проламины ячменя называются - *гордеинами*, пшеницы и ржи - *глиадинами*, кукурузы - *зеинами*, овса - *овенинами*. У пшеницы содержание составляет 20-40% (4-8 массы семян). Проламины отличаются низкой БПЦ. В них мало лиз. и трип., недостаточно также тре., мет. и вал.

Запасные белки откладываются в виде белковых гранул или белковых тел диаметром 1-15 мкм. В целом зерне белковые гранулы образуют сплошной слой запасного белка, заполняющего пространство между крахмальными зёрнами и обуславливают его стекловидную структуру. В крахмалистом эндосперме запасные белки откладываются в цистернах ГЭР, затем заполняют весь объем клетки. В алеироновых клетках они откладываются в вакуолях.

**Глютелины** - щелочерастворимые белки, в зерне пшеницы, ячменя и овса составляют 25-40%, а в рисе на их долю приходится 60-70%. Имеют хорошо сбалансированный аминокислотный состав. Но в глютелинах кукурузы мало трип. и лиз.

Наиболее ценными по АК составу являются белки зародышей. В них содержится больше НАК, а особенно лизина и триптофана. В белках целого зерна недостает лиз., трип., тре.

**БПЦ** белков семян злаков может быть выражена следующими велич.:

рис - 83-86%

овес - 70-78%

рожь - 68-75%

пшеница - 62-68%  
кукуруза - 52-58%.

Низкая биологическая ценность белков кукурузы объясняется недостатком лиз. и трип.

Одноименные белковые фракции у разных культур имеют сходный АК состав. А улучшения АК состава и БПЦ белков зерновых культур можно добиться только путем изменения соотношения фракционного состава в пользу растворимых белков. Это можно сделать с помощью генетических методов (мутагенез, генная инженерия). В 60х годах амер. учеными Мертцом и Нельсоном были открыты мутантные гены Опейк 2 и Флоури 2, резко повышающие содержание *лиз.* (в 2 раза), *трип.* (в 1,5 раза) и *вал.* (на 30%) в зерне кукурузы. Изменение АК состава произошло за счет снижения доли зеинов и увеличения глютелинов, а также альбуминов (в меньшей степени). В тот же период был получен высоколизинный (за счет увеличения глютелиновой фракции) сорт ячменя Хайпроли.

### **Содержание клейковины в зерне злаков, ее состав и свойства.**

**Клейковина** - белковый сгусток, образующийся при отмывании водой теста замешанного из муки пшеницы, ржи, ячменя, некоторых луговых дикорастущих злаков. Количество и качество клейковины определяют хлебопекарные и макаронные свойства зерна мягкой и твердой пшеницы

Содержание сырой клейковины колеблется от 15-50% (сухой 5-18%). Обычно содержание сырой клейковины в зерне составляет 35-40%, у низкобелковых 15-20%. Сырая клейковина содержит 2/3 воды и 1/3 сухих веществ.

В зародыше, оболочках и алейроновом слое клейковины нет. В периферических частях эндосперма, имеющих повышенную зольность, содержание клейковины наивысшее.

Химический состав клейковины 30% пшеничной муки, содержащей 29,6 сырой клейковины (В.Смирнов):

белок - 88 - (глиадин 50 - глютелин - 34,8)  
зола - 0,92  
жир - 2,12  
сахар - 1,2  
крахмал - 6,7        } (мех. примеси)

В белках клейковины много глут. кислоты и пролина и мало лиз. и трип.

Качество клейковины - комплекс ее физических свойств (растяжимость, упругость, эластичность, связность) определяемых на приборах или оценивается органолептически.

Выделяют три группы качества: - хорошая; 2- удовлетворительная; 3- неудовлетворительная. В последнее время группа качества определяется по показателю **ИДК** (индекс деформации клейковины):

1 группа - 45-75; 2 группа - 20-40 и 80-100; 3 группа - 0-15 и 105-120.

В зависимости от качества зерна мягкую пшеницу делят на сильную, среднюю, слабую.

К сильной относят сорта, имеющие не менее 28% сырой клейковины первой группы и не ниже 14% белка.

Средняя (или ценная) пшеница - белка не < 11% и клейковины 2-й группы не менее 25%.

Слабая пшеница - содержит < 25% клейковины и белка < 11%.

Добавление сильной пшеницы к слабой и средней улучшает качество выпекаемого хлеба. Для получения хлебо-булочных изделий используется мука с высоким содержанием клейковины, а для получения кондитерских изделий (торты, печенья и т.д.) с невысоким содержанием клейковины.

#### **Содержание и состав углеводов.**

Основной запасной углевод зерновки злаков - **крахмал**. В крахмале пшеницы, ржи, ячменя, овса, риса и обычной кукурузы содержится 20-25% амилазы и 75-80% амилопектина. Много крахмала в виде зерен содержится в ядре эндосперма. В оболочках, алеироновом слое и зародыше крахмала или нет или очень мало. При увеличении белков содержание крахмала уменьшается. Крахмал восковидной кукурузы на 100% состоит из амилопектина.

В листьях злаков фотосинтетический крахмал не откладывается, там углеводы находятся в виде полифруктозидов (8-16% сух. массы).

**Сахара**. Их содержание в зерне невысокое (2-5%), необходимы для замеса теста (развития дрожжей и молочнокислых бактерий). Локализованы в зародыше (25%) и периферических частях эндосперма. Представлены сахарозой (50%), глюкозой, фруктозой, мальтозой, рафинозой.

**Клетчатка** (2-3%). Входит в состав семенных оболочек (22%) и клет. стенок. Содержание зависит от пленчатости. У овса в зависимости от сорта и условий выращивания колеблется в количестве 7-24%, в голозерном овсе - 4,7%. Цветочные пленки семян на 50-60% состоят из клетчатки.

**Слизи** - растворимые в воде коллоидные полисахариды - в зерне злаков содержится в оболочках. Состоят в основном на (20%) из пектозанов (у ржи 90%) - полимеры ксилозы, арабинозы, галактозы, глюкозы. Много слизи в зерне ржи - 2,5-3% от сух. вещества. Слизи затрудняют набухание крахмала, замедляют гидролитические процессы, укрепляют тесто и улучшают его формообразующую способность (отношение высоты к диаметру хлеба увеличивается). Слизистое в-во овса - ЛИХЕНИН определяет свойство киселя.

#### **Содержание и состав жиров.**

Жиры и липоиды обычно содержатся в количестве от 1,5 до 8%. Общее содержание структурных липидов в зрелом зерне злаковых составляет 0,5 - 0,9%, запасных - 1,5-3, а в зерновках овса, проса и сорго - 4-6%. Выведены сорта кукурузы содержащие до 14-15% жиров в зерне (из них получают кукурузное масло). Распределение жиров в семенах неравномерное, накапливаются преимущественно в зародыше и алейроновом слое.

Содержание жиров в зерне пшеницы, %:

целое зерно - 1,92

белая мука - 1,18

отруби - 5,12  
зародыш - 8,76

Липиды содержат много незаменимых (ненасыщенных) ЖК, их окислению вызывают прогоркание муки и крупы при хранении. Почти все запасные липиды, взаимодействуя с белками и углеводами в процессе созревания теста, улучшают хлебопекарные качества зерна.

#### **Содержание и распределение витаминов.**

Злаковые являются основным источником витамина В<sub>1</sub>, а также других витаминов группы В.

**В<sub>1</sub> (тиамин)** содержится в количестве 0,5 мг/100 г. При потребности 20-30 мг/сут 100-500 г. зерна злаков удовлетворят потребность в витамине. Наибольшее количество в щитке зародыша (в 25-30 раз выше, чем в целом зерне) и прилегающих к щитку клетках эндосперма, много в зародыше и оболочках под зародышем, а также в алеyroновом слое. В мучнистой части эндосперма витамина В<sub>1</sub> в 5-6 раз меньше, чем в целом зерне (в/сорт -0,07, кормовая мука -2,56), отруби содержат больше (1,77), чем мука.

Установлена прямая зависимость между содержанием фосфора в зерне риса и количеством витамина В<sub>1</sub>.

**В<sub>2</sub>** - много (0,1-0,3), но так как содержится во многих других продуктах, такого значения не имеет. Распределение такое, как и В<sub>1</sub>.

**В<sub>6</sub>** (пиридоксин) -0,5 мг/%. Особенно богаты рисовые отруби (30-50 мг/%), в полированном - 0,01.

**РР** содержится в значительном количестве: пшеница - 6, рожь - 5, ячмень - 7, овес -9,4. Много в отрубях - 25-30 (риса - 40).

**Пантотеновая к-та** в зерне пшеницы, ржи, овса -1-1,5. В эндосперме в 2-4 раза меньше, чем в зародыше и алейроновом слое.

**Витамин Е** содержится в кол. 1 мг/%. Мука в\с - 0,07; 1 сорта -1,46; мука кормовая - 5,77; зародыш - 15,8 мг/%. Много вит. Е в масле зародышей пшеницы (0,26-0,27%), кукурузы (0,23%).

**Каротиноиды** определяют желтую и кремовую окраску макаронной муки (2-4% липидной фракции).

#### **Содержание и состав золы.**

В зерне кукурузы золы содержится мало (1-2%), в зерне яровой пшеницы - 1,3-3%. У пленчатых (овес, ячмень, рис, просо) зольность выше:

ячмень - 1,8-4,5  
овес - 2,2-5,9  
просо - до 5  
рис - до 8

Больше золы в оболочках и алейроновом слое, в зародыше клетки, в эндосперме в 4-5 раз меньше, чем в целом зерне. Зерно злаков источник Р,К,Мg. На долю фосфора (фитан) и калия приходится не менее 70-80% общего количества зольных элементов, на долю магния - 11-13%(пшеница, рожь, кукуруза).

В золе ячменя, проса и других пленчатых злаков содержание SiO<sub>2</sub> (кремнезем) достигает 20-50% и >, почти весь в цв. пленках. По этой причине

содержание калия, фосфора и кальция у них меньше, чем у других зерновых культур.

При кормлении животных следует учитывать недостаток в зерне некоторых элементов. При кормлении кукурузным зерном отмечается острый дефицит Ca, Na, Cl (добавки NaCl, CaCO<sub>3</sub>) - поваренная соль, мел.

Фосфор в зерне злаков в основном в органической форме (50% фитин) на долю минер. приходится 7-15% общего содержания.

Сера в виде АК (сульфатов меньше).

Многие микроэлементы: Mn, Cu, Zn, Bo, Al, I, Co, Ni, Mo, F, Se, Br, St.

### **Изменение химсостава зерна в процессе созревания.**

После цветения в листьях, стеблях, чешуях усиливается гидролитический распад высокомолекулярных в-в и их отток в зерно.

В первый период формирования зерна (при нормальных условиях созревания) накапливаются преимущественно белки (альбумино-глобулинового типа), амиды, АК, сахара (сахароза- до 12% - и фруктоза) и фруктозаны, а синтез крахмала идет менее интенсивно. В последующем усиливается синтез запасных белков - проламинов и глютелинов.

В период молочной спелости происходит наиболее интенсивное накопление сухой массы зерна, а в восковой снова замедляется (рис.).

В молочно-восковой спелости приток углеводов в зерна усиливается и резко повышается интенсивность синтеза крахмала. В это время в связи с тем, что интенсивность синтеза крахмала значительно превышает интенсивность синтеза белков, относительное содержание белков может понижаться по сравнению с фазой начала молочной спелости.

В последующие фазы развития зерна (восковая спелость) приток углеводов в него резко ослабевает или прекращается, а приток азота может продолжаться. Синтез клетчатки проходит равномерно (рис.).

Аналогичные данные получены и в опытах с другими культурами. Например, при созревании зерна кукурузы от начала его формирования до полной спелости содержание крахмала в зерне увеличилось с 23 до 70%, а белков уменьшилось от 18,5 до 12%, одновременно наблюдалось уменьшение небелковых азотистых соединений в зерне.

Таким образом, в щуплом, недозревшем зерне обычно больше белков и меньше крахмала, чем при полной спелости зерна. Однако такие закономерности наблюдались не во всех опытах.

Иногда процесс интенсивного синтеза крахмала может начинаться не в фазе молочной спелости, а раньше - в период формирования зерна.

При созревании зерна происходит абсолютное и относительное изменение не только содержания азотистых веществ, но и качества их. В первый период формирования зерна в нем много небелкового азота (главным образом свободных аминокислот и амидов) и синтезируются более подвижные, легко растворимые белки - альбумины и глобулины. Во время созревания резко снижается содержание небелковых форм азота, а также

водорастворимых и солерастворимых белков и интенсивно синтезируются проламины и глютелины (рис).

Образование клейковины, состоящей в основном из двух белковых фракций - проламинов и глютелинов, начинается на ранних фазах развития зерна. По данным А. Б. Вакара, клейковина в зерне обнаруживалась уже в фазе молочной спелости, когда зерно содержало 55-65% воды. Однако качество клейковины в этот период было крайне низким. В период от восковой до полной спелости происходило увеличение её содержания и укрепление, а следовательно возрастала и сила муки.

При созревании витамины синтезируемые в листьях оттекают в зерно, максимальное количество их содержится при полной спелости.

### **Этапы формирования урожая:**

1. Формирование зерна – от оплодотворения до молочной спелости происходит оплодотворение и формируются структурные части зерновки у кукурузы 20-25 дней – накапливается 30-35% сухой биомассы

2. Налив зерна – от молочной до восковой спелости активно развивается зародыш, его сухая масса возрастает в 45 раз, а эндосперма – в 3 раза у кукурузы 25-30 дней – завершается накопление сухой биомассы

3. Созревание зерна – от восковой до полной спелости отток воды и завершение формирования зерна, создается лишь 7% сухой массы зародыша и 25% эндосперма

### *Изменение качества зерна по фазам:*

После цветения в вегетативных органах усиливается гидролитический распад высокомолекулярных в-в и их отток в зерно.

В 1 период формирования зерна в нем много небелкового азота (своб. АК и амиды) и синтезируются более подвижные, легкорастворимые белки - альбумины и глобулины. Образуются сахара (сахароза (до 12%) и фруктоза) и фруктозаны, а синтез крахмала идет менее интенсивно.

В последующем усиливается синтез запасных белков - проламинов и глютелинов.

### **Фракционный состав белков зерна ячменя на различных фазах спелости (в % суммы белкового и небелкового азота)**

Фазы спелости зерна	Небелковый азот	Альбумины	Глобулины	Проламины	Глютелины
Молочная	30,3	32,5	7,7	4,0	17,8
Нач. восковой	19,6	19,6	11,5	23,3	18,8
Восковая	13,4	12,9	11,8	33,8	21,1
Полная	6,7	13,9	5,8	33,4	31,3

Образование клейковины, состоящей в основном из двух белковых фракций - проламинов и глютелинов, начинается на ранних фазах развития зерна, но качество клейковины в этот период крайне низкое.

В период от восковой до полной спелости происходит увеличение её содержания и укрепление, а следовательно, возрастала и сила муки.

В молочно-восковой спелости приток углеводов к зерну усиливается и резко повышается интенсивность синтеза крахмала. В это время в связи с тем, что интенсивность синтеза крахмала значительно превышает интенсивность синтеза белков, относительное содержание белков может понижаться по сравнению с фазой начала молочной спелости.

В последующие фазы развития зерна (восковая спелость) приток углеводов в него резко ослабевает или прекращается, а приток азота может продолжаться. Синтез клетчатки проходит равномерно

В щуплом, недозревшем зерне обычно больше белков и меньше крахмала, чем при полной спелости зерна.

Недозревшее зерно содержит больше золы, чем зрелое

Содержание углеводов в зерне ржи (в % веса сухой массы)

Углеводы	Фазы спелости			
	Начало формирования	молочная	тестообразная	восковая
Крахмал	-	34,8	50,9	60,6
Пентозаны	5,1	7,6	7,4	6,4
Редуцирующие сахара	5,2	3,5	1,0	0,7
Сахароза	5,2	2,5	2,0	1,2
Полифруктозы и др. раств-е в спирте У	25,8	14,4	1,8	1,9

При созревании зерна полифруктозиды и редуцирующие сахара расщепляются до моносахаридов и из последних интенсивно синтезируется крахмал.

К восковой и полной зрелости количество растворимых углеводов в зерне резко понижается и они почти полностью превращаются в крахмал.

По количеству сахаров можно судить о степени зрелости зерна.

В период молочной спелости происходит наиболее интенсивное накопление сухой массы зерна, а в восковой снова замедляется.

При созревании зерна кукурузы от начала его формирования до полной спелости содержание крахмала в зерне увеличилось с 23 до 70%, а белков уменьшилось от 18,5 до 12%, одновременно наблюдалось уменьшение небелковых азотистых соединений в зерне.

Витамины синтезируются в вегетативных органах, главным образом в листьях растений, а при их старении перемещаются в зерно.

Количество многих витаминов и, в частности, витаминов В1 и В2 в период полной зрелости зерна обычно в ½-2 раза больше, чем на ранних стадиях формирования зерна, а содержание каротина (провитамина А) резко уменьшается. Это объясняется тем, что во время созревания зерна каротин интенсивно распадается.

## 7. Влияние внешних условий на урожайность и качество зерна

Качество зерна зависит от экологических факторов, сорта и агротехники возделывания

Повышению содержания белка способствуют условия жаркого, умеренно сухого вегетационного периода (континентальность климата)

При орошении содержание белка снижается, а содержание крахмала повышается.

При орошении снижается содержание глиадина, но повышается количество глобулинов и незначительно глютеинов, увеличивается количество триптофана (в составе глобулинов)

В зерне злаков наблюдается обратная зависимость между количеством белков и крахмала: при повышении содержания белков количество крахмала в зерне понижается, и наоборот

Качество зерна отрицательно коррелирует с уровнем урожайности

Применение ЭМП повышает ур-ть и качество зерна

Эффективность удобрений зависит от влажности почвы, при более высокой влажности наибольший эффект оказывают азотные удобрения

Дробное внесение азотных удобрений повышает урожайность и качество зерна

Поздняя подкормка азотом в начале налива зерна увеличивает содержание белка до 3% и клейковины до 10 %, при одновременном увеличении урожайности.

Улучшение азотного питания у растений вызывает наступление точки ценотического взаимодействия (ЦВ) при более низких величинах накопленной биомассы, что связано с большей величиной ИЛП.

При повышении концентрации  $\text{CO}_2$  эффективность использования света единицей ассимиляционной поверхности листа повышается только при условии достаточного уровня азота в почве

На низком уровне азотного питания увеличение концентрации  $\text{CO}_2$  приводит к снижению числа побегов растений пшеницы на единице площади, снижению в отличие от ячменя массы зерна

Сорняки конкурируют с культурными растениями за основные ресурсы - воду, питательные вещества и свет. Потери урожая от засоренности могут составлять 10-50 %.

Вредители также могут значительно уменьшить продуктивность посевов и качество зерна, вызывая потери до 20-30 %.

Патогены вызывают снижение продуктивности и качества за счет нарушения метаболических процессов, фотосинтетической деятельности и др. В зависимости от степени поражения потери урожая могут колебаться от 10 до 50 %.

**Содержание углекислого газа, уровень питания.** У сортов, устойчивых к недостатку света, увеличение концентрации  $\text{CO}_2$  положительно сказывается на росте главного побега, и, по-видимому, из-за этого рост боковых побегов недостаточно обеспечен метаболитами. У зерновых культур

(ячмень, пшеница) существует четкий компенсаторный механизм роста растительных особей в ценозе, который зависит от концентрации  $\text{CO}_2$ , освещенности и конкурентоспособности сорта.

При увеличении уровня  $\text{CO}_2$  точка ценотического взаимодействия (ЦВ) – момента начала активной конкуренции за свет – наступает при накоплении меньшей биомассы и в более ранней фазе развития, чем при нормальной концентрации  $\text{CO}_2$ . Начало ЦВ в нормальной по содержанию  $\text{CO}_2$  атмосфере у яровой пшеницы сорта Родина наступает при накоплении биомассы  $830 \text{ г/м}^2$ , тогда как в атмосфере с высокой концентрацией  $\text{CO}_2$  – при биомассе  $665 \text{ г/м}^2$ . Кроме того, повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  способствует удлинению периода жизни некоторых листьев главного побега.

Минеральное питание растений является столь же эффективным управляющим механизмом конкурентных отношений, как освещенность и концентрация диоксида углерода.

Улучшение азотного питания у растений пшеницы вызывает наступление точки ЦВ при более низких величинах накопленной биомассы, что естественно, поскольку это связано с большей величиной ассимиляционной поверхности листьев. Увеличение уровня  $\text{CO}_2$  на фоне высокой дозы азота в почве приводит к более позднему началу ценотического взаимодействия (табл.). Это свидетельствует о том, что при высокой атмосферной концентрации  $\text{CO}_2$  эффективность использования света единицей ассимиляционной поверхности листа повышается только при условии достаточного уровня азота в почве.

Таблица. Характеристики точки ценотического взаимодействия в микроценозе пшеницы

Уровень азотного питания, мг/100 г почвы	Уровень $\text{CO}_2$ , %	День Наступления ЦВ	Биомасса в точке ЦВ, $\text{г/м}^2$	ИЛП в точке ЦВ
N100	0,035	34-й	730	8,2
(контроль)	0,070	34-й	540	8,5
N600	0,035	34-й	620	10,6

На низком уровне азотного питания увеличение концентрации  $\text{CO}_2$  приводит к снижению числа побегов растений пшеницы на единице площади, снижению массы зерна с главных колосьев. Повышение уровня азотного питания благодаря улучшению продуктивного побегообразования – необходимое условие увеличения урожая зерна при повышении уровня  $\text{CO}_2$  в воздухе, поскольку для эффективного использования  $\text{CO}_2$  необходимо достаточное количество азота в почве. При этом наблюдается повышение не только общей, но и зерновой продуктивности.

Повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  активизирует рост начиная со второй недели вегетации. Возрастающая конкуренция между растениями за свет и питательные вещества – основной рострегулирующий фактор в ценозе в период всей вегетации. К III этапу органогенеза (кущение) при содержании  $\text{CO}_2$  0,07 % из-за повышенной ростовой активности проявляется недостаточность азотного питания. Высокая активность основного фермента

азотного метаболизма — нитратредуктазы в листьях сохраняется при высоком уровне  $\text{CO}_2$  и азотного питания, при низком уровне азота в почве активность нитратредуктазы существенно снижается.

Вместе с тем повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  в воздухе не вызывает изменения содержания азота в растении. Достаточный объем почвы для оптимального развития корневой системы – необходимое условие того, чтобы увеличение концентрации  $\text{CO}_2$  не вызвало снижения концентрации азота в тканях растений. С увеличением продуктивности растет и потребность растений в питательных веществах. При повышении  $\text{CO}_2$  увеличивается масса не только зерна, но и вегетативных органов. Уровень обеспеченности растений азотом определяется сухой массой их и концентрацией азота в органах.

При увеличении уровня  $\text{CO}_2$  при созревании пшеницы и ячменя снижается реутилизация питательных веществ из листьев. Содержание белка в зерне пшеницы при повышении концентрации  $\text{CO}_2$  в воздухе снижается. Накопление фосфора растениями увеличивается с ростом  $\text{CO}_2$

Активизация роста и развития корневой системы благодаря активной фотосинтетической деятельности растений при содержании  $\text{CO}_2$  в воздухе 0,07 % приводит к усилению поглощения питательных веществ (N, P, K). Следовательно, вынос питательных элементов из почвы при обогащении атмосферы  $\text{CO}_2$  значительно увеличивается. Важно, что это происходит без нарушения соотношения макроэлементов.

В условиях водного дефицита транспорт ассимилятов в листе при обычной концентрации  $\text{CO}_2$  нарушается раньше, чем при повышенной (0,07 %). Быстрее наступает повреждение растений от засухи. В атмосфере, обогащенной  $\text{CO}_2$ , избежать падения водного потенциала листа в условиях нарастающей засухи растению легче, поскольку увеличивается размер корневой системы. Это позволяет растению добывать воду из нижележащих слоев почвы. Кроме того, меньшая величина устьичной щели ограничивает потери воды.

В условиях оптимального полива в первой половине вегетации (до 36 дней) суммарное испарение влаги с поверхности микроценоза в атмосфере, содержащей 0,07 %  $\text{CO}_2$ , ниже на 40 %, чем в контроле, а интенсивность транспирации единицы листовой поверхности – на 60 %. В дальнейшем интенсивный рост листьев на боковых побегах и увеличение площади листьев в опытном варианте приводят к резкому повышению (на 25 %) испарения в целом с поверхности посева, что объясняется замедленным старением листьев.

## **Температура**

*Озимая пшеница* требует более высоких температур для начала вегетации; с этим связаны более позднее начало роста и смыкание рядов. Этим объясняется и более высокая опасность засорения. Прохладная погода в мае и июне вызывает хлороз листьев, и при достаточной влажности поражается болезнями

*Озимая рожь* начинает ассимиляцию  $\text{CO}_2$  при температуре 2-3°C; весной она раньше других культур начинает развиваться. Для нее наиболее пригодны места с прохладным климатом.

*Тритикале* -промежуточное положение между пшеницей и рожью.

*Озимый ячмень* слабоморозоустойчив, отличается ранним началом вегетации при постепенно повышающихся температурах. Быстрое потепление весной вызывает быстрый выход в трубку и не позволяет достичь необходимой для высоких урожаев густоты стеблестоя.

*Яровой ячмень* предпочитает ранний посев. Он лучше развивается при более прохладной погоде с медленно повышающимися температурами. Быстрое повышение температур весной не позволяет достичь высоких урожаев.

*Овес* – растение прохладного климата. Требования к теплу после всходов у него невысокие.

*Кукуруза* – теплолюбивая культура. Семена ее начинают прорасти при температуре почвы 10-12 °С. От посева до появления всходов проходит 18-20 дней. При температуре 20-25 °С всходы появляются через 5 дней после посева, т. е. в 3 раза быстрее. Отрицательное влияние пониженной температуры почвы усугубляется еще и тем, что зерновые могут поражаться плесневыми грибами. При этом значительная часть семян гибнет, полевая всхожесть снижается и посевы изреживаются. Чтобы уменьшить ущерб, наносимый вредной почвенной микрофлорой, проводят предпосевное протравливание семян.

Сорта кукурузы, различающиеся по степени холодостойкости, неодинаково реагируют на пониженную температуру уже в период набухания и прорастания семян. В семенах нехолодостойких сортов при пониженной температуре существенно замедлены процессы преобразования запасных веществ в формы, усвояемые зародышем, что затрудняет его переход в активное состояние. Указанные различия в реакции семян на пониженную температуру можно использовать для ранней диагностики сортов и гибридов на холодостойкость.

Прирост вегетативной массы кукурузы начинается при температуре выше 10-12 °С, осенью процессы накопления сухой массы заканчиваются при температуре ниже 12 °С.

Заморозки весной для кукурузы не губительны, если не повреждается точка роста. Осенние же заморозки ниже -4 °С вызывают отмирание растений и снижение питательной ценности корма.

В отличие от других злаковых у кукурузы как теплолюбивой культуры наиболее четко проявляется последствие пониженных и отрицательных температур. Оно обнаруживается в двух основных формах: во временной задержке перелома кривой скорости роста при повышении температуры в утренние часы и в нарушении температурного коэффициента (Q10). При этом наблюдается смещение фаз восходящего участка кривых роста и температуры по отношению друг к другу.

Продолжительность и степень последствия низкой положительной и отрицательной температуры определяются не только ее уровнем, но и продолжительностью действия, суточным и утренним температурными градиентами, температурой в момент изменения скорости роста, продолжительностью и интенсивностью солнечного сияния, а также исходной скоростью роста растений, зависящей от этапа органогенеза и условий произрастания. Так, при постоянных суточных (13,5 °С) и утренних (2,5-2,7 °С) температурах и одинаковой продолжительности солнечного сияния (5,4-5,5 ч) сильное угнетение роста кукурузы последствием ночной температуры 2,4 °С продолжалось 4 ч, а при ночной температуре 10 °С оно сократилась до 1 ч. Еще более четко выражена зависимость величины последствия низких температур от скорости их изменения, особенно в утренние часы.

Холодостойкость кукурузы - явление динамичное, изменяющееся в процессе индивидуального развития. На первых этапах жизни растений их холодостойкость выше. В этот период адаптация к неблагоприятной температуре выражается в более длительном использовании пластических веществ зерна, медленном приросте надземной массы и довольно интенсивном росте корней. На более поздних этапах жизни, когда по мере потепления усиливается рост растений и полностью используются накапливающиеся пластические вещества, холодостойкость резко снижается. Незначительное повышение холодостойкости происходит в период формирования и созревания початков.

Важным критерием оценки пригодности района выращивания кукурузы является сумма эффективных температур за май–сентябрь: чем более ранний гибрид, тем ниже требуемая сумма тепла. Высокую потребность кукурузы в тепле следует учитывать при выборе сроков посева и уборки.

При высокой температуре в растениях нарушается согласованность процессов обмена веществ, накапливаются растворимые азотистые соединения и другие ядовитые промежуточные продукты обмена. К повышенной температуре очень чувствителен фотосинтез, замедление которого обычно начинается уже при 35-40 °С. При повышенных температурах уменьшается активность фитогормонов, в частности гиббереллинов, что является одной из причин торможения ростовых процессов (Якушкина).

Гибель растений при высокой температуре происходит из-за глубокого нарушения обмена веществ и их последующего отравления. Растения кукурузы требовательны к высокой влажности воздуха, при которой происходят достаточно быстрый отток продуктов распада из листьев и их метаболизация в корнях. Это ослабляет вредное действие высокой температуры.

## **Водный дефицит**

ВД более 10 % снижает ИФ и транспорт ассимилятов НО, при повышении сод-я  $\text{CO}_2$  в атмосфере действие ВД растению менее вредоносно, т.к. увеличивается размер корневой системы и уменьшаются размеры устьичной щели.

*Пшеница* относительно требовательна к влаге. Вследствие позднего роста и развития она не в состоянии в полной мере использовать зимние запасы влаги. Озимая пшеница лучше других культур переносит осенний посев во влажную почву и весеннее переувлажнение. Из-за относительно слабо развитой корневой системы и чувствительности к кратковременным периодам засухи она предпочитает почвы, способные накапливать и задерживать влагу.

*Рожь* менее требовательна к влаге. Благодаря сильно развитой корневой системе и раннему максимуму потребности в воде она хорошо использует запасы зимней влаги в почве. Обильные зимние осадки ей не требуются. Сухая осенняя погода благоприятна, особенно во время посева, так как рожь чувствительна к посеву во влажную почву. Достаточные осадки при низких температурах в период выхода в трубку необходимы для равномерного и полного стеблевания, что очень хорошо для получения высоких урожаев. Во время цветения для ржи лучше всего подходит погода без осадков. После цветения рожь не столь требовательна к уровню влаги, но на легких почвах даже несильная засуха приводит к недостаточному наливу зерен.

Потребность *тритикале* во влаге выше, чем потребность во влаге ржи. Коэффициент транспирации также выше, чем у ржи. Для продолжительной фазы налива зерен и хорошего созревания лучше всего равномерное распределение осадков при низких температурах и сухая теплая погода в фазе созревания.

Обильные осадки после колошения могут вызвать полегание. Дождливая погода между колошением и цветением способствует поражению колосовым септориозом (*Staganospora nodorum*). Как и рожь, тритикале прорастает при дождливой погоде в фазе созревания. Слишком сухую и теплую погоду в фазе образования и налива зерен тритикале переносит лучше, чем пшеница, но хуже, чем рожь.

*Озимый ячмень* благодаря раннему выходу в трубку хорошо использует зимние осадки. Поэтому он дает и на более легких почвах, и в засушливые годы относительно высокие урожаи. Но обильные зимние осадки и связанное с этим позднее созревание почвы весной так же отрицательно влияют на его развитие, как и высокий уровень влаги весной. Поскольку фаза от колошения до спелости имеет важное значение для формирования урожая, достаточное снабжение водой при умеренных температурах удлиняет у здоровых посевов фазу налива. Она необходима для получения высоких урожаев.

В ранней фазе развития для *ярового ячменя* предпочтительна сухая погода при умеренных температурах. Такие условия заставляют молодые растения внедряться со своей слабо развитой корневой системой в более глубокие почвенные слои. Таким образом достигается более высокая устойчивость к засухе и предотвращается преждевременная спелость. Во

время выхода в трубку, колошения, цветения и начала образования зерен яровой ячмень наиболее требователен к влаге, но обильные осадки при высоких температурах на богатых питательными веществами почвах вызывают чрезмерное кущение и полегание.

*Овес* очень требователен к влаге. Высокая относительная влажность и частые осадки – предпосылки для получения высоких урожаев. Урожайность овса растет почти параллельно количеству летних осадков. На недостаток воды в фазе стеблевания он реагирует более чутко, чем другие зерновые. Такой недостаток воды вызывает снижение густоты стояния, стебли остаются короткими и количество зерен в метелках резко уменьшается. Дожди во время цветения благоприятно влияют на образование и налив зерен. Овес меньше других зерновых требователен к свету, хорошо переносит частую облачность и туманы, т.е. приспособлен к атлантическому климату.

### **Минеральное питание**

ЭМП, особенно АЗОТ, способствует росту листьев – в 2 раза интенсивнее. Улучшение азотного питания у растений пшеницы вызывает наступление точки ЦВ при более низких величинах накопленной биомассы, что связано с большей поверхностью листьев.

НО при достаточном азотном питании с одновременным увеличением уровня  $CO_2$  эффективность использования света ассимиляционной поверхностью листа повышается, что приводит к более позднему началу ценотического взаимодействия

Из-за увеличения площади листьев возникает конкуренция за свет, затененные нижние листья активно используют повышенное количество ассимилятов, синтезируемое растениями пшеницы благодаря высокому уровню  $CO_2$  в воздухе

Высокий уровень азотного питания снижает потребность в освещенности, сохраняя больше растений на единице площади до урожая.

### **Урожай и качество зерна пшеницы**

При выращивании пшеницы первостепенное значение уделяют созданию необходимых условий для накопления запасных белков, содержание и состав которых в первую очередь определяет качество зерна.

В зерновке пшеницы содержание белков может колебаться в широком диапазоне (9-18 %), а при создании оптимальных условий может достигать 25 %. У мягкой и твердой пшеницы запасные белки образуют клейковину, количество и качество которой тесно коррелирует с хлебопекарными и макаронными свойствами зерна.

Химический состав зерна пшеницы зависит от климата, плодородия почвы, агротехники, а также от сортовых особенностей культуры.

Зерно пшеницы, выращенное в разных регионах, сильно различается по содержанию белка, что объясняется местными климатическими особенностями. Сопоставление гидротермического фактора (отношение

осадков к температуре) с ходом накопления белка в зерне пшеницы показывает, что в районах, где отношение осадков к температуре во время развития растений смещается в сторону осадков, содержание белка в зерне низкое.

Из трех основных факторов климата (влаги, тепла, света), определяющих содержание белка в зерне пшеницы, ведущей является степень обеспеченности растений водой.

Орошение вызывает в зерне пшеницы такие же изменения содержания белка, как и увеличение количества осадков:

- ✓ при орошении снижается содержание глиадина, но повышается количество солерастворимых белков и незначительно глютелинов
- ✓ увеличивается количество триптофана (в составе глобулинов)
- ✓ при орошении содержание белка снижается, содержание крахмала повышается.

Избежать снижения белковости зерна при орошении и даже повысить содержание белка по сравнению с уровнем его у неорошаемых растений можно путем внесения азотных и других удобрений.

Наибольшего эффекта в повышении урожая зерна и содержания в нем белка достигают при детальном внесении удобрений, когда предпосевное внесение сочетается с подкормками в период вегетации. В этом случае обеспечивается бесперебойное снабжение растений азотом в течение всей вегетации.

- ✓ Детальное внесение азотных удобрений
- ✓ Поздняя подкормка азотом в начале налива зерна увеличивает содержание белка до 3% и клейковины до 10 %. При одновременном увеличении урожайности.

## **8. Основные проблемы устойчивости зерновых**

### ***«Истекание» зерна (энзимо-микозное истощение семян - ЭМИС)***

Развитие энзимо-микозного истощения семян пшеницы начинается под влиянием неблагоприятных погодных условий (обильные атмосферные осадки, сильные росы, туман и неблагоприятная температура) в период цветения, налива и созревания зерна, а также уборки урожая. ЭМИС может вызвать потери урожая зерна 50 % и более

«Истекание» зерна главным образом зависит от смачивания колосьев. При этом происходит непосредственное вымывание из эндосперма растворимых углеводов. Так, под воздействием повышенной влажности и температуры (20-30°C) происходят значительные потери крахмала, составляющие в фазе молочной спелости 5-25 %. Имеются сорта, устойчивые к «истеканию».

В результате «истекания» качество зерна ухудшается: снижается содержание крахмала, белка, натурности зерна и его стекловидность, ухудшаются мукомольные и хлебопекарные качества.

Потери питательных веществ при «истекании» зерна – обратимый процесс, и с прекращением воздействия повышенной влажности на растения пшеницы, уменьшением оводненности семян происходит инактивация гидролитических ферментов; синтез запасных веществ в генеративных органах и зерновке восстанавливается. Однако если растения в фазе цветения, молочной, восковой и полной спелости вновь попадают в условия повышенной влажности, то сильная оводненность семян, накопление первичных продуктов синтеза, высокомолекулярных соединений ведут к повышению осмотического давления внутри зерновок. Целостность клеточных стенок нарушается, и образуются макро- и микротравмы (микротрещины в клеточных стенках и разрывы в семенных оболочках).

Отмеченные процессы характеризуют первую *неинфекционную*, или *энзимную, стадию энзимо-микозного истощения семян пшеницы*.

При нарушении целостности оболочек тканей лодикул, генеративных органов и семян происходит изливание сахара и других веществ (продуктов гидролиза крахмала и белков) на поверхность этих органов, при этом смачиваются также чешуи и стержни колоса. Создается идеальная питательная среда для грибов и бактерий. Возникает вторая — *инфекционная, или микозная, стадия истощения семян пшеницы*. Прорастая, грибы и бактерии продуцируют ферменты, усиливающие гидролиз и окислительный распад запасных веществ зерна. При каждом новом увлажнении колосьев и зерна образуются новые «порции» водорастворимых продуктов гидролиза белков, углеводов, что является свежей питательной средой для грибов, активизирует их метаболизм и способствует дополнительному разрушению зерна. В этих условиях некоторые сапрофитные грибы проявляют паразитические свойства.

Таким образом, «истекание» семян начинается как неинфекционный патологический процесс под воздействием абиотических факторов (повышенные атмосферные осадки и благоприятные температуры), который затем усугубляется факторами биотического (инфекционного) характера.

### ***Прорастание зерна в колосе***

В годы, когда количество осадков за период вегетации в 2–3 раза превышает средние многолетние нормы, проявляется *третья стадия энзимо-микозного истощения* – прорастание зерна в колосьях на корню и в валках. Это приводит к резкому ухудшению мукомольных и хлебопекарных качеств знаменитых саратовских твердых пшениц.

Следует отметить, что при углеводно-белковом истощении зерна (энзимной стадии ЭМИС) происходит реактивация гидролитических ферментов, в первую очередь  $\alpha$ -амилаз и протеаз. Повышение активности гидролаз связано со степенью оводненности зерновки. Свойство зерна удерживать влагу является сортовой особенностью, которая зависит от проницаемости семенной оболочки, способности белков и крахмала связывать воду. Поэтому в условиях повышенной влажности реактивация гидролитических ферментов у сортов будет происходить с разной скоростью. При длительном воздействии на растения пшеницы (двое суток и более)

повышенной влажности воздуха в сочетании с относительно высокой температурой (20-30 °С) происходит синтез амилаз, способствующих прорастанию под действием гиббереллина. Увеличение содержания воды в зерне ржи и пшеницы в процессе созревания, обусловленное избыточным увлажнением (дожди, туманы), приводит к увеличению гиббереллина (GA3), индуцирующего накопление  $\alpha$ -амилазы, и зерно прорастает в колосе на корню, в валках скошенного хлеба или во влажном ворохе. Эта особая форма энзимного истощения наблюдается в фазах восковой и полной спелости растений пшеницы, ржи и тритикале. При этом амилазы гидролизуют крахмальные гранулы и крахмальный клейстер, инициируя расщепление крахмальных гранул и постепенное изменение их формы.

Проросшее зерно имеет более крупный зародыш коричневой окраски с зародышевым корешком и характеризуется интенсивным дыханием.

Прорастание зерна отрицательно влияет на его лабораторную и полевую всхожесть, а также на пораженность колосьев и зерна болезнями, которые развиваются на богатой сахарами и другими питательными водорастворимыми веществами поверхности зерна. В таких условиях численность фитопатогенов возрастает в геометрической прогрессии.

У проросшего зерна изменяется весь белковый комплекс, что приводит к снижению стекловидности, содержания и ухудшению качества клейковины. Эти показатели влияют на физические свойства теста. При замесе теста снижаются водопоглотительная способность муки, скорость образования, устойчивость, стабильность и эластичность теста. Наряду с клейковиной зерна важное значение для хлебопечения имеет качество крахмала. Мука с разведенными крахмальными гранулами не дает хорошего хлеба.

Прорастанию подвержены как белозерные, так и краснозерные сорта пшеницы.

В общем комплексе методов и средств защиты урожая от энзимомикозного истощения семян наряду с устойчивостью сорта установлена эффективность ретардантов. Ретарданты также повышают устойчивость агрофитоценозов к полеганию.

### ***Полегание злаков***

Различают два типа полегания.

Первый тип — *прикорневое полегание*; может происходить в начале стеблевания при избытке в почве азота или слишком высокой норме высева семян. Оно зависит от особенностей строения не только стебля, но и влагалища третьего листа. Особенно опасно полегание во время роста первого и второго междоузлий, когда ткани еще молоды и легко изгибаются.

Второй тип — *стеблевое полегание*; оно связано с недостаточным развитием механических тканей третьего — пятого и особенно самого верхнего междоузлий. Сопротивление стебля изгибу и излому у разных сортов неодинаково. В зависимости от сорта оно колеблется от 269 до 668 г.

Полегание пшеницы наблюдается в разные фазы развития растений, чаще всего в конце фазы молочной спелости, когда колос имеет наибольшую массу. В этот период при неблагоприятных условиях (сильный дождь и

ветер, высокая влажность почвы) полегание пшеницы обычно происходит в изгибе второго междоузлия.

При изучении полегания пшеницы сравнительно детально исследованы анатомия и физиологические особенности роста междоузлий. Между прочностью нижних междоузлий, внутренней структурой стебля, его анатомическим строением имеется прямая зависимость. Так, склонные к полеганию сорта характеризуются стеблем с нешироким кольцом механической ткани и небольшим числом сосудисто-волокнистых пучков. Слабо полегающие и устойчивые к полеганию сорта обладают широким механическим кольцом и большим количеством сосудисто-волокнистых пучков.

Существует также связь между строением подземных междоузлий, мощностью узловых корней и степенью устойчивости сорта к полеганию. Известно, что у неполегающих и слабополегающих сортов корни толстые, упругие, часто радиально расходятся от узла кущения. Склонные к полеганию сорта характеризуются мочковатой, идущей вертикально вниз корневой системой.

Большой диаметр корня и центрального цилиндра чаще свойствен неполегающим сортам, и наоборот, полегающие сорта характеризуются меньшим диаметром центрального цилиндра.

В пределах одного и того же сорта на длину междоузлий, толщину стебля и устойчивость его к полеганию большое влияние оказывают температура, интенсивность и спектральный состав света, влажность воздуха и почвы. Наиболее интенсивно междоузлия стебля растут при температуре 24-25 °С.

Средняя температура (12-16°С) способствует нормальному росту устойчивого к полеганию стебля в длину и толщину. Температура почвы на 8-10 °С ниже температуры воздуха также благоприятствует лучшему развитию корневой системы и подземных междоузлий стебля.

Высокая освещенность растений, особенно с преобладанием в световом потоке сине-фиолетовых лучей, способствует формированию короткой прочной соломины, и наоборот, при недостаточной интенсивности света и резко выраженной красно-оранжевой части спектра растения вытягиваются и полегают.

На устойчивость растений к полеганию положительно влияет дробное внесение азотных на фоне повышенных доз фосфорно-калийных удобрений. Избыток азота снижает устойчивость пшеницы к полеганию. Навоз, усиливая рост стебля, благодаря содержанию азота и физиологически активных веществ при внесении очень больших доз во влажные годы способствует полеганию хлебов. Выявлено, что ретардант тормозит рост осевых органов в длину. У пшеницы это проявляется в сокращении роста стебля и особенно тех междоузлий, рост которых в длину приводит к полеганию. Применение ретардантов вызывает утолщение кольца механической ткани и паренхимы стебля, что повышает его механическую прочность. Растения воспринимают

ретардант через листья и корни. Корни под его влиянием немного сокращаются, поэтому сухая масса их не повышается.

Для сокращения высоты стебля наиболее эффективно внесение ретардантов на четвертом и пятом этапах органогенеза (выход в трубку – начало стеблевания). При этом длина второго и третьего междоузлий сокращается.

Потери урожая пшеницы от полегания, а также сложность уборки таких колосьев побудили селекционеров обратить особое внимание на выведение неполегающих короткостебельных сортов.

Высокая устойчивость к полеганию характерна для полукарликовых сортов с двумя генами карликовости. Они отличаются также хорошими анатомическими и механическими показателями соломины. Еще большей абсолютной устойчивостью обладают карликовые пшеницы, несущие три рецессивных, или доминантных, гена карликовости. Эти сорта не полегают даже при очень высоких дозах азота.

Таким образом, у короткостебельных сортов пшеницы значительно выше урожайность за счет высокой устойчивости к полеганию (прочности стебля) и способности использовать высокие дозы азота и органических удобрений.

## **Тема 5. ФИЗИОЛОГИЯ ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР**

1. Основные виды зернобобовых культур, их значение и объемы производства
2. Фенофазы и этапы органогенеза.
3. Морфо-биологические особенности зернобобовых.
4. Физиологические особенности.
5. Физиолого-биохимические основы формирования качества урожая.

### **1. Основные виды зернобобовых культур, их значение и объемы производства**

Все зерновые бобовые культуры принадлежат к семейству Бобовые (*Fabaceae*) и имеют много общего в биологии растений, приемах возделывания и качестве получаемой продукции. К зернобобовым культурам относятся: горох (посевной и полевой, или пелюшка), кормовые бобы, вика посевная, фасоль обыкновенная, люпин (белый, желтый, многолетний, узколиственный), соя, чечевица, чина, нут.

Зерновые бобовые культуры возделывают для получения семян с высоким содержанием белка. Эти культуры делят по хозяйственному значению на: пищевые, кормовые, технические и универсальные. Фасоль и чечевица отличаются высокими вкусовыми и кулинарными качествами, их используют только в питании людей. Чину, нут, кормовые бобы, люпин белый и желтый применяют главным образом в комбикормовой

промышленности, хотя в некоторых странах семена нута и люпина белого употребляют в пищу. Соя используется как техническая, пищевая и кормовая культура, не теряя значения масличного сырья. По универсальности использования соя не имеет себе равных среди полевых растений.

В решении проблемы растительного белка весьма важная, если не решающая, роль принадлежит бобовым культурам. В семенах многих культур содержание белка составляет 25 – 30 %, а у сои и люпина – до 35 – 45 %. Зерновые бобовые не только сами обладают высокой кормовой ценностью, но и улучшают использование животными кормов других низкobelковых культур. В семенах многих бобовых содержится большое количество жира: у сои – 16 – 27 %, у нута – около 55, что повышает кормовую ценность этих культур.

Ценность семян бобовых культур состоит не только в высоком содержании белка, но и в его полноценности. Содержание основных незаменимых аминокислот в нем в 1,5 – 3,0 раза больше, чем в белке злаков. Преимущества зерновых бобовых перед культурами семейства Мятликовые заключаются также в том, что бобовые производят на единице площади больше белка, качество и усвояемость его выше. Они дают самый дешевый белок, включая в биологический круговорот азот воздуха, недоступный для других растений. Фиксация азота воздуха происходит в процессе симбиоза бобовых с клубеньковыми бактериями рода *Rhizobium* за счет световой энергии, аккумулированной растением.

Промышленно-сырьевое значение бобовых состоит в том, что их семена используют для приготовления круп, муки, консервов и кондитерских изделий. Масло из семян сои имеет пищевое и техническое значение, фермент уреазу, как и белок фасоли, применяют в медицине. Семена некоторых зерновых бобовых (сои, чины) служат сырьем для получения казеина, пластмасс.

Весь симбиотически фиксированный азот воздуха отчуждается с урожаем зерновых бобовых, но с их органическими остатками в поле остается больше азота, чем с органическими остатками других культур. Поэтому в качестве предшественника они обеспечивают больший урожай последующей культуры, чем другие предшественники.

При благоприятных условиях симбиоза (рН 6 – 7, достаточной обеспеченности фосфором, калием, магнием, бором, молибденом, наличии специфических штаммов клубеньковых бактерий, оптимальной влажности почвы) горох посевной может усвоить за вегетацию до 150 кг/га, бобы кормовые и соя – до 250, люпин белый – до 300 кг/га азота воздуха, при этом урожайность составляет 3,0 – 4,0 т семян с 1 га и более (без затрат азотных удобрений). На практике чаще всего параметры среды бывают неблагоприятны, активность симбиоза ослаблена, фиксируется всего 20 – 60 кг азота воздуха на 1 га, урожайность низкая (1,2 – 1,5 т/га).

В мировом земледелии зерновые бобовые занимают около 13 – 14 % посева зерновых хлебов. По посевным площадям горох и соя занимают

первое место, затем – люпин. Фасоль, чечевицу, чину, нут и кормовые бобы возделывают на небольших площадях.



Рис. 1. Горох

**Горох** (рис. 1). Горох является основной зерновой бобовой культурой, занимающей 80 % площадей всех зернобобовых культур, используют на пищевые и кормовые цели. Горох – одна из наиболее древних культур. Археологические раскопки показали, что его использовали 20 тыс. лет назад наряду с пшеницей, ячменем и просом.

Семена содержат 20 – 26 % белка, имеют хорошие вкусовые качества, содержат 30 % сахара, витамины А, С, группы В. Горох – один из главных источников растительного белка для производства комбикормов. Овощные сорта гороха используют в консервной промышленности (зеленый горошек).

Горох возделывают также в занятом пару на зеленую массу – как в чистом виде, так и в смеси с овсом, ячменем и другими культурами. По качеству силос из горохово-мятликовых смесей превосходит кукурузный, так как в нем содержится больше белка и каротина. Горох на зерно используют в качестве предшественника озимых культур. Благодаря большой пластичности и наличию экологически адаптированных сортов горох выращивают в различных почвенно-климатических зонах.

Наибольшие площади посевов гороха заняты в Китае (3,5 млн га) и СНГ (~ 4,7 млн га). В Беларуси горох возделывают на площади около 25 тыс. га, средняя урожайность — порядка 19,5 ц/га.

**Люпин** (рис. 2). Наибольшей азотофиксирующей способностью из всех зернобобовых культур обладает люпин. Люпин относится к растениям, известным с глубокой древности. Первые сведения о нем относятся ко 2 в. до н.э. У древних греков и римлян люпин уже использовался на зеленое удобрение. Семена белого люпина египтяне использовали в пищу.

Высокопродуктивные сорта и разработанные способы повышения активности люпино-ризобияльного симбиоза позволяют накапливать на 1 га посевов до 200 кг биологического азота. Являясь высокоэффективным азотфиксатором и будучи индифферентным к почвенному плодородию, люпин выступает в роли основной культуры в энергосберегающей системе земледелия, так как не только сохраняет и повышает плодородие почвы, но и способен давать дешевый высококачественный белок без внесения азотных удобрений даже на низкоплодородных с повышенной кислотностью почвах.



Рис. 2. Люпин

Люпин является хорошей средообразующей культурой, повышающей плодородие почвы и улучшающей ее физическое (повышает влагоемкость и содержание водопрочных агрегатов, уменьшает уплотненность и пахотного, и подпахотного горизонтов за счет биодренажа корневой системой, что формирует благоприятный водный и питательный режимы), химическое и фитосанитарное состояние. Использование зеленой массы люпина на удобрение широко применяется в земледелии, при этом почва обогащается органическим веществом, симбиотическим азотом, усвояемым фосфором и обменным калием. В Беларуси люпин – наиболее значимая для сидерации культура.

С высокой эффективностью используется люпин в занятых парах, поукосных и пожнивных посевах. Биомасса люпина повышает биологическую активность почвы, в результате чего возрастает разнообразие почвенной микробиоты, повышается антифитопатогенный потенциал почвы, уменьшается численность грибной антагонистической микрофлоры, снижается поражение зерновых культур корневыми гнилями, в том числе и снежной плесенью озимых культур. Возделывание люпина способствует самоочищению и детоксикации природных экосистем. Максимально используя в севооборотах люпин, можно в ближайшие годы приостановить деградацию почвенного плодородия, решить проблему кормового растительного белка, улучшить качество и снизить себестоимость животноводческой продукции, повысить рентабельность сельскохозяйственного производства.

Все возделываемые виды люпина высокобелковые (32 – 46 % белка). Белок люпина отличается высоким качеством и переваримостью и в силу низкого содержания ингибиторов трипсина может использоваться в корм любым видам животных без предварительной термообработки, которую обязательно необходимо применять при использовании в корм зерна сои. По содержанию перевариваемого белка в зерне и по его качеству люпин не имеет себе равных.

Большое распространение в кормлении животных имеет вегетативная масса желтого и узколистного люпинов. Зеленая масса люпина хорошо поедается всеми видами животных как в свежем виде, так и в виде силоса, зерносенажа, травяной муки, гранул или брикетов.

Во многих странах мира люпин уже давно используется в пищу человека. В Португалии, Чили, Перу, США, Австралии разрабатываются технологии с целью введения белка люпина в пищевые продукты –

макароны, хлебобулочные и кондитерские изделия. Люпиновая мука и белковая паста используются для приготовления кондитерских изделий, пудингов, заменителей молока, соусов. Пудинги и мармелад с 10 %-ным содержанием муки из люпина способствуют снижению содержания сахара в крови больных диабетом. Метионин как основная лимитирующая аминокислота в белке люпина может компенсироваться за счет подбора определенного соотношения люпина с пшеницей.

Экстракты из семян люпина представляют большую потенциальную перспективу в фармакологической промышленности по изготовлению препаратов, снижающих артериальное давление, регулирующих биоэлектрическую активность сердца, моторную и психическую активность без проявления наркотических последствий. Алкалоид спартеин оказывает благотворное действие в качестве антиаритмического средства.

Наиболее полно потенциал узколистного люпина используется в Австралии. Опираясь на уникальные свойства биологии люпина, австралийские ученые создали за короткий период (1967 – 1987 гг.) люпино-злаковый пояс, аналогичный соево-кукурузному поясу Америки. Преимущества люпина в системе севооборота широко признаны, и он остается в этой системе, несмотря на колебания мировых цен. Благодаря этому решаются такие важные проблемы, как повышение плодородия почвы и увеличение производства кормового белка. Австралия экспортирует люпин преимущественно в страны Европы, конкурируя с американской соей. В Австралии за счет насыщения севооборотов люпином удалось повысить урожайность других культур, в том числе и пшеницы, на 30 – 100 %.

В условиях Беларуси широкое распространение в 70 – 80-е годы XX в. имел желтый люпин. Последовавшее за тем массовое распространение фузариоза вызвало резкое сокращение посевных площадей. Позже были созданы устойчивые сорта желтого люпина, и посевные площади начали опять увеличиваться. В 90-е годы создана принципиально новая культура – узколистный кормовой люпин, урожайность которого достигла уровня зерновых культур.

Существует значительное количество местных названий культурного люпина: в России – люпин, лупин; на Украине – верни-солнце, кохва, дикий кофе, кава, солнечник, паникадило, волчий боб; в Беларуси – лубин.

**Фасоль** (рис. 3). Фасоль обладает питательностью, высокими вкусовыми качествами и является ценным пищевым продуктом. В семенах фасоли содержится: 20—30 % белка, 50—60 % крахмала, 0,7—3,6 % жира, 2,3—7,5 % сырой клетчатки, 3,1—4,6 % минеральных элементов. По количеству белка фасоль приближается к гороху, а по вкусу и развариваемости превосходит большинство зерновых бобовых культур. В состав белка фасоли входят такие необходимые для организма человека аминокислоты, как тирозин, триптофан, лизин и др. Хлеб с добавлением 5—10 % муки из белосемянных сортов фасоли питательнее и вкуснее чисто пшеничного хлеба, он особенно полезен детям. Фасоль широко

используется консервной промышленностью для изготовления различных консервов из семян и недовольной кислоты (из листьев), как фитотерапевтическое средство, как зеленое удобрение и декоративное растение (многоцветковая фасоль).



Рис. 3. Фасоль

Зеленая масса и солома распространенных в Беларуси сортов обыкновенной фасоли плохо поедаются животными (в основном козами и овцами). Азиатские фасоли (маш, адзуки), возделываемые на Дальнем Востоке, Среднеазиатских и Закавказских республиках, дают зеленую массу и солому, пригодные для скармливания животным.

Фасоль как пропашная зернобобовая культура — хороший предшественник кукурузы, яровых зерновых и других культур.

Фасоль нередко возделывается в смешанных посевах с кукурузой, картофелем, бахчевыми растениями. Например, в Грузии под посевами кукурузы с фасолью занято более 150 тыс. га, причем зерна фасоли и кукурузы на них получают больше, чем в чистых, однородных посевах.

Фасоль часто считают малоурожайной культурой. Однако данные сельскохозяйственных опытных станций и передовой практики говорят о возможности получения урожаев этой культуры выше 25—28 ц/га. В СНГ большинство посевов фасоли приходится на Северокавказские республики, Краснодарский и Ставропольский края России, Украину и Молдову. В послевоенное время районы возделывания фасоли продвинулись к северу до широты Санкт-Петербурга. В огородной культуре ранние сорта фасоли успешно распространяются в Московской области, Беларуси, Западной Сибири.

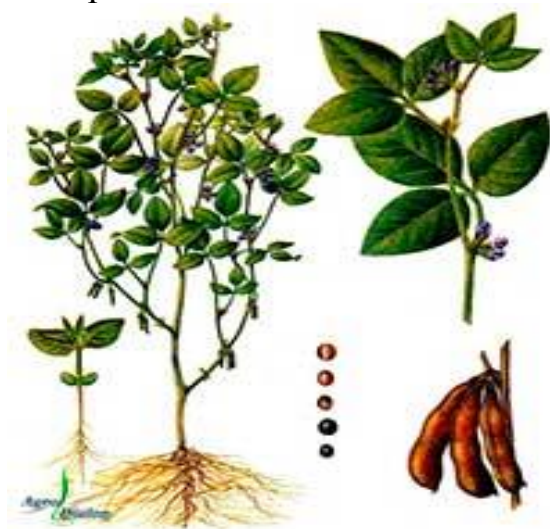


Рис. 4. Соя

**Соя.** (рис. 4). Соя — ценная продовольственная, кормовая и техническая культура. Это связано с химическим составом ее семян, которые содержат 45—50 % полноценного белка (в состав белков сои в сравнительно больших количествах входят все аминокислоты), около 20 % углеводов и до 30 % липидов.

Возделывая сою, хозяйства получают два полноценных продукта: муку с высоким содержанием белка и растительное масло.

Белок сои характеризуется высокой усвояемостью, хорошей растворимостью в воде; по содержанию незаменимых аминокислот он богаче белка других культур. Протеин сои может заменять протеин мяса. Главный белок семян сои — глицинин — способен при закисании свертываться (створаживаться). Изготовленное из соевых бобов молоко, как и животное молоко, содержит казеин, идущий для питания и промышленных целей. Соя служит сырьем для маслобойной промышленности, масло используют не только в пищу, но и в мыловарении, лакокрасочной промышленности и т. д. В мировом производстве пищевого растительного масла соя занимает первое место. На ее долю приходится 40 %, а на долю подсолнечника — 17 %. Соевое масло используют преимущественно в переработанном виде как сырье для производства маргарина и получения лецитина, применяемого при изготовлении медицинских препаратов. В кондитерской промышленности соевым лецитином заменяют яичные желтки.

Зерно используется в пищу в вареном виде и для консервирования. Из сои получают масло, маргарин, соус, соевый сыр, молоко, муку, кондитерские изделия, консервы и многие другие продукты. Низкое содержание углеводов включает продукты из сои в число диетических при диабете. Помимо этого, соя богата легкоусвояемыми соединениями фосфора, витаминами А, В1, В2.

Соя - ценное кормовое растение. Раньше сою возделывали на зеленый корм, который охотно поедают животные, а также для силосования (в смеси с кукурузой). Сейчас сою возделывают в основном на семена. Большое значение как корм для животных имеют жмых, шрот и соевая мука. Шрот сои содержит 40 % белка, 1,4 % жира и около 30 % безазотистых веществ.

Из сои как технической культуры изготавливают искусственную шерстяную ткань, пластмассы, клей, лаки, краски, мыло и многие другие технические продукты и изделия. Добавление соевого масла в белые эмалевые краски предохраняет их от пожелтения и придает им блеск.

По площади посева в мировом земледелии соя занимает первое место среди зерновых бобовых культур, в 2003 г. в мире этой культурой было занято более 83,7 млн га. Соя возделывается в 40 государствах. В США площадь посева этой культуры составляет около 25 млн га, в Китае — 8 млн га. Большие площади она занимает в Аргентине, Бразилии, Индии. В мире собирают более 150 млн т семян сои в год при средней урожайности на уровне 22,5 ц/га. В Европе производится только 1,5 % от мирового урожая сои. В Беларуси в под соей было занято около 1 тыс. га при средней урожайности 15,4 ц/га.

**Чечевица** (рис.5) Чечевица среди зерновых бобовых растений выделяется наиболее высоким содержанием белка, уступая в этом отношении лишь сое.



Рис. 5. Чечевица

В среднем в семенах чечевицы содержится (на сухой вес): белка — 25—36 %, жира — 2 %, безазотистых экстрактивных веществ (углеводов) — около 60 %, золы — 2,5—4,5 %, клетчатки — 2,5—4,9 %. Чечевичную муку употребляют для приготовления некоторых сортов колбасы, консервов, кофе, конфет и печений, в хлебопекарной промышленности для повышения белковости хлебных изделий, особенно галет. Из цельных семян чечевицы готовят разнообразные блюда: супы, каши, пюре, гарниры, используя крупу особенно ценимой тарелочной крупносемянной чечевицы, у которой семенные оболочки (клетчатка) удаляются.

Белок чечевицы легко усваивается организмом человека и животных, представляя собой высокопитательный продукт.

Вместе с этим, семена чечевицы, наряду с высоким содержанием в них белка и его хорошим качеством, отличаются наилучшей разваримостью, они развариваются в 2—3 раза быстрее, чем семена гороха и фасоли. Чечевица играет важную роль и как кормовая культура. В корм используют зерно, солому, мякину и отходы, образующиеся при сортировании семян и переработке их на крупу и муку. Семена чечевицы — ценный концентрированный корм для сельскохозяйственных животных, особенно для откорма свиней. Мякина и соломенная резка зерновых хлебных культур в смеси с чечевичной мукой по своей питательности равны хорошему селу. Солома и мякина чечевицы при своевременной уборке по кормовым достоинствам превосходят те же отходы овса. Центрально-черноземная полоса — основная зона выращивания высокоценных товарных сортов крупносемянной (тарелочной) чечевицы.

Площадь, занятая чечевицей, составляет здесь около 70 % всех ее посевов в России. Средний урожай составляет от 22 до 25 ц с 1 га.

**Арахис** (рис. 6) Семена арахиса (земляного, или китайского ореха) содержат 48—66 % высококачественного пищевого невысыхающего масла, заменяющего прованское масло, и 23—38 % белка (жмых содержит ~ 45 % белка и используется для приготовления халвы, тортов, шоколада и других продуктов). Вегетативная масса арахиса в виде сена служит хорошим кормом для скота, не уступая по питательности селу клевера или люцерны

(содержит 10—20 % белка), а шелуха плодов арахиса (бобов) идет на производство изоляционных материалов и на топливо.



Рис. 6. Арахис

Мировая площадь посева арахиса составляет около 22 млн га. Его культура наиболее распространена в Индии, Китае, Японии, Корее, Мьянме, Центральной и Северной Африке, США и Западной Европе (преимущественно в зонах, прилегающих к Средиземному морю), Украине. В России арахис выращивают в Поволжье, Ростовской области, Краснодарском крае. Средняя урожайность семян арахиса (в ц/га) в мире — 10; в Китае, Испании, Корее — до 20; в России — 5—8 (без полива) и 20—80 при орошении.

## 2. Фенофазы и этапы органогенеза

### *Прорастание и появление всходов*

Прорастанию семян предшествует их набухание. Для набухания семян требуется 110-120 % воды от их массы. Первым трогается в рост корешок, разрывающий оболочку семени, затем стебелек. У люпина, фасоли и сои надземное развитие проростка и рост стебелька происходят за счет его подсемядольного колена — гипокотилия, а семядоли при прорастании выносятся на поверхность почвы, увеличиваются в размерах и зеленеют. У растений с перистыми листьями семядоли остаются в почве. Рост стебелька происходит за счет надсемядольного колена — эпикотилия. Первые листья у всходов настоящие, но с меньшим числом листочков. Продолжительность набухания и прорастания зависит от температуры и в полевых условиях составляет 5-14 дней.

Культуры существенно различаются по темпам роста проростков. У быстрорастущих — люпина узколистного и вики посевной — темпы увеличения линейных размеров проростка в 2-2,5 раза выше, чем у других культур. Самый медленный рост у люпина желтого, затем у люпина белого. Горох и кормовые бобы занимают промежуточное положение. Формирование растущих органов проростка происходит за счет пластических веществ семядолей. О затрате энергии на дыхание свидетельствует существенное уменьшение сухой массы проростка (на 15-17 %) по сравнению с массой семени. Затем сухая масса проростка начинает постепенно увеличиваться благодаря начавшемуся фотосинтезу, причем быстрее у культур, выносящих семядоли на поверхность.

В структуре сухой массы проростка на 10-й день прорастания доля семядолей с оболочкой составляет у люпина белого и желтого 65-70 %, а у быстрорастущих люпина узколистного и вики соответственно 50 и 35 %. В зависимости от вида зернобобовых культур в корнях сосредоточено от 30 до 40 % пластических веществ, поступивших из семядолей в растущие органы, а в проростках - от 60 до 70 %.

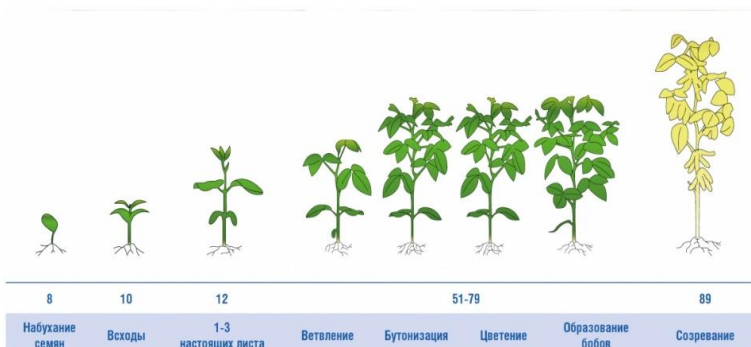
После появления всходов начинается период вегетативного роста побегов, листьев и корней.

### ***Вегетативный рост и репродуктивное развитие***

По своей природе зернобобовые характеризуются *недетерминантным типом роста* растений. Кроме главного побега отмечают образование боковых побегов (ветвление). Горох, соя и кормовые бобы слабо ветвятся, их боковые побеги образуются из нижних пазушных почек. Урожай семян в основном формируется на главном побеге. У этих культур недетерминантный тип роста главного побега. При улучшении условий (влаги, питательные вещества) побег растет длительное время. Генеративные органы закладываются и развиваются в узлах стебля последовательно снизу вверх. Когда в нижних ярусах стебля формируются и растут плоды, в средних продолжается цветение, а в верхних только появляются бутоны.

У других видов (люпины) побег заканчивается соцветием, которое блокирует его дальнейший рост. Однако из пазушных почек появляются боковые побеги первого порядка, на них – побеги второго порядка и т. д. Такое ветвление также может продолжаться очень долго. Когда на главном побеге бобы достигают максимальных размеров, на верхних побегах может еще отмечаться цветение.

Недетерминантный тип роста накладывает отпечаток на все физиологические процессы в растении. Цветение от раскрытия нижнего цветка на растении до увядания или опадения верхнего цветка может длиться больше месяца. Генеративные органы на разных ярусах растения находятся в разных фазах развития. Продолжающийся вегетативный рост одновременно с формированием и развитием репродуктивных элементов определяет конкурентные взаимосвязи между этими органами в отношении распределения ассимилятов. При обилии влаги усиленный вегетативный рост удлиняет вегетацию, вызывает полегание растений и снижение урожайности семян. Созревание, как и цветение, растянуто во времени. Сначала созревают нижние бобы, которые у многих биотипов могут растрескиваться при созревании, а семена – осыпаться.



- Всходы
- 1-3 настоящих листа
- Ветвление
- Бутонизация
- Цветение
- Образование бобов
- Созревание



- Всходы
- 1-3 настоящих листа
- Стеблевание
- Бутонизация
- Цветение
- Лопатка
- Созревание

У зернобобовых отмечают фазы всходов, бутонизации, цветения, зеленых, выполненных, желтых и спелых (бурых) бобов. Развитие растений оценивают также по органогенезу конуса нарастания. Выделяют 12 этапов органогенеза. Однако у зернобобовых первые этапы (I—III) очень короткие и трудно различимы, а другие длительны и разнообразны по морфологическим изменениям, что затрудняет точность оценки. Так, если в нижнем ярусе бобы зеленые, то в среднем они только завязываются, а в верхнем ярусе продолжается цветение. Поэтому, называя фенологическую фазу, всегда следует отмечать, какому узлу, побегу, ярусу на растении она соответствует. Однако начало цветения всегда можно определить по раскрытию первого цветка, а конец цветения по засыханию верхних цветков.

Некоторые исследователи предлагают фенологическую шкалу развития, где микрофазы обозначены соответствующими цифрами. Например, для гороха 1 – фаза первых настоящих листьев; 1.2 – вторая цифра за обозначением основной фазы развития показывает число листьев; 2 – фаза сложных перистых листьев; 3 – фаза бутонов; 4 – цветение, причем 4.1 – начало цветения, появление первого полностью раскрытого цветка; 4.2 – полное цветение и т. д.

### ***Периоды роста, развития растений и формирования урожая***

На каждом этапе вегетации создаются и развиваются определенные элементы продуктивности.

На начальном этапе (посев–всходы) и конечном (созревание) на растениях отсутствуют листья и другие зеленые органы, фотосинтез не осуществляется. Посев как фотосинтезирующая система функционирует от всходов до начала созревания. У зернобобовых культур этот этап фотосинтетически активной вегетации делится на четыре периода: I – от всходов до начала цветения; II – цветение и образование плодов; III – формирование (рост) плодов и IV – налив семян. Основные процессы формирования урожая и выходные показатели каждого периода, оказывающие существенное влияние на процесс формирования урожая в последующем, приведены в таблице.

### Периоды развития посева сои и их характеристика

Период	Микро-фаза	Основные процессы Формирования урожая	Основные выходные показатели периода (СОЯ)
Посев-всходы		Набухание и проращивание семян	Густота всходов
Всходы — нач. цветения	V1-V5	Рост главного побега, листьев и формирование бутонов	Размер ассимиляционной поверхности
Цветение — Образование плодов	R1-R2 и R3-R4	Цветение и образование плодов, продолжение роста побегов	Максимальный ИЛП; число плодов на единице площади
Рост плодов	R5-R6	Рост плодов и развитие семян. В конце периода Максимальные размер плодов и масса их створок	Число семян; накопление биомассы; накопление протеина; площадь листьев, масса плодов
Налив семян	R6-R7	Налив семян. К концу периода масса семян максимальная, опадение листьев	Сухая масса семян (урожай); сбор протеина; урожай биомассы
Созревание	R7-R8	Созревание, потеря влаги семенами и створками плодов	Урожай созревших семян; сбор протеина с урожаем семян

### Регулирование морфогенеза:

- Количество продуктивных растений:
  - Подготовка семян + иннокуляция
  - Подготовка почвы
  - Соблюдение сроков, способов, нормы высева и глубина посева
- 1-3 листа - ветвление:
  - Защита от сорняков (1-3 листа),
  - Защита от болезней и вредителей
  - Азот (если нужно), мЭ (В, Мо, S)
- Количество бобов и семян:
  - Защита от болезней и вредителей
  - Уменьшение абортации бобов прим. мЭ (Mg, B, Fe, Cu, Mn, Zn) и МЭ (S, N, K)
- Налив и созревание семян:
  - Орошение
  - Удобрение



### Продолжительность вегетации и отдельных периодов

Продолжительность вегетации зернобобовых культур от посева до созревания при весеннем посеве изменяется в широких пределах – от 80 до 140 дней и зависит от культуры, сорта и условий выращивания. Горох относится к культурам с коротким вегетационным периодом. Соя и люпин

белый наиболее позднеспелые. В то же время культуры характеризуются генетическим разнообразием по продолжительности периода вегетации. Например, у сои он от 80 дней у ультраскороспелого сорта до более 170 дней у исключительно позднеспелого.

Продолжительность периодов формирования урожая и сумма активных температур у различных зернобобовых культур

Культура	I всходы - начало цветения	II-цветение -- образование бобов	III-рост бобов	IV налив семян	V созревание	Всходы-созревание
Люпин белый	38	28	20	32	13	131
Люпин желтый	56	21	18	16	13	124
Люпин узколист.	39	26	8	19	15	107
Горох	41	12	16	12	7	88
Соя	43	27	13	16	12	111

Это характерно и для других зернобобовых культур. Однако виды существенно различаются по продолжительности периодов и необходимой для их прохождения сумме температур. Наименьшая продолжительность периода вегетации у гороха, репродуктивный период у него в 2 раза короче, чем у люпина белого. После образования бобов быстро растут и развиваются соя и люпин узколистный. У люпина белого особенно продолжительны периоды роста бобов и налива семян. Для него характерны очень толстые створки бобов, которые достигают максимальной массы лишь в конце периода роста плодов.

Репродуктивный период отмечается с момента раскрытия первого цветка на растении, хотя формирование и развитие бутонов происходят в период вегетативного роста задолго до начала цветения. Продолжительность цветения от раскрытия первого нижнего цветка до завядания верхних цветков зависит от вида, сорта и погодных условий. У большинства зернобобовых с детерминантным типом роста продолжительность цветения - 25-35 дней.

У растений с *недетерминантным типом роста* в благоприятных условиях вегетативный рост главного (соя, горох, кормовые бобы) или боковых (люпин) побегов может продолжаться до конца вегетационного периода. У *детерминантного типа* вегетативная активность верхушечной почки прекращается, когда она преобразуется в соцветие. Такие растения характеризуются укороченным стеблем с уменьшенным числом узлов. У ветвящихся видов (люпин) рост боковых побегов первого или последующих порядков также может блокироваться. У люпина детерминация (прекращение роста) может быть на побегах 1, 2, 3-го и т. д. порядков. Обычно эти побеги укорочены, на них образуются укороченные соцветия с опадающими цветками. Часто вместо боковых побегов развивается цветковая почка.

Промежуточные формы между короткостебельными (детерминантными) и высокостебельными формами с непрерывным (недетерминантным) ростом часто называют *полудетерминантными*.

У недетерминантных сортов сои удлинение стебля и рост новых листьев продолжают еще длительное время после начала цветения. Во время формирования плодов и семян нарастание новых листьев весьма существенно, что предполагает конкурентные отношения между вегетативными и репродуктивными органами. Поэтому ограничение вегетативного роста у недетерминантных форм весьма желательно, чтобы уменьшить опадение цветков, завязей и сократить абортивность семян.

В пределах вида продолжительность периодов репродуктивной фазы у позднеспелых сортов с недетерминантным типом роста больше, чем у раннеспелых. Кроме того, у них больше временные различия в наступлении аналогичной фазы у генеративных органов в нижних и верхних ярусах растения. Об этом можно судить по продолжительности периодов цветения и образования плодов.

### 3. Морфо-биологические особенности зернобобовых.

У всех зерновых бобовых растений есть ряд общих особенностей (рис.13).

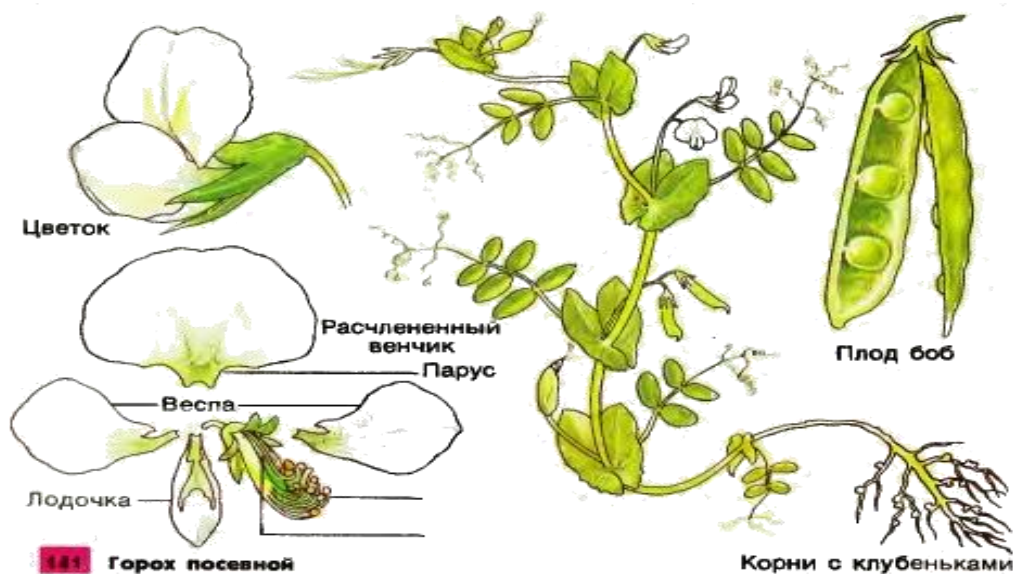


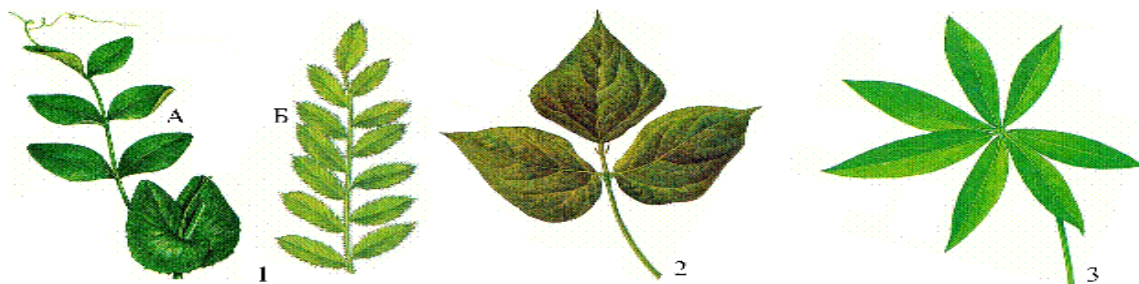
Рис. 13. Внешний вид бобового растения

*Корневая система* зерновых бобовых имеет главный стержневой корень, проникающий на глубину до 1 – 2 м, и многочисленные боковые корни второго, третьего и последующих порядков, размещенные в основном в пахотном слое.

*Стебель* у зерновых бобовых имеет различное строение. У гороха, вики, чечевицы, чины и некоторых форм фасоли стебли лазающие. Верхушечные листочки перистых листьев редуцированы в усики, с помощью которых растения цепляются друг за друга. До полного налива семян стебли поддерживаются в вертикальном положении, к созреванию стебли полегают. У сои, люпина, бобов, нута, кустовых форм фасоли стебли

прямостоячие и сохраняют вертикальное положение в течение всей вегетации.

По строению *листьев* зерновые бобовые делятся на три группы: растения с перистым листьями (горох, чечевица, чина, нут, бобы); с тройчатыми листьями (фасоль, соя); с пальчатыми листьями (люпины).

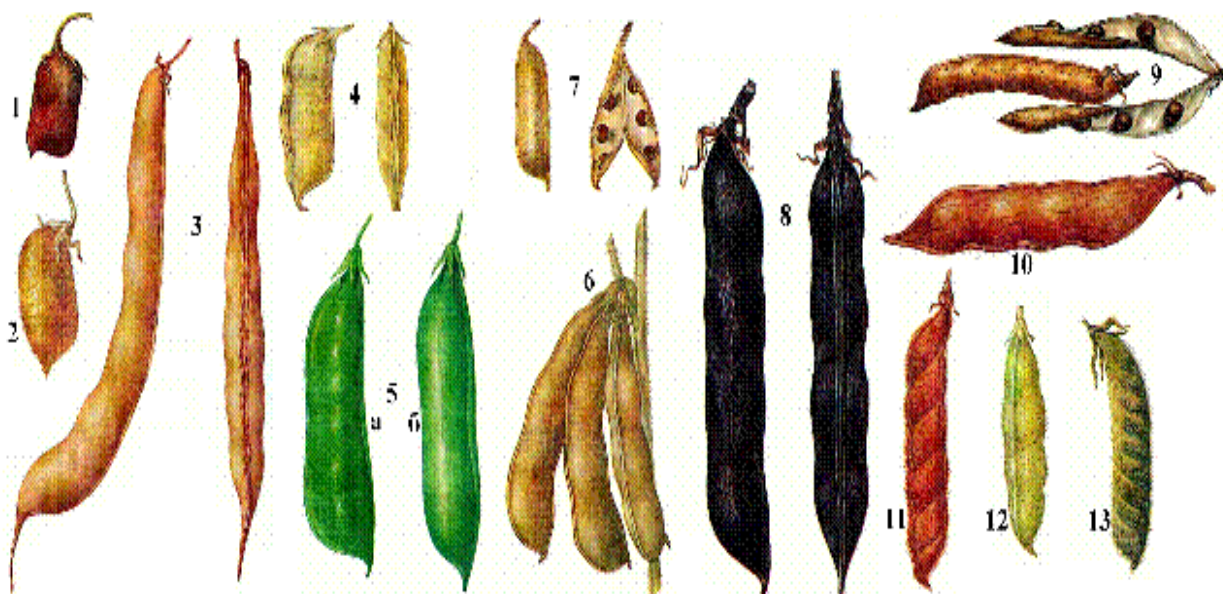


1 – перистый (А – горох, Б – нут); 2 – тройчатый (фасоль); 3 – пальчатый (люпин)

Рис. 14. Листья зернобобовых культур

*Цветки* обоеполые, мотылькового типа. У большинства зерновых бобовых цветки собраны в соцветия (головка, кисть) на верхушке главного стебля и боковых побегов.

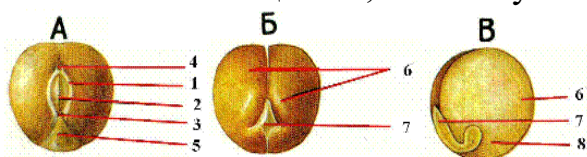
*Плод* – боб. Раскрывается он двумя створками и содержит несколько семян. После созревания у большинства видов бобы растрескиваются по продольным швам, створки боба скручиваются и семена разбрасываются. У нута и некоторых видов и сортов люпина бобы не растрескиваются. В последнее время удалось создать сорта сои, чины и фасоли со слабой растрескиваемостью бобов. (рис. 15)



1 – чечевица, 2 – нут, 3 – фасоль, 4 – чина посевная, 5 – горох посевной (а сахарный, б – луцильный), 6 – соя, 7 – вика мохнатая, 8 – кормовые бобы. 9 – вика посевная, 10 – люпин белый. 11 – люпин желтый. 12 – люпин узколистный, 13 – люпин многолистный

Рис. 15. Плоды (бобы) зернобобовых культур

Семена состоят из семенной оболочки и зародыша. Зародыш состоит из двух мясистых семядолей и заключенных между ними зародышевого корешка и почечки, из которых формируется надземная часть растения. Семядоли представляют собой зародышевые листья, в них откладываются питательные вещества, используемые при прорастании.



А - семя в оболочке; Б - без оболочки; В - с одной отнятой семядолей;  
1 - семенной рубчик; 2 - рубчиковый след; 3 - микропиле; 4 - халаз; 5 - очертания корешка; 6 - семядоли; 7 - корешок; 8 - почечка

## Биологические особенности

### Требования к температуре

*Наиболее холодостойкие* - горох, чечевица, чина - всходят при 4-5°C, переносят заморозки до -8°

*Холодостойкие* -, люпин, нут и бобы - всходят при 5-6°C переносят заморозки до -6°

*Теплолюбивые* - соя, фасоль, арахис - всходят при 10-15-5°C переносят заморозки до -3-4°, фасоль до -1°

В более поздние фазы развития все зернобобовые переносят заморозки до -2-3°C, кроме фасоли (-1...+1°C). При наливе зерна и созревании благоприятны высокие температуры

*В период вегетации требование к теплу изменяется*

Культуры	Периоды развития			
	Всходы	Вегетативных органов	Генеративных органов и цветения	Плодоношения
Горох	4-5/6-12	4-5/12-16	10-12/16-20	12-10/22-16
Чечевица	4-5 /6-12	4-5 /12-16	12-15/17-21	12-10/22-17
Чина	4-5/6-12	4-5/12-16	10-12/17-21	12-10/23-19
Нут	5-6/9-12	5-6/17-18	12-15/17-21	15-12/24-20
Соя	10-11/15-18	10-11/15-18	15-18/18-22	12-10/22-18
Фасоль	12-13/15-18	12-13 /15-18	15-18/18-25	15-12/23-20

*СЭТ связана с продолжительностью вегетации*

Культура	Всходы-созревание	Сумма эффективных температур
Люпин белый	131	2120
Люпин желтый	124	2060
Люпин узколистный	107	1770
Горох	88	1455
Соя	111	1875

### Требования к свету

Зернобобовые делятся на три группы по отношению к длине дня.

*Длинного дня* - горох, чечевица, чина, люпин, бобы. У них период вегетации укорачивается с удлинением светового дня;

*Короткого светового дня* - соя, фасоль. У них период вегетации сокращается с уменьшением светового дня; Короткодневные растения при продвижении на север удлиняют вегетацию.

*Нейтральные* - некоторые сорта обыкновенной фасоли и нута. Однако почти каждая культура имеет сорта, которые к продолжительности дня относятся нейтрально.

### ***Требования к влаге***

- *влаголюбивые* - бобы, люпин, горох, фасоль, соя

- *засухоустойчивые* - нут, чина, отчасти чечевица

В течение вегетации зернобобовые предъявляют высокие требования к влажности. Это связано с гибелью клубеньков при недостатке воды из-за недостатка углеводов.

Ассимиляты используются в таких случаях на рост мелких корней, чтобы обеспечить растение водой.

Прекращение симбиоза вызывает азотное голодание растений и снижение продуктивности растений.

При восстановлении влажности почвы, образование клубеньков наблюдается на периферии корневой системы.

Оптимальная влажность почвы для всех - это 60% НВ

### ***Требования к почвам***

Для зернобобовых пригодны разные почвы, кроме сильно увлажненных с близким залеганием грунтовых вод. Благоприятны среднесвязные, слабокислые и супесчаные почвы, содержащие достаточно фосфора, калия и кальция.

Оптимальная плотность почвы 1-1,3 г/см<sup>3</sup>

Бобовые культуры предъявляют неодинаковые требования к реакции почвенного раствора. Посевы на песчаных кислых и слабокислых почвах выдерживают люпин желтый (рН 4-4,5) и горох полевой (рН 4,5-5)

Менее требовательны к плодородию нут, чина и чечевица

Для зернобобовых большое значение имеет использование бактериальных удобрений. Для некоторых культур расы клубеньковых бактерий могут быть сборными, а для сои, фасоли, бобов, чечевицы и чины нужны только специфич. расы бактерий. Для этих культур желательны почвы с нейтральной рН.

## **4. Физиологические особенности.**

### **Водный режим**

На потребление воды растениями в течение вегетационного периода влияют его продолжительность и количество доступной влаги, что, в свою очередь, зависит от количества и распределения осадков, общего испарения и водоудерживающей способности почвы. Типичный ход кривой общего водопотребления соей в течение вегетации, включающей испарение с поверхности почвы и транспирацию растений, схематически представлен на рисунке. Потребление влаги растениями во время прорастания и в первые фазы развития очень низкое. По мере того как растения переходят в период

быстрого роста (фазы  $V_3$ - $V_6$ ), отмечается интенсивное увеличение ежесуточного потребления влаги растениями с максимумом в фазах  $R_1$ - $R_6$  при наибольшей массе растений.

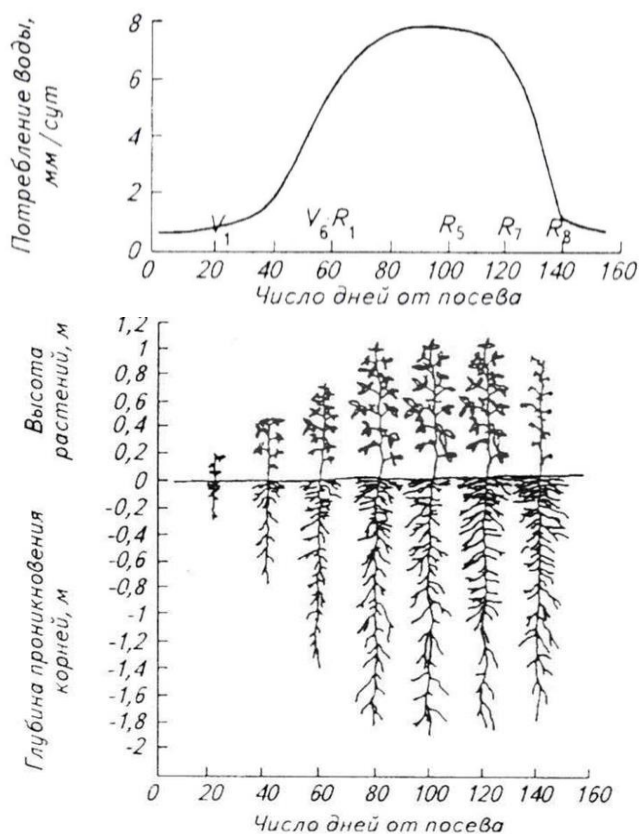


Рис. Рост и потребление воды растениями сои в онтогенезе

Водный стресс угнетает фотосинтез, неблагоприятно влияет на цветение и завязывание бобов, ускоряет старение листьев. Засуха после образования бобов в период их роста снижает урожай. Особенно большое влияние на урожай оказывает дефицит влаги во время налива семян. В этом случае усиливается опадение листьев и ускоряется созревание. Сокращение периода налива семян может оказать большее влияние на снижение урожайности, чем прямое действие водного стресса на фотосинтез.

При дефиците влаги во время цветения и формирования бобов снижается число плодов и семян на растении, а во время налива семян — их величина и масса. Уменьшение числа плодов и семян происходит на фоне снижения запаса ассимилятов в вегетативных частях растений в результате реутилизации.

В последующем продолжающееся поступление ассимилятов в плоды может истощить резервы углерода и азота в листьях и стеблях. Это в свою очередь снизит способность к их усвоению и уменьшит период налива семян.

Чувствительность сои к засухе в период налива семян может быть связана с тем, что в это время высока потребность в питательных веществах, необходимых для налива, а их запасов в растении недостаточно. Растения могут противостоять водному дефициту в этот период только за счет уменьшения числа бобов и семян на растении.

В засушливые годы на растениях люпина белого формируется меньше цветков, угнетается ветвление, резко уменьшается число плодов, семян, а также клубеньков на растении, урожайность снижается в 2-3 раза по сравнению с благоприятными условиями увлажнения. Эвапотранспирация при засухе в 2 раза ниже, чем во влажные годы, однако коэффициент водопотребления в этих условиях выше, чем в благоприятные годы, соответственно 415 и 345. Темпы накопления биомассы посевом в течение

вегетации неодинаковы, что отражается на коэффициенте водопотребления. До цветения он в 2-3 раза выше, а в период роста бобов – в 2 раза меньше, чем в среднем за вегетацию. По мере усиления водного стресса усиливается дыхание и резко снижается фотосинтез. Азот-фиксация более чувствительна к умеренному водному стрессу, чем фотосинтез. Однако при сильной и продолжительной засухе фотосинтез совершенно прекращается, в то время как азотфиксация еще может осуществляться.

Засушливые условия до цветения сильнее угнетают формирование клубеньков, чем недостаточная влажность почвы с момента цветения. Рост клубеньков угнетается не только из-за недостатка влаги, но и вследствие снижения фотосинтеза у растений, поставляющих клубеньковым бактериям углеводы. Лучший симбиоз, а следовательно, и более интенсивное усвоение азота и связанный с ним процесс фотосинтеза происходят только при оптимальном режиме влажности. Различие числа и массы клубеньков при одинаковом режиме влажности почвы в разные годы опыта, различающиеся по температурному режиму, подтверждает это предположение.

Переувлажнение и особенно затопление также отрицательно сказываются на урожае зернобобовых культур. В условиях затопления отсутствие кислорода в почве приводит к быстрым изменениям активности физиологических процессов, в результате ухудшается энергообеспечение роста растений, снижаются их выживаемость и урожайность.

### **Фотосинтез**

Максимум фотосинтеза листьев сои, как и других зернобобовых культур, приходится на цветение и формирование плодов. После смыкания рядков фотосинтез посева повышается с увеличением интенсивности света до полудня, а затем постепенно снижается.

В растущем листочке скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  увеличивается и достигает максимума через несколько дней после завершения роста листа. В период роста бобов и налива семян 82 %  $\text{CO}_2$  ассимилируют листовые пластинки, около 14 – створки бобов и 3 % – черешки и стебли. В эндогенной регуляции фотосинтеза большую роль играют фитогормоны, в частности абсцизовая кислота (АБК). При удалении бобов у сои содержание АБК в листе резко возрастает, а ИФ снижается. ИФ листа зависит от напряжения донорноакцепторных отношений. В период роста бобов у растений гороха отмечена высокая ИФ у листьев, непосредственно обеспечивающих рост и развитие плодов.

### ***Распределение ассимилятов***

Многие факторы, действуя одновременно, влияют на формирование урожая. Для сои таковыми являются углерод и азот. Показано, что увеличение в усвоении одного из них сопровождается увеличением и другого. Очевидно, усвоение углерода и азота в растении регулируется таким образом, что эти источники согласованно лимитируют накопление биомассы. Их поступление в семена может происходить вплоть до окончания жизненного цикла растения. Однако это не означает, что семена имеют

неограниченную способность усваивать ассимиляты в конце их налива. Замедление транспорта меченых ассимилятов из листьев в плоды с возрастом связано со снижением фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза листьев – более вариабельный фактор, лимитирующий рост семян, чем транспорт ассимилятов.

Обычно ассимиляты из листа транспортируются в ближайший потребляющий орган. В период вегетативного роста ассимиляты из верхних листьев поступают в точку роста и молодые растущие листья. Из нижних листьев ассимиляты поступают в корни, а из средних — и в корни, и в растущие надземные органы. На растениях с плодами ассимиляты из листа поступают в плоды и семена, находящиеся в пазухе этого листа, и даже в большей мере в узлы непосредственно над этим листом и ниже его.

Ассимиляты передвигаются из листа к стеблю, а затем транспортируются по нему как вверх, так и вниз, причем вниз в большей степени. При отсутствии бобов в пазухе листа или их удалении ассимиляты из этого листа поступают вверх и вниз по стеблю и поглощаются бобами других ярусов, при этом основной поток направляется в нижнюю часть растения. Опадение листьев в сильно загущенных посевах приводит к опадению бобов в пазухах этих листьев.

Продукты фотосинтеза, ассимилированные до цветения, поступают в плоды зернобобовых культур в незначительном количестве. Так, практически весь углерод, который поступает в развивающиеся плоды гороха, вигны и люпина, ассимилируется в фазе репродуктивного развития.

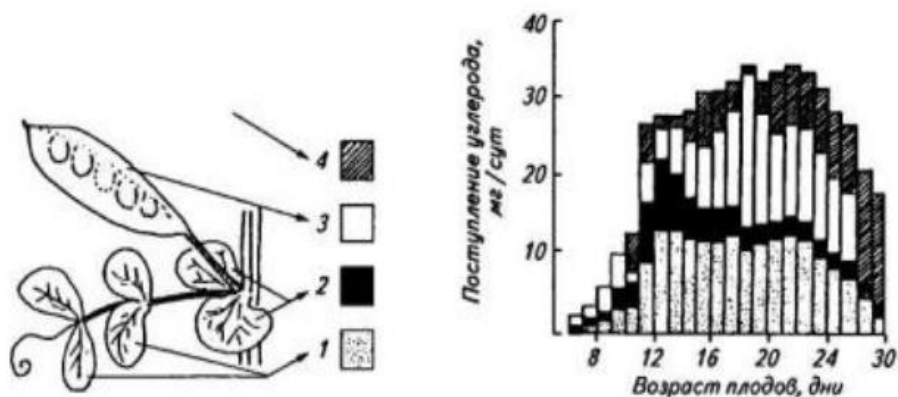


Рис.. Поступление углерода в семена гороха из органов-доноров:  
1 — листочки; 2 — прилистники; 3 — створки плодов; 4 — междоузлия стебля

У обычных генотипов гороха наибольшее количество ассимилятов поступает из листочков в плоды, находящиеся в пазухе данного листа. Прилистники играют заметную роль в поддержании жизнедеятельности корней и осевых органов надземной части, обеспечивают «ассимилятами» плоды из других узлов. Доминирующая роль листа в питании плода, в пазухе которого он находится, сохраняется в течение всего периода роста плода. На рисунке 44 представлен баланс углерода у гороха в течение 30 дней развития плодов и показано ежедневное поступление углерода в семена из прилистников, листочков и створок плодов. Наибольшее количество

углерода (выше 75 %) поступает в плоды из листочков и только 10-15 % из прилистников. Напротив, у вигны распределение ассимилятов между плодами более ровное независимо от их расстояния от донора ассимилятов. У некоторых сортов вигны и сои первый плод мало использует ассимиляты своего листа, позже сформировавшиеся плоды быстро монополизируют снабжение ассимилятами. У люпина белого главный побег заканчивается соцветием, боковые побеги формируются над главным и также заканчиваются соцветием. Верхние листья боковых побегов поставляют ассимиляты в основном соцветию данного побега, в то время как более нижние листья главного и боковых побегов обеспечивают ассимилятами корни.

### **Посев как фотосинтезирующая система**

Фотосинтетическая деятельность растений в посевах характеризуется рядом специфических показателей. Отдельные элементы фотосинтетической деятельности посевов зернобобовых культур изменяются по периодам развития.

**Площадь листьев.** Нарастание площади листьев в посевах характеризуется параболической кривой с максимумом в конце периода цветения и образования плодов (рис.). В первый период до цветения площадь листьев нарастает медленно, и у сортов с ограниченным ростом главного побега или с ограниченным ветвлением (полудетерминантных) к началу цветения она составляет около 50 % от максимальной. Во время цветения и образования бобов площадь листьев нарастает высокими темпами.

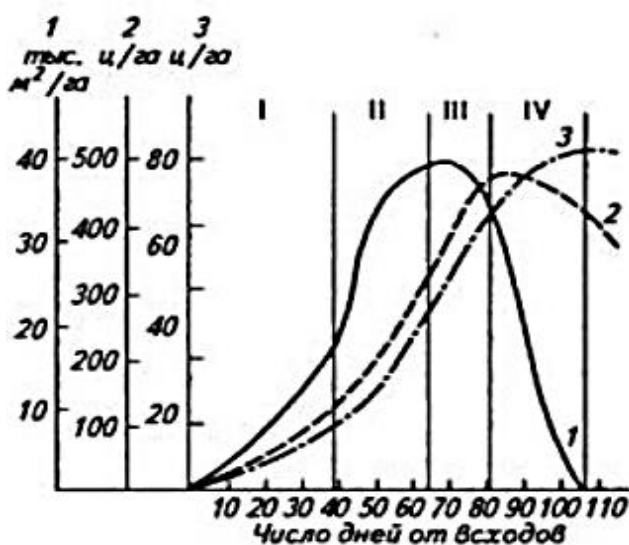


Рис. Нарастание площади листьев и надземной биомассы люпина белого по периодам развития (среднее за 13 лет): I — всходы — начало цветения; II — цветение — образование бобов; III — рост бобов; IV — налив семян; 1 — площадь листьев; 2 — надземная зеленая масса; 3 — надземная сухая масса

Максимальный за вегетацию индекс листовой поверхности у зернобобовых культур может варьировать в широких пределах (3-8). Считается, что посев как оптическая фотосинтезирующая система наиболее эффективно функционирует, когда ИЛП составляет 4-5. У зернобобовых культур с недетерминантным типом роста при улучшении условий возделывания, особенно при обилии осадков во время бутонизации, цветения и образования бобов, увеличиваются темпы и продолжительность образования новых побегов, листьев, узлов. В результате ИЛП в критический для формирования урожая период может существенно превышать оптимальную величину, составляя 7-10.

Такое же явление отмечается в загущенных посевах. В этом случае нижние и даже средние листья сильно затеняются, снижается фотосинтез, нарушаются согласованность и оптимальный режим поступления ассимилятов в хозяйственно-ценные органы.

Зернобобовые культуры реагируют на недостаток влаги в период интенсивного роста торможением ростовых процессов. При засухе ИЛП обычно ниже 2, нетто-фото-синтез и урожайность семян резко снижаются.

В период роста плодов площадь листьев начинает постепенно снижаться из-за отмирания нижних листьев. Однако в этот период, как и в предшествующий, она остается на достаточно высоком уровне, близком к оптимальному.

Во время налива семян отмирание листьев усиливается. К концу этого периода они полностью желтеют и у многих культур опадают.

*Фотосинтетический потенциал.* В целом за вегетацию ФП характеризует фотосинтетическую мощность посева. Очевидно, что у культур и сортов с продолжительной вегетацией ФП больше, чем у скороспелых. ФП у гороха и люпина узколистного составляет 1-1,5 млн (м<sup>2</sup>·дн)/га; у сои, кормовых бобов и люпина белого – 1,5-2,5 млн (м<sup>2</sup>·дн)/га. Различные сорта в пределах вида значительно различаются по этому показателю. Метеорологические условия также сильно влияют на величину ФП. Обилие осадков или орошение повышают ФП в 1,5-2 раза. У зернобобовых ФП до начала цветения составляет всего 15-20 % от общего за вегетацию. Основная часть ФП – около 70 % – приходится на периоды цветения, образования и роста плодов, которые по продолжительности составляют всего 30-40 % периода активной фотосинтетической деятельности растений (всходы – конец налива семян).

*Чистая продуктивность фотосинтеза.* В среднем за вегетацию ЧПФ у зернобобовых культур меньше, чем у зерновых, и находится в пределах 3,5-5,5 г/(м<sup>2</sup>·сут). До начала цветения ЧПФ больше, чем в последующие периоды, что связано с лучшей освещенностью растений, так как площадь листьев в это время небольшая и листья не затеняют друг друга. К концу вегетации ЧПФ в связи со старением листьев снижается. Условия, способствующие увеличению ИЛП и ФП, снижают ЧПФ. Сорта с детерминированным ростом характеризуются более высокой ЧПФ. имеют значение также форма, направление расположения и анатомическое строение листьев. У люпина узколистного ЧПФ выше, чем у иных зернобобовых, включая и другие виды люпина.

*Наращение биомассы.* Урожай биомассы в равной мере зависит от ФП и ЧПФ. Например, увеличить урожай биомассы в 2 раза можно путем повышения в 2 раза ФП или ЧПФ. Однако большинство приемов возделывания (оптимизация густоты стояния растений, применение удобрений, орошения и др.) увеличивает прежде всего площадь листьев и продолжительность их функционирования, т. е. ФП, при этом ЧПФ не только не повышается, а даже несколько снижается. В то же время мероприятия,

направленные на борьбу с сорняками, повышают урожайность биомассы благодаря увеличению ЧПФ.

У зернобобовых наиболее высокие приросты биомассы отмечены в периоды цветения и образования бобов, а также их роста. Максимальное нарастание биомассы происходит в конце третьего периода (рост бобов) и может достигать у сои 150 кг/га в сутки. В период налива семян сырая биомасса уменьшается в связи с постепенным отмиранием листьев, а также уменьшением содержания влаги в растениях. Сухая биомасса продолжает увеличиваться и достигает максимального уровня в конце периода налива семян.

***Изменения элементов фотосинтетической деятельности посева по периодам вегетации и их влияние на формирование урожая***

При рассмотрении посева как системы, поэтапно формирующей урожай семян (конечная цель развития системы) через ростовые процессы, фотосинтез и дыхание, целесообразно выделить в этом временном ходе биологически обоснованные периоды, каждый из которых завершается важными с точки зрения создания урожая выходными показателями. У зерновых бобовых культур выделяются четыре периода от всходов до начала созревания, которые были описаны ранее. Конечные результаты развития посева в предшествующий период (выходные показатели) одновременно являются начальными для последующего периода (входные показатели). Такое структурное построение системы дает возможность установить динамические функциональные связи, а затем выразить их численно посредством корреляционного анализа и системы уравнений регрессии. Рассмотрим это на примере посевов люпина белого.

***Площадь листьев и фотосинтетический потенциал.*** В первый период (до цветения) средняя площадь листьев (полусумма площади листьев на начало и на конец периода) невелика – всего 5-6 тыс. м<sup>2</sup>/га. Во второй и третий периоды она возрастает в несколько раз, а во время налива семян, когда листья опадают, снижается в два раза (табл.).

Показатели фотосинтетической деятельности посева люпина белого

Период развития	Длина периода, дней	Средняя площадь листьев, тыс. м <sup>2</sup> /га	ФП, тыс. (м <sup>2</sup> ·дн)/га	ЧПФ, г/(м <sup>2</sup> ·сут)	Прирост сухой массы, кг/га	Прирост зеленой массы, т/га	КПД ФАР, %
I - всходы - начало цветения	37	<b>5,4</b>	<b>215</b>	<b>6,6</b>	<b>1400</b>	<b>10,7</b>	<b>0,73</b>
<b>II - цветение - образование бобов</b>	26	<b>30</b>	<b>750</b>	4,0	<b>2970</b>	<b>21,0</b>	<b>2,41</b>
III - рост плодов	18	<b>36</b>	680	3,8	2550	15,9	2,12
IV - налив семян	24	17	435	4,0	1610	—	1,14
<i>I-IV</i>	<i>105</i>	<i>19</i>	<i>2080</i>	<i>4,5</i>	<i>8530</i>	<i>47,6</i>	<i>1,57</i>

Таким образом, судя по величине площади листьев, посев как фотосинтезирующая система может наиболее производительно работать только во второй и третий периоды – от начала цветения до конца формирования плодов

В благоприятные годы площадь листьев значительно (в 1,5-2 раза) выше, чем в сухие (табл.). Довольно высокий коэффициент вариации свидетельствует о зависимости средней площади листьев от условий вегетации, прежде всего от количества осадков.

Показатели фотосинтетической деятельности у люпина белого в разные годы

Годы	Периоды				
	I	II	III	IV	I—IV
<b>Индекс листовой поверхности на конец периода</b>					
Благоприятные	2,5	5,2	4,3	0,2	3,1
Влажные	2,3	4,5	4,2	0,2	2,8
Сухие	1,2	3,0	2,3	0,0	1,6
<b>Фотосинтетический потенциал, тыс. (м<sup>2</sup> · дн)/га</b>					
Благоприятные	280	890	885	535	2590
Влажные	260	840	850	490	2440
Сухие	170	550	445	305	1470
<b>Чистая продуктивность фотосинтеза, г/(м<sup>2</sup> · сут)</b>					
Благоприятные	6,7	4,1	3,8	3,9	4,6
Влажные	6,6	4,0	3,7	3,9	4,6
Сухие	6,6	4,0	3,9	4,0	4,6

Фотосинтетический потенциал люпина белого за 105 дней активной вегетации составил 2080 тыс. (м<sup>2</sup> х дн)/га. Причем в первый период до цветения, равный по продолжительности 1/3 всей вегетации, он был всего 215 тыс., а в четвертый период, когда происходит налив семян, - 435 тыс. (м<sup>2</sup> х дн)/га. Таким образом, посев люпина белого, как и других зернобобовых культур, характеризуется наибольшей фотосинтетической мощностью во второй и третий периоды развития (т. е. во время цветения, образования и роста плодов).

Продолжительность второго и третьего периодов – 44 дня, или 42 % продолжительности фотосинтетически активной вегетации посева, но на них приходится 70 % ФП всей вегетации. При этом период от посева до созревания составил 130 дней.

В сухие годы ФП резко снижается во все периоды, но особенно сильно в третий. В том случае, когда даже в третий период выпадает достаточное количество осадков, ФП будет низким из-за влияния неблагоприятных условий в предшествующий период.

**Чистая продуктивность фотосинтеза.** В разные по метеорологическим условиям годы ЧПФ существенно не отличается от средней, коэффициент вариации невысокий – 9-10 %. Коэффициент вариации по периодам значительно выше средней, особенно во второй половине вегетации. Итак, условия среды оказывают незначительное влияние на ЧПФ. Во влажные годы этот показатель несколько ниже, чем в сухие, что объясняется большей площадью листьев и в связи с этим худшей их освещенностью.

**Коэффициент использования (КПД) ФАР.** Посев как фотосинтезирующая система функционирует в течение периода вегетации с различной производительностью. До цветения КПД ФАР невысокий даже при неблагоприятных для фотосинтеза условиях из-за небольшой площади листьев. Посев функционирует наиболее эффективно во второй и третий периоды, в это время КПД ФАР в 3-4 раза выше, чем до цветения. Во время налива семян он снова снижается в 1,5-2 раза в связи с опадением листьев. В этот период большое значение приобретают процессы перераспределения питательных веществ из вегетативных органов и створок плодов в семена. В среднем за 13 лет КПД ФАР за период вегетации от всходов до начала созревания составил 1,57%, коэффициент вариации – 31 %. В благоприятные годы (5 лет из 13) он повысился до 2, а коэффициент вариации составил 11 %. В сухие годы (4 года из 13) КПД ФАР составил всего 1,16, коэффициент вариации — 30 %.

**Накопление биомассы.** Максимальное накопление посевом сухой массы отмечается в конце четвертого периода, причем наиболее интенсивно этот процесс происходит во второй и третий периоды вегетации. В засушливые годы урожай сухой массы почти в 2 раза ниже, чем во влажные и благоприятные.

Урожай биомассы – один из выходных показателей развития системы и отдельных периодов (подсистем). В третий и четвертый периоды прирост биомассы полностью осуществляется за счет прироста плодов.

### **Дыхание и его роль в продукционном процессе**

Дыхание наряду с фотосинтезом определяет углеродный баланс в растении и, следовательно, его продуктивность. Интенсивность дыхания у зернобобовых культур выше по сравнению с зерновыми. Так, ИД листьев гороха и сои составила 4,7-6,3 мг  $\text{CO}_2$ /(г сухой массы • ч), в то время как для сортов яровой пшеницы она была в пределах 2,5-3,5 мг  $\text{CO}_2$ /(г сухой массы • ч). Аналогичные данные для функционально активных листьев среднего и верхнего ярусов получены при сравнении ИД кормовых бобов и овса.

В онтогенезе дыхательная способность растений и отдельных органов непостоянна. Эти изменения определяются в основном внутренними факторами, прежде всего ростовыми процессами. Наибольшей скоростью выделения  $\text{CO}_2$  у всех зернобобовых культур характеризуются молодые листья. По мере перехода листьев от импорта к экспорту ассимилятов их дыхание постепенно снижается. У растущих листьев и плодов затраты на дыхание больше, чем у старых листьев в нижних ярусах растений. Скорость дыхания у верхних (молодых) листьев кормовых бобов в фазе 4-5 листьев составляла (в мг  $\text{CO}_2$ /г • ч) 6,5, у средних листьев – 4,1, а у нижних – 3,2; в фазе бутонизации скорость дыхания снизилась, составив соответственно 5,3; 3,5 и 2,7. Стебли по сравнению с листьями дышат менее интенсивно, и в онтогенезе их дыхание снижается быстрее, чем у листьев. В корни бобовых культур может поступать до половины ассимилированного за сутки углерода, и значительная часть его (до 70 %) окисляется при дыхании. Дыхание

репродуктивных органов (плодов) также снижается в процессе их роста. Дыхание молодых плодов гороха с массой менее 0,1 г составляло 8 мг/г•ч и снижалось до 0,8-1,2 мг CO<sub>2</sub> при увеличении массы до 0,5 г.

Интересные данные получены при определении интенсивности дыхания листьев, завязей, створок бобов и семян гороха на различных этапах органогенеза. Показано, что ИД створок боба составляет 48-80 % дыхания листа, в пазухе которого находится боб. ИД створок боба, как и семян, по мере развития заметно снижается. Интенсивность дыхания зародыша высокая на 11-м и в начале 12-го этапа органогенеза и резко снижается в конце 12-го этапа.

Дыхание растений в посевах состоит из дыхания на рост и на поддержание. Около 50 % всех затрат на дыхание за вегетацию составляет дыхание на поддержание, вторая половина затрат — дыхание на рост. В углеродном балансе целого растения затраты ассимилятов на дыхание у разных культур значительны — от 30 до 60 % от поглощенного углерода. Они возрастают при неблагоприятных для роста и развития условиях.

Дыхание различных органов зависит от внутренних факторов, в частности от донорно-акцепторных отношений. Так, у завязавшихся бобов сои ИД выше, чем у других органов, что усиливает приток к ним дополнительного количества ассимилятов из листьев. Аттрагирующая способность растущих органов как акцепторов определяет и фотосинтетическую активность листьев как доноров ассимилятов.

Все факторы, которые оказывают влияние на рост и развитие, воздействуют и на дыхание. По реакции дыхания на стрессовые факторы можно судить о степени адаптации видов и сортов к этим факторам. При усилении дефицита влаги при выращивании сои прежде всего подавлялся рост, затем снижался фотосинтез и в последнюю очередь дыхание. В результате ухудшается углеродный баланс растения.

У зернобобовых культур отмечаются высокие затраты на дыхание в связи с азотфиксацией. Энергетические затраты на связывание атмосферного азота клубеньками оцениваются примерно в 3-4 г С/г N. Именно поэтому интенсивность дыхания корней с клубеньками у сои, люпина и бобов в 2 раза выше, чем при выращивании этих культур на минеральном азоте, т. е. без клубеньков.

Распределение ассимилятов на дыхание и накопление биомассы в различных органах растений у гороха, вигны и люпина заметно различается. До цветения наиболее существенное поступление продуктов фотосинтеза у всех трех видов отмечается в листья и корни. Соотношение поступления ассимилятов на этом этапе видонеспецифично. В этот период довольно велики затраты на дыхание как надземной части растений, так и корней с клубеньками. После цветения различия весьма существенны.

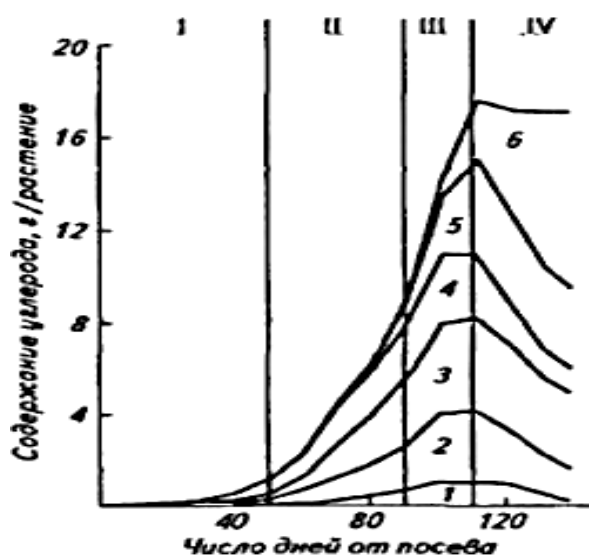


Рис. Изменения в содержании углерода в органах растений люпина белого в онтогенезе:

1 — клубеньки; 2 — корни; 3 — стебли и черешки; 4 — листочки; 5 — цветки и створки бобов; 6 — семена. I, II, III, IV — периоды развития растений по Г. Г. Гатаулиной

У люпина около 50 % ассимилятов затрачивается на подземную часть, в частности на дыхание корней с клубеньками. У гороха и вигны отмечается быстрое уменьшение затрат ассимилятов на дыхание корней. Учитывая, что в процессе дыхания высвобождается энергия, необходимая для метаболизма и осуществления азотфиксации, можно полагать, что у люпина в этот период происходит активная азотфиксация. Это подтверждается данными о количестве атмосферного азота, усвоенного люпином. У гороха и вигны плоды развиваются быстрее, чем у люпина. Повышенное поступление ассимилятов в плоды сопровождается снижением их поступления в подземную часть растений.

Зная, в каких пределах изменяются затраты на дыхание, можно по изменениям содержания углерода в органах растений в динамике косвенно судить о затратах на дыхание и о донорно-акцепторных связях. Данные о содержании углерода в динамике в растениях люпина белого представлены на рисунке. В течение четвертого периода (налив семян) семена становятся мощным акцептором углерода, когда донором выступают не только листья, но и все другие органы растений.

Сравнение баланса углерода у старых и улучшенных в процессе селекции сортов показало, что у улучшенного генотипа короче вегетационный период, меньше высота растений, а  $K_{хоз}$  выше. Уменьшенная часть нерепродуктивной биомассы прямо связана с более высокой эффективностью поступления ассимилятов в семена. Однако у новых сортов не наблюдается лучшего использования ассимилятов корнями для фиксации азота. Соответственно затраты ассимилятов на дыхание у новых и старых сортов существенно не различаются. У люпина отмечается наибольшее потребление продуктов фотосинтеза на увеличение массы корней с клубеньками и на их дыхание. У вигны существенно ниже затраты на дыхание, чем у других видов, хотя сбор белка с 1 га у люпина в 1,5-2 раза выше, чем у гороха и вигны.

### Азотфиксация и азотное питание растений Симбиотическая фиксация азота бобовыми культурами

Зернобобовые и другие культуры семейства бобовых способны развиваться в симбиозе с азотфиксирующими бактериями рода *Rhizobium*, в который входит несколько видов. Для осуществления симбиоза и азотфиксации свободно живущие в почве или специально внесенные бактерии проникают в корни растения-симбионта. Такая инокуляция видоспецифична, т. е. данный вид ризобиума может инокулировать лишь определенный вид бобовой культуры или группу видов. Бактерии *Bradyrhizobium japonicum* инокулируют только сою, *Rhizobium lupini* инфицируют люпин, а *Rh. leguminosarum* вступают в симбиоз с горохом, кормовыми бобами, чиной и чечевицей. Существует и сортовая специфичность. Для успешного симбиоза штамм бактерий должен быть не только *специфичным*, но и *вирулентным* – хорошо внедряться в клетки корня растения, а также *активным* – интенсивно фиксировать азот воздуха. Если бобовую культуру давно выращивают в данном регионе, то в почве содержатся специфичные и конкурентоспособные штаммы бактерий. В этом случае дополнительная инокуляция, как правило, не дает эффекта. Если же культуру на данном поле высевают впервые, например люпин или сою, перед посевом надо обязательно проводить инокуляцию, иначе клубеньки на корнях не образуются.

Лимитирующим фактором для эффективного симбиоза и азотфиксации может оказаться *кислотность почвы*. У большинства растений успешный симбиоз возможен при реакции почвенной среды, близкой к нейтральной (табл.).

Классификация зернобобовых культур по эффективности симбиоза в зависимости от кислотности почвы (Посыпанов)

Группа	Культура	pHСОЛ						
		4	5	5,5	6	6,5	7	7,5
1	Люпин желтый	3	4	5	5	5	4	2
2	Люпин узколистный, горох полевой	2	3	4	5	5	5	4
3	Бобы кормовые, горох посевной, вика посевная	1	2	3	4	5	5	4
4	Люпин белый, соя	0	2	3	4	5	5	5
5	Фасоль, чина посевная, нут	0	1	2	4	5	5	5

Примечание. 0 — симбиоза нет; 1 — симбиоз очень слабый, единичные мелкие клубеньки на отдельных растениях; 2 — симбиоз слабый, более половины растений с мелкими бледно-розовыми клубеньками; 3 — все растения с клубеньками, преимущественно мелкими, розовыми; 4 — более половины клубеньков крупные, розовые; 5 — много крупных красных клубеньков.

Горох полевой, люпин узколистный и особенно люпин желтый способны к эффективному симбиозу при выращивании на кислых почвах, а фасоль, чина и нут требовательны к нейтральной реакции почвенной среды.

Важными факторами эффективного симбиоза являются *влажность* и *аэрация почвы*. При засухе клубеньки быстро отмирают. В плохо аэрируемой почве в клубеньках снижается содержание леггемоглобина и резко уменьшается их азотфиксирующая способность. Зернобобовые культуры не следует выращивать на тяжелых заплывающих почвах, где отсутствуют условия для развития клубеньков.

Важны также и *температурные условия*. Для теплолюбивых культур (фасоль, соя, нут) оптимальная температура для азотфиксации 20-30 °С, а для культур длинного дня, произрастающих в умеренном климате, 15-20 °С.

Симбиотическая азотфиксация зависит также от *условий питания*. Особую роль в оптимизации азотфиксации наряду с фосфором и калием играют микроэлементы, особенно бор и молибден. Бор необходим на известкованных почвах, а молибден - на кислых. Любое нарушение питания может ограничить азотфиксацию и повлиять на содержание и накопление протеина в семенах и в зеленой массе.

В зависимости от региона азотфиксацию может лимитировать один из перечисленных факторов, а иногда и их сочетание. В этом случае бобовые растения испытывают недостаток азота и урожайность резко снижается.

Минеральный азот, как правило, подавляет симбиотическую азотфиксацию. Чем выше доза минерального азота, тем больше угнетается формирование клубеньков, снижается активность симбиоза. При высоких дозах азота клубеньки не образуются. Принято считать, что при создании благоприятных условий для симбиоза внесение минерального азота не повышает урожайность

Для формирования урожая бобовые культуры используют много азота. Потребление азота при урожайности 3-5 т/га составляет 250-350 кг/га. При благоприятных условиях выращивания около 70 % этого количества может поступать за счет азотфиксации.

Потребление азота зависит от культуры, сорта и условий возделывания. У сои при урожайности 2,54 т/га потребление азота составляло 180 кг/га, а при 5 т/га - 460 кг/га. С переходом на автотрофное питание после появления всходов растения в своем росте и развитии полностью зависят от поступления азота через корни. Оно может происходить из двух источников: за счет симбиотического азота, фиксируемого в корневых клубеньках, и минерального азота почвы, поступающего через корни. В процессе роста плодов азот в семена может поступать также путем его реутилизации из других органов.

Соя способна фиксировать азота более 300 кг/га, хотя этот уровень редко достигается. При низкой концентрации азота в почве фиксированный азот становится основным источником для роста растений, а при высокой – его фиксация резко подавляется.

#### ***Накопление азота посевом***

В период вегетативного роста усваивается от 10 до 15 % общего азота, поступающего в течение вегетации, во время цветения и образования бобов (R1-R4) 30-35 % и в последующие периоды (R5-R6) – 40-45 %. В оптимальных условиях поступление азота отмечается до фазы R6. Недостаток азота в период максимального его потребления может вызвать уменьшение урожайности на 30-50 %, а протеина в семенах на 6-15 %.

Поглощение азота растениями, как и накопление биомассы, наиболее интенсивно происходит в течение второго и третьего периодов общей продолжительностью 40-48 дней. За это время накопление азота составляет

около 70 % общего поступления за вегетацию, а в первый период (35-38 дней) – только 18-20 %.

Изменчивость в накоплении азота по периодам и в целом за вегетацию тесно связана с фотосинтетической деятельностью растений в течение первого и особенно второго периодов. Накопление азота в основном определяется фотосинтетическим потенциалом посева в течение второго периода. Изменчивость этого показателя на 67 % зависит от величины ФП этого периода. Поступление азота в растения для завершения роста бобов в течение третьего периода зависит от количества последних.

В четвертом периоде изменчивость в накоплении азота особенно велика. В то же время она в меньшей мере, чем в третьем периоде, связана с числом семян. Это объясняется тем, что во время налива семян поглощение растениями азота невелико. Большее значение в этот период приобретает перераспределение ранее накопленного азота из других органов в семена.

#### ***Источники азота для развивающихся плодов***

Листья, стебли, черешки, корни и клубеньки аккумулируют азот в фазе вегетативного развития вплоть до завязывания бобов. Наибольшее количество азота накапливается в листьях. С середины периода завязывания плодов отмечается уменьшение содержания азота в вегетативных органах в связи с началом оттока его в плоды.

Поступление в плоды азота, фиксированного после цветения, весьма значительно и составляет для плодов гороха 35 %, вигны – 40 и люпина – 42 % от общего поступления. Если достигается максимум продуктивности плодов и семян, то азота, содержащегося в вегетативных органах к началу формирования плодов, просто недостаточно для удовлетворения потребности всех образовавшихся плодов. Следовательно, чем выше урожайность семян, тем больше должно быть азота, фиксированного после завязывания плодов, и соответственно выше фотосинтез растений.

Проблема оптимизации азотного питания бобовых культур сложна, так как связана с азотфиксацией. На разных этапах развития посева могут возникать лимитирующие факторы, связанные с изменениями как условий среды, так и структуры посева.

### **Минеральное питание**

**Фосфор.** Семена бобовых богаты фитиновой кислотой, чем обусловлено накопление фосфора в них. Недостаток фосфора приводит к подавлению роста растений. Дополнительное его внесение увеличивает поглощение не только самого фосфора, но и калия. У сои при высоком содержании фосфора в среде наблюдается снижение передвижения железа, связанное с понижением уровня цитрата в растении. При внесении фосфорных удобрений в семенах сои возрастает содержание фосфора, магния, железа и серы. При повышении дозы фосфорных удобрений снижаются поглощение и содержание цинка. Высокое содержание фосфора приводит также к снижению концентрации меди, железа, стронция и бария. Объяснить это можно разными причинами: снижением скорости поглощения этих

элементов, эффектом разбавления, торможением передвижения из корней в побеги и др.

У сои фосфор способствует увеличению содержания белка и снижению жира. Этот элемент может также ускорять старение растений, регулируя транспорт углерода из хлоропластов. Если в цитоплазме фосфора недостаточно, то ассимилированный в процессе фотосинтеза углерод накапливается в хлоропластах как крахмал. Если же фосфора достаточно, то ассимиляты переходят из хлоропластов в цитоплазму и далее в виде сахарозы транспортируются в семена и другие части растения. Фосфор играет ведущую роль в формировании и развитии клубеньков.

**Калий.** В тканях растений он присутствует в виде свободных ионов или легко обмениваемых соединений и обладает наибольшей подвижностью по сравнению с другими минеральными элементами. Это преобладающий катион в цитоплазме клеток. Калий является активатором многих ферментов и играет большую роль в синтезе белка. Содержание его в листочках и черешках гороха, расположенных у третьего листа от верхушки побега растения, образовавшего 8-9 узлов, – наилучший показатель обеспеченности растения калием в целом. Брэй установил, что при содержании в пробах почвы 25 мг/кг доступного калия урожайность сои составляла 50 % от максимальной, тогда как при 100 мг/кг – 97 %. Наибольшее поступление калия в растения сои отмечалось в период образования и роста плодов, наивысшая скорость поглощения калия (1,7 кг/га в сутки) – на 87-94-й день после прорастания.

Экстремальные концентрации калия в растении составляют 0,3 и 5,7%.

**Кальций.** Он играет важную роль в минеральном питании бобовых. На кислых почвах кальций необходим для обеспечения нормального роста клубеньков и растений, доступности для них элементов минерального питания. Поглощение кальция у сои на начальных этапах развития растений протекает с низкой скоростью, а затем, постепенно возрастая, достигает максимума (2,7 кг/га в сутки) на 73-80-й день после прорастания. Подвижность кальция в растениях относительно небольшая.

**Магний.** Максимальная скорость поглощения магния соей наблюдается в период полного цветения и начала завязывания бобов, а в период налива семян она уменьшается. При недостатке магния в почве изменяются передвижение и локализация фосфора в растениях; в вегетативных органах его значительно больше, чем в семенах.

**Сера.** Она находится в растениях в виде сульфат-ионов. Серное голодание снижает скорость роста сои и уменьшает содержание в растениях нерастворимого азота. Растения сои более активно поглощают серу перед началом цветения. При использовании серных удобрений заметно снижается Поглощение молибдена растениями гороха.

**Железо.** Это компонент цитохромов, а также железосодержащих белков, связанных с фотосинтезом, фиксацией азота и участвующими в дыхании дегидрогеназами. При недостатке железа у растений наблюдается хлороз. При поглощении железо интенсивно транспортируется к активно

развивающимся молодым тканям. У сои восстановление железа в корне происходит в клетках эндодермы и эпидермиса. Наибольшей восстановительной способностью обладают молодые корни второго порядка. Железо транспортируется растением в виде цитрата железа. Внесение железа подавляет поглощение цинка и его транспорт к побегам, а также поступление фосфора.

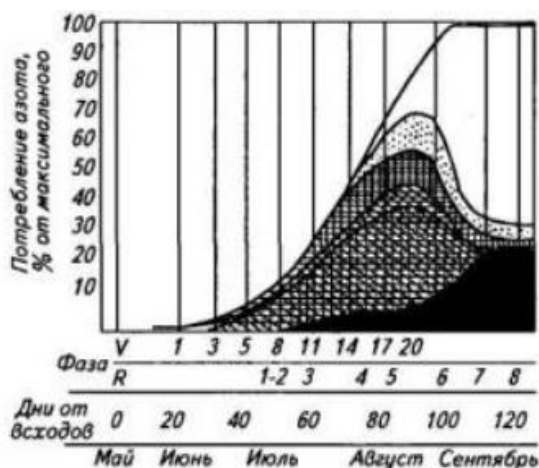
**Цинк.** Этот элемент – кофактор многих ферментов. В опытах с соей показано, что цинк легко перераспределяется в растениях, причем признаки голодания по этому элементу наиболее четко выражены у старых листьев. Дефицит цинка у сои проявляется в желто-зеленой окраске листьев и торможении роста. На желтых пятнах постепенно возникает некроз, тормозится рост клубеньков. Соя сравнительно устойчива к высоким дозам цинка (11 кг/га). При его внесении наблюдается торможение поглощения железа. Внесение цинка не влияет на содержание фосфора, калия, кальция, магния и меди в плодах.

**Марганец.** Этот элемент – активатор многих ферментативных систем, необходимый компонент хлорофилла. При его недостатке у сои наблюдается бледно-зеленая или желтая пятнистость между жилками листа, особенно на нейтральных почвах. При избытке марганца проявляется его токсичное действие: листья становятся морщинистыми, с хлорозными пятнами. Отмечается разная чувствительность сортов сои к избытку марганца. Внесение марганца снижает поступление цинка.

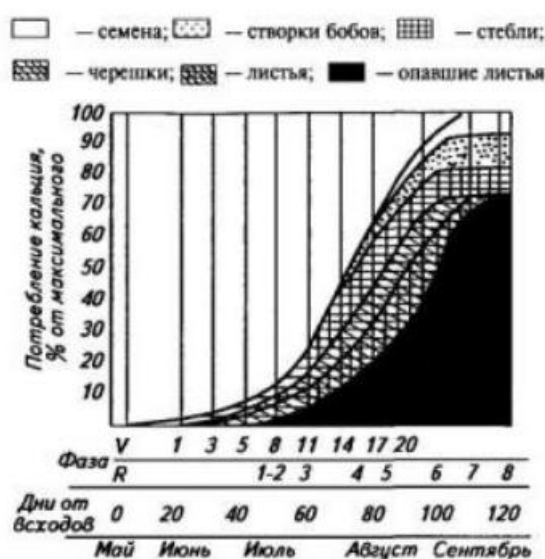
**Молибден.** Он необходим для фиксации бобовыми растениями атмосферного азота. По мере увеличения рН почвы доступность этого элемента для растений возрастает. На почвах, бедных молибденом, внесение этого элемента в количестве 0,2 кг/га повышает урожайность сои на 30-50 %. Молибден накапливается в семядолях, причем содержание его в семенах нижних плодов больше, чем верхних. Установлено, что в семенах сои с высоким содержанием молибдена (48 мг/кг) его достаточно для того, чтобы выращенные из них растения не нуждались в этом элементе даже на почвах, бедных молибденом.

**Бор.** Это основной элемент в действии фотохрома. Бор необходим для нормального деления и роста клеток и для метаболизма растения в целом. У сои обнаружен широкий диапазон концентраций бора, нормальное содержание этого элемента находится в пределах 20-100 мг/кг. Переходная граница между его дефицитом и достаточным содержанием в растениях составляет 16-20 мг/кг.

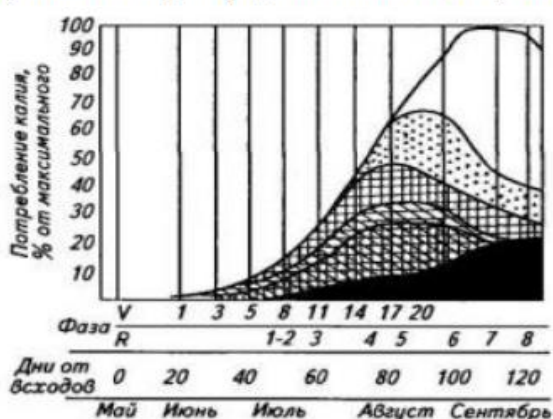
**Медь.** Связанная медь – составная часть окислительно-восстановительных ферментов. Содержание меди в высушенных образцах сои (надземная часть) разных сортов составляет 4-12 мг/кг. Дефицит меди приводит к торможению роста и снижению урожайности сои.



Потребление и распределение азота у сои в



Потребление и распределение кальция у сои



Потребление и распределение калия у сои

Содержание таких макроэл-в, как азот, фосфор и калий, в сухой биомассе зернобобовых зависит от вида растений, фазы их развития, почвы, применяемых удобрений, погодных условий. Наиболее высоко содержание азота в растениях обычно в начале вегетативного роста – 3,4-3,7 %. В дальнейшем его содержание находится в пределах 2,2-3,2 %.

Содержание фосфора ( $P_2O_5$ ) в начале вегетации составляет 0,4-0,6 %, а в фазы цветения и образования бобов – 0,4-0,5 %. Соотношение фосфора ( $P_2O_5$ ) и калия ( $K_2O$ ) в растениях составляет 1:2. Если же рассматривать вынос питательных элементов растениями на формирование 1 т семян, то для люпина белого он составляет (кг/т): N - 80-90,  $P_2O_5$  - 12-15,  $K_2O$  - 30-40. К началу созревания в бобах сосредоточивается 95 % азота, 80 фосфора и 90 % калия от общего содержания их в растении. Интенсивность поступления фосфора и калия сильно различается по периодам вегетации: до цветения всего 15-20 % от максимального их накопления в растениях.

Наиболее высокая интенсивность потребления фосфора отмечается в период роста плодов, а калия – во время цветения и образования плодов. К концу периода роста бобов (фаза блестящих бобов) растения потребляют 70-80 % фосфора и 85-90 % калия от максимального количества за вегетацию. Поступление и содержание фосфора и калия в растениях увеличивается при внесении фосфорных и калийных удобрений.

Количество питательных веществ, потребляемых растениями в начале вегетации, невелико. Поступление и накопление некоторых питательных веществ в листьях происходят в течение всей вегетации вплоть до созревания, в других же органах эти процессы завершаются к репродуктивной фазе. Некоторые питательные вещества очень мобильны и переходят из старых частей растений в молодые и растущие. Азот, фосфор и сера оттекают в семена во время их налива из других органов растений. В этот период содержание названных элементов сильно снижается в листьях, стеблях и створках бобов. Однако некоторые элементы, такие как кальций, малоподвижны. Перераспределение таких элементов из старых частей в растущие незначительно. В связи с этим концентрация кальция в листьях к концу вегетации увеличивается.

Перераспределение других элементов в растении в основном промежуточное между очень подвижным азотом и маломобильным кальцием. Фосфор и сера в этом отношении очень схожи с азотом. Калий оттекает из вегетативных органов в развивающиеся семена, но накапливается в створках плодов. Цинк и медь пере-распределяются, но не в такой степени, как азот. Магний, марганец, железо, бор и молибден характеризуются низкой подвижностью, но все-таки большей, чем кальций. Что касается железа, то у сои отмечаются большие сортовые различия в передвижении этого элемента.

Наиболее частые нарушения в минеральном питании у зернобобовых связаны с недостатком фосфора и калия, а также с повышенной кислотностью почвы.

## **5. Физиолого-биохимические основы формирования урожая.**

### ***Цветение и формирование плодов и семян***

Опадение цветков, молодых плодов (завязей) и недоразвитость (абортивность) семян распространены у многих культур. Эти явления связывают с разнокачественностью плодоземелентов – генетической, матриальной и экологической. Обычно все эти формы разнокачественности взаимосвязаны.

Рассмотрим динамику цветения, образования завязей и опадения плодоземелентов на примере растений люпина белого.

На главном побеге у люпина белого образуется 30-45 бутонов. Цветки на соцветии раскрываются строго последовательно снизу вверх. Верхние 5-10 бутонов часто остаются недоразвитыми и абортируются, когда начинают раскрываться средние цветки. Период от раскрытия нижнего цветка на цветоносе главного побега до раскрытия верхнего составляет 9-10 сут. Когда раскрыто большинство средних цветков на соцветии, у нижних цветков опадают лепестки и формируются завязи, а верхний ярус соцветия представлен бутонами разной степени развертывания. Когда на соцветии раскрыты верхние цветки, у средних завядают и засыхают лепестки, а в нижнем ярусе размер завязей уже составляет 1-2 см.

Обычно бутоны и цветки на соцветии не опадают до раскрытия, за исключением верхних. Массовое опадение верхних и средних цветков наблюдается после завядания и засыхания у них лепестков (на 7-9-й день после раскрытия нижних цветков). У цветков, которые должны опасть, к началу завядания лепестков цветоножка изгибается книзу, в то время как у нижних цветков и завязей она во все фазы их развития прямая и расположена под острым углом к цветоносу. Очевидно, в это время у них образуется отделительный слой. Завязи, образовавшиеся из средних цветков, опадают очень быстро, когда их длина всего 6-7 мм. На соцветии главного побега к моменту опадения всех лепестков остается 9-12 завязей из 30-35 бутонов. Однако из этих завязей в дальнейшем сохраняется всего 6-7 бобов, остальные опадают.

На одном растении обычно три побега первого порядка, и зацветают они одновременно – на 12-14-й день после раскрытия цветков на главном побеге, т. е. когда цветение на главном побеге завершилось. Из нижних цветков образуются завязи, а средние и верхние опадают. Динамика раскрытия цветков на боковых побегах аналогична таковой на главном побеге, но цветение завершается быстрее в связи с меньшим числом цветков на одной ветви первого порядка по сравнению с главным побегом.

У позднеспелых сортов последовательно по ярусам наблюдается цветение на побегах второго порядка, а при благоприятных погодных условиях – третьего и четвертого порядков. У скороспелых сортов с ограниченным ветвлением период цветения и образования плодов длится 20-25 дней, у позднеспелых – часто 30-35 дней.

Представленная картина цветения и образования плодов характерна для всех зернобобовых. У сои опадает от 40 до 80 % цветков в зависимости от сорта и условий вегетации. На растениях кормовых бобов в обычный по погодным условиям год завязывается около 60 % бобов от числа цветков, а в засушливом году – в 2 раза меньше. Часть завязей также опадает. Созревшие плоды составляют всего 17-30 % от числа цветков в зависимости от погодных условий.

Абортивность плодов и семян у гороха прекращается, когда семя в соответствующем узле достигает длины 6 мм. Эту фазу называют конечной фазой абортирования семян. До нее влажность семян составляет 80-85 %, а затем начинает постепенно снижаться. Масса развивающихся семян в это время составляет всего около 15 % максимальной, и только после прохождения конечной фазы она начинает быстро расти.

Почему так много цветков и завязавшихся плодов опадает? Можно ли увеличить число плодов? Известно, что каждый дополнительный боб на растении означает повышение урожайности на 3-4 ц/га.

Возраст цветка и его положение на цветоносе не влияют на содержание в различных его тканях аминокислот и крахмала. Следовательно, цветки опадают не потому, что в них поступает мало ассимилятов. Однако разные по положению на цветоносе цветки различаются по активности дегидрогеназ. В средних и верхних цветках их активность в 2-2,5 раза меньше, чем в нижних.



Очевидно, на первом этапе число репродуктивных органов регулируется гормонами, а в дальнейшем — снабжением их ассимилятами. В конкуренции за ассимиляты семена, вступившие в период налива раньше, имеют преимущества перед верхними, более молодыми, так как их аттрагирующая способность выражена сильнее.

Это является основой для значительной матрикальной и экологической разнокачественности плодозлементов, проявляющейся даже в большей мере, чем у зерновых культур.

Недостаток влаги — основная причина снижения урожайности во многих регионах. Модель опадения завязавшихся плодов одинакова как при орошении, так и без него. Орошение увеличивает число завязавшихся на растении бобов, но не улучшает их выживаемость.

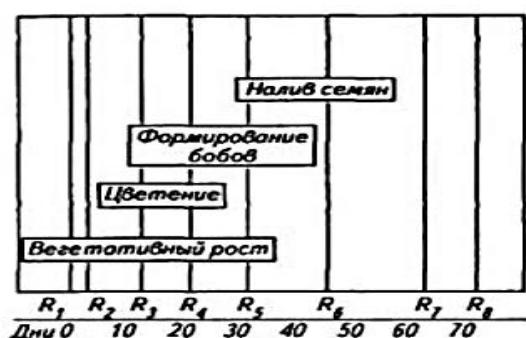
При орошении на растениях образуется больше узлов, а сами междоузлия длиннее. Рост растений в высоту значительно активнее при орошении, особенно в засушливые годы. Во влажный год различия в росте, развитии и урожайности в вариантах с орошением и без него незначительны. Масса 1000 семян при орошении снижается из-за большого количества семян на растениях. Орошение увеличивает число цветков, завязавшихся плодов и бобов, достигших созревания благодаря увеличению числа узлов с цветками и плодами, хотя продуктивность отдельных узлов не повышается. При орошении существенно увеличивается накопление сухой биомассы, но это увеличение не пропорционально увеличению сухой массы семян. Орошение также улучшает деятельность клубеньковых бактерий. Азотфиксация увеличилась почти в 2 раза по сравнению с неорошаемым вариантом.

Зернобобовые сильно реагируют на изменения условий среды. Число цветков и плодов на растении зависит от генотипа, условий года и срока посева.

Недостаток влаги в период бутонизации, цветения и образования бобов вызывает сильное дополнительное опадение цветков и завязей. Выбор генотипа, адаптированного к условиям среды, оптимальных срока посева и густоты стояния растений способствует увеличению числа бобов и семян, сформировавшихся на единице площади.

### ***Формирование, налив, созревание плодов и семян***

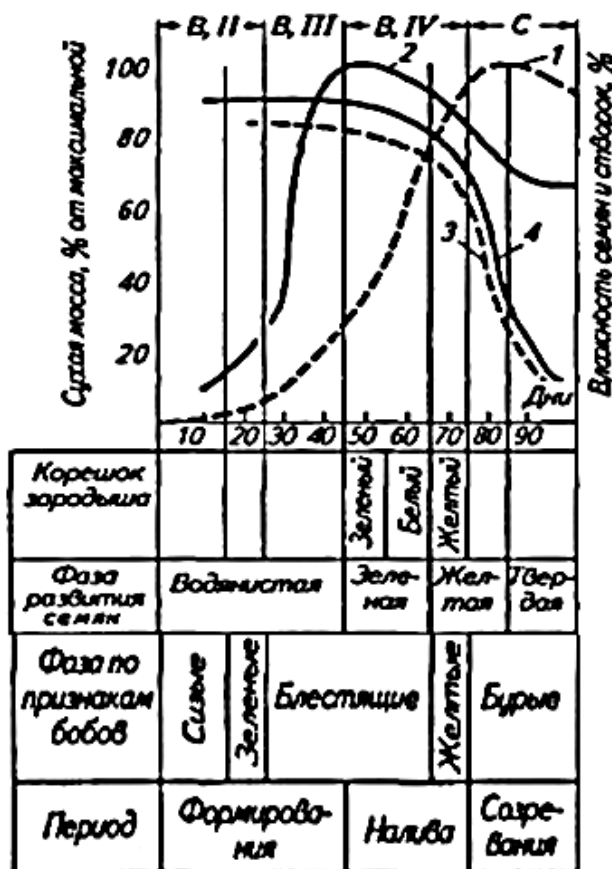
В развитии плодов и семян у зернобобовых культур выделяют четыре периода: цветение и образование плодов, рост бобов, налив семян, созревание. На эти периоды подразделяют фазу репродуктивного развития растений. Ей предшествуют период от посева до появления всходов и фаза вегетативного развития — от всходов до начала цветения. Частично периоды развития плодов и семян на растении накладываются друг на друга, что можно видеть на примере сои (рис.). В период от начала до конца цветения одновременно продолжается вегетативный рост (нарастают новые листья или побеги), идет формирование плодов последовательно снизу вверх по ярусам растения и начинается налив семян в нижних бобах. Именно этот период — критический в формировании урожая.



Фазы и периоды развития сои

К концу его формируются плоды и обычно отмечается максимальная за вегетацию площадь листьев, что обеспечивает необходимую фотосинтетическую деятельность посева в этот и последующие периоды. Количество плодов, сформировавшихся на единице площади в этом периоде, определяет величину урожая.

В последующие периоды число плодов может только уменьшиться из-за возможного их опадения.



Периоды развития плодов и семян люпина белого сухая масса (% от максимальной):

1 - семян; 2 - створок плодов;

влажность (%):

3 - семян; 4- створок плодов

Графическая модель развития плодов и семян зернобобовых культур на примере люпина белого представлена на рисунке. В период роста плодов они быстро увеличиваются в размере. К концу этого периода линейные размеры плодов и их сырая масса максимальные; ассимиляты в основном поступают в створки плодов. В это время сухая масса створок достигает максимальной величины. Сухая масса семян составляет всего 25-50 % максимальной в зависимости от культуры. Сырая масса плодов на 80-90 % состоит из воды, причем в створках ее на 5-8 % больше, чем в семенах.

В период налива семян пластические вещества поступают только в семена. Существует два источника этого поступления: за счет фотоассимиляции и реутилизации веществ из других органов.

Сухая масса створок за время налива семян обычно уменьшается. Содержание азота в створках плодов люпина белого за этот период снижалось с 2,5 до 0,5%, а в семенах увеличивалось с 4,7 до 8,2 %. Отток его происходит и из других органов. К концу периода налива семян их сухая масса становится максимальной. Зеленая масса растений уменьшается из-за опадения листьев и снижения влажности, но сухая продолжает нарастать в

связи с продолжающимся в этот период фотосинтезом и интенсивным поступлением ассимилятов в семена.

Влажность плодов, при которой заканчивается налив, т. е. прекращается поступление пластических веществ в семена, около 60 %, причем влажность створок больше, чем семян. В модели развития плодов и семян гороха, разработанной INRA (Франция), физиологическая спелость семян и завершение налива отмечаются при влажности семян 50 %, а у сои (модель США, фаза R7) - 60 %.

Созревание семян — завершающий период их развития. В это время семена и створки плодов теряют влагу. Скорость созревания, характеризующаяся интенсивностью снижения влажности семян и створок плодов, зависит от погодных условий. При пониженных температуре и осадках созревание замедляется. Уборку зернобобовых культур иногда приходится начинать при влажности семян 30—35 %, чтобы избежать потерь урожая из-за растрескивания бобов при созревании у некоторых культур или ухудшения погодных условий при созревании позднеспелых видов и сортов.

Интенсивность поступления пластических веществ в плоды и семена неодинакова в разные периоды их развития. Самый активный приток пластических веществ в плоды отмечается в период роста бобов: в 2—3 раза больше, чем в предшествующий период, и в 1,5—2 раза больше, чем в последующий. Во время налива семян интенсивность накопления веществ в плодах в целом снижается, но в семенах достигает максимума и бывает в 1,5—2 раза больше, чем в предшествующий период.

Конкуренция между вегетативными и генеративными органами в период цветения и образования плодов во многом определяет направленность фотосинтеза и урожайность растений. Доля пластических веществ, поступающих в плоды, зависит от культуры, сорта и метеорологических факторов. Условия, благоприятные для ростовых процессов, усиливают ветвление и образование плодов на боковых побегах и верхних ярусах, но развитие плодов и поступление в них пластических веществ при этом замедляются.

Цветки и завязавшиеся бобы на побегах разных порядков, а также нижние и верхние гоудоэлементы на одном побеге находятся в состоянии конкуренции. При этом плоды, образовавшиеся раньше, имеют преимущества. Цветки и плоды с боковых побегов верхних ярусов опадают сильнее, и число семян в одном бобе на этих побегах меньше, чем на главном.

Интенсивность накопления биомассы за период формирования плодов в расчете на единицу площади у различных зернобобовых культур в среднем близка. Она резко снижается в условиях недостатка влаги.

Несмотря на то что для всех зернобобовых характерна аналогичная модель развития плодов и семян, обусловленная одинаковыми особенностями роста и типом плода, существуют и значительные видовые различия.

Сравнительное изучение формирования плодов и семян у гороха, сои и трех однолетних видов люпина – белого, желтого и узколистного показало, что для всех видов характерна сходная модель развития плодов. Однако культуры значительно различаются по продолжительности межфазных периодов и интенсивности поступления пластических веществ в плоды.

Горох способен быстрее накапливать биомассу, формирование плодов у него интенсивнее, чем у других культур. У гороха и сои тоньше створки плодов. После завязывания плодов увеличение массы створок и семян у этих культур более равномерное, чем у люпинов, у которых пластические вещества в период роста плодов в основном поступают в створки.

Различные элементы структуры урожая семян, такие как число плодов, семян на растении и на единице площади, а также масса 1000 семян формируются на разных этапах развития растений.

Число плодов, сформировавшихся на единице площади, является выходным показателем второго периода (рост бобов). В дальнейшем этот показатель мало изменяется, так как частичное опадение плодов, которое наблюдается в посеве, происходит в течение второго периода. Этот показатель сильно изменяется по годам, коэффициент вариации составляет 40 %. В засушливые годы плодов формировалось на 56 % меньше, чем в благоприятные.

Число семян, сформировавшихся на единице площади, относится к выходному показателю третьего периода — налива семян. Изменчивость этого показателя по годам высокая, коэффициент вариации 45 % и зависит, очевидно, от фотосинтетической деятельности посева в предшествующие периоды. Основную часть в изменчивости количества семян занимает ФП второго периода — 59 % из общей дисперсии переменной 75 %. В течение четвертого периода происходит налив семян, и в конце его семена характеризуются максимальной массой.

Масса 1000 семян — сравнительно стабильный показатель. Влияние на массу 1000 семян увеличения среднесуточной температуры во время налива с 15 до 20 °С незначительно. Корреляция между массой 1000 семян и их числом отрицательная, а с количеством осадков положительная. Однако в целом указанные факторы слабо влияют на массу 1000 семян.

Итак, при рассмотрении связей элементов структуры урожая (число плодов, семян и массы 1000 семян) с элементами фотосинтеза посева в различные периоды его развития установлено, что основное влияние на число плодов и семян оказывают средняя площадь листьев, фотосинтетический потенциал второго периода, когда происходит цветение и образование плодов.

Важным показателем развития посева является максимальная площадь листьев — выходной показатель второго периода. В свою очередь, ФП и площадь листьев второго периода связаны тесной

корреляционной зависимостью с аналогичными показателями первого периода (цветение и образование плодов).

На урожайность и качество продукции оказывают влияние факторы внешней среды. При недостатке влаги урожайность уменьшается более чем в два раза. Недобор урожая в отдельные годы чаще всего связан с недостаточным нарастанием площади листьев в первой половине вегетации и с общим снижением ФП.

Важно изменить структуру растения таким образом, чтобы большая часть продуктов фотосинтеза использовалась на формирование и рост бобов и семян, т. е. был больше  $K_{хоз}$ . Для обеспечения урожайности люпина белого не ниже 4—5 т/га необходимо, чтобы на каждом растении при густоте 400 тыс/га (40 растений на 1 м<sup>2</sup>) было 10—12 бобов, а на 1 м<sup>2</sup> 1300—1400 семян.

Накопление протеина в биомассе тесно связано с фотосинтетической деятельностью посева во все периоды его развития и зависит в основном от изменчивости по периодам средней площади листьев и ФП.

На накопление протеина в семенах влияют те же факторы, однако в этом случае усиливается роль ФП четвертого периода, когда происходит налив семян. В этот период накопленный ранее азот из вегетативных органов и створок плодов реутилизируется в семена. В то же время в течение только четвертого периода из почвы усваивается от 15 до 25 % общего содержания азота в растениях. В засушливые годы, когда формируется мало семян, масса 1000 семян обычно повышается. В накоплении протеина важнее роль площади листьев и фотосинтетического потенциала в третьем и особенно в четвертом периодах.

Для формирования урожайности семян 4-5 т/га необходимо, чтобы максимальная площадь листьев к концу данного периода была 50—55 тыс. м<sup>2</sup>/га, а фотосинтетический потенциал в течение периода — 850—900 тыс. (м<sup>2</sup>·дн)/га.

Урожайность зернобобовых культур, как правило, ниже, чем зерновых, так как на синтез протеина тратится больше энергии, чем на синтез углеводов. Кроме того, много энергии затрачивается на поддержание симбиотической азотфиксации. Однако генетический потенциал и совершенствование технологий могут обеспечить значительное повышение урожайности. Урожайность семян кормовых бобов в европейских странах с достаточным количеством осадков на уровне 5 т/га. Такая же урожайность отмечается у лучших сортов гороха при благоприятных условиях возделывания. Новые сорта люпина узколистного обеспечивают урожайность семян 3—4 т/га, а люпина белого 4—5 т/га.

К лимитирующим факторам относятся болезни зернобобовых, в частности фузариоз и антракноз. Найдены источники генетической устойчивости ко многим болезням у некоторых видов зернобобовых культур и создаются устойчивые к болезням сорта.

## 6. Физиолого-биохимические основы формирования качества урожая.

Зернобобовые культуры (горох, соя, фасоль, вика, чечевица, кормовые бобы, люпин и др.) являются источником полноценного и дешевого пищевого и кормового белка, сырьём для переработки, зеленым удобрением.

Важной особенностью бобовых культур является их способность фиксировать молекулярный азот воздуха при помощи клубеньковых бактерий. Зерновые бобовые культуры фиксируют до 100 кг N на 1 га, значительная часть которых остается в почве, что является важным условием повышения плодородия почв особенно с малым содержанием азота.

В настоящее время особое значение приобретает широкое использование зерновых бобовых культур в качестве кормов для животных. Для повышения продуктивности скота содержание белков в их рационе должно увеличиваться, иначе неизбежны большой перерасход кормов и повышение себестоимости продуктов животноводства.

Основными веществами, которые определяют пищевую и кормовую ценность зерна зерновых бобовых культур, являются белки. Важное значение имеет также крахмал, а в семенах некоторых бобовых (соя, нут) и жир.

**Белки.** Содержание белков в семенах бобовых культур колеблется в очень широких пределах - от 12 до 14 % у некоторых сортов фасоли, до 40 % и более в семенах сои и люпина. Наибольшее количество белков, которое было найдено в семенах растений, составляет 61,27 % сухой массы. Такое высокое содержание белков было обнаружено в семенах люпина (почти 2/3 массы семян приходится на долю белков). В соломе и сене з\б также содержится в несколько раз больше белков, чем в соломе злаков.

При изучении белков семян злаков мы отмечали, что содержание проламинов и глютелинов значительно превышает количество альбуминов и глобулинов. В семенах зерновых бобовых культур преобладают глобулины. В семенах гороха на долю глобулинов приходится 60-80 % общего содержания белков, в семенах сои, люпина и чечевицы - 60-70, в семенах фасоли - 80-90 % общего содержания белков. На долю альбуминов приходится, как правило, 5-15 % общего содержания белков, а на долю глютелинов, у большинства бобовых - 10-20 %. В семенах фасоли и люпина содержание глютелинов более низкое - 5-10 %. Проламины в семенах бобовых культур отсутствуют.

Выделенные из семян зерновых бобовых культур отдельные глобулины, различаются по ряду свойств. Этим белкам даны соответствующие названия. Глобулины семян гороха - легумины и вицилины, сои - глицинин, фасоли - фазеолин, люпина - , - и -конглоутины и т д. Эти белки имеют различный элементарный и аминокислотный состав, различаются по молекулярной массе, изоэлектрическим точкам и т. д.

**Аминокислотный состав** белков семян бобовых культур. Белки з\б отличаются тем, что в них содержатся все незаменимые аминокислоты,

причем количество многих незаменимых аминокислот обычно достаточно для удовлетворения потребностей человека и животных. Говоря о белках злаков мы указывали, что лимитирующей аминокислотой у них являемся лизин, а иногда и триптофан. В белках семян многих бобовых, как правило, содержится недостаточное количество метионина, поэтому человек и животные не могут удовлетворить свою потребность в этой аминокислоте только за счет бобовых.

Биологическая ценность белков зерна зерновых бобовых культур очень высокая, она значительно выше, чем биологическая ценность других растительных белков. Если принять биологическую ценность белков молока за 100, то биологическая ценность белков большинства зерновых бобовых будет 75-85, а ценность белков сои приближается к 100. Некоторые исследователи считают, что белки молока и сои практически равноценны. Таким образом, семена зерновых бобовых культур являются не только продуктом с большим количеством белков, но и концентратом незаменимых аминокислот, необходимых для людей и животных. Более легкая растворимость белков зерновых бобовых культур в воде и растворах нейтральных солей означает и более легкую их переваримость для человека и животных.

Другие азотистые соединения. Кроме белковых веществ, в семенах зерновых бобовых содержатся и другие азотистые соединения: свободные аминокислоты и их амиды, нуклеиновые кислоты, пептиды, азотистые основания, минеральный азот. Главная масса небелковых азотистых соединений представлена свободными аминокислотами. Содержание свободных аминокислот в семенах большинства бобовых культур составляет 4-5 % массы зерна, т. е. 12-15 % общего азота, и эта фракция в зависимости от ее состава может играть важную роль в питании человека и животных. Анализы показали, что аминокислотный состав небелковой фракции семян зерновых бобовых очень разнообразен, как правило, в этой фракции имеются все незаменимые аминокислоты, что в значительной степени повышает питательную ценность бобовых культур.

Содержание амидного азота обычно составляет 1-2 % общего, азота оснований - 2-4 %, а количество других небелковых азотистых соединений незначительно.

Углеводы. В семенах большинства бобовых культур главным запасным углеводом является крахмал (средние данные содержания крахмала даны в табл.). В зависимости от условий выращивания количество крахмала в семенах разных сортов гороха может быть от 40 до 55 %, бобов - от 40 до 50, фасоли - от 40 до 60, вики - от 40 до 55, чечевицы - от 45 до 60 %. В семенах сои среднее содержание крахмала составляет только 3 %, а основным запасным веществом является жир. Обычно количество крахмала в семенах сои не превышает 5 % а иногда его там нет. В люпине также очень мало крахмала, полисахариды здесь представлены пентозанами, пектиновыми веществами и др. ПС.

**Жиры.** Жиры семян бобовых (за исключением сои) относятся к группе невысыхающих или плохо высыхающих масел (много насыщенных ЖК), с низким йодным числом. Сосредоточен жир главным образом в зародыше.

Минеральные вещества (2-5 %, соя - 4-7 %). Как и у злаков зола на 75 % состоит из Р и К, но меньше Mg и больше Са и S. В связи с этим з/б испытывают большую потребность в этих элементах. З/б являются ценным источником этих элементов в питании человека и животных.

Распределение: Р и К, Mg содержится в семядолях, Са - равномерно в семядолях и семенной кожуре. Содержание золы в зародыше во много раз ниже, чем в других частях.

Зола соломы бобовых на 2/3 состоит из окислов К и Са. К в ней в 2, а в Р - в 4 раза меньше, чем в золе семян. В золе соломы значительно больше S, Si, Cl. Небольшое количество Mn, Cu, Mo, В, I, Со, Zn и др.

**Витамины.** Много витамина В1 и В2. Найдены также РР, Е и К.

В1 в семенах бобовых 0,6-1,0 мг/100 г ( не меньше чем у зерновых)

В2 0,2-0,3 (бобы)

РР 2,0-4,0 (фасоль)

Е (больше чем у злаков в несколько раз): 8,0 (горох)- 60 (соя), в масле до 200.

С до 50 - зеленый горошек (консервировании)

Витамин Е содержится в зародыше, группы В - в оболочках.

**Алкалоиды.** Более 20. Входят в состав семян некоторых бобовых. Богат алкалоидами род люпина. У различных видов их содержание изменяется от 0,05 до 4 %. Среди них наиболее распространены: лупинин (С10Н19НО)- малотоксичен; спартеин (С15Н26N2)- наиболее ядовит (мин. смерт. доза - 23-30 мг/кг); лупанин (С15Н24НО) - наиболее ядовит, (22-25 мг/кг) - узколистый и желтый; оксилупанин С15Н24N2O2 (228 - в 10 раз менее ядовит). Одни виды люпина содержат 2-3 алкалоида, другие значительно больше. Наибольшим количеством алкалоидов отличается *L. hubrudus* (3,3 %), *polyphyllus* (многолетний) (3,25 %). Много высокотоксичных алкалоидов содержит *L. angustifolius* (лупанин), *L. luteus* (лупанин). Меньше у *L. pilosus* (1,16), *elegans* (1,25), *nannus* (0,48) - используются в пищу. Более благоприятный состав алкалоидов у *L. albus* (малотоксичный лупанин, оксилупанин), семена которого в Египте и Италии с древних времен использовали в пищу после вымачивания в воде и проваривания. Селекционерами выведены сорта не содержащие алкалоидов.

Содержание алкалоидов зависит от климатических условий, вносимых удобрений, изменяется в течении вегетационного периода.

Синтезируются алкалоиды в основном в наземных органах. Содержание алкалоидов невелико в первый период роста и развития. Максимальное содержание в период цветения. В листьях всегда больше, чем в стеблях. После цветения содержание алкалоидов в стеблях и листьях снижается и они накапливаются в семенах и бобах.

**Гликозиды.** Они содержатся в семенах *фасоли и вики*. Определяют тем самым их токсичность для человека и животных. Гликозиды подобные

амигдалину (содержат синильную кислоту). При расщеплении синильная кислота оказывает токсическое действие.

В семенах лимской фасоли (*Phaseolus lunatus*) также найден гликозид, содержащий HCN.

### **Изменение химического состава при созревании семян**

В начальный период роста и развития бобовых в вегетативных органах содержится сравнительно мало N, а затем при усилении фиксации клубеньковыми бактериями N<sub>2</sub> из воздуха содержание N значительно повышается и достигает максимума в период бутонизации и цветения. После цветения количество N в вегетативных органах уменьшается. Листья верхних ярусов растений отличаются большим по сравнению с листьями нижних ярусов и нижней частью стебля содержанием общего N. В фазе цветения и формирования зерна содержание N в этих органах растений снижается, так как значительная часть их переходит в репродуктивные органы.

Основными процессами в созревающем зерне бобовых являются синтез белков из поступающих в зерно аминокислот и синтез крахмала из сахаров, а также образование клетчатки и жира. Содержание общего N в семенах наиболее высокое на ранних фазах созревания.

*Изменчивость химического состава семян в период созревания на примере гороха.*

Вскоре после цветения в семенах гороха образуется много сахаров и N (до 5...6 % на СМ), крахмала сравнительно мало. Через 18-24 дня (2...3 недели) после цветения вследствие интенсивного оттока сахаров из листьев количество сахаров в зерне увеличивается ещё больше и достигает 20-30 %, а относительное содержание крахмала низкое. Сахароза является основным сахаром, который накапливается в семенах.

В период интенсивного налива зерна, через 28-40 дней (месяц и позже) после цветения, усиливается синтез крахмала и уменьшается количество сахаров. Кроме того, в семенах в этот период синтезируется значительное количество клетчатки. Относительное содержание азотистых соединений снижается. Во время налива семян наблюдается максимальная интенсивность биосинтеза белков (но менее интенсивно, чем крахмала). Синтез белков идет за счет поступающих в семена аминокислот и амидов.

В период восковой спелости происходит дальнейшее увеличение количества крахмала, а содержание сахаров и азота не изменяется.

В процессе созревания з/б культур изменяется не только содержание, но и фракционный состав белков - на начальных фазах созревания больше альбуминов, в конце - глобулинов.

В створках бобов во время созревания количество N, сахаров и крахмала в створках бобов уменьшается вследствие оттока этих веществ в семена, а также синтеза большого количества клетчатки. Так, количество общего N уменьшается с 3 до 0,7-0,9 %, крахмала - с 13 до 2 % и сахаров - с 25 до 2 %. Основными сахарами в створках бобов являются глюкоза и

фруктоза, а не сахароза, как в семенах. Общее содержание клетчатки в створках бобов повышается за время созревания на 10-30 %.

У сои вместо крахмала в период созревания синтезируется много жира.

У з/б культур в процессе созревания соотношение С к N практически не изменяется (у зерновых - повышается).

### **Влияние почвенно-климатических факторов.**

Наиболее важными условиями, которые оказывают значительное влияние на накопление белков в зерновых бобовых культурах, являются плодородие почвы, а также влажность и температура почвы и воздуха.

Наиболее благоприятными для получения зерна с большим количеством белка являются черноземные почвы, относительно сухой и жаркий климат.

Содержание белка в семенах при продвижении с северо-запада на юго-восток повышается. Изменение в содержании крахмала происходит в обратном направлении. Изменяется и качество крахмала: в северных и сев.зап. районах в зерне бобовых амилозы в крахмале больше, а амилопектина меньше.

Наряду с изменчивостью общего количества белков в зерне в зависимости от условий выращивания изменяется и их качественный (фракционный) состав. В условиях жаркого и сухого климата с пониженным количеством осадков, особенно в период созревания зерна, в семенах накапливается больше глобулинов и меньше водорастворимых белков, чем у растений, выращиваемых в районах с более влажным климатом и пониженными температурами в период созревания.

Следует отметить что орошение зерновых бобовых культур при внесении удобрений почти не вызывает уменьшения содержания белка в зерне. В условиях орошаемого земледелия в их зерне также имеется больше водорастворимых и меньше солерастворимых белков.

Т.о. проявляются те же закономерности, что и у зерновых культур, но пределы относительной изменчивости содержания белков в зерне бобовых значительно меньше, чем у зерновых. Это обусловлено меньшей зависимостью последних от условий азотного питания (обеспечивают клубеньковые бактерии). Поэтому необходимо обеспечить максимальные условия для фиксации N из почвы. При *инокуляции* повышается содержание белков в семенах бобовых культур (у сои с 41,5 до 47,9 % на выщелоченных черноземах в районе г. Орджоникидзе).

Наиболее интенсивно клубеньковые бактерии развиваются при реакции почвы, близкой к *нейтральной*. Поэтому при посеве бобовых на кислых почвах наряду с инокуляцией семян соответствующими расами КБ необходимо известковать почву. Так, при посеве сои на кислой почве без инокуляции и внесения извести был получен урожай с содержанием в семенах 32,8 % белка; при инокуляции количество белка в семенах повысилось всего лишь на 1-2 %, а при полной нейтрализации кислотности почвы и инокуляции содержание белка в семенах увеличивалось на 11,2 %.

**Удобрения.** Бобовые растения фиксируют N атмосферы, поэтому на богатых почвах они весьма слабо реагируют на N. Однако небольшие дозы N на фоне РК способствуют более интенсивному росту растений в первой период (до образования клубеньков), а затем количество клубеньков у этих более мощных растений увеличивается, фиксация N усиливается, что влечет за собой повышение урожая и улучшение его качества.

Однако основными удобрениями под бобовые следует считать фосфорные и калийные. При их внесении наряду с повышением урожая заметно увеличивается содержание белка в зерне.

Микроэлементы также повышают качество урожая бобовых культур. Из них **Mo** в наибольшей степени повышает урожай и содержание белка в зерне (стимулируется фиксация атмосферного азота).

Поздние некорневые подкормки 5...10 %-ным раствором мочевины в период цветения увеличивали содержание белка на 1...5 %.

Таким образом, при правильном применении удобрений под зерновые бобовые культуры повышается урожай зерна, в нем повышается количества белков, следовательно, повышается общий сбор белка с единицы площади.

## **Тема 6. ФЗИОЛОГИЯ КАРТОФЕЛЯ**

1. Значение и объемы производства картофеля.
2. Фенофазы и этапы органогенеза.
3. Морфо-биологические особенности зернобобовых.
4. Физиологические особенности.
5. Физиолого-биохимические основы формирования качества урожая.

### **1. Значение и объемы производства картофеля**

Картофель - одна из важнейших пищевых культур, занимает ведущее место в мировом производствеслед за пшеницей, рисом и кукурузой.

ФАО, мировое *производство картофеля* - 300 млн т, из них: 50-60 % используют в пищу, 25-35 % - на корм животным, 8-10 % - на семена, 4 % - на технические цели, 5 % - потери при хранении.

В Республике Беларусь, картофель занимает около 300 тыс. га (5% всех посевов культур растениеводства). При этом с 2010 г. посевные площади картофеля сократились на 76 тыс. га или на 20,5%.

Беларусь лидирует по производству картофеля на душу населения (700-900 кг). Урожайность картофеля колеблется в зависимости от года от 160 до 190 ц/га

*Значение картофеля:*

- Продовольственная культура. Картофель – один из значимых источников энергии в питании людей после пшеницы, кукурузы, риса и

ячменя. В нём содержатся углеводы, белки, витамины А, В2, В6, С, РР и другие важные вещества.

- Кормовая культура. Клубни, ботва и продукты промышленной переработки картофеля (барда, мезга) являются ценным кормом для сельскохозяйственных животных.

- Техническая культура. Картофель используется в спиртовой, крахмало-паточной, декстриновой, глюкозной, каучуковой и других отраслях промышленности. Картофельный крахмал применяется в пищевой, текстильной, бумажной промышленности.

- Часть культуры и традиций. В некоторых регионах картофель стал частью культуры и традиций. О нём написаны стихи, поставлены памятники.

#### *Пищевая ценность картофеля*

В 100 граммах сырого картофеля (зависит от сорта) содержится: 77 ккал; 2 г белка; 0,4 г жира; 16,3 г углеводов; 1,4 г клетчатки.

В 100 граммах отварного без соли картофеля (зависит от сорта) содержится: 86 ккал; 1,7 г белка; 0,1 г жира; 18,2 г углеводов; 1,8 г клетчатки.

Содержание питательных веществ и витаминов картофеля в значительной степени зависит от способа приготовления.

Картофель богат такими витаминами и минералами, как: витамином В6 - 15 %, витамином С - 22,2 %, калием - 22,7 %, кремнием - 166,7 %, кобальтом - 50 %, медью - 14 %, молибденом - 11,4 %, хромом - 20 %.

*Сорта картофеля:* столовые, технические, столово-технические, кормовые, универсальные.

## 2. Фенофазы и этапы органогенеза

### Этапы органогенеза

Этап	Характеристика развития растений
I	Прорастание клубня или семени, при котором конус нарастания зачаточного стебля имеет форму гладкого овального бугорка
II	Заложение почек, формирующих подземные побеги
III	Форм-е бугорков зачаточных узлов и междоузлий будущего соцветия
IV	Образование на зачаточной оси соцветия цветкового бугорка
V	Начало образования цветка, форм-е в пыльниках археспориальной ткани
VI	Начало репродукции, процессы микро- и макроспорогенеза; индукция процесса разрастания клеток тканей субапикальной части столона
VII	Форм-е одноядерной пыльцы (гаметогенез); рост покровных част. цветка
VIII	Формирование двуядерной пыльцы; формирование бутона (бутонизация)
IX	Оплодотворение и образование зиготы (цветение)
X	Определяется строение ягоды и семени, характерное для картофеля
XI	Продолжение процесса дифференцировки зародыша и эндосперма, накопление питательных веществ в семени
XII	Завершение дифференцировки зародыша и эндосперма

Фенологические фазы:

- Прорастание
- Развитие листьев
- Бутонизация
- Цветение
- Созревание
- Увядание

По спелости сорта картофеля подразделяют на 7 групп. Основной критерий отнесения сорта к определенной группе спелости – количество дней от посадки до естественного (физиологического) отмирания ботвы:

- очень ранние – до 80 дней;
- ранние – 80-90 дней;
- среднеранние – 90-100 дней;
- среднеспелые – 100-110 дней;
- среднепоздние – 110-120 дней;
- поздние – 120-130 дней;
- очень поздние – более 130 дней.

Группа очень поздних сортов для условий Беларуси не совсем пригодна, т.к. во второй половине сентября часто бывают заморозки, кроме того, при температуре почвы ниже 8 градусов значительно увеличивается травмируемость клубней.

В настоящее время производству предлагается широкий набор белорусских сортов с высокими биологическими и морфологическими характеристиками: ранние – Аксамит, Дельфин, Каприз, Уладар, Лазурит, Лилея; среднеранние – Бриз, Дина, Нептун, Одиссей, Орхидея, Явар; среднеспелые – Альтаир, Живица, Криница, Скарб, Талисман, Янка; среднепоздние – Ласунок, Вербя, Верас, Ветразь, Журавинка, Маг; поздние – Атлант, Веснянка, Зарница, Здабытак, Синтез, Сузорье, Темп.

Картофель сравнительно редко выращивают из ботанических семян, в основном в селекционно-генетических целях. При прорастании семени семядоли выносятся на поверхность почвы за счет удлинения гипокотыля. Зародышевый корень развивается как главный, который вскоре образует боковые корни. Первые настоящие листья овальные, покрыты волосками. Когда растение достигает высоты всего нескольких сантиметров, в пазухах семядолей начинают формироваться столоны. Столоны вырастают в почву и образуют мелкие клубни.

До появления всходов и создания органов автотрофного питания материнский клубень служит источником энергопластических веществ для ростовых процессов. Прорастание начинается с верхних глазков, причем в рост трогается обычно одна почка глазка. Если появившиеся ростки обломать, то в этих же глазках пробуждается вторая почка, а если удалить и эту, то прорастает следующая. На образование ростков затрачиваются

пластические вещества. Обламывание ростков проросших клубней при посадке отрицательно сказывается на росте и развитии картофеля.

Поврежденные клубни прорастают быстрее, чем неповрежденные, из-за потери вместе с кожурой ингибиторов роста, более интенсивного дыхания. Щадящая уборка и сортировка, низкие температуры при хранении (2—3 °С) способствуют поддержанию состояния покоя клубня. С помощью различных химических веществ можно регулировать длительность периода покоя клубней.

Почки, формирующие подземные побеги, закладываются на II этапе органогенеза, на этом этапе онтогенеза конус нарастания определяет вегетативную сферу (ветвление) растения. Почки боковых побегов надземной части стебля формируются после почек специализированных побегов вегетативной репродукции.

#### **Физиология клубнеобразования.**

*Клубнеобразование* — сложный процесс, включающий образование столонов, индукцию и образование клубней, их дальнейший рост и созревание. Клубнеобразование проявляется в оптимальных для роста и развития условиях на определенном этапе органогенеза. Объемный (радиальный) рост в субапикальной части столона начинается на VI этапе органогенеза, когда в генеративной сфере главного ортотропного побега идут процессы микро- и макроспорогенеза. С переходом к объемному росту линейный рост столона прекращается.

Начало разрастания столонов характеризуется повышением уровня активности цитокининов и АБК на фоне достаточно высокой активности ИУК.

Подавляющее большинство сортов *S. tuberosum* проявляют нейтральную фотопериодическую реакцию клубнеобразования. Это означает, что процесс перехода столона в клубень не зависит от продолжительности дня. Лишь у небольшой группы сортов под воздействием короткого фотопериода накопление массы клубней усиливается. Не все столоны формируют клубни.

Условия выращивания влияют на формирование тканей клубня, количество и величину крахмальных зерен. Азотные и фосфорные удобрения способствуют увеличению толщины пробки и размера клеток запасующей паренхимы. Нарушение водного режима почвы (засуха или избыток влаги) приводит к уменьшению толщины коры. Хотя объем крахмальных зерен зависит от условий произрастания картофеля, влияние внешних факторов может перекрываться сортовыми признаками. Величина крахмальных зерен коррелирует со зрелостью клубня. Полностью сформированные клубни содержат больше крупных зерен.

Морфофизиологическими характеристиками клубня являются число и расположение глазков. У культурного картофеля преимущественно мелкое заложение глазков, а количество их зависит от сорта. На

апикальной части клубня больше глазков, чем на базальной. При разрастании клубня в ширину и толщину увеличивается расстояние между глазками, поэтому шаровидные клубни имеют меньше глазков на единицу массы и единицу поверхности клубня. Клубни с меньшим числом глазков формируют больший урожай, а клубни с большим числом глазков — большее число побегов. В большинстве случаев образуется 3—5 стеблей.

### 3. Морфо-биологические особенности картофеля.

**Листья** - прерывисто-непарноперисторассеченные. Листовые пластинки имеют мезофилльную структуру (палисадная ткань занимает от 1/3 до 1/2 толщины листа. В каждой палисадной клетке хлоропластов в 1,5-2,5 раза больше, чем в губчатой; общее кол-во хлоропластов палисадной ткани - до 70 % от суммы пластид листа).

**Стебель** - в узлах четырехгранной формы, с выраженным утолщением, в междоузлиях — трехгранный. На поперечном срезе от периферии к центру располагаются следующие ткани: эпидермис, который в дальнейшем заменяется перидермой с черевичками; первичная кора с хлорофиллоносной паренхимой, колленхимой, бесцветной паренхимой; эндодерма, клетки которой содержат много крахмальных зерен. За эндодермой расположен комплекс тканей, образующих центральный осевой цилиндр (стель).

**Столony** - латеральные побеги, сформированные базальными почками под поверхностью почвы.

**Клубень** - видоизмененный побег, образующийся при разрастании субапикальной части столона.

**Корневая система** имеет три типа корней: главный, боковой, придаточный. На столонах по мере их роста в узлах формируются столонные (придаточные) корни диаметром 0,3-1 мм. Количество столонных корней зависит от влажности почвы, при благоприятном увлажнении их число увеличивается.

**Цветки** собраны в соцветие - сложный завиток, расположенный на общем цветоносе различной длины. Склонность к цветению зависит от сорта и фотопериодических условий.

**Семя** состоит из зародыша, эндосперма и оболочки. Зародыш состоит из двух семядолей, гипокотилия и корешка; окружен эндоспермом, клетки которого содержат жиры и белки.

**Плод** — двугнездная ягода, шаровидная, овальная или коническая, образована двумя плодолистиками. Из ткани плаценты образуется мякоть зрелого плода, в которую погружены семена.

Вегетативное размножение ... роль материнского клубня...гетеротрофный этап развития... переход к автотрофности...

#### Биологические особенности

*Отношение к теплу.* Картофель — культура умеренного климата. Он не выдерживает отрицательных температур, плохо реагирует на температуру ниже 7-8°C и в то же время сильно угнетается уже при температуре почвы выше 20°C. Ботва картофеля повреждается при температуре минус 1-1,5°C. Клубни обычно не выносят температуры минус 1-2°C, что связано прежде всего с высоким (до 75% и более) содержанием в них воды. Клубни, подвергшиеся при хранении воздействию пониженных положительных температур, приобретают сладкий вкус вследствие превращения крахмала в сахар. Если эти клубни затем выдержать при комнатной температуре, происходит обратный процесс и у них вновь появляется нормальный вкус. Проросшие клубни ранних сортов высаживают при температуре почвы 2-3°C, не проросшие клубни высаживают при температуре почвы до 6-8°C. Оптимальная для прорастания температура 18-20°C. Всходы в этом случае появляются на 10-12-й день после посадки, в то время как при температуре почвы ниже 7°C - лишь через 30-35 и даже через 50 дней.

Лучшее клубнеобразование в средней полосе происходит при температуре почвы 16-19°C, что примерно соответствует температуре воздуха 21-25°C. При снижении температуры рост клубней задерживается, а при 7°C — прекращается.

Ассимиляционная деятельность листьев картофеля почти прекращается при продолжительной температуре воздуха выше 30°C.

*Отношение к свету.* Картофельное растение весьма требовательно к свету. Даже при небольшом затенении у картофеля отмечается пожелтение ботвы, вытягивание стеблей, замедление или полное отсутствие цветения и снижение урожая клубней. В связи с этим очень важно обеспечить оптимальные площади питания для различных сортов картофеля с учетом конкретных условий возделывания.

*Отношение к влаге.* Картофель — требовательное к влажности почвы растение. Потребность во влаге изменяется у него по фазам развития. Критическим периодом является фаза начала цветения. Недостаток влаги в почве в этот период приводит к сильному снижению урожая клубней. Наиболее благоприятные условия для роста картофеля и образования высоко-го урожая клубней создаются при влажности почвы 70-80% полной полевой влагоемкости в зоне распространения основной массы корней в период цветения и клубнеобразования и 60-65% — в период накопления крахмала в клубнях. Для обеспечения высоких урожаев картофеля в средней полосе необходимо, чтобы за вегетацию выпадало не менее 300 мм осадков. Недостающее количество влаги должно восполняться орошением.

#### **4. Физиологические особенности картофеля.**

##### **Фотосинтез**

По типу фотосинтетического метаболизма картофель - С3- вид. Первичным продуктом фиксации СО является ФГК.

До 95 % поглощаемого  $\text{CO}_2$  используется на синтез сахарозы и крахмала.

Листья картофеля имеют сравнительно низкую величину фотодыхания - около 20 % от фотосинтеза.

Углекислотный компенсационный пункт составляет около 0,004 %.

Продолжительность роста листа у картофеля составляла 26-28 дней, после он остается функционально активным еще 10-12 дней.

Первые 10-12 дней рост листа происходит за счет деления и роста клеток, а затем только путем растяжения клеток без увеличения их числа

Число хлоропластов в клетке увеличивается до тех пор, пока возрастает объем клетки.

В онтогенезе листа относительный объем всех хлоропластов объема клетки постепенно снижается от 25-30 до 3-5 % объема клетки.

Максимальный объем одного хлоропласта составляет 40-50  $\mu\text{м}^3$ .

Объемы хлоропластов достаточно стабильны и мало подвержены фенотипическим изменениям

Исключение составляет действие затенения, которое индуцирует значительное (в 2 раза) увеличение объема пластид. Под влиянием дефицита света увеличивается количество антенного хлорофилла, обеспечивающего реакционный центр.

Дефицит воды приводит к мелкоклеточности из-за задержки растяжения клеток. При этом число пластид в клетке снижается меньше, чем объем клеток.

Синтез хлорофилла в листе продолжается и после достижения хлоропластами своего максимального объема.

Хлоропласты палисадной ткани содержат меньше хлорофилла, но фотохимическая активность этого пигмента выше, чем в хлоропластах губчатой ткани.

Ассимиляционное число (АЧ) за время жизни листа снижается в 4-5 раз: с 15 до 3  $\text{мг CO}_2/(\text{мг хлорофилла} \cdot \text{ч})$ . Это связано с накоплением по мере старения листа фотохимически неактивных форм хлорофилла и увеличением количества антенного хлорофилла в фотосинтетической единице.

Активность РБФ-карбоксилазы быстро нарастает в ювенильном листе и сохраняется высокой вплоть до завершения роста листа.

На экспоненциальном участке роста листа происходит интенсивное новообразование РБФ-карбоксилазы.

На ювенильных фазах доминирует карбоксилирование ФЕП.

В зрелом листе  $\text{CO}_2$  фиксируется почти полностью на РБФ, активность ФЕП-карбоксилазы составляет лишь около 10 % от максимальной активности РБФ-карбоксилазы.

Возрастные особенности фотосинтетического метаболизма соответствуют характеру дальнейшего превращения ассимилятов: ювенильный лист получает аминокислоты, используемые в биосинтезе растущего листа, а зрелый лист - сахарозу, т. е. основную транспортную форму углеводов.

## Дыхание

ИД у зернобобовых выше чем у зерновых

50 % всех затрат на дыхание составляет дыхание на поддержание, вторая половина затрат — дыхание на рост

Затраты ассимилятов на дыхание - 30-60 % от поглощенного углерода. Они возрастают при неблагоприятных условиях.

При усилении дефицита влаги при выращивании сои прежде всего подавлялся рост, затем - фотосинтез и в последнюю очередь дыхание

Образование плодов усиливает приток к ним дополнительного количества ассимилятов из листьев.

## Водный режим

Хозяйственно полезная часть урожая картофеля формируется под поверхностью почвы.

Снижение концентрации  $O_2$  в среде до 10-15 % приводит к резкому угнетению роста клубней.

Оптимальное содержание влаги для роста растений и образования высокого урожая клубней - на легких почвах – 75-80 % НВ, - средних – 70 %- тяжелых - 50-60% НВ.

Осадки в первой половине вегетации усиливают рост ботвы, в период бутонизации положительно влияют на число клубней во второй половине вегетации — на массу клубней.

Высокие урожаи картофеля получают на культурных почвах при 300 мм осадков, большая часть которых выпадает в период бутонизации и начала формирования клубней и обеспечивает влажность почвы после бутонизации, равную 70-75 % НВ.

Дефицит влаги в период от начала клубнеобразования до созревания клубней может существенно тормозить процесс формирования урожая. при дефиците влажности почвы в 1 см недобор урожая клубней может достигать 3 т/га. При снижении водного потенциала с  $-0,5$  до  $-1,5 \cdot 10^2$  кПа урожайность уменьшается с 28 до 20 т/га.

В таких условиях орошение в начале клубнеобразования положительно сказывается на приростах массы клубней и ускоряет сроки уборки урожая.

На легких песчаных почвах еженедельный полив полной нормой давал прибавку урожая до 1,5 т/га на каждый сантиметр воды.

Запасы влаги в материнском клубне, которые увеличиваются после высадки, обеспечивают появление всходов и проникновение корневой системы в более увлажненные слои почвы.

С развитием корней запасы воды материнского клубня играют роль страхового фонда, способного возместить недостаток почвенной влаги в наиболее напряженные часы суток.

В дальнейшем эту роль могут выполнять и молодые клубни, оводненность которых в течение суток при засухе значительно колеблется.

Уменьшение оводненности молодых клубней в дневные часы обусловлено мобилизацией воды в побеги, особенно в листья. Поэтому даже в засушливые периоды часто не наблюдают значительного подвядания ботвы картофеля, тогда как листья сахарной свеклы теряют тургор.

### **Минеральное питание**

Картофель – культура интенсивного земледелия.

С урожаем в 10 т клубней растения картофеля выносят из почвы 50 кг азота, 20 кг фосфора, 90 кг калия. Корневая система картофеля хорошо усваивает воду и фосфор и слабо – азот и калий. Содержание в почве хлора в количестве более 1 - 1,5 мг.экв. на 100 г почвы оказывает на растения токсическое действие! Под картофель нельзя вносить калийные удобрения в виде сырых хлористых солей

Количество питательных элементов, потребляемых картофельным растением, зависит от многих факторов и ориентировочно определяется выносом их из почвы с урожаем. Установлено, что картофель выносит в среднем с 1 т клубней и соответствующим количеством ботвы 5-6 кг N, 1,5-2 кг P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> и 7-10 кг K<sub>2</sub>O.

Из основных элементов питания картофель потребляет больше всего калия, затем азота и меньше всего — фосфора. Забирая из почвы питательные элементы значительно больше, чем зерновые культуры, картофель дает хозяйственно-ценной продукции примерно в 2-2,5 раза больше с единицы площади, чем они.

В первый период жизни растение картофеля требует немного питательных элементов. Оно в значительной степени удовлетворяет потребность в питании за счет материнского клубня. Наибольшее количество питательных элементов картофель потребляет в период интенсивного нарастания надземной массы и в период клубнеобразования. К концу вегетации поступление питательных элементов уменьшается и прекращается в начале засыхания листьев.

При недостатке в почве азота отмечается слабое развитие надземных органов картофеля, уменьшаются облиственность растений, продуктивность работы листового аппарата и урожай клубней. При избыточном азотном питании наблюдается чрезмерный рост ботвы, задерживается образование клубней и удлиняется период вегетации; снижается устойчивость растений к различным заболеваниям и накапливаются нитраты. При нормальном азотном питании картофельное растение лучше усваивает калий и фосфор.

Хорошая обеспеченность картофеля фосфором ускоряет развитие растений, начиная с появления всходов. Повышаются темпы формирования корневой системы, раньше наступает период клубнеобразования, увеличиваются урожай и крахмалистость клубней, улучшаются их лежкость и семенные качества. При недостатке фосфора нарушается нормальное развитие растения: понижается ветвистость куста, задерживаются бутонизация, цветение и клубнеобразование. На клубнях появляются

коричневые пятна, их крахмалистость уменьшается, а вкусовые качества ухудшаются.

Калий, имея большое значение для процесса фотосинтеза, белкового и углеводного обмена, существенно влияет на величину урожая картофеля и его качество (особенно крахмалистость), повышает устойчивость растений к болезням. Калий играет исключительную роль в водном режиме растений. При калийном голодании картофеля происходят нарушения в росте и развитии растения, в его анатомо-морфологическом строении. Механические ткани и корневая система развиваются слабее. Клубни при недостатке калия бывают мелкими, приобретают несколько удлинённую форму и плохо хранятся в зимний период. Калийные удобрения, содержащие много хлора, уменьшают размер крахмального зерна.

### **Устойчивость к абиотическим и биотическим факторам**

Картофель более уязвим к абиотическим стрессорам, чем другие растения. Устойчивость картофеля к засухе и засолению крайне низка из-за его неспособности адаптироваться к низким температурам, а проростки картофеля перестают расти при температуре ниже 7 °С и подвергаются переохлаждению, заморозкам и гибели при температуре ниже -0,8 °С, -2 °С и -3 °С соответственно.

Картофель весьма чувствителен к действию отрицательных температур.

Так, всходы повреждаются при заморозке от -1,5 до -3 °С, а при температуре -4...-5°С всходы погибают. Но через неделю в первом случае стебли поврежденных растений возобновляют рост, во втором погибшие стебли заменяются новыми за счет запасных почек или отрастания той части стеблей, которая остается неповрежденной в почве. Опыт показал, что не следует особенно опасаться весенних заморозков в период появления всходов. Урожайность клубней снижается, но незначительно. Снижение урожайности клубней до 20-30 % происходит при повреждении растений заморозком в фазу бутонизации (в середине июня). А наибольший вред заморозки приносят картофелю в фазу цветения. В период естественного отмирания ботвы воздействие заморозков на урожайность примерно такое же, как и в период всходов.

Снизить отрицательное влияние заморозков на растения картофеля можно различными путями. Если после заморозка есть возможность в утренние часы (до восхода солнца) затенить посадки, чтобы уберечь их от прямых солнечных лучей, то таким образом поврежденные (но не убитые) растения можно спасти. Так как сразу после заморозка листья теряют способность испарять воду из-за паралича устьиц. Транспирация у них идет как с открытой поверхности. Если растения картофеля находятся на солнце, то их листья теряют очень много воды, в тканях листьев происходят необратимые изменения, что приводит к завяданию и гибели растений. Если же растения после заморозка находятся час-два в тени, то испарение воды идет более медленно, потеря воды не достигает критических размеров. За это

время парализованные устьица начинают функционировать и ткани листьев не погибают.

Морозоустойчивость картофеля можно повысить также регулированием минерального питания. Увеличение дозы калийных удобрений повышают его устойчивость. Хорошо развитые и здоровые растения всегда более устойчивы к заморозку, так как они обладают большой регенерационной способностью, т. е. быстро отрастают и восстанавливают свой фотосинтетический аппарат.

Морозостойкость некоторых видов *Solanum* может быть повышена путём акклиматизации к холоду. Предварительное выдерживание растений картофеля в условиях низких положительных температур и короткого светового дня на 3–7 °С понижает критическую температуру гибели ботвы.

Реакция роста растений на температуру сортоспецифична. Повышенная температура больше замедляет накопление урожая позднеспелых сортов, чем ранних. При более высоких температурах ускоряются старение и пожелтение листьев, что неблагоприятно сказывается на продуктивности позднеспелых сортов. При высокотемпературном режиме эти сорта формируют также меньше клубней в расчете на один куст. Ранние сорта реагируют на пониженные температуры замедлением роста ботвы, особенно в ночные часы, тогда как у поздних сортов скорость роста изменяется незначительно.

Клубни, выращенные при температуре 10-14 °С, отличаются повышенными урожайными свойствами. Продуктивность растений, полученных из этих физиологически более молодых клубней, на 30 % выше.

Высокие температуры в сочетании с засухой (менее 50 % НВ) сильно снижают урожай. В таких условиях рост клубней прекращается, феллоген отмирает, а пробковый слой утолщается и затвердевает. При наступлении более благоприятных условий (выпадение осадков) рост клубней полностью не восстанавливается, отрастают только верхушки, что ведет к образованию перетяжек и деток.

Считалось, что фотосинтез растений картофеля почти полностью подавляется при температуре выше 30 °С. Однако теперь известно, что этот эффект вызывает, главным образом, дефицит воды. На самом деле картофель может адаптироваться к высоким температурам (~40 °С) и продолжать фотосинтез, но только при наличии достаточного увлажнения, что и подтверждает практика успешного выращивания картофеля на орошении.

Засуха является одним из основных абиотических стрессов, поскольку она влияет на морфологию, физиологию, экологические, биохимические и молекулярные особенности растений. Несмотря на высокую эффективность использования воды, картофель очень восприимчив к стрессу от засухи, поскольку способен формировать очень высокую урожайность, а корневая система у культуры преимущественно неглубокая.

Первой физиологической реакцией на водный стресс является закрытие устьиц на листьях. Когда растение закрывает устьица, чтобы уменьшить потерю влаги, поступление углекислого газа в лист также уменьшается. Это подавляет фотосинтез, ограничивая накопление крахмала и сахаров.

Урожайность и качество картофеля (например, удельный вес) зависит от фотосинтеза, превышающего повседневные потребности растения в энергии, что позволяет накапливать избыток углеводов в развивающихся клубнях. Дефицит воды также снижает внутреннее давление, необходимое для расширения и роста клеток. Прирост листьев и рост корней могут быть значительно уменьшены. Хотя развитие клубней возобновляется, когда становится доступной вода, нарушение может привести к образованию деформированных клубней с узкими местами или заостренными концами. Это также увеличивает вероятность растрескивания клубней. Восприимчивость картофеля к засухе также зависит от типа, стадии развития и морфологии генотипа, а также от продолжительности и тяжести стресса.

Физиологическое развитие растений картофеля обычно делится на пять стадий:

- 1 – укоренение, посадка и появление всходов (от 20 до 35 дней);
- 2 – инициация столона, рост и развитие столона (от 15 до 25 дней);
- 3 – клубнеобразование (10-15 дней);
- 4 – рост или набухание клубней (от 30 до 60 дней);
- 5 – зрелость, созревание клубней и отмирание ботвы (15 дней и более).

Дефицит воды на первой стадии не играет существенной роли, прорастание происходит за счет запасов воды в материнском клубне. Засуха на этой стадии вызывает задержку прорастания, ограничивает образование корней и рост растения, что приводит к уменьшению количества стеблей.

Засуха на второй стадии может уменьшить количество образующихся столонов, а также негативно повлиять на рост и созревание растений. На этой стадии в условиях водного стресса снижается потребление питательных веществ, снижается количество побегов и столонов, развивается ксерофитная структура вегетативных органов.

Водный стресс на стадии клубнеобразования может задержать зарождение клубней на несколько недель. Последствия часто оказываются наиболее значительными для индетерминантных (с непрекращающимся ростом) сортов, увеличивая продолжительность вегетации и потенциально создавая проблемы созревания и формирования прочной кожуры. Снижается количество листьев. Напротив, детерминантные (рост растений прекращается после цветения) сорта относительно нечувствительны к водному стрессу в течение этого периода и будут нормально созревать. Хотя дефицит полива во время зарождения клубней может повлиять на урожайность, наиболее значительным является влияние на качество клубней.

Парша заселяется на клубни именно в это время, гантелеобразная форма, трещины и другие деформации – все это результат неравномерной влажности почвы во время зарождения клубней и раннего развития. Другим потенциальным эффектом водного стресса, особенно в сочетании с высокими температурами во время зарождения клубней и раннего набухания является развитие «полупрозрачного конца» или «сахарного конца». Сухие условия приводят к тому, что сахара, образующиеся в результате фотосинтеза, не полностью превращаются в крахмал в клубне. Недостаток воды во время

роста клубней обычно влияет на урожайность больше, чем на качество. В этот период эффект засухи не может быть ничем компенсирован, продуктивность растений будет снижена.

На стадии роста клубней засуха вызывает развитие мелких клубней. Задерживается формирование кожуры. Ускоряется образование семян.

В период созревания клубней засуха приводит к ограничению относительной плотности клубней, формируются мелкие клубни.

Таким образом, засуха снижает урожайность картофеля, влияя на вегетативный рост, высоту растений, количество и размер листьев и на фотосинтез листьев путем уменьшения хлорофилла, индекса площади листа или сокращения продолжительности площади листа. Помимо вегетативного роста, засуха может повлиять на репродуктивную стадию картофеля, сокращая цикл роста или уменьшая размер и количество клубней, образуемых растениями. Кроме того, засуха также влияет на качество получаемых клубней.

Устойчивость к засухе различается у разных по скороспелости сортов. Позднеспелые более устойчивы к засухе на начальных этапах вегетации. Так как они имеют более длительный период вегетативного роста и задержка роста листьев может быть компенсирована более интенсивным их формированием в последующий период.

Водный стресс влияет на количество и скорость фотосинтеза в растениях. Уменьшение количества листьев и фотосинтезирующей поверхности влияет на объем фотосинтеза. Нехватка воды и  $\text{CO}_2$  снижает скорость фотосинтеза, так как снижение оводненности листьев картофеля увеличивает межклеточную концентрацию ионов, что ингибирует синтез АТФ и, следовательно, образование РДФ-карбоксилазы (рубиско), которая является основным акцептором углекислого газа во время фотосинтеза.

По сравнению с другими культурами картофель не очень требователен к почвенным условиям. Однако для получения высоких урожаев клубней хорошего качества необходимо, чтобы почва была достаточно аэрированной, рыхлой со слабокислой или нейтральной реакцией.

Уплотнение почвы ограничивает горизонтальный и вертикальный рост корней, что в конечном итоге снижает количество клубней и урожайность. Меньшие корневые системы получают доступ к меньшему объему почвы, тем самым ограничивая поглощение воды и питательных веществ, что приводит к формированию более мелких растений с меньшей площадью листьев. В то же время уплотнение почвы не снижает интенсивность фотосинтеза.

Картофель — светолюбивое растение, в затененных местах его рост угнетается. При недостатке света происходят пожелтение ботвы, вытягивание стеблей, растения не цветут, клубнеобразование ослаблено. Поэтому картофель не рекомендуют выращивать в междурядье плодовых и кустарниковых насаждений, в кулисах, в тени строений. При прорастании в темноте ростки этиолированные, с вытянутыми междоузлиями, легко обламываются. Поэтому предпосадочное проращивание клубней

осуществляют на свету. Проростки получаются короткие, утолщенные, зеленые с небольшими листочками на верхушке. Они меньше травмируются при посадке.

Основными патогенами на картофеля являются фитофтороз, рак, ризоктониоз, парша. Среди вредителей самыми вредоносными являются золотистая и бледная картофельные нематоды, колорадский жук, картофельная коровка и картофельная моль. Большой вред причиняют проволочники, совки и хрущи. Бактериальные и грибные болезни вызывают чаще всего повреждение листьев и стеблей. Это снижает ассимиляцию, затрудняет отток запасных веществ в клубни, уменьшает урожайность. Болезни поражают клубни во время вегетации и последующего хранения, что приводит к большим потерям и ухудшению качества.

У больных растений сильно подавляется фотосинтетическая активность листьев, снижаются синтез и накопление сахаров, уменьшается содержание зеленых и желтых пигментов. Они отстают от здоровых (безвирусных) растений по скорости роста листовой поверхности и суммарному (за весь период вегетации) фотосинтезу. Интенсивность дыхания, измеренная в различные периоды онтогенеза, в среднем на 15-20 % выше у инфицированных растений.

У вегетативно размножаемого картофеля основным источником инфекции является больной маточный клубень. Поэтому для посадки следует использовать только оздоровленный материал и устойчивые сорта. Схемы промышленного оздоровления сортов картофеля включают: получение регенерантов, свободных от вирусной инфекции, из верхушечных меристем; их ускоренное размножение *in vivo* и *in vitro*; сохранение коллекции оздоровленных сортов *in vitro*. Все этапы создания безвирусного семенного материала должны сопровождаться анализами на наличие вируса.

Вирусы, поражающие картофель, переносятся в основном тлями. Инфекционную цепь вирусных болезней можно прервать профилактическими агротехническими мероприятиями (раннее уничтожение ботвы, фитопрочистки) и уничтожением переносчиков с помощью инсектицидов. Этому также способствует выращивание устойчивых к вирусам сортов. Возделывание устойчивых сортов картофеля — экономически самое выгодное и экологически эффективное мероприятие в борьбе с болезнями и вредителями.

К белорусским сортам картофеля, относительно устойчивым к болезням и вредителям, можно отнести следующие:

к фитофторозу — Атлант, Акцент, Верас, Ветразь, Выток, Альпинист, Журавинка, Здабытак, Сузорье, Орбита, Росинка, Скарб, Талисман, Темп;

к ризоктониозу - Белорусский 3, Росинка, Аксамит, Альпинист, Выток, Ак-цент, Зарница, Скарб, Сузорье, Темп;

к парше обыкновенной - Темп, Талисман, Верас, Выток, Зарница, Журавинка, Явар, Дельфин, Бриз, Скарб;

к вирусам – Альтаир, Атлант, Дубрава, Белорусский 3, Верас, Выток, Дина, Янка, Живица, Уладар, Бриз, Дельфин, Журавинка, Здабытак, Явар, Аксамит, Лазурит, Скарб;

к картофельной нематоде – Альпинист, Колорит, Альтаир, Архидея, Атлант, Белорусский 3, Уладар, Дубрава, Блакит, Лилея, Верас, Янка, Ветразь, Талисман, Дельфин, Веснянка, Дина, Живица, Журавинка, Криница, Лазурит, Здабытак, Росинка, Скарб, Сузорье.

Все сорта картофеля, включенные в Госреестр устойчивы к раку.

Конвергенция патогенов и изменение климата представляют двойную проблему для возделывания картофеля, ограничивая урожайность из-за сочетания биотического и абиотического стрессов.

## **5. Физиолого-биохимические основы формирования качества урожая.**

По назначению сорта картофеля подразделяются на столовые, технические, кормовые и универсальные.

Для столовых сортов характерны быстрая развариваемость, хороший вкус, среднее содержание крахмала, неглубоко сидящие глазки, сохранение естественной окраски мякоти при резке и после варки.

Указанные показатели для технических сортов не имеют значения. Технические сорта используют для получения крахмала и спирта. Они характеризуются сравнительно высокой крахмалистостью, причем для получения крахмала предпочтительные сорта с более крупными крахмальными зёрнами. Технические сорта картофеля, направляемые на консервные, овощесушильные и пищекокцентратные предприятия, должны иметь небольшое количество редуцируемых сахаров, высокое содержание крахмала, белка и витаминов, не темнеть при разрезании (или иметь очень малую степень потемнения), хорошие развариваемость и лежкость при хранении.

Кормовые сорта должны отличаться высоким содержанием сухих веществ: признаки, характерные для столового картофеля, для кормового не имеют существенного значения.

Универсальные сорта обладают признаками, позволяющими использовать их как столовые и для технической переработки: сравнительно высокой крахмалистостью, быстрой развариваемостью, хорошим вкусом.

По разваримости столовые сорта подразделяются на 4 типа: А, В, С, Д (табл.) Картофель типа А предназначен в основном для приготовления салатов; В — для поджаривания, отваривания, приготовления супов; С - для большинства блюд; Д - для пюре, запекания. Для приготовления салатов пригодны неразваривающиеся и слабо разваривающиеся сорта Дельфин, Лазурит, Скарб, Нептун.

Высоким кулинарным требованиям для варки картофеля отвечают сорта Архидея, Дина, Одиссей, Явар, Дубрава, Живица, Колорит, Кри-ница, Росинка, Талисман, Блакит, Ветразь, Журавинка, Ласунок, Ат-лант, Выток, Зарница, Орбита, Сузорье, Темп, Здабытак.

Сорта картофеля с высоким содержанием крахмала – Атлант, Выток, Здабытак, Сузорье, Темп подходят для использования на корм скоту.

Таблица. Характеристика типов картофеля по разваримости

Признак	Тип			
	А	В	С	Д
Разваримость	Не разваривается	Слабо разваривается	Сильно разваривается	Очень сильно разваривается
Консистенция мякоти	Плотная	Умеренно плотная	Мягкая	Мягкая
Мучнистость	Отсутствует	Слабомучнистый	Умеренно мучнистый	Очень мучнистый
Водянистость	Водянистый	Умеренно водянистый	Слабо водянистый	Не водянистый

Деление сортов картофеля на группы по признакам их использования также являются несколько условным, так как на хранение и переработку в основном поступает не сортовой картофель. Однако хранение и торговля высокоценным сортовым картофелем будут все более расширяться.

В зависимости от содержания крахмала различают сорта картофеля с низким содержанием крахмала (12 – 15%), средним (16 – 20%) и высоким (свыше 20%); по размеру крахмальных зерен – крупнозернистые и мелкозернистые, которые хуже сохраняются и уступают по вкусу крупнозернистым.

По глубине залегания и количеству глазков предпочтение отдается сортам с незначительным количеством неглубоко сидящих глазков, а по способности к потемнению мякоти при разрезании клубней или после варки (жарки) – сортам, у которых при этом мякоть долго или вовсе не темнеет.

В зависимости от размера клубней картофель обычно делят на крупный, средний и мелкий.

Такое деление не имеет значения для картофеля предназначенного для промышленной переработки на спирт или крахмал, но должен учитываться для производства сушеного картофеля или чипсов.

На форму и размер клубней большое влияние оказывает почвенно-климатические условия выращивания. Однако форма клубней не всегда служит признаком хозяйственно-ботанического сорта. Сорта картофеля различаются как по исходному содержанию крахмала, сахаров, витаминов и других компонентов, так и по их изменению в процессе длительного хранения.

Картофель отличается высокой потенциальной биологической продуктивностью. Позднеспелые сорта способны давать до 1000 ц/га клубней, раннеспелые сорта менее урожайны, их потенциальная биологическая продуктивность составляет 600-700 ц/га.

Формирование клубня включает два взаимосвязанных процесса:

- последовательное деление и растяжение клеток внутренней и наружной паренхимы;

- отложение запасных веществ (крахмала).

Молодые клубни - мощный акцептирующий орган, с переходом растений к клубнеобразованию поток ассимилятов из листьев всех ярусов направлен преимущественно в молодые клубни. Основным продуктом, транспортируемым по флоэме в клетки паренхимы клубней, является сахароза. Углерод сахарозы используется для построения клеточных стенок и других полимеров, часть его подвергается окислительным превращениям.

Образуемые при этом энергия и метаболиты расходуются на новообразование и поддержание клеточных структур. Остальная сахароза превращается в крахмал.

Поглощение сахаров из внеклеточной среды — один из важнейших этапов в процессе отложения запасных соединений. Большая часть ассимилятов, поступающих в запасяющие органы, проходит через свободное пространство паренхимной ткани, а оттуда, преодолев мембраны, внутрь клеток. Растворимые сахара проникают через мембраны клеток как пассивно, путем диффузии по градиенту концентрации, так и активно, с участием переносчиков и затратой энергии.

В молодых клубнях картофеля сахароза разгружается симпластно и диффундирует из ситовидных элементов в цитоплазму запасяющих клеток по градиенту концентрации. С участием переносчиков происходит транспорт растворимых сахаров через мембрану амилопласта.

Синтез крахмала в запасяющей паренхиме клубней картофеля осуществляется с участием нескольких ферментов (рис. 106). Основными ферментами являются АДФГ-пирофосфорилаза, АДФГ-крахмалсинтаза и крахмалофосфорилаза, при определенных условиях действующая как крахмалсинтезирующий фермент. Активность этих ферментов изменяется в ходе радиального разрастания субапикальной части столона и перехода его в клубень. Активность фосфорилаз увеличивается перед клубнеобразованием и достигает максимума во время инициации клубней. Позднее, с развитием клубней, возрастает активность крахмалсинтазы и пирофосфорилазы, катализирующей синтез АДФГ-глюкозы, которая затем превращается в крахмал с участием крахмалсинтазы. Эти процессы протекают в амилопластах, которые подобно хлоропластам содержат тилакоиды и граны.

Известно, что активность ключевого фермента синтеза крахмала — АДФГ-пирофосфорилазы находится под контролем соотношения гормонов (гиббереллины/абсцизовая кислота). Химический регулятор хлорхолинхлорид (ССС) способен оказывать антигиббереллиновый эффект. На этапе превращения геранил — геранилпирофосфат ССС ингибирует биосинтез гиббереллинов, уменьшая тем самым их содержание. Кроме того, ССС при взаимодействии с природными гормонами растения не только снижает количество ИУК, но одновременно сдвигает баланс ИУК/АБК, что положительно влияет на накопление биомассы клубней и увеличение содержания в них крахмала. Экзогенная АБК вызывает повышение крахмалсинтезирующей способности на тех этапах роста клубня, на которых осуществляется активный синтез крахмала.

На уровень накопления крахмала в клубнях значительное влияние оказывают внешние условия (фотопериод, температура и др.). Заметное снижение крахмалистости, а соответственно, и качества урожая наблюдаются во влажные и прохладные вегетационные периоды. Клубнеобразованию и накоплению крахмала способствует высокая освещенность.

Величина и качество урожая картофеля зависят от многих факторов. Важнейшими из них являются погодные условия, свойства почвы, агротехника, сорт. Качество клубней картофеля определяют содержание сухого вещества, редуцирующих сахаров, крахмала, величина крахмальных зерен (табл.).

Таблица. Химический состав клубней картофеля (сухое вещество)

Вещества	Содержание		
	Среднее	Min.	Max.
Вода	75	63	87
Сухое вещество	22	13	36,8
Крахмал	15	8	29
Сахара	1	0,1	8
Клетчатка	1	0,2	3,5
Сырой протеин	2	0,7	4,6
Жир	0,1	0,4	1
Зола	1	0,4	1,1
ОК	0,6	0,1	1

**Крахмал.** Его высокое содержание определяет высокую калорийность картофеля (100 г картофеля дает 310 кДж.). Крахмал состоит из амилозы (20-25 %) и амилопектина (75-80 %), а также 50-110 мг %фосфора. Температура клейстеризации (разрушение крахмальных зерен в водной среде при нагревании) картофельного крахмала 55-65 °С.

Крахмал распределен в клубнях неравномерно, максимальное его количество содержится в камбии и внешней части сердцевинки. В верхушечной части (где глазки) крахмала на 2-3 % меньше, чем у основания столона. Максимальное количество крахмала содержится в клубнях среднего размера (разница в 4-6 %).

Клубни содержат **углеводы** с небольшой молекулярной массой: глюкоза, фруктоза, галактоза, ксилоза, рафиноза, сахароза, мелибиоза, мальтроза. Общее содержание моносахаридов в свежесобранных клубнях составляет 0,4...1,1 %

Содержание **сахаров** может достигать 8 % (фруктоза - 0,4...2,9 %, сахароза - 0,7...6,7 %, фосфорные эфиры сахаров - 2...4 %). При хранении количество сахаров увеличивается, особенно при пониженной температуре. В верхушечной части клубня сахаров обычно в 1,5-2 раза меньше, чем у основания.

При производстве и хранении продуктов из картофеля, особенно жаренных во фритюре, решающую роль играет низкое содержание

редуцирующих сахаров. При жарке между восстанавливающими сахарами и аминокислотами происходит реакция, в результате которой продукт темнеет, его вкусовые качества ухудшаются.

**Клетчатки** содержится 0,28...1,57 %, в среднем - 0,98 %.

Пектиновые вещества содержатся как в клеточном соке, так и в клеточных стенках (0,2...0,8 % сырой массы).

**Азотистые вещества.** Несмотря на относительно низкое содержание сырого протеина валовый сбор его достаточно высокий (при урожайности 200 ц/га - 400 кг/га; пшеница при урожайности 30 ц/га и содержание 13 % белка дает 390 кг/га протеина). Белковый: небелковый азот (2:1, 1:1) - в среднем белковый составляет 60 %.

**Фракционный состав** белков: глобулины (50...60 %) и альбумины (20...30 %), труднорастворимые фракции (15...20 %).

**БПЦ** белков картофеля равна 85 %, по содержанию лизина и треонина превосходит белки пшеницы. Содержание АК на 100 г белка: вал. - 4...4,2, лей. - изолей. - 12,9...13,2, лиз. + гис. - 9,7...9,9, мет. - 2...2,1, тре. - 4,4...4,7, трип. - 1,7...1,8, фен. - 4,6...4,7. Небелковый азот (АК и амиды) повышают питательную ценность клубней.

**ОК** - лимонная (0,4...0,6 %), яблочная, щавелевая, ПВК, винная, янтарная и др. Кислотность клеточного сока клубней составляет 5,6...6,2. Разработана технология получения лимонной кислоты из картофеля (из 1 т можно получить не менее 1 кг ОК). Содержание ОК в клубнях повышается при применении нитратных форм азота.

**Витамины.** В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>6</sub>, РР, пант. кислоты в картофеле больше, чем в капусте, моркови, огурцах, яблоках и др. овощах и фруктах: С - 20...25 (в свежесобраных - до 40, в процессе хранения с октября по май количество снижается в 2...3 раза, при варке очищенного картофеля разрушается ≈ 30 %, при варке в кожуре - 20 %); РР - 0,4...2; В<sub>6</sub> - 0,2...0,9; В<sub>1</sub> - 0,05...0,2; В<sub>2</sub> - 0,1...0,2, каротина немного.

**Вещества фенольной природы:** хлорогеновая и кофейная кислоты, рутин, скополетин, скополамин.

**Гликоалкалоиды.** Состоят из солонидина и сахаров, соланина больше, чем чаконина (более токсичен).

В ростках (4...5 % СМ), бутонах, цветках и молодых листьях (около 1 %), в молодых клубнях (10 мг %), в зрелых (1...3 мг %) - в основном в кожуре. Количество ГА повышается при прорастании клубней, при варке картофеля в кожуре. Много соланина в позеленевших клубнях. При содержании более 20 мг % гликоалкалоидов картофель нельзя использовать еще и на корм. При потреблении 200...400 мг ГА наблюдается сильное отравление, может наступить смерть.

**Зола.** Картофель - источник необходимых МЭ: К, Na, P, Mg, Fe и др., они находятся в легко усвояемой форме и представлены щелочными солями (играют важную роль в поддержании кислотно-щелочного равновесия в крови). В клеточном соке содержится 0,7...1,09 г/100 мл золы.

Калий - 60 % золы (требуется высокие дозы калийных удобрений),  $P_2O_5$  - 17,  $MgO$  - 5,  $CaO$  - 3,  $Cl$  - 2,  $Na_2O$  и  $Fe_2O_3$  - 1. При внесении хлорсодержащих калийных удобрений содержание золы повышается, азотные удобрения снижают зольность, P-ные не оказывают заметного влияния.

**Липиды.** Содержат как насыщенные так и ненасыщенные ЖК. При кормлении картофелем животных удовлетворяется их потребность в незаменимых ЖК.

Влияние химического состава картофеля на его кулинарные качества.

Кулинарные качества определяют по разваристости, консистенции, цвету мякоти, устойчивости к потемнению, вкусу приготовленных блюд (вареный, пюре, суп, жареный, салаты, винегреты). Зависят от сорта, условий выращивания, способов и условий хранения.

Вареный картофель должен быть мучнистым, окраска мякоти ровной, светлой, без темных пятен, клубни должны сохранять форму, но легко разминаться в сухую рассыпчатую массу, иметь свойственный вкус и запах.

Жареный картофель должен иметь золотисто-коричневый цвет без потемнения, сохранять запах картофеля и жира.

Для салатов нужен слабо разваривающийся картофель.

Недостатками продовольственного картофеля являются клейкость и восковидность мякоти, потемнение, водянистость.

Картофель должен иметь хороший вкус и запах, окраску мякоти белую или светло-желтую. Консистенция вареных клубней зависит от соотношения крахмала и белка: при соотношении 12:1 консистенция клубней вязкая, 16:1 - рассыпается при варке. Лучше среднее соотношение.

Полужидкая масса при варке образуется если клубни содержат мелкие крахмальные зерна (меньше 20 мкм), которые сильнее набухают и разрывают клеточные стенки. Сорта с крупными крахмальными зёрнами отличаются лучшей лежкостью, большей рассыпчатостью при варке и лучшим вкусом. Размер крахмальных зёрен колеблется в пределах 1...150 мкм, основная фракция 10...40 мкм.

Вкус картофеля не зависит от соотношения крахмала к белку. Солоноватый привкус ощущается при высокой зольности, сладковатый - при большом количестве растворимых углеводов. Вкус ухудшается при повышении небелкового азота (АК).

Запах картофеля обусловлен наличием эфирных масел, привкус дают НЖК (сорта с повышенными вкусовыми качествами имеют меньше НЖК).

Потемнение очищенных клубней картофеля в воздухе объясняется действием фермента тирозиназы (тирозин - меланины) и полифенолоксидазы. Потемнение усиливается при поражении клубней болезнями. Изменение окраски при варке вызывается образованием соединений ионов железа с дифенолами.

**Лечебные свойства** картофеля: источник витамина С, незаменимых АК; высокое содержание калия определяет эффективность при лечении ССС и почек (усиливает выделение воды и солей, способствует снижению

кровенного давления, уменьшению отеков); обладает мочегонным и спазматическим действием (присутствие холина и ацетилхолина); применяется для лечения больных страдающих недостатком кровообращения и атеросклероза, гипертонией, нефритами и почечной недостаточности; свежий картофель угнетает секрецию желудочного сока, понижает кислотность, оказывает противовоспалительные и противоязвенные действие; ингаляция парами картофеля используется при лечении верхних дыхательных путей (ангина, ринит, ларингит); как согревающий компресс; при лечении ожогов, экзем, кожных заболеваний; угнетает туберкулезную палочку (содержит фитонцид туберозин); гликоалкалоиды угнетают патогенные грибы, микозы, золотистого стрептококка.

Исключают из рациона при болезнях кишечника (энтериты, колиты в стадии обострения), ограничивают больным сахарным диабетом и 3 степенью ожирения.

### **Изменение химического состава картофеля при созревании**

Образование клубней начинается в период бутонизации. В молодых клубнях относительно большое количество сахаров (отношение крахмал/сахар не превышает 10). В период интенсивного клубнеобразования (отмирание листьев) скорость синтеза крахмала резко повышается (крахмал/сахар - 40...60 и больше). В конце вегетационного периода содержание крахмала может снижаться (расход на дыхание).

В молодых клубнях синтезируются белки, однако их содержание в молодых клубнях меньше, чем в зрелых, но отношение крахмал/белок в молодых ниже.

В молодых клубнях витамина С больше, по мере созревания снижается.

### **Влияние условий выращивания на химический состав клубней**

Влияние географических факторов: в северных районах крахмала накапливается меньше, чем в центральных и южных (растения короткого дня). В северных районах более короткий вегетационный период, более низкая температура, возможно подмерзание ботвы.

Влияние влагообеспеченности: в сухие годы накапливается больше крахмала, чем во влажные, но при этом снижается урожай и общий сбор крахмала с единицы площади (лучшая влажность почвы 60...70 % НВ).

### **Удобрения.**

Калий стимулирует образование углеводов, особенно крахмала, как в листьях, так и в клубнях. Повышенное внесение калийных удобрений снижает концентрацию крахмала в клубнях, хотя сбор крахмала остается высоким вследствие повышения урожайности. Хлорсодержащие калийные соли снижают крахмалистость (хлор активизирует амилазы). Хлор повышает водянистость, снижает содержание витамина С. Хлорные удобрения можно вносить с осени. Сульфат калия ( $K_2SO_4$ ) способствует повышению крахмалистости.

На величину и качество клубней большое влияние оказывают минеральные удобрения. При применении высоких доз азотных удобрений

(свыше 100 кг/га) происходит снижение содержания крахмала в клубнях. Повышенные дозы азота могут вызывать и накопление нитратов. Чаще всего это случается при засухе, когда рост клубней приостанавливается. Существуют и сортовые различия по содержанию нитратов. При правильной агротехнике клубни содержат от 10 до 500 мг нитратов на 1 кг сырой массы.

Фосфорные удобрения способствуют увеличению крахмала в клубнях (на 1...2 %). Благодаря фосфору увеличивается способность к заживлению повреждений и пригодность к механизированной уборке.

Высокие нормы минеральных удобрений способствуют накоплению солонина при позеленении клубней (строго соблюдать технологию хранения, чтобы не допускать зеленения клубней).

Качество картофеля зависит и от **условий хранения**. При хранении картофеля, предназначенного для производства сухих и фритюрованных продуктов, нельзя допускать накопления редуцирующих сахаров. Поэтому оптимальной является температура не ниже 7 °С, при которой активность ферментов, разрушающих крахмал с образованием растворимых сахаров, минимальна. Если температура хранения ниже, то для удаления накопившихся редуцирующих сахаров клубни картофеля выдерживают 1—2 нед при температуре 16—18°С.

## **Тема 7. ФЗИОЛОГИЯ ТЕХНИЧЕСКИХ КУЛЬТУР (7.1 САХАРНАЯ СВЕКЛА)**

1. Значение и объемы производства сахарной свеклы
2. Фенофазы и этапы органогенеза.
3. Морфо-биологические особенности сахарной свеклы.
4. Физиологические особенности.
5. Физиолого-биохимические основы формирования качества урожая.

### **1. Значение и объемы производства сахарной свеклы**

Сахарная свекла - это важнейшая техническая культура, дающая сырьё для сахарной промышленности. Сахар используется в ежедневном рационе питания, а также служит важным компонентом многих пищевых продуктов в качестве консерванта и подсластителя. У современных сортов сахарной свеклы в корнеплодах содержится 17 – 19 % сахара. Отходы, получаемые при уборке сахарной свеклы (листья, верхушки головок, кончики корнеплодов), используют на корм скоту в свежем и силосованном виде. Корнеплоды сахарной свеклы превосходят по питательности кормовую свеклу в 2,2 раза, так как содержат вдвое больше сухих веществ. В мировом производстве сахара на долю сахарной свеклы приходится около 30 %.

Определенную практическую ценность представляют также отходы свеклосахарного производства — патока (меласса), жом, дефекат. В сухом веществе патоки (мелассе) содержится сахара около 60 %, БЭВ около 15, золы 8...9 %. Патоку используют для изготовления спирта, пищевых дрожжей, молочной и лимонной кислот. Жом (отжатая свекловичная стружка) содержит около 15 % сухих веществ, в том числе БЭВ – 10 %, клетчатки - 3, золы - 0,7, жира - 0,1 и сырого белка - 1,2 %. Жом – ценный корм для крупного рогатого скота: в 100 кг сухого жома содержится 80 кормовых ед., а в таком же количестве кислого и свежего жома – соответственно 10 и 8 корм. ед.

Отход свеклосахарного производства – дефекационную грязь (дефекат) – используют как удобрение. В ней содержится 40-50 % извести, органических веществ – 15 %, N – 0,2...1,7, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> – 0,2...0,8, K<sub>2</sub>O – 0,5...0,9 %. Большую часть отходов составляют листья – 35...50 % массы корней; они содержат до 20 % сухих веществ, в том числе 2,5...3,5 % белка, 0,8 % жира, витамины. В 100 кг ботвы содержится 18...20 корм. ед., которую используют на корм скоту в свежем, силосованном и высушенном виде.

Корнеплоды сахарной свеклы превосходят по питательности кормовую свеклу в 2,2 раза, так как содержат вдвое больше сухих веществ. При сборе корнеплодов 30 т/га сахарная свекла вместе с ботвой (15 т/га) дает 10500 корм. ед. с 1 га.

Кроме того, сахарная свёкла имеет большое агротехническое значение. Она повышает продуктивность севооборота в целом и является ценным предшественником для многих сельскохозяйственных растений. Глубокая обработка почвы под сахарную свёклу и систематический уход во время её вегетации способствуют очищению полей от сорняков и накоплению влаги в почве.

Производство сахарной свёклы требует высокого уровня материально-технических затрат, так как это культура интенсивного земледелия. В мировом земледелии сахарная свекла занимает значительную площадь — 7,913 млн га. Наибольшие площади ее находятся в Украине, России, Китае, Польше, Франции, Великобритании, Германии, Италии; возделывают ее и в Бельгии, Беларуси, Японии, Венгрии, Турции и Грузии. В европейских странах свекловичного сахара производят до 80 % от общего его сбора в мире. Беларусь интенсивно наращивает темпы производства свекловичного сахара. Посевные площади сахарной свеклы находятся на территории трех областей: Гродненской, Брестской, Минской. В республике работают 4 сахарных завода (в Скиделе, Жабинке, Слуцке, Городее), обеспечивающих объем производства сахара до 1 млн.т в год.

## **2. Фенофазы и этапы органогенеза**

Выделяют следующие восемь фаз роста и развития растения сахарной свеклы первого года жизни:

проращивание семян,

"вилочка",  
1-я пара листьев,  
2...3-я пара листьев,  
4...5-я пара листьев,  
смыкание листьев в рядах,  
смыкание листьев в междурядьях  
наступление технической спелости.

При прорастании семян сначала трогаются в рост корешок и подсемядольное колено. Две семядоли при выходе на поверхность зеленеют и выполняют функции листьев (фаза "вилочки"). Через 6...8 дней после всходов образуется первая пара настоящих листьев, за ней появляются вторая, третья, четвертая и пятая пары. В дальнейшем листья разворачиваются уже по одному. Вначале они появляются через каждые 2...3 дня, а в середине вегетации – через 1...2 дня. В конце вегетации появление листьев замедляется. В первый год жизни растения свеклы образуют 60...90 листьев, которые остаются деятельными в течение 60...70 дней.

Наиболее продуктивны листья среднего яруса (с 10-го по 25-й). Продолжительность активной деятельности каждого листа около 25 дней. Ко времени уборки продуктивность листьев падает, масса их уменьшается. Оптимальная площадь листьев на 1 га свекловичной плантации составляет 40...50 тыс. м<sup>2</sup>.

Рост сахарной свеклы в первый год жизни можно условно разделить на три периода (продолжительность каждого около 50 дней).

В первый период растения энергично образуют листья и корневую систему, рост корнеплода в толщину отстает от роста листьев (май-июнь).

Во второй период наблюдается усиленное разрастание корнеплода и листьев (июль-август).

Для третьего периода характерны замедленный прирост листьев, интенсивное накопление сахара и увеличение массы корнеплодов (сентябрь-октябрь).

В первый год жизни на головке корнеплода в пазухе каждого листа закладываются спящие почки, для развития которых необходимы пониженные температуры – от 0 до 8°C. Качественные изменения для перехода к цветению и плодоношению у почек заканчиваются осенью или весной следующего года,

После высадки корнеплодов образуются цветоносы, на которых развиваются цветки и семена. Иногда у части растений сахарной свеклы наблюдаются отклонения от нормального двухгодичного цикла развития – от посева семян до сбора урожая семян. В этом случае у отдельных растений полный цикл развития спящих почек и образование цветоносных побегов происходят в первый год жизни, такое явление называют *цветушностью*.

Причины цветущности – ранний посев в холодную затяжную весну и длинный световой день. В таких условиях цветущность проявляется у растений с короткой стадией яровизации.

В связи с наличием цветущих корнеплодов урожайность сахарной свеклы снижается незначительно. При фактическом наличии в посеве 10% цветущих корнеплодов урожайность снижалась на 4 ц/га. В то же время цветущность корнеплодов заметно снижает выход сахара, увеличивает потери сахара в мелассе и его выход. Цветущие растения характеризуются большей деревянистостью корнеплода, что затрудняет переработку свеклы на заводе, усложняет получение нормальной стружки, к тому же цветущие корнеплоды хуже хранятся и сильнее поражаются кагатной гнилью.

Начальные фазы роста проходят быстро: от появления первой пары до появления пятой пары настоящих листьев проходит 10-12 дней. За это время должны быть проведены и закончены работы по формированию густоты стояния растений. В ходе роста листьев наступает такой период, когда листья одного ряда соприкасаются с листьями другого ряда и закрывают междурядье. К этому времени необходимо закончить основные работы по уходу за посевами.

У сахарной свеклы различают ботаническую, биологическую и техническую спелость.

Ботаническая спелость наступает, когда созревают семена. При нормальном росте и развитии растений это обычно происходит в конце второго года жизни.

Биологическая спелость сахарной свеклы первого года жизни связана с затуханием жизненных процессов растения к концу вегетационного периода. Это происходит в результате изменений условий внешней среды: похолодания, сокращения светового дня, снижения интенсивности ФАР и др. Для биологической спелости характерны отмирание старых листьев, медленное нарастание массы корнеплодов и накопление сахара в них, повышение доброкачественности сока, уменьшение содержания воды и золы в корнеплодах.

Техническая спелость сахарной свеклы характеризуется следующими особенностями: максимальной массой корнеплода и максимальным содержанием сахара при минимальном среднесуточном приросте массы и сахаристости корнеплода. К моменту технической спелости отношение массы корнеплода к массе листьев возрастает до 3:1. Перед ее наступлением рядки свеклы размыкаются, листья становятся светло-зелеными, частично желтеют и отмирают. Длительность вегетационного периода свеклы первого года жизни составляет 150...170 дней в зависимости от условий выращивания.

За период вегетации свекла образует в среднем 50-70 листьев, иногда более. Продолжительность жизни каждого листа колеблется от 25 до 75 дней. В зеленых листьях происходит один из основных процессов метаболизма – синтез органических веществ, и прежде всего сахаров. Поэтому важно защитить листья от повреждений вредителями, болезнями и от травмирования во время обработок.

Период вегетации сахарной свеклы обычно длится 130-180 дней. Удлинение его за счет более ранних сроков посева и поздней уборки – важный резерв повышения урожайности корнеплодов.

### **Растения второго года жизни**

Рост и развитие сахарной свеклы во второй год вегетации до образования ассимиляционного аппарата происходят за счет углеводов и макроэлементов корнеплода. Поэтому в первый период после высадки масса корнеплода уменьшается, затем, после образования листового аппарата, она несколько возрастает за счет притока из листьев отличных от сахарозы форм углеводов, белков и т. д. При этом корнеплод становится более деревянистым, в нем возрастает содержание глюкозы и фруктозы с преобладанием глюкозы. К концу вегетации увеличивается содержание гемицеллюлозы и клетчатки.

Сразу после высадки корнеплода в почву происходят рост листьев и развитие листовой розетки, а на 20-30-й день начинается интенсивный рост облиственных цветonoсных побегов. Цветonoсные побеги отличаются верхушечным ростом, поэтому в их верхних частях формируются мелкие наименее полноценные клубочки, а в нижних частях – самые крупные более спелые соплодия. Из-за растянутости во времени процессов заложения соцветий, цветения и плодообразования на побеге формируются семена не одинаковой степени спелости.

По особенностям морфологии выделяют три типа высадочных кустов, отличающихся наличием:

- 1) только 1 более или менее ветвящегося центрального побега (тип I),
- 2) центрального побега и нескольких отходящих от головки корнеплода побегов (тип II)
- 3) нескольких побегов одинаковой мощности, отходящих от головки корнеплода, при отсутствии центрального побега (тип III).

Кусты II типа дают обычно наиболее высокий урожай семян. Самый развитый центральный побег формируется в центре головки корнеплода, из пазушных почек которого вырастают побеги второго порядка.

Корневая система семенников углубляется в почву не одним стержневым корнем, а несколькими корнями, которые в неблагоприятных условиях распространяются преимущественно в верхних слоях почвы, в связи с чем водный режим растений первого года вегетации и семенников различается.

Цветение начинается обычно на 40—50-й день после посадки. Первыми распускаются цветки, расположенные ближе к основанию верхней трети главного побега. Различные высадки цветут от 20 до 40 дней, отдельные побеги 14-19 дней, ветви первого порядка – 7-14 дней, второго порядка – около 7 дней. Цветение отдельного цветка (от раскрытия чашелистиков до полного осыпания пыльцы) длится 6-7 ч. Семена формируются в течение 24-26 дней.

Наиболее быстро высадочные растения растут от начала стеблевания до цветения. Между сахаристостью корнеплода, нарастанием общей массы семенника и урожаем семян прямой связи нет. Однако существует связь между урожаем семян и массой корнеплода, хотя более мелкие молодые корнеплоды растений летнего посева иногда дают более высокий урожай. Семенная продуктивность наивысшая из корнеплодов, которые хранили при температуре 3-5 °С.

Семенники характеризуются неоднородностью состава популяции, в связи с чем до начала цветения проводят улучшающие отборы с выбраковкой дефектных семенников, что позволяет повысить среднюю всхожесть семян на 8 % и более. Схема посадки высадков в условиях недостаточного увлажнения 70 x 70 см, в зонах достаточного увлажнения — 70 x 45 см. Урожайность семян в этом случае составляет 18-22 ц/га. Мелкие корнеплоды высаживаются по схеме 70 x 35 см. Поддержание влажности почвы на уровне 70-80 % НВ позволяет получить урожайность семян до 29 ц/га при хорошем их качестве.

Уборку семенников осложняют неодновременное созревание семян и легкая их осыпаемость. Для того чтобы приостановить рост верхушек цветonoсных побегов и повысить урожай семян, применяют ручную или химическую пинцировку, десикацию.

### **3. Морфо-биологические особенности сахарной свеклы**

Сахарная свекла характеризуется двухлетним циклом развития с одногодичным плодоношением к концу второго года жизни. В первый год жизни свекла образует утолщенный корнеплод с широко разветвленной корневой системой и мощную розетку прикорневых листьев. И только на втором году вегетации возникают цветonoсные побеги, наступает цветение и цветoобразование.

*Листья* мясистые, длиннoчерешковые, треугольной формы, красноватые. Закономерность листообразования у свеклы выражается величиной 5/13; это означает, что через каждые пять оборотов спирали вокруг головки корнеплода на растении образуется 13 листьев, а с 14-го листа начинается новый цикл размещения следующих 13 листьев. На протяжении первого года вегетации свеклы может осуществляться 4-5 таких циклов с образованием 50—60 и более листьев на одном растении.

Листовая пластинка сахарной свеклы как мезофитного растения состоит из палисадной и губчатой паренхим, покрытых снаружи эпидермисом и кутикулой. Количество устьиц на верхней стороне листовых пластинок достигает 100 шт/мм<sup>2</sup>, а на нижней стороне - свыше 150 шт/мм<sup>2</sup>. По мере перехода от нижних к верхним ярусам несколько возрастает ксероморфность листьев - уменьшается размер клеток. На рост черешков расходуется значительная часть ассимилятов, идущих на рост и развитие листового аппарата: соотношение массы сухого вещества черешков и листовых пластинок варьирует в онтогенезе в пределах 0,9-1,3.

Листья средних ярусов обычно гофрированные, что связано с более ранним завершением роста жилок, чем паренхимных тканей в петлях сети жилок.

*Цветки* свеклы обоеполые, пятерного типа, с простым околоцветником. В процессе плодообразования каждый цветок с одним зачатком семени превращается в односемянный плод, а соцветия-клубочки — в соплодия-клубочки, причем в каждом соплодии в зависимости от числа сросшихся цветков будет несколько плодиков. У односемянных сортов сахарной свеклы на всех побегах одиночные цветки-клубочки, после оплодотворения которых образуются плоды-клубочки. Наибольшая масса клубочков формируется в нижних и средних частях ветвей, наименьшая — в верхней части.

*Семена* сахарной свеклы имеют толстостенный околоплодник с рыхлой наружной паренхимой, при набухании и прорастании требуют много воды — 120-170 % к весу воздушно-сухих семян. Масса 1000 семян 10–22 г.

*Корни* имеют многочисленные разветвления, уходящие вглубь почвы в стороны на 2-3 м.

Гипокотиль свеклы сахарной зеленой окраски, комовой — желтый, столовой — фиолетово-зеленый.

Питающая корневая система свеклы отходит от центрального корня с двух сторон параллельно семядолям, поэтому при прорыве следует оставлять более развитые растения с семядолями, ориентированными в междурядья, что создает лучшие условия корневого питания.

Сахарная свекла корнеплодное растение с поликомбиальным типом утолщения, свойственным маревым и другим близким к ним семействам, оно является настолько своеобразным, что не имеет аналогов в растительном мире среди двудольных растений. Чем больше колец сосудисто-волокнистых пучков имеет корнеплод, тем больше содержится в нем сухих веществ и сахар.

По внешнему строению *корнеплод* сахарной свеклы состоит из следующих частей: головка, шейка, собственно корень и хвостик. Головка несет на себе розетку черешковых листьев — это укороченный стебель. Она развивается над почвой, сильно древеснеет и меньше всего содержит сахара. Шейка — часть корнеплода ниже головки, лишенная листьев и боковых корешков. Нижняя часть корнеплода, образующаяся из корешка проростка, является собственно корнем с тонкой частью не более 10 мм, называемой хвостовой частью, и с наличием двух продольных бороздок с боковыми корешками. На головку и шейку приходится от 15 до 30 % длины всего корнеплода, а остальная часть — собственно корень.

Сахарная свекла — растение длинного дня. Длинный день ускоряет цветение и плодоношение. Особенно важно освещение при накоплении сахара, так как 1 дм<sup>2</sup> листовой поверхности накапливает в час приблизительно 12 мг сахара. За вегетацию образуется до 70-90 листьев с общей площадью 3000-5000 см<sup>2</sup>, то есть, в 3-5 раз больше площади почвы, которую занимает 1 растение. Он же способствует образованию цветущих растений, особенно при сочетании с низкой температурой при выращивании.

*Требования к температуре.* Сахарная свекла умеренно теплолюбива. Минимальная температура почвы для прорастания семян 3...4°C, но всходы при этом появляются только на 25...28-й день, при температуре 6...7°C – на 10...15-й, при 10...11°C – на 8...10-й и при 15...18°C – на 6...7-й день. Для получения высокого урожая сахарной свеклы в период от сева до уборки требуется сумма положительных температур 2400-2800 °C при вегетационном периоде 150-180 дней. В Беларуси вегетационный период сахарной свеклы продолжается в среднем 150-160 дней (май-сентябрь или 1-я декада октября). Суммы температур могут быть увеличены при продлении вегетационного периода за счет раннего сева и проведении уборки в оптимальные сроки, а также соблюдением правил агротехники и ухода за посевами.

В первые дни всходы свеклы очень чувствительны к заморозкам. В фазе "вилочки" заморозки – 3°C могут погубить растения. С появлением первой пары листьев холодостойкость повышается и свекла может выдержать заморозки -4...-6°C. Оптимальная температура для ассимиляции 20...23°C. При температуре ниже 6...8°C накопление сахара в корнеплодах прекращается. Температура 15...23°C является благоприятной для формирования репродуктивных почек на головках корнеплодов. Осенью вегетация свеклы прекращается с установлением температуры 2...4°C. Маточные корнеплоды сахарной свеклы хорошо хранятся при температуре 3...4°C (допустимый интервал 1...6°C). Отрастание розеточных листьев у семенников сахарной свеклы начинается при 2...3°C. Наиболее благоприятные условия для роста розеточных листьев и стеблей складываются при температуре 15...20°C. Семенники в фазе розеточных листьев переносят снижение температуры до -4...-6°C. В период роста цветonoсных побегов заморозки -1...-2°C могут привести к повреждению растений.

*Требование к влаге.* Сахарная свекла – растение относительно засухоустойчивое, поскольку формирует глубоко проникающую (до 2...3 м) корневую систему. Это помогает свекле использовать влагу почвы, накопленную за счет осадков осенне-зимнего периода. Сахарная свекла, особенно семенники, плохо переносит переувлажнение и близкий уровень грунтовых вод (ближе 1,5...2,0 м от поверхности почвы). Кроме того, свекла характеризуется длительным вегетационным периодом и может усваивать летние осадки. В годы с повышенным количеством осадков урожай корнеплодов обычно бывают высокими, но сахаристость меньше. Сахарная свекла в разные периоды вегетации расходует неодинаковое количество воды. Если вегетационный период (с 15 мая по 15 октября) разделить на три периода (по 50 дней), то соотношение расхода воды на испарение в каждом из них составит примерно 1:9:3. Недостаток влаги в любой из этих периодов отрицательно сказывается на урожайности свеклы. Однако больше всего снижаются урожай корнеплодов и их сахаристость, когда растения подвергаются действию засухи в июле-августе. На втором году жизни семенники хорошо развиваются и обеспечивают высокую урожайность, если

влажность почвы не опускается ниже 60 % ППВ. Наибольшую потребность в воде семенники сахарной свеклы испытывают в период от выбрасывания цветоносов до конца цветения, которое обычно начинается в середине июня и продолжается 20...40 дней. Оптимальные сочетания света, тепла, влаги и питательных веществ для свеклы создаются при теплой и влажной погоде в мае, нежаркой и влажной – в июне и июле, при достаточном количестве осадков и солнечных дней – в августе, теплой и умеренно влажной погоде – в сентябре и октябре.

*Требование к свету.* Сахарная свекла – растение длинного дня. При увеличении периода освещения растения быстрее развиваются, лучше растут листья и корнеплоды, возрастает накопление сахара в них. Затенение свеклы в загущенных посевах приводит к снижению темпов роста и накопления сахара. Сахаристость свеклы сильно зависит от напряженности солнечной радиации во второй половине вегетационного периода. Наиболее интенсивно накопление сахара в корнеплодах происходит, когда ясная солнечная погода чередуется с облачной.

*Требование к почве.* Сахарная свекла предъявляет высокие требования к плодородию почвы, ее физическому состоянию, обеспеченности макро- и микроэлементами. Хорошие урожаи получают также при возделывании ее на богатых органическим веществом и хорошо обрабатываемых дерново-подзолистых почвах Нечерноземной зоны. Для свеклы наиболее благоприятны нейтральная и слабощелочная реакция почвенного раствора. На кислых почвах без предварительной их нейтрализации свекла дает невысокие урожаи. Сахарная свекла может приспособливаться к слабозасоленным почвам. Нельзя размещать свеклу на тяжелых глинистых, заболоченных, бедных песчаных и каменистых почвах. Сахарная свекла предъявляет высокие требования к аэрации почвы. Более благоприятные условия для ее роста складываются при плотности дерново-подзолистых почв — 1,2-1,4 г/см<sup>3</sup>.

#### **4. Физиологические особенности.**

##### **Фотосинтез**

На протяжении первого года вегетации свеклы образуется 50-60 и более листьев на одном растении. Площадь листовых пластинок минимальна у листьев 1-3-го ярусов (в пределах 15-45 см<sup>2</sup>), достигает максимума в середине вегетации (300-400 см<sup>2</sup>) и уменьшается к концу вегетации, что определяется изменением напряженности донорно-акцепторных отношений и степенью обеспеченности процессов листообразования ассимилянтами в растении в течение вегетации. Продолжительность жизни листьев в условиях, близких к оптимальным, наименьшая у первых розеточных листьев (26-37 дней), максимальная у листьев среднего яруса (60 и более дней) и несколько меньше у листьев верхних ярусов.

Одновременно с образованием новых листьев происходит отмирание старых. Эти два противоположно направленных процесса и определяют

динамику площади листьев растений сахарной свеклы в онтогенезе. Отмирание листового аппарата начинается через 50 дней со дня всходов, через 30-40 дней скорость отмирания уравнивается со скоростью его образования. Поэтому площадь листьев растения и посева достигает максимума на 80-100-й день после всходов, затем происходит довольно быстрое падение к концу вегетации (к 120-140-му дню после всходов).

Повышение среднесуточных температур в пределах 20-25 °С приводит к сокращению интервалов между появлением очередных листьев. Однако при этом сокращается продолжительность жизни выросшего (закончившего рост) листа в результате ускорения процессов старения клеток.

При недостатке воды подавляется процесс развертывания листьев уже после инициации их роста и увеличивается продолжительность роста листовой пластинки, но сокращается период жизни закончившего рост листа. В результате при водном дефиците несколько удлиняется интервал между появлением очередных листьев, значительно уменьшается площадь листовых пластинок, однако увеличивается средняя продолжительность жизни листьев благодаря замедлению роста листовых пластинок. Вместе с тем недостаток влаги слабо влияет на количество живых листьев на растении, одновременно усиливая реутилизацию метаболитов из отмирающей ботвы.

Дефицит азота, подобно засухе, тормозит рост клеток растяжением, увеличивает продолжительность роста листовых пластинок и ускоряет отмирание зрелых листьев в связи с усилением процессов реутилизации азота из клеток. Поэтому снижение дозы NPK в питательной смеси приводит к резкому уменьшению площади листьев растения в первую очередь из-за недостатка азота. Дефицит фосфора, как и азота, тормозит рост листьев, однако в отличие от дефицита азота не ускоряет их отмирание. Дефицит калия не оказывает влияния на рост клеток и интервал между появлением листьев, однако вызывает повреждения и быстрое отмирание зрелых листьев. Вместе с тем даже острый дефицит калия сравнительно слабо влияет на среднюю продолжительность жизни листьев.

Световой режим оказывает прямое влияние на рост и развитие листового аппарата через фотосинтез (значение суточного газообмена  $\text{CO}_2$ ) растения, определяющий уровень фонда ассимилятов.

У СЗ-видов растений, к которым относится сахарная свекла, фотосинтез (ассимиляция  $\text{CO}_2$ ) сопровождается фотодыханием – скрытым процессом выделения  $\text{CO}_2$  на свету. Фотодыхание связано с метаболизмом ФГК в цикле Кальвина с участием основного фермента фотосинтеза – РБФК/О (рубиско) и трех органелл клетки: хлоропластов, пероксисом и митохондрий, что сопровождается синтезом гликолевой кислоты, аланина и серина.

Интенсивность фотосинтеза листа у сахарной свеклы определяется, прежде всего, его возрастным состоянием. Так, ИФ листа среднего яруса, как видно из рисунка 85, достигает максимума на 10-20-й день после его появления, затем по мере старения постепенно снижается.

Условия влагообеспеченности неоднозначно влияют на ИФ сахарной свеклы. Интенсивность фотосинтеза растений в условиях пониженной, но постоянной влажности почвы лишь ненамного ниже, чем у растений, выращиваемых при оптимальной влажности почвы. Это показатель высокой адаптивной способности растений сахарной свеклы и ее фотосинтетического аппарата к стационарному дефициту влаги. Вместе с тем при быстром переводе растений с 70%-ной на 35%-ную влажность почвы происходит глубокое ингибирование фотосинтеза с частичным его восстановлением только через 20 дней.

Содержание углекислоты как один из субстратов фотосинтетической реакции оказывает заметное влияние на ИФ листьев сахарной свеклы.

У сахарной свеклы наряду с листьями некоторой фотосинтетической активностью обладают и черешки, содержащие небольшое количество хлоропластов. Однако даже при высокой интенсивности света ( $300 \text{ Вт/м}^2$ ) ИФ черешков примерно в 10 раз меньше, чем листовой пластинки. Таким образом, фотосинтез черешков лишь ненамного компенсирует расходы на темновое дыхание.

Что касается фотосинтеза посева, то он в значительной мере определяется индексом листовой поверхности (ИЛП) и особенно его максимальным значением в середине вегетационного периода, когда формируется основная часть урожая корнеплодов. Фотосинтез посева в условиях, близких к оптимальным по температурному и водному режиму, зависит в первую очередь от плотности потока приходящей ФАР и распределения ее между листьями разных ярусов в посеве. Интенсивность фотосинтеза ценоза сахарной свеклы возрастает с увеличением ИЛП примерно до 5, а оптимальное значение листового индекса для формирования максимального хозяйственного урожая у современных сортов и гибридов сахарной свеклы не превышает 5-6.

Субоптимальная площадь листьев ценоза сахарной свеклы (листовой индекс около 2) формируется примерно за 30 сут после всходов, еще через 10-15 сут ИЛП достигает оптимума (свыше 4), который сохраняется в течение 60-70 сут, после чего происходит постепенное ее снижение к концу вегетации. Площадь поверхности черешков, также принимающих некоторое участие в реассимиляции углекислоты, которую они выделяют в процессе дыхания, достигает максимума ( $1 \text{ м}^2/\text{м}^2$ ) в августе – сентябре.

Интенсивное увеличение массы корнеплодов и количества сахара в расчете на единицу площади посева начинается через 40-50 сут после всходов, когда значение листового индекса посева достигает 2. В последующий период начинается почти линейное нарастание сухой массы и сбора сахара с единицы площади посева. В сентябре этот процесс замедляется из-за понижения среднесуточных температур и ухудшения световых условий.

## Дыхание

Дыхание сахарной свеклы подчиняется общим закономерностям, характерным для полевых культур. Это один из наиболее консервативных физиологических процессов.

В суммарной составляющей дыхания свеклы также различают дыхание на рост и дыхание на поддержание. Коэффициент дыхания на рост у растений сахарной свеклы составляет около 0,2. Коэффициент дыхания на поддержание снижается в онтогенезе. Среди органов оно достигает наибольших значений у листьев, минимальных – у корнеплодов, а черешки листьев занимают промежуточное положение.

Дыхание, как и любой ферментативный процесс, сильно зависит от температуры.

## Водный режим

Сахарная свекла характеризуется гораздо меньшим ТК, чем многие другие культуры. В зависимости от влажности почвы, урожая, сорта и условий года он колеблется от 130 до 370, для кормовой свеклы - от 220 до 480, причем с увеличением массы корня ТК обычно падает.

Испарение воды с единицы площади посева за 1 сут у свеклы также меньше, чем у пшеницы и ржи. Эти данные наряду с относительно низкими величинами ТК дают основание относить свеклу к растениям, экономно расходующим воду и относительно засухоустойчивым.

При массе корнеплода около 400-500 г на транспирацию за весь период вегетации расходуется около 30-35 л воды. Для покрытия транспирации свеклы за сезон при урожайности 40-50 т/га необходимо 300-400 т воды.

Корнеплодный тип развития и глубоко проникающая в почву корневая система обуславливают засухоустойчивость свеклы. А благодаря длинному вегетационному периоду, свекла может использовать даже поздние летние осадки.

Максимальная масса корнеплода в зависимости от сорта, концентрации почвенного раствора и погодных условий отмечена при 60 % НВ. Сахаристость, наоборот, обычно несколько повышается вплоть до уменьшения влажности почвы до 30 % НВ.

Влажность почвы в значительной степени влияет на морфологию корнеплода: недостаточное увлажнение обуславливает удлинение корнеплода, а избыточное, наоборот, приводит к образованию укороченного округлого корнеплода

*Колебания в расходовании воды свеклой по отдельным периодам вегетации.* Наибольшее испарение воды свеклой первого года происходит в конце июля - начале августа, заметно меньшее - в октябре и июне, а наименьшее - в мае. В мае листовая поверхность обычно еще невелика и транспирация достигает лишь нескольких граммов в сутки на одно растение. В знойные июльские или августовские дни испарение сильно облиственного, хорошо развитого свекловичного растения достигает 1-2 л воды в сутки.

Если вегетационный период с 15 мая по 15 октября разделить на три равные части (по 50 дней в каждой), то соотношение количества испаренной воды за каждый из этих периодов будет примерно 1:9:3.

Таким образом, период, приходящийся на конец июля - начало августа, является критическим в отношении влагообеспеченности. Недостаток влаги именно в этот период, когда растение имеет большую листовую поверхность, ведет к резкому нарушению водного баланса, завяданию растения, торможению его роста, фотосинтеза и к задержке оттока пластических веществ, что губительно отражается на урожае свеклы. Засуха в этот период приводит не только к снижению урожая и сахаристости, но и к увеличению содержания азота в свекле, т. е. ухудшает качество сырья.

Наибольший урожай свеклы получают, когда она обеспечена влагой не только в июле - августе, но и в другие периоды роста. Лишь в самом конце вегетации желательнее относительно меньшее количество осадков, поскольку их излишек в этот период, как правило, приводит к снижению сахаристости свеклы.

Для высадков, т. е. растений второго года жизни, оптимальна влажность почвы 80 % НВ. Резкие колебания влажности вызывают снижение урожая семян, более выраженное у сахаристых сортов по сравнению с урожайными.

Транспирационный коэффициент у высадков составляет около 725, т. е. значительно выше, чем у свеклы первого года. Максимальная транспирация у высадков наблюдается в конце июня — начале июля, т. е. на месяц раньше, чем у свеклы первого года. Этот период наиболее интенсивного развития испаряющей поверхности зеленой массы семенников совпадает с периодом их цветения

### **Минеральное питание.**

Важнейшим элементом минерального питания растений является *азот*, входящий в состав всех белков и ферментов, в том числе РБФК/О. Оптимальное азотное питание растений сахарной свеклы способствует быстрому формированию высокоактивного листового аппарата в первой половине вегетации. Однако избыток азотного питания во второй половине вегетации тормозит рост корнеплода и процесс сахаронакопления вследствие напряженных конкурентных взаимоотношений за ассимиляты между активно растущей розеткой листьев и корнеплодом. Наилучшей формой азотных удобрений для сахарной свеклы, особенно на подзолистых почвах и черноземах, является натриевая селитра. Другие формы азотных удобрений по значимости можно расположить в следующий ряд в порядке убывания: кальциевая селитра — мочевины — аммиачная селитра — сульфат аммония — цинамид кальция.

Вторым по значимости в минеральном питании сахарной свеклы является *фосфор*, причем эффективность поглощения растениями азота и фосфора взаимосвязана: при плохой обеспеченности растений азотом поглощение фосфора сокращается, и наоборот. В улучшенном фосфорном питании растения сахарной свеклы особенно нуждаются в начале вегетации,

когда их корневая система развита еще слабо. Оптимизация фосфорного питания повышает Кхоз и сахаристость корнеплодов.

*Калий* играет важную роль в регуляции тургора и поддержании рН клеток, участвует в реакциях фосфорилирования и активизирует около 20 ферментов и ферментных систем. Свыше 80 % калия содержится в клеточном соке, остальная часть адсорбирована коллоидами, менее 1 % – в митохондриях. Больше всего калия в растущих частях растений. Калий легко реутилизируется и больше всего содержится в нетоварной части урожая. При снижении содержания калия в средних листьях соответственно до 0,2—0,3 % начинается их отмирание. При исключении калия из питательной смеси в листьях свеклы значительно возрастает содержание натрия. Внесение калийных удобрений особенно эффективно на торфяных и песчаных почвах – значительно повышается сахаристость корнеплодов.

Сахарная свекла является умеренным галофитом. *Натрий* замещает в старых листьях калий, способствуя передвижению его в молодые листья и оттоку углеводов в корнеплод. Внесение натрия в почву оказывает положительное влияние на урожайность и сахаристость корнеплодов только при оптимальном обеспечении растений калием.

В кислых почвах наблюдается недостаток *кальция*, что вызывает угнетение развития корневой системы, загнивание корней. Сахарная свекла относится к культурам, наиболее чувствительным к кислотности почв, поэтому при ее выращивании необходимо известкование кислых почв.

Из микроэлементов наиболее важное значение для растений сахарной свеклы имеет *бор*, содержание которого достигает 32 мг/кг, а вынос с урожаем составляет 136–272 г/га по сравнению с 21–67 г/га у зерновых культур. При недостатке бора нарушается отток углеводов из листьев в корнеплод, который страдает от гнили сердечка. Известкование кислых почв приводит к связыванию бора с известью с образованием слаборастворимых соединений. Поэтому на таких почвах высокоэффективен боратовый суперфосфат.

Оптимизация состава и дозы макро- и микроэлементов с учетом их содержания в почве и выноса с урожаем – необходимое условие более или менее полной реализации потенциала продуктивности сортов и гибридов сахарной свеклы.

Сахарная свекла выносит с урожаем большое количество минеральных элементов. Так, при урожайности корнеплодов 30 т/га и соответствующей массе ботвы на черноземных почвах выносятся 150–180 кг/га азота, 50–60 P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> и около 200 кг/га K<sub>2</sub>O. Наибольшее количество азота выносятся с массой листьев и корнеплодов, калия — в основном с массой листьев и в 2-3 раза меньше с массой корнеплодов, а вынос фосфора в 7-8 раз меньше выноса азота.

Роль черешков в выносе минеральных элементов незначительна из-за малой доли в биологическом урожае. Соотношение сухой массы черешков и ботвы практически одинаковое у разных сортов и гибридов: спустя 50 сут после всходов оно составляет 0,5 + 0,05.

## Рост и развитие

В онтогенезе свеклы происходят достаточно сложные изменения донорно-акцепторных взаимоотношений между отдельными органами и частями растения. В самом начале процесса прорастания зародыша семени донором является перисперм, запасные вещества которого обеспечивают формирование семядолей и рост корней. После выхода семядолей на поверхность почвы, в фазе вилочки, переходя на автотрофное питание, они начинают выполнять роль донора, обеспечивая ассимилятами формирование первой пары розеточных листьев и рост корней. В дальнейшем листья всех ярусов в начальный период своего роста являются потребителями сначала «чужих», а потом «собственных» ассимилятов до достижения площади листа 60-70 % от конечных размеров, когда количество синтезируемых ими ассимилятов начинает превышать расходы на собственный рост (листовой пластинки и черешка) и на темновое дыхание. После этого листья становятся донорами ассимилятов, и их донорная функция достигает максимума в момент прекращения роста листа. При отмирании ботвы листья начинают выполнять функцию «пассивных доноров» в процессе частичной реутилизации их метаболитов.

Рост и развитие растений в онтогенезе в разных экологических условиях внешней среды определяются как прямым влиянием факторов внешней среды на процессы морфогенеза, так и приоритетностью распределения ассимилятов на рост отдельных органов и частей растения. Такие факторы, как световой режим и концентрация  $\text{CO}_2$ , оказывают влияние на рост и морфогенез растений путем изменения уровня фонда ассимилятов в растении, который определяется суточной суммой газообмена  $\text{CO}_2$  растения – суммой разности дневной суммы фотосинтеза и суммы ночного дыхания.

Существует следующая приоритетность распределения ассимилятов на процессы дыхания и роста: дыхание на поддержание клеточных структур – рост клеток делением – рост клеток растяжением – рост корней – рост корнеплода. Это означает, что при дефиците ассимилятов (например, при недостатке света) они используются в первую очередь на темновое дыхание и рост меристематических тканей и в последнюю очередь на рост запасяющих органов.

У растений сахарной свеклы зона наиболее активных потребителей ассимилятов локализована преимущественно в листовой розетке. Это определяет сложные конкурентные взаимоотношения за ассимиляты, с одной стороны, между растущими листьями листовой розетки и, с другой стороны, между листовой розеткой, корневой системой и корнеплодом как органом, выполняющим преимущественно функцию запасания ассимилятов.

Температура, водный дефицит и минеральное питание оказывают на процессы морфогенеза растений прямое действие при помощи изменения скоростей роста клеток путем деления и растяжения, что предопределяет

специфику действия этих факторов прежде всего на рост и развитие листового аппарата

### **Устойчивость**

Свекла – холодостойкое растение, но более требовательное к теплу, чем другие корнеплодные растения. Семена начинают прорасти при 5–6 С, оптимальная температура прорастания 35 С. Молодые растения переносят длительное похолодание, но повреждаются заморозками 3–4 С. Листья взрослых растений выдерживают заморозки 5–6 С, а выкопанные корнеплоды – до 2 С. Оптимальная температура для роста и формирования корнеплодов 15–25 С. С появлением первой пары настоящих листьев устойчивость свеклы к заморозкам повышается, и она может переносить кратковременные заморозки -30...-40 С.

Чувствительна сахарная свекла к осенним заморозкам. Подмороженные, а затем оттаявшие корнеплоды быстро теряют сахар и снижают товарные качества.

Сахарная свекла – растение относительно засухоустойчивое. Расход воды сахарной свеклой в отдельные периоды вегетации определяется развитием листовой поверхности, температурой и влажностью почвы и воздуха, обеспеченностью питательными веществами и другими факторами. В мае, когда листовая поверхность еще слабо развита, испарение воды свеклой наименьшее, в июле-августе хорошо облиственные растения при высоких температурах воздуха испаряют максимальное количество воды. В последующий период вегетации расход воды растениями сахарной свеклы на испарение уменьшается.

### **5. Физиолого-биохимические основы формирования качества урожая.**

Сахарная свекла характеризуется следующими технологическими показателями: сахаристостью, спелостью, состоянием тургора, степенью загрязненности, концентрацией несахаров в свекловичном соке. Чем выше сахаристость, меньше содержание несахаров и загрязненность корнеплодов, тем качество свеклы выше. Основные технологические требования к сахарной свекле как к сырью для выработки сахара характеризуют её пригодность для промышленной переработки и хранения.

Химический состав корнеплодов сахарной свеклы зависит от сорта, почвенно-климатических и погодных условий, уровня агротехники и других факторов. Знание закономерностей изменения химического состава корнеплодов под действием внешних факторов необходимо для разработки технологии возделывания этой культуры, обеспечивающей получение сырья высокого качества.

В корнеплоде сахарной свеклы в среднем содержится 25 % сухого вещества. Количество сахара в сухом веществе составляет 17,5 % и 7,5 % несахаров. После отжатия сока остается мякоть корнеплода, которая составляет 5 % его массы.

В мякоти содержится, %: пектиновых веществ – 1,2, гемицеллюлоз – 0,9, клетчатки – 1,2, белков – 0,6 %, сапонина – 0,13-0,25, липоидов – 0,13...0,21 и золы – 0,5...0,8.

**Углеводы.** Из моно-, ди- и трисахаридов в корнеплодах содержатся в свободном состоянии глюкоза, фруктоза, сахароза, рафиноза, в связанном – галактоза и арабиноза. Из высокополимерных сахаров имеются гемицеллюлоза, целлюлоза и незначительное количество крахмала.

В корнеплоде содержится 2-2,5 % пектиновых веществ, в начале вегетации большая часть их находится в растворимой форме, в конце вегетации более 90 % пектиновых веществ представлены нерастворимыми в воде формами, которые откладываются в клеточных стенках. Нерастворимые пектиновые вещества, являясь гидрофильными коллоидами, создают упругую плотную консистенцию корнеплода. Они удерживают значительное количество воды в связанном состоянии и оказывают положительное влияние на устойчивость корнеплодов к действию неблагоприятных условий среды. Количество пектиновых веществ, переходящих при переработке корнеплодов в диффузионный сок, меньше у зрелых корнеплодов и зависит от условий их хранения.

Повышенное содержание в корнеплоде клетчатки и лигнинов затрудняет процесс его измельчения при переработке, а наличие растворимых форм пектинов усложняет работу агрегатов, что приводит к потерям сахара

**Липиды.** В сахарной свекле сумма липидов составляет около 0,1% сырой массы. Больше жиров накапливается в периферических частях корней. Жиры, выделенные из корнеплодов, характеризуются большим количеством насыщенных жирных кислот и имеют сравнительно низкие йодные числа.

Кроме жиров, в корнеплодах в небольшом количестве содержатся некоторые фосфолипиды.

**Минеральные вещества.** В корнеплодах сахарной свеклы сравнительно 0,5-0,8%. В зависимости от условий выращивания ее состав может существенно изменяться. Характерная особенность минерального состава корнеплодов – очень высокое содержание натрия. В диких видах свеклы его количество может достигать 30% и более массы золы. Накопление большого количества натрия в корнеплодах объясняет положительное действие этого элемента на рост и урожай свеклы.

В ботве минеральных веществ больше, чем в корнях: например, листья сахарной свеклы содержат обычно 2–4% золы. В составе золы листьев, так же как и корней, преобладает калий.

**Витамины.** Корнеплоды – важный источник витамина С, количество которого в свекле составляет 5–20 мг на 100 г.

Сапонины представляют собой *глюкозиды*, способные пениться. Их содержание выше в корнеплодах с более высоким содержанием сахара.

Содержащийся в корнеплодах *азот* подразделяют на белковый, амидоаммиачный и вредный. При производстве сахара удаляют все формы

азота, кроме вредного, состоящего из аминокислот, бетаина, пуриновых оснований и нитратов, основная масса которого переходит в патоку.

Содержание **жирных кислот** (олеиновой, пальмитиновой, эруковой) составляет 0,13—0,21% в расчете на сырое вещество корнеплода

На технологические качества корнеплодов сахарной свеклы влияют следующие факторы: сортовые особенности, погодные условия, климатические условия, удобрения и агротехника, размеры и спелость корнеплодов.

### **Изменение химического состава корнеплодов при созревании.**

Накопление питательных веществ в корнях и рост корнеплодов начинаются после развития достаточно мощного ассимиляционного аппарата. В первый период роста корнеплодов происходит в основном интенсивное новообразование клеток, в это время в них содержится больше воды и азотистых веществ, особенно белков, чем в зрелых.

Сахаров в молодых корнеплодах меньше, чем в зрелых. В корнях сахарной свеклы в июне отмечено лишь 6% сахаров, в июле – 8, в августе – 12, в сентябре – 17, в октябре – 18-20%. Таким образом, в процессе роста и развития сахарной свеклы содержание этих веществ в ней увеличивается в три раза.

В процессе роста и развития корнеплодов значительно изменяется и соотношение между отдельными сахарами. В молодых корнеплодах относительное количество моносахаридов довольно высокое и отношение сахара / моносахариды находится на низком уровне. Во время роста синтетические процессы в корнях значительно усиливаются, что приводит наряду с общим ростом количества сахаров к увеличению абсолютного и относительного содержания сахарозы.

Накопление сахаров в корнеплодах происходит в течение всего периода созревания, в то время как азотистые вещества образуются в них лишь в первую половину вегетации, а на последних этапах созревания повышения их содержания в корнях не происходит. Таким образом, незрелые корнеплоды содержат относительно большее количество азотистых веществ по сравнению с теми, которые убирают в период технической зрелости.

В течение вегетации количество и состав мякоти изменяются. В корнеплодах сортов сахаристого направления мякоти больше, чем у сортов урожайного направления. Больше мякоти содержится в головке и периферических тканях корнеплода, а также в корнеплодах цветущих растений.

Сахара в различных частях корнеплода распределены неравномерно. Головка содержит сахара на 5-6 % меньше, чем средняя часть корнеплода. Больше всего сахара содержится в основании шейки и в центральной части корнеплода. По направлению к хвостику количество сахаров убывает.

В поперечном направлении в зонах колец сосудисто-волокнистых пучков содержание сахарозы изменяется мало. В центральной части корнеплода сахаристость обычно больше. В смежной межкольцевой

паренхиме содержание сахаров значительно меньше. От центра в зоне 4-5 кольца сахаристость повышается, а с 9-10-го кольца – заметно уменьшается. Подобная неравномерность распределения сахаров в тканях корнеплода в горизонтальном направлении имеет некоторую связь с особенностью развития листового аппарата. Заметное утолщение корня начинается с появлением 3-4 пары настоящих листьев. Размеры корнеплода могут быть весьма большими; известны случаи, когда его масса достигала 2-5 кг.

Существуют специфические особенности в накоплении сахара в корнеплодах различных генотипов сахарной свеклы. Так, у сортов урожайного направления зоны межкольцевой паренхимы развиты сильнее, чем у сахаристого, при меньшем количестве сосудистых пучков, что и обуславливает их меньшую сахаристость. По сравнению с кормовой свеклой, имеющей низкое содержание в корнеплоде сахара (6—8 %), у корнеплода сахарной свеклы больше колец сосудистых пучков и меньший размер клеток межкольцевой паренхимы (75 мкн по сравнению с 140 мкн у кормовой свеклы).

Существует связь между повышением сахаристости и увеличением соотношения сырой массы корнеплодов и ботвы (Мк/Мб) в онтогенезе.

### **Изменение химического состава корнеплодов в зависимости от условий выращивания.**

При культивировании корнеплодных растений в северных районах в них накапливается меньше сахаров, чем при возделывании на юге. В зависимости от района культивирования меняется и качественный состав сахаров. В южных районах относительное и абсолютное содержание сахарозы и сухого вещества, а также масса корнеплодов выше, чем при культивировании их на севере. Уменьшение суммы сахаров и особенно сахарозы при возделывании корнеплодов в северных районах можно объяснить тем, что, во-первых, в северных районах более короткий вегетационный период и масса корнеплода ниже; во-вторых, изменение химического состава корнеплодов в зависимости от района выращивания связано с различиями в увлажнении почвы. Как избыточное, так и недостаточное увлажнение приводит к снижению сахаристости, а понижение влажности обуславливает увеличение в корнеплодах азотистых веществ.

С технологической точки зрения важна форма корнеплода и его положение в земле. Обычно корнеплоды сахарной свеклы только немного выступают над поверхностью земли. Причина большего или меньшего выдвижения корнеплодов из почвы определяется высотой головки, которая в свою очередь зависит от густоты стояния (чем больше площадь питания отдельной свеклы, тем больше высота головки), погодных условий, почвенной структуры, обеспеченности питательными элементами, влагой и сортовыми особенностями растения.

Особенности влагообеспечения влияют также на качество сырья. При увеличении влажности почвы до оптимальной содержание азота в корнеплодах в большинстве случаев снижается, а с уменьшением влажности

– возрастает. Изменение содержания азотистых веществ в свекле в большей степени зависит от влажности почвы при низких концентрациях почвенного раствора. При высоких концентрациях питательных веществ количество вредного азота увеличивается

На качество и урожайность корнеплодов оказывает влияние уровень минерального питания. У сахарной свеклы калий увеличивает площадь листовой поверхности. Повышение дозы калия в основном удобрении способствует возрастанию сбора сахара, не увеличивая урожая. Фосфор и калий минеральных удобрений способствуют повышению урожайности и сахаристости свеклы, снижают потери сахара в мелассе, содержание растворимого азота в соке и повышают его доброкачественность

При увеличении доз азота сахаристость корнеплодов снижается на 0,4-0,7%, а при повышении доз фосфора и калия она возрастает на 0,2-0,5%. Перенасыщение почвы азотом приводит к ухудшению технологических качеств сырья: уменьшается содержание сухих веществ, возрастает количество золы и элементов минерального питания, особенно растворимого азота, снижается чистота сока на 0,6-1,3%, повышаются потери сахара в мелассе на 0,6-0,9%. В результате выход сахара с единицы сырья сокращается на 0,5-1,4%.

#### **Изменение химического состава корнеплодов при хранении.**

Сравнительно небольшое количество корнеплодов перерабатывается сразу после уборки, основную их часть закладывают на хранение и используют после нескольких месяцев хранения. При хранении уменьшается содержание воды в корнеплодах, сахароза частично распадается до моносахаридов, некоторое количество сахаров затрачивается на дыхание. Общие потери сахаров в этот период обычно составляют 1-3%. Во время хранения наблюдается частичный распад белков до небелковых азотных соединений, что вызывает ухудшение качества сахарной свеклы.

## **Тема 7. ФЗИОЛОГИЯ ТЕХНИЧЕСКИХ КУЛЬТУР (7.2 ЛЕН)**

1. Значение и объемы производства льна
2. Фенофазы и этапы органогенеза.
3. Морфо-биологические особенности льна.
4. Физиологические особенности.
5. Физиолого-биохимические основы формирования качества урожая.

### **1. Значение и объемы производства льна**

Основной прядильной культурой Беларуси является лен-долгунец. Это холодостойкая культура, распространенная в северном полушарии. Мировые

лидеры по производству льна-долгунца - европейские страны (Франция, Россия, Германия, Польша, Чехия, Венгрия, Бельгия), абаки - Филиппины, джута - Индия, Бангладеш, сизаля - страны Восточной Африки (Танзания, Кения) и Латинской Америки (Бразилия).

Лен – одна из лучших прядильных культур. В стебле льна содержится до 30 % луба. Льняное волокно хорошо противостоит гниению, в 2 раза крепче хлопкового и в 3 раза – шерстяного. Из него вырабатывают полотно, брезент, парусину.

Из семян льна получают масло (35 – 42 % веса семян), имеющее пищевую ценность. Оно применяется при производстве олифы, красок, лаков, мыла и др. материалов. Из семян льна можно выпекать вкусный хлеб, что и делали в средние века в южной Европе. Из пакли, побочного продукта переработки льна, вяжут веревки, шпагат, ее используют как конопаточный материал. Древесинная часть стебля льна – костра, которая остается при отделении волокна, идет на топливо, служит сырьем для получения бумаги, пластмасс, спирта, ацетона и теплоизоляционных материалов. Льняной жмых – ценный концентрированный корм для скота. Он содержит до 25 % белка и более 30 % перевариваемых безазотистых веществ.

Лен дает два ценных продукта: волокно и семена. В льноводстве Беларуси существует три направления.

1. Культура льна только на волокно. Уборка проводится во время отцветания (лен-зеленец). Из стеблей недозрелого льна выделяют ценное волокно, используемое для кружев и других тонких изделий. В стебле льна-долгунца содержится до 33 % волокна (у масличного льна — почти вдвое меньше).

2. Культура льна только на семена (масличный лен). Из семян получают льняное масло (его количество составляет до 47 % от веса семян). Низкокачественное волокно из коротких стеблей льна используется для переработки на паклю, шпагат, веревки, грубые ткани, на изготовление высоких сортов бумаги.

3. Культура льна на волокно и семена. При уборке льна-долгунца в раннюю желтую спелость из стеблей получается высокоценное волокно (16—30 %), а из семян добывается масло. Это последнее направление в льноводстве теперь является основным.

Лен — это «северный шелк». Льняное волокно идет на изготовление разнообразных тканей — от грубых мешочных и упаковочных до тонких батистов и кружев. Пряжа из льна значительно крепче нитей из хлопка и шерсти, уступая в этом отношении волокну рами и шелку.

Льняные ткани и изделия — полотно, скатерти, полотенца, парусина и пр. — отличаются большой прочностью и красотой. Из волокна льна изготавливают брезенты, мешки, приводные ремни, шланги, крученые нитки для рыболовных снастей, канаты и др. Льняные ткани хорошо противостоят гниению и медленно изнашиваются. При повышении влажности крепость льняной ткани увеличивается, что очень важно в технической обстановке. Льняное волокно — один из лучших компонентов при совместном

применении с химическим волокном. Технические ткани из льняного волокна используются в автомобильной, авиационной, резиновой, обувной и многих других отраслях промышленности.

Короткое льняное волокно (кудель, пакля) используется как обтирочный и упаковочный материал, а также для конопатки щелей домов, судов и т. д. Льняная костра (древесина стеблей после отделения волокна, содержащая до 64 % целлюлозы) идет на производство прессованных строительных плит, картона, бумаги и изоляционных материалов, этилового спирта, ацетона, а также на топливо.

Льняное масло используется в пищевой, мыловаренной, лакокрасочной резиновой и других отраслях промышленности. Льняные семена и выделяемая ими слизь используются в медицине. Льняной жмых, содержащий до 36 % белковых и до 32 % переваримых безазотистых веществ, до 12 % масла и в 1 кг — 4,3 г кальция, 8,5 г фосфора, 2 мг каротина, а также 1,15 корм. ед., является высокоценным концентрированным кормом для сельскохозяйственных животных, особенно для молодняка.

Мировая площадь посевов масличного льна составляет почти 1 млн га. Большие его массивы сосредоточены в США, Канаде, Аргентине, Индии. Мировая площадь под прядильным льном составляет около 2 млн. га. Почти 70 % этой площади приходится на страны СНГ, основные посевы размещены в Беларуси и Нечерноземной зоне России. Лен на волокно выращивается в США, Японии, Бельгии, Голландии, Польше др. Масличный лен высевают главным образом в Аргентине, США, Канаде, Индии и Средней Азии. Лучшие льны выращиваются в районах с умеренным и влажным климатом.

Почвенно-климатические особенности Республики Беларусь в целом благоприятны для возделывания льна и соответствуют биологическим особенностям этой культуры. Республика Беларусь производит 16 % льноволокна на европейском континенте или почти 9 % его мирового производства. По объемам производства льноволокна республика входит в число первых пяти стран мира из 26 его производящих. В Беларуси лен уже в течение многих десятилетий является одной из важнейших технических культур. Республика производила четверть льноволокна в бывшем СССР. Льноводство одна из наиболее доходных отраслей в сельском хозяйстве.

Почвенные условия республики благоприятны для развития льноводства. По гранулометрическому составу пригодные для льна почвы составляют в Витебской области – 73 %, в Могилевской – 71 %, в Гродненской – 62 %, в Минской – 56 %, в Гомельской – 15 % и в Брестской – 13 %. В целом по республике около 40 % пашни (2,4 млн. га) пригодны для возделывания льна. Однако фактически эти данные ниже, так как пригодность почв для льна определяется еще и ее кислотностью. По реакции почвенного раствора оптимальным являются почвы с рН (КС1) 5,0-5,5. Таких почв в Беларуси лишь около 13 %. Допустимый уровень рН не должен превышать 6,0 и таких почв в Беларуси около 28 %.

В последние годы изменение климата в сторону потепления осложняет производство льна в нашей стране. В год в Беларуси заготавливается 120–180 тысяч тонн тресты. Ее урожайность составляет в среднем 30-40 ц/га, средний номер 0,8-1,0.

## 2. Фенофазы и этапы органогенеза

Период вегетации льна-долгунца составляет в среднем 70-90 дней, а в холодную дождливую погоду удлиняется (100 и более дней). Во время роста льна выделяют следующие фазы:

- 1) всходов,
- 2) «елочки»
- 3) период быстрого роста
- 4) бутонизации
- 5) цветения
- 6) созревания.

*Фаза всходов* (семядольных листочков). Растения имеют только семядольные листочки и маленькую почечку между ними, из которой развивается стебель.

*Фаза «елочки»*. Растение достигает высоты 3-10 см и имеет 5-6 пар настоящих листочков. Продолжительность фазы всходов и «елочки» примерно 15 дней, иногда и больше, что зависит от погодных условий. Эти фазы характеризуются медленным ростом стебля в высоту и быстрым ростом корневой системы.

После фазы «елочки» у растений льна наступает *период быстрого роста*, который характеризуется интенсивными ростовыми процессами. Быстрый рост продолжается и в фазе бутонизации. В этот период прирост стебля в высоту достигает 3–5 см/сут. Продолжительность периода быстрого роста составляет 18–25 дней. В это время происходит реализация потенциальных возможностей роста льна. В период быстрого роста дифференцируется основное количество лубяных волокон, происходит их удлинение до окончательных размеров. В дальнейшем масса волокна увеличивается только за счет утолщения клеточных стенок

*Фаза бутонизации*. Прирост льна в высоту достигает 3-5 см в сутки. В этот период в стеблях формируются волокно и генеративные органы, обеспечивающие получение семян. Он длится 12-20 дней. Обеспечение растений необходимыми питательными веществами и влагой в это время способствует получению высокого урожая.

*Фаза цветения*. Рост растений в высоту ослабевает (растет только соцветие), а по окончании цветения совсем прекращается.

*Фаза созревания* характеризуется быстрым одревеснением стебля и формированием семян. В этой фазе различают зеленую, раннюю желтую, желтую и полную спелость льна.

Между фазами резких границ нет, переход происходит постепенно. Зеленая спелость посевов наступает примерно через 2 недели после цветения,

ранняя желтая спелость – через 25-30 дней после массового цветения, желтая спелость – через 35-40 дней после цветения. Полная спелость наступает через несколько дней после желтой спелости. В производственных условиях определяют фазу спелости льна по длине стебля, освободившегося от листьев, по цвету семенных коробочек и семян.

Фаза зеленой спелости – стебель освобождается от листьев на 1/4 длины, на растениях остается 15-20 % цветков и 80-85 % завязавшихся коробочек. Нельзя убирать лен в зеленой спелости, так как в этот период солому оценивают по качеству на 0,25–0,5 номера ниже, чем в ранней желтой и желтой спелости. Треста, полученная из стеблей зеленой спелости, дает низкий выход волокна, и оно слабое по прочности на разрыв. Урожай длинного волокна при уборке льна в зеленой спелости на 7–13%, а семян – на 2/3 ниже, чем в ранней желтой спелости. Семена имеют низкую жизнеспособность, и их не рекомендуют использовать для посева.

Фаза ранней желтой спелости – листья на 2/3 длины стебля осыпаются, лишь самые верхние остаются еще зелеными, в 65-75 % желто-зеленых коробочек семена бледно-зеленые с желтым носиком, остальные коробочки – зеленые, желтые с семенами такого же цвета и бурые с коричневыми семенами. В этой фазе проводят уборку льна на волокно. Товарные посевы льна-долгунца следует убирать в ранней желтой спелости и уборку заканчивать не позднее начала желтой спелости. Растения в этот период имеют обычно 65–75% коробочек желто-зеленого цвета, остальные коробочки желтые и бурые. Семена в коробочках льна в основном желтые и светло-коричневые. Только отдельные коробочки зеленые с зелеными семенами. Стебли льна становятся светло-желтыми с зеленоватым оттенком и желтыми. Листья в нижней части растений осыпаются, остальные желтеют и лишь самые верхние остаются зелеными.

В фазе ранней желтой спелости волокно в стеблях хорошо сформированное, что обеспечивает его высокий выход и качество. Семена при уборке в это время при правильной и своевременной сушке оказываются жизнеспособными, пригодными для посева и обеспечивают высокий выход масла при переработке. Убирать лен на волокно рекомендуют не более чем за 10 дней.

Фаза желтой спелости – листья желтые, остаются лишь в верхней части стебля, 50 % коробочек желтые, семена желтые, другая половина коробочек бурые и желто-зеленые. Убирать семеноводческие посевы рекомендуют в фазе желтой спелости, когда на растениях льна 50% желтых и 50% бурых и желто-зеленых коробочек. У первых семена коричневые, у вторых – зеленые с желтым носиком. В этой фазе уборки бывает некоторый недобор волокна и снижение его качества, но обеспечивается большой урожай семян с более высокой, чем при уборке в ранней желтой спелости, массой 1000 шт. В этой фазе убирают семенные участки.

Фаза полной спелости – стебель освобожден от листьев, все коробочки бурые, семена в них коричневые, при встряхивании коробочек они шелестят. Нельзя оставлять лен необранным и до полной спелости, так как стебли в

этот период буреют, сильно поражаются болезнями, из-за чего их качество снижается на 0,5–1 номер. Волокно льна, убранного в фазе полной спелости, сильно грубеет, выход его снижается. Урожай длинного волокна уменьшается на 12-13% по сравнению с урожаем при уборке в ранней желтой спелости. При теревлении льна в полной спелости значительная часть семян осыпается от воздействия теревильного аппарата на стебли.

От всходов до созревания растений льна-долгунца проходит 70-90 дней в зависимости от сорта, вносимых удобрений и погодных условий.

Соотношение фаз развития и этапов онтогенеза представлено в таблице.

Фаза	Этапы органогенеза и ведущие процессы	Формирование элементов продуктивности
Всходы	I — дифференциация конуса роста II — дифференциация стебля, закладка листьев и осей второго и последующего порядков	Число растений на единице площади Высота и облиственность стебля
Начало стеблевания (6-8 пар настоящих листьев), "елочка".	III - дифференциация осей соцветия IV - закладка органов цветка V-VI - формирование органов цветка VII - рост вегетативных органов цветка	Ветвистость стебля Число цветков
Бутонизация (появление первого бутона)	VIII — завершение формирования органов цветка	Число плодов
Цветение (появление первого цветка)	IX — цветение и оплодотворение цветков, формирование лубяных волокон	Число семян, содержание волокон в стебле
Созревание семян: спелость зеленая, ранняя желтая, желтая, полная	X — формирование плодов, семян и лубяных волокон XI — накопление питательных веществ в семенах, окончание формирования лубяных волокон XII — завершение превращения питательных веществ в запасные	Масса семян и содержание в них масла, количество и качество волокна

### 3. Морфо-биологические особенности льна.

Род *Linum* семейства Льновые (*Linaceae*) включает более 200 видов, которые распространены в умеренных и субтропических регионах всех частей света. Это преимущественно однолетние, иногда многолетние травянистые растения. Среди них сельскохозяйственное значение имеет лен обыкновенный культурный — *Linum usitatissimum* L. Разновидности представлены пятью группами: долгунцы, межеумки, кудряши, крупносемянные и полуозимые. Для получения волокна возделывается лен-долгунец. Все остальные группы льна возделываются для получения масла.

Культурный лен - растение самоопыляющееся. Его опыление происходит в результате попадания на рыльце пестика пыльцы с пыльников того же цветка (как правило).

В густых посевах лен-долгунец – одностебельное, неветвящееся растение с 1-3 коробочками; содержание волокна в стебле у таких растений около 30 %. Лен-долгунец представляет собой однолетнее двудольное травянистое растение. От остальных разновидностей он отличается большей длиной стебля, ветвящегося только в самой верхней части. Имеет гладкий стебель высотой 70-120 см, ветвящийся только в верхней части, с 1-3 коробочками. Техническая длина - длина стебля от семядольных листьев до начала соцветия - 40-100 см в зависимости от длины самого растения.

Лен-долгунец имеет стержневой *корень*, достигающий в длину 1 м. Основная масса корней располагается в верхнем слое почвы.

*Стебель* цилиндрический, голый, покрытый восковым налетом, светло-зеленый, иногда с сизым оттенком, прямостоячий.

*Листья* сидячие, ланцетные, цельнокрайние, зеленые или сизые.

*Цветок* пятерного типа. Чашечка состоит из 5 свободных чашелистиков. Лепестки большей частью голубые.

*Плод* - шаровидная 5-гнездная коробочка, каждое гнездо перегорожено неполной перегородкой, содержит по 2 семени, а всего в коробочке 10 семян.

*Семя* плоское, со слегка загнутым носиком, гладкое, блестящее, скользкое, разнообразной окраски (черновато-бурой, бурой, коричневой, буро-желтой, желтой, светло-желтой). Характерное свойство оболочки семян льна — способность ослизняться при контакте с водой.

У льна-долгунца стебель является основной продуктивной частью. Различают общую и техническую длину стебля. Общая длина измеряется от места прикрепления семядольных листочков до верхушки самой верхней коробочки соцветия, техническая длина – от места прикрепления семядольных листочков до начала разветвления соцветия. Эта важная часть стебля, дающая длинное наиболее ценное волокно.

По анатомическому строению стебель льна условно можно разделить на коровую ткань, в которой образуются лубяные пучки и содержится 25--35 % волокнистых веществ, и древесинную, составляющую примерно 65--70 % от общей массы стебля льна. Снаружи стебель покрыт одним рядом клеток эпидермиса (кожицы). Под эпидермисом лежит слой коровой паренхимы, среди которой залегают волокнистые пучки луба, состоящие из толстостенных клеток с небольшой плотностью.

Волокно, полученное из стеблей льна, состоит из сильно удлинённых веретеновидных, с заостренными концами волокнистых клеток -- элементарных волокон. Отдельное элементарное волокно имеет длину от 20 до 120 мм, диаметр 20--35 мкм. Элементарные волокна, объединённые по 10-20 штук в пучки, плотно соединяются между собой пектином.

Качество волокна оценивается по его длине, прочности, эластичности, тяжеловесности, лентистости, тонкости, равномерности и обозначается

номером, представляющим собой отношение длины пряжи к ее массе. Средние номера пряжи 12--15, высшие 25--36.

**Требование к температуре.** Семена льна прорастают при температуре +3-5°C. Молодые всходы могут переносить пониженные температуры до – 3,5-4°C. Оптимальная температура для роста и развития в период фаз “елочка” – цветение – 15-18°C при пасмурной погоде, а в период фаз цветение-созревание – 17-19°C. При жаркой погоде рост стебля в высоту задерживается. Температура воздуха более 22°C в сочетании с сухой погодой угнетает рост растений, усиливает ветвление стеблей и ухудшает качество во-локна. Сумма температур за вегетационный период льна-долгунца должна быть в пределах 1400-2200°C, что соответствует фактическим климатическим условиям среднемноголетних данных. Резкое колебание температуры днем и ночью отрицательно сказывается на урожае.

**Требование к влаге.** Лен-долгунец – культура, очень требовательная к влаге. Особенно отрицательно сказывается недостаток ее в почве, начиная от посева и до ранней желтой спелости. Наибольшая потребность во влаге отмечается в период быстрого роста, бутонизации и цветения. Сохранение влаги в почве – одно из важнейших условий формирования высокого урожая хорошего качества.

Следует отметить, что хотя лен-долгунец и требователен к воде, он не переносит ее избытка. На почвах с близким залеганием грунтовых вод растет плохо. При излишних осадках во время цветения — созревания растения полегают и повреждаются грибными болезнями.

Оптимальная влажность почвы в фазе елочка – 60 % НВ, цветения – 80 и созревания – 40-60 % НВ. Недостаток воды в почве, приводящий к снижению ее водного потенциала и повышению концентрации солей в почве, вызывает почвенную засуху и отрицательно влияет на рост, развитие и продуктивность льна.

**Требование к свету.** На получение высоких урожаев льна-долгунца огромное влияние оказывает продолжительность освещения. Это культура длинного дня. Лен развивается лучше, когда в период вегетации больше теплых облачных дней. В таких условиях хорошо идет процесс фотосинтеза, и при полной норме высева растения имеют высокие тонкие стебли, содержащие наибольшее количество волокна. Нежелательное ветвление стебля может быть вызвано сильным солнечным освещением, что в значительной степени снижает урожай и качество льноволокна. Для развития льна благоприятна облачная и нежаркая погода. В этих условиях формируются высокие и тонкие стебли льна.

#### **4. Физиологические особенности.**

##### **Фотосинтез**

От всходов до начала периода быстрого роста растение льна достигает высоты 12 см и имеет площадь листьев 3–5 см<sup>2</sup>. В период быстрого роста суммарная площадь листьев быстро возрастает (за счет увеличения числа

листьев) и достигает максимума в фазе бутонизации – начала цветения (от 20 до 90 см<sup>2</sup> у разных сортов). К фазе желтой спелости площадь поверхности листьев снижается за счет их отмирания.

Растения с узкими листьями, расположенными вертикально и равномерно по длине стебля, имеют высокий ИЛП (8–10). Растение льна имеет именно такую архитектуру, а индекс листовой поверхности колеблется от 2,5 до 13.

Максимальное общее содержание хлорофилла в листьях льна наблюдается в фазе цветения. Особенностью льна является более медленное накопление хлорофилла в период быстрого роста по сравнению с накоплением сухой массы: содержание его в листьях увеличивалось в 4 раза, тогда как сухая масса листьев возросла в 5 раз. Именно поэтому в период быстрого роста отмечается снижение содержания хлорофилла, рассчитанное на грамм сухой массы листьев. В фазе зеленой спелости этот показатель значительно увеличивается, что объясняется скорее потерей большей части листьев в это время, чем убылью хлорофилла из них. У льна содержание хлорофилла в растении варьирует от 0,8 до 2,8 мг/раст.

Чистая продуктивность фотосинтеза у льна-долгунца в период быстрого роста–бутонизации достигает 10-14 г на 1 м<sup>2</sup> площади листьев в день. Процесс фотосинтеза проходит нормально при повышенной солнечной радиации в начале и во второй половине вегетации и при относительно невысокой освещенности в период быстрого роста. Лучший режим солнечного освещения создается при площади листьев к фазе бутонизации для раннеспелых сортов 35-40 тыс. м<sup>2</sup>, позднеспелых – 40-50 тыс. м<sup>2</sup> на 1 га.

У льна-долгунца, как и у всех травянистых растений, содержат хлорофилл и фотосинтезируют не только листья, но и стебли, а начиная с фазы бутонизации и репродуктивные органы – метелки. Вклад нелистных органов в содержание хлорофилла в фазе цветения – зеленой спелости в целом растении увеличивается

Поверхность стебля льна начинает вносить свой вклад в формирование фотосинтетического поверхностного потенциала с момента всходов. Это отличает лен от многих культурных растений, у которых стебель формирует поверхность позднее. В фазе елочки поверхность стебля составляет 37 % от общей поверхности растения, а в фазе зеленой спелости – более 60 %.

Лен-долгунец имеет сравнительно невысокую интенсивность фотосинтеза. Ее значения максимальны в фазе цветения – зеленой спелости. В период быстрого роста основные фотосинтезирующие органы – листья, хотя стебель также вносит довольно значительный вклад в фотосинтез всего растения. В фазе зеленой спелости интенсивность фотосинтеза целого растения выше, чем в период быстрого роста, поскольку растение имеет и максимальную массу, и более высокое содержание хлорофилла по органам. Несмотря на все еще высокую интенсивность фотосинтеза листьев, их вклад в фотосинтез целого растения снижается с 82 до 34 %. Самый высокий относительный вклад в фотосинтез растения вносят метелки.

В период быстрого роста ассимиляционные числа у листьев и стеблей одинаковы, а в фазе зеленой спелости, несмотря на более высокое содержание хлорофилла в них, эффективность его работы в отличие от метелок становится ниже.

Несмотря на то, что индивидуальное растение льна-долгунца имеет невысокие значения интенсивности фотосинтеза, у посева льна более высокие величины КПД ФАР (3,61 %) по сравнению с большинством других сельскохозяйственных культур (1,9–2,7 %). Это объясняется высокими показателями энергетической эффективности фотосинтеза нижних (затененных) листьев растений в посевах с высоким ИЛП.

В период быстрого роста единственным донором ассимилятов служат листья. Через 1 сут после фотосинтеза из них экспортируется 66 % меченых ассимилятов. Все транспортируемые из листьев ассимиляты поступают в стебель, причем основным их акцептором являются внутренняя часть стебля – ксилема (62 %) и растущая верхушка стебля (32 %); наружная (содержащая лубяные волокна) часть акцептор весьма слабый: в него попадает всего 7 % оттекающих из листа ассимилятов.

На более поздних стадиях развития растений донорно-акцепторные отношения изменяются. Донором ассимилятов, кроме листьев, становится и наружная часть стебля. В фазе зеленой спелости из листьев экспортируется 80 % образовавшихся в них ассимилятов, из луба – 54 %. Наружная часть стебля не только обеспечивает свои потребности за счет собственного фотосинтеза, но и экспортирует значительную их часть. Основными акцепторами продуктов фотосинтеза, образовавшихся в листьях и наружной части стебля, являются ксилема (55 %) и метелка с коробочками (45 %). Метелка для своего роста и развития в значительной степени использует собственные ассимиляты, образованные в процессе фотосинтеза.

Волокна если и используют часть ассимилятов листьев, то очень небольшую. Основными источниками ассимилятов для образования льняного волокна, по крайней мере, на этапе утолщения его клеточной стенки, служат либо собственные хлоропласты волокна, либо клетки окружающей коровой паренхимы.

### **Дыхание**

В расчете на единицу сухой массы листья и стебель льна имеют самые высокие значения интенсивности темнового дыхания в фазу елочки, за исключением ИД репродуктивных органов в фазу цветения. Стебель льна по сравнению с листьями отличается более низкой интенсивностью темнового дыхания. В дальнейшем дыхательная активность этих органов уменьшается, однако даже у начавших желтеть листьев она не падает ниже 5 мг/(г сухой массы • ч).

В отличие от интенсивности темнового дыхания, рассчитанной на единицу массы, интенсивность темнового дыхания в расчете на всю массу растения имеет самые высокие значения в фазу зеленой спелости, при этом

основной вклад вносит дыхание стебля (1,6 мг CO<sub>2</sub>/ч). Лен характеризуется довольно высокими величинами интенсивности темного дыхания репродуктивных органов.

У льна затраты на дыхание роста листьев, стебля и репродуктивных органов составляют соответственно 5, 22 и 14 % от общих расходов дыхательного субстрата за вегетацию.

### **Водный режим**

На образование единицы сухого вещества в течение вегетационного периода лен расходует 400—430 единиц воды (транспирационный коэффициент). За вегетационный период на образование каждых 16 кг урожая лен потребляет из почвы около 7 т воды.

Наиболее высокие урожаи льна и лучшего качества обеспечиваются при влажности почвы от посева до периода быстрого роста в пределах 60 %, с начала быстрого роста до цветения – 80, во время созревания – 40-60 % полной влагоемкости.

В то же время лен не выносит избытка влаги и отрицательно реагирует на близкое залегание грунтовых вод. На образование волокна и его анатомическую структуру в большой степени влияет и резкое количественное изменение влаги в почве в период вегетации растений. Избыточное увлажнение посевов (особенно после цветения, когда растения потребляют мало влаги) ведет к полеганию льна и поражению его грибными болезнями.

При температуре воздуха выше 25 °С в сочетании с его высокой сухостью наблюдается атмосферная засуха, которая вызывает у растений льна экологический стресс. Длительное воздействие засухи сильно угнетает рост растений; среднесуточный прирост в период быстрого роста составляет менее 1 см. Техническая длина стебля у таких растений составляет 15–30 см, и они непригодны для получения качественного волокна.

Особенно губительно влияние засухи в период быстрого роста, причем именно для клеток лубяных волокон. Эффект засухи, возникшей в этот период, обладает хорошо выраженным последствием. Под воздействием засухи рост растений замедляется.

Лубяные волокна и ксилема реагируют на засуху по-разному. Сразу после засухи масса наружной (содержащей лубяные волокна) и внутренней (ксилемной) частей стебля снижается в одинаковой степени. Отличие в их реакции на засуху появляется уже после нее. Более низкий среднесуточный прирост массы клеточных стенок наружной части стебля приводит к снижению урожая и выхода волокна.

В период быстрого роста заканчиваются дифференциация и удлинение всех клеток лубяных волокон льна. Локализованы эти процессы в верхней части стебля выше точки слома. Именно на этом участке стебля наиболее заметны внешние изменения, вызванные засухой. Под воздействием засухи замедляется рост верхней части стебля за счет растяжения и волокно остается более коротким.

Под воздействием засухи также тормозится активность апикальной меристемы, в результате чего дифференцируется меньше клеток волокон. Эти потери невосполнимы, поскольку ни дифференциация, ни рост лубяных волокон на более поздних стадиях не происходят. В результате при воздействии засухи в период быстрого роста поверхность клеточных стенок волокон остается недостаточно сформированной, что ограничивает их дальнейшее утолщение.

Таким образом, при воздействии засухи или другого неблагоприятного фактора в период быстрого роста не только снижается урожай волокна (за счет общего снижения биосинтетических процессов), но и формируется его неоднородность, причем «слабое звено» будет в том участке стебля, который находился выше точки слома в момент воздействия стрессового фактора.

В отличие от этого ксилемная часть стебля формируется во многом за счет вторичной меристемы (камбия) и может восстановить скорость прироста после окончания действия стрессового фактора.

### **Минеральное питание**

В связи с особенностями корневой системы льна, он требователен к наличию питательных веществ в почве в легкоусвояемой форме. Кроме того, основную массу питательных веществ он использует в очень короткий период. К началу цветения лен потребляет до 84 % азота, 63...80 % фосфора и 70...90 % калия, в фазе елочки – соответственно 16...36, 6...15, 11...12 % общего количества этих элементов, необходимых для формирования урожая.

Вынос питательных веществ на 1 т основной продукции (волокна) составляет, кг: N – 50...60, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> – 20...25, K<sub>2</sub>O – 60...70.

Растения без *азота* в процессе онтогенеза характеризуются самым низким содержанием хлорофилла в листьях по сравнению с удобренными. В фазу зеленой спелости содержание хлорофилла в листьях падает, причем наибольшие потери хлорофилла наблюдаются у растений без азота, наименьшие – при умеренном его уровне. У растений, выращенных на умеренном фоне азотного питания, в фазу зеленой спелости наблюдаются и самые высокие значения содержания хлорофилла на единицу массы.

В период быстрого роста у растений льна, выращенных в различных условиях азотного питания, ЧПФ отличается незначительно, хотя можно отметить более низкое ее значение у растений без азота. В репродуктивной фазе развития растений (цветение – зеленая спелость) ЧПФ снижается у всех растений, но менее всего у растений, выращенных при умеренной дозе азота.

Таким образом, при недостатке азота растения становятся низкорослыми, формируют меньшую ассимилирующую поверхность листьев (листья мелкие, узкие, плотно прижаты к стеблю), имеют наиболее низкие значения ЧПФ и содержания хлорофилла в растении, особенно на поздних фазах развития. В результате такие растения формируют и минимальный урожай всех видов льнопродукции, но имеют самый высокий выход волокна и лучшее его качество по показателям прочности и гибкости.

Избыток азота удлиняет вегетационный период, увеличивает диаметр стеблей, вызывает полегание растений и, несмотря на быстрый рост надземной массы, качество волокна получается низким. В то же время недостаток азота в почве, особенно от фазы «елочки» до бутонизации, отрицательно сказывается на урожае продукции льна. У удобренных азотом растений изменяется анатомическое строение стебля: увеличивается число волокон на срезе, происходит укрупнение волокон и толщины их стенок, увеличивается диаметр просветов, что повышает урожай волокна. Однако при этом волокно становится грубым и жестким, прочность и гибкость его снижаются.

Причиной низкого качества волокна льна, выращенного при избыточном азотном питании, является также высокая его полегаемость, которая возникает, в частности, из-за нарушения режима нормального освещения внутри посева и увеличения влажности приземного слоя воздуха.

В первые периоды жизни растения испытывают большую потребность в *фосфоре*, который способствует более быстрому созреванию льна, повышению урожайности, как волокна, так и семян и улучшению качества продукции. Но избыток фосфатов также нежелателен так как ведет к ускорению процессов созревания и снижению урожайности волокна.

Одним из важных элементов питания является *калий*, который способствует увеличению количества элементарных волокон в стебле льна, образованию плотных лубяных пучков и семян, повышению качества волокна, а также усилению устойчивости растений к полеганию. Достаточное калийное питание увеличивает количество бутонов, цветков, способствует лучшему оплодотворению и формированию семян, ускоряет их созревание. Кроме того, в растениях, выращенных на оптимальном фоне калия, увеличивается содержание воды, они лучше переносят засуху, а также меньше поражаются бактериями и грибами.

Соотношение между азотом, фосфором и калием на слабо обеспеченных азотом почвах может быть 1:2:3, богатых азотом — 1:3:4 и даже 1:4:6. Однако основным фактором получения высоких урожаев и хорошего качества льнопродукции является внесение оптимальных доз всех элементов питания с учетом содержания их в почве.

Лен очень чувствителен к недостатку *микроэлементов* и в первую очередь бора и цинка. В первую очередь это сказывается на почвах бедными этими элементами, особенно на легких почвах, а также на почвах где проведено избыточное известкование и в засушливую погоду.

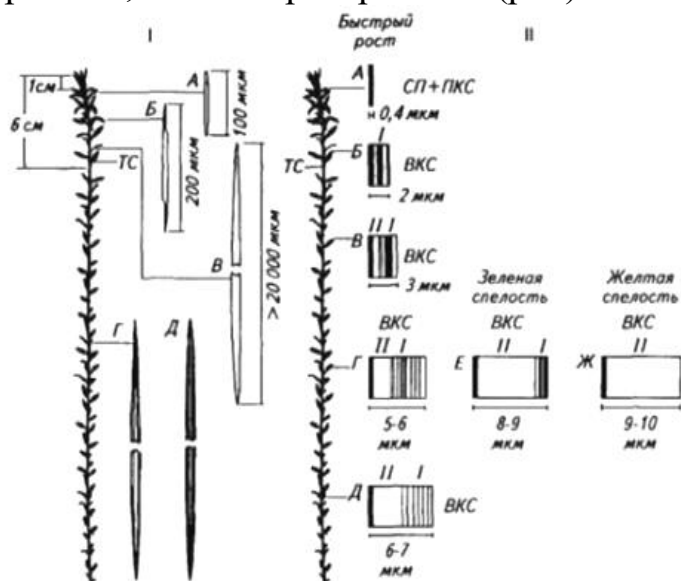
В разные фазы онтогенеза растений питательные вещества поступают неравномерно. Ко времени появления всходов в семени полностью расходуется запас питательных веществ и начинается поглощение их из почвы. В фазе елочки, когда растение растет крайне медленно, оно усваивает 16-36 % азота, 6-15 фосфора и 11-12 % калия от общего количества этих элементов, необходимых для формирования урожая. В период быстрого роста, т. е. примерно за одну четверть своего онтогенеза, лен потребляет 60-84 % азота, 63-84 фосфора и 71-90 % калия.

В питании льна, как и других культур, различают критические периоды, когда отсутствие или недостаток какого-либо элемента минерального питания отрицательно действует на растение, даже если этот элемент внести позднее в полном объеме. Критические периоды в потребности питательных веществ таковы: по азоту – от фазы елочки до фазы цветения, по фосфору – от всходов до образования 10-12 листьев, по калию – во время бутонизации.

### Рост и развитие

Динамика роста и накопления сухой массы растения в онтогенезе имеет вид S-образной кривой. В фазах всходы и елочка сухая масса увеличивается медленно и к началу быстрого роста составляет 80–120 мг. Сухая масса у растений различных сортов в эти фазы различается очень мало. Быстрое увеличение сухой массы растений происходит в период быстрого роста; она достигает максимума в фазе зеленой спелости и составляет от 350 до 1000 мг (в среднем 500 мг). Среднесуточный прирост в период быстрого роста растений составляет 10–22 мг на одно растение. Суммарное накопление сухой биомассы растения определяется в основном приростом биомассы стебля, а не листьев.

Лубяные волокна в своем развитии проходят следующие этапы: дифференциацию; удлинение (координированный и интрузивный рост); утолщение клеточной стенки и созревание. Эти этапы разграничены как во времени, так и в пространстве (рис)



А–Д – период быстрого роста. На примере волокна из средней части стебля показано дальнейшее его развитие в фазе зеленой (Е) и желтой (Ж) спелости

*Этапы формирования элементарного волокна (I):*

А – координированный рост волокна;

Б, В – стадии интрузивного роста;

Г, Д – стадии утолщения клеточной стенки. ТС – точка слома и клеточной стенки волокна льна (II):

А – первичная клеточная стенка (ПКС) и срединная пластинка (СП) тшщ,

Б – начало формирования вторичной клеточной стенки (ВКС),

В – образование двух слоев вторичной клеточной стенки,

Е–Ж – последующие стадии созревания

## 5. Физиолого-биохимические основы формирования качества урожая.

В стеблях льна-долгунца 20-30% приходится на долю волокна, которое состоит из клетчатки (88-90%), пектиновых (6-7%) и воскообразных (3%) вещества, золы (1-2%).

Доля волокна в нижней части стебля всего 12%, а его качество низкое (толстое, грубоватое, частично одревесневшее).

В средней части стебля доля волокна достигает 35% и отличается более высоким качеством (тонкое, крепкое и длинное, с наименьшими полостями внутри и толстыми стенками).

В верхней части стебля количество волокна снижается до 28-30%, качество несколько хуже (волоконца имеют больший просвет и более тонкие стенки).

Лубяные волокна располагаются в паренхимной ткани коры стебля в виде волокнистых или лубяных пучков, которые состоят из множества отдельных клеток, называемых элементарными волокнами.

Элементарные волокна представляют собой вытянутые, с заостренными концами клетки 15-40 мм длиной и в среднем 20-30 мкм толщиной. Волоконца прочно склеены пектином в волокнистый пучок. В каждом пучке может находиться 25-40 волоконца.

Волокнистые пучки располагаются кольцом по 25-30 пучков по периферии стебля. Пучки, соединяясь друг с другом, образуют ленту технического волокна.

Длина лубяных пучков определяется общей длиной стебля и его технической длиной, то есть длиной от следа семядольных листьев до начала разветвления (первой ветви соцветия). Высокие стебли более 70 см длиной, имеют большую техническую длину, содержат более длинные элементарные волокна и более длинное техническое волокно. Тонкие стебли (1-1,5 мм) дают волокно более высокого качества, так как их элементарные волокна имеют толстые стенки и относительно небольшую внутреннюю полость, что позволяет получать прочные и гибкие волокна.

Качество льняного волокна характеризуется технологическими свойствами: прочность, гибкость, тонина, блеск, эластичность, мягкость, чистота, добротность и прядильная способность. Общая оценка качества волокна определяется сравнением волокна со стандартными эталонами. Чем выше номер льняного волокна, тем меньше его расходуется на выработку 1 м ткани. Волокно высокого качества должно быть длинным, тонкослойным, без большой полости, гладким и чистым.

Существуют анатомические и биохимические показатели качества. Чем выше стебель и длиннее его техническая часть (расстояние от семядольных листочков до начала разветвления соцветия), тем больше в нем длинного волокна. Из тонких стеблей получают волокно более высокого качества.

Форма, длина волокон и то, насколько они перекрывают друг друга, а также их связь между собой определяют прочность волокнистых тяжей. Чем

тоньше и длиннее элементарные волокна, тем больше поверхность их соприкосновения друг с другом и прочнее техническое волокно.

Многоугольная форма волокон на поперечном срезе также обеспечивает наибольшую площадь контакта и свидетельствует о высокой прочности сформированного волокна. Большое число волокон в пучке и меньший диаметр люмена элементарного волокна усиливают его прочность.

Гибкость тоже взаимосвязана с формой отдельных клеток, толщиной их стенок, очертаниями лубяных пучков. Элементарные волокна с меньшим диаметром, большими длиной и количеством их в пучке обуславливают более тонкое техническое волокно высокого качества.

К анатомическим характеристикам, влияющим на качество волокна, относятся: количество индивидуальных клеток в пучке, длина индивидуальных клеток, однородность индивидуальных волокон по длине, форма волокон на поперечном срезе, степень спиральной закрученности<sup>TM</sup> волокон относительно друг друга, толщина клеточной стенки и ее соотношение с диаметром люмена.

К биохимическим показателям можно отнести содержание целлюлозы и ее характеристики (молекулярная масса и степень кристалличности), набор и содержание нецеллюлозных полисахаридов, содержание лигнина, прочность склеивания индивидуальных волокон в пучке.

Качество сорта оценивают также по устойчивости к полеганию и болезням.

### **Влияние внешних факторов на составляющие производственного процесса, величину и качество урожая**

Высокие урожаи определяются:

1) быстротой развития, величиной и продолжительностью работы фотосинтезирующей поверхности листьев и других органов растения, содержащих хлорофилл;

2) интенсивностью фотосинтеза и качественной его направленностью;

3) долей фотосинтетической продукции, расходуемой на дыхание;

4) чистой продуктивностью фотосинтеза, обусловленной наиболее высокими суточными приростами сухого вещества;

5) интенсивностью и направленностью процессов передвижения и использования ассимилятов в растении;

6) интенсивностью биосинтетических процессов в хозяйственно-ценных органах и частях растения.

Все приемы агротехники эффективны в той мере, в какой они улучшают фотосинтетическую деятельность растений и обеспечивают наилучшее расходование продуктов фотосинтеза на формирование урожая.