

УДК 581.11:581.13

ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ У ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ СОРТОВ РИСА В СВЯЗИ С ПРОДУКЦИОННЫМ ПРОЦЕССОМ

© 1996 г. И. П. Холупенко, О. Л. Бурундукова, В. П. Жемчугова,
Н. М. Воронкова, Г. К. Чернодед

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток
Поступила в редакцию 09.03.95 г.

У двух старых и двух новых сортов риса (*Oryza sativa* L.), различающихся по морфотипу и соотношению источник/потребитель ассимилятов, изучали площадь и мезоструктуру листьев, скорость фиксации углекислоты флаговым листом, распределение по органам радиоактивных ассимилятов, образованных в растениях на 7-е сутки после цветения (7 СПЦ) – в начале фазы интенсивного налива зерна, динамику масс органов, потенциальную продуктивность, ее реализацию, качество урожая. Число зерновок, приходящихся на 7 СПЦ в среднем на 1 дм² листьев, у новых сортов было в два-три раза больше, чем у старых. Между 7 и 23 СПЦ у некоторых сортов уменьшалась масса вегетативных органов, хотя опадения их не происходило. Новые сорта отличались меньшей площадью листьев, меньшей долей ассимилятов, депонируемых в вегетативных органах в начале фазы налива, более ранней их реутилизацией, замедленными темпами налива зерновок, большей потенциальной продуктивностью, повышенной долей щуплых зерен и пустых колосков. По урожаю зерновой массы и урожаю кондиционного по выполненности зерна в 1987 г. сорта не различались, в 1988 – более урожайным – у новых сортов он был больше. Сделан вывод, что акцепторная нагрузка на единицу площади листьев у новых сортов слишком велика и дальнейшее повышение озерненности растений без увеличения площади листьев, сохраняющихся к началу фазы интенсивного налива зерна, нецелесообразно.

Oryza sativa – реутилизация – акцепторная нагрузка – налив зерна.

Хозяйственно ценный урожай растений злаков может ограничиваться как донорными возможностями фотосинтетической системы, так и аттрагирующей емкостью запасающих органов [1 - 4]. Комплексное изучение донорно-акцепторных отношений и продукционного процесса позволяет дать оценку сбалансированности растений как донорно-акцепторных систем, т.е. выяснить, соответствует ли нагрузка на фотосинтетическую систему возможностям ее как донора ассимилятов.

Известно, что среди множества сортов риса, выращиваемых в долине р. Янцзы, имеются ограниченные источником, ограниченные потребителем и гармоничные, т.е. обладающие оптимальной нагрузкой на ассимиляционный аппарат [5]. Оценка сбалансированности растений приморских сортов риса как донорно-акцепторных систем ранее не проводилась, в связи с чем селекция и сегодня испытывает определенные затруднения при выборе перспективных направлений работы. В настоящее время, как и в первые годы научной селекции риса в крае, начатой более 60 лет назад [6], предпринимаются усилия, направленные на

повышение озерненности растений у вновь создаваемых сортов этой культуры.

Цель нашей работы состояла в том, чтобы на основе изучения продукционного процесса и складывающихся в репродуктивный период донорно-акцепторных отношений оценить степень сбалансированности растений приморских сортов риса как донорно-акцепторных систем. В соответствии с этим изучали площадь и мезоструктуру листьев, скорость фиксации углекислоты флаговым листом, распределение по органам ассимилятов, образующихся в растениях в начале фазы интенсивного налива зерна, динамику масс органов, потенциальную продуктивность растений, ее реализацию и качество урожая.

МЕТОДИКА

В качестве объектов исследования использовали растения районированных в Приморье сортов риса (*Oryza sativa* L.), из которых Новосельский районирован в 1939 г., Дальневосточный – в 1975 г., Дальрис 11 и Приморец – в 1987 г. Первые два сорта экстенсивного морфотипа (высокорослые, с крупными, планарно расположенными листьями, лежащие при высоких уровнях азотного питания), последний – интенсивного типа

Сокращение: СПЦ – сутки после цветения.

Адрес для корреспонденции: Холупенко Иван Петрович, 690022, Владивосток-22, пр. 100-летия Владивостока, 159, Биолого-почвенный институт ДВО РАН.

(низкорослый, с эректоидными пластинками листьев верхних ярусов, устойчивый к полеганию). Морфотип Дальриса 11 можно назвать полуинтенсивным (низкорослый, с планарными листьями, устойчивый к полеганию). Новосельский в условиях края среднеспелый, остальные сорта скороспелые [6, 7].

Растения выращивали в условиях мелкоделяночных опытов по общепринятой методике. Для почв рисовых полей в Приморье характерен дефицит азота и фосфора [8, с. 228]. Поэтому под предпосевную обработку почвы вносили минеральные удобрения в рекомендуемой оптимальной дозе — мочевины (70 кг д. в./га) и гранулированный суперфосфат (60 кг д. в./га).

Для посева с помощью водной сепарации отбирали только хорошо выполненные зерновки, в каждый рядок высевали вдвое больше семян, чем необходимо. Перед затоплением посевов на 1 м² делянки оставляли 330 нормально развитых растений, что соответствует оптимальному загущению посевов риса в Приморье [6]. Подсчет числа растений, сохранившихся к окончанию вегетации риса, показал практически полную сохранность всех растений, оставленных на делянках после прореживания всходов. Продуктивная кустистость в зависимости от сорта и года исследований составляла 1.1 - 1.3, т.е. продуктивные побеги кущения имелись у одного-трех растений из десяти.

Ширина междурядий 15 см, учетная площадь делянки в фазе созревания 1 м², повторность шестикратная. Размещение делянок рендомизированное, в два яруса. В период вегетации пробы растений отбирали в трехкратной повторности, срезая все растения подряд с учетной площадки в 1/3 м² (на повторность). Таким образом, в каждую пробу, взятую для анализа в период вегетации, входило около 330 растений. В фазе созревания суммарная учетная площадь составляла 6 м² (по 1 м² в шестикратной повторности). Крайние рядки и крайние растения в рядках в пробы не включали.

Распределение ассимилятов по органам растений изучали с помощью меченого по углероду углекислого газа, вводимого фотосинтетическим путем. С этой целью на 10 СПЦ выбирали растения, не имеющие побегов кущения, и помещали их на 20 мин в камеры из прозрачной полиэтиленовой пленки, содержащие смесь обычной и радиоактивной углекислоты с воздухом (по одному растению в камере). Концентрация углекислоты в камере 1%, радиоактивность 5.55 МБк. На 11-е, 17-е и 35-е СПЦ по пять растений каждого сорта срезали, расчленяли на органы, фиксировали сухим жаром при 105°C, а затем высушивали при 70°C до постоянного веса.

Подсчет радиоактивности производили в размолотых образцах по методике Хейна с соавт. [9] на сцинтилляционном счетчике Delta-300 фирмы

"Tracor Analytic" (США) при пятикратной аналитической повторности. Определяли удельную, общую и относительную радиоактивность органов каждого растения в отдельности.

Содержание хлорофилла определяли в ацетонных вытяжках из свежих листьев [10, с. 130] на спектроколориметре ("Spekol", Германия), при расчетах использовали формулу Вернона. Мезоструктуру листьев изучали в соответствии с [11]. Площадь листьев оценивали на 7 СПЦ весовым методом. Содержание белка в зерне определяли по Lowry с соав. [12], при этом анализировали объединенную пробу из пятнадцати проб зерна (по пять из трех биологических повторностей).

Интенсивность фиксации углекислоты листьями определяли в фазе цветения радиометрически [13]. Использовали CO₂ с удельной радиоактивностью 80 МБк/л CO₂ при концентрации ее в камере 0.5%. Освещенность 160 тыс. эрг/(см² с). Температура в камере 28°C. Время экспонирования 2 мин. Определения производили на неотделенных флаговых листьях. Растения в 9 - 10 ч утра выкапывали с корнями из почвы и содержали в сосудах с водой до окончания экспериментов, которые завершались не позднее 12 ч того же дня. Завядания растений не наблюдалось. Пробы фиксировали сразу после экспонирования.

Эффективность использования ассимилятов на формирование и налив зерна оценивали по величине $K_{хоз}$, т.е. по отношению массы зерна к биомассе сухого вещества надземной части растений. Акцепторную нагрузку на единицу площади листьев определяли в среднем из трех биологических повторов с учетом статистической ошибки среднего путем деления в каждой повторности числа зерновок на растения на площадь листьев, сохранившихся к 7 СПЦ.

Для определения потенциальной продуктивности растений (число колосков), их реальной продуктивности (число зерновок) и динамики налива зерен на 7-е, 23-е и 35-е СПЦ срезали все растения с 1 м² площади делянок (по 1/3 м² в трех повторностях), определяли сухую массу растений и зерновок, среднюю массу 1000 зерен и по этим данным рассчитывали число зерновок на 1 м² посева и на растении.

При определении массы 1000 зерен на 7-е СПЦ в пробы включали все имевшиеся на растениях репродуктивные органы (в этот период еще невозможно было отделить зерновки от пустых колосков). При выполнении той же работы на 23-е СПЦ в пробы включали только зерновки, отделяя их от пустых колосков. При анализе кондиционности зрелого зерна использовали водную сепарацию. Всплывшие зерновки считали некондиционными по выполненности (щуплыми). Определяли массу 1000 выполненных (кондицион-

ных), массу 1000 щуплых, а также среднюю массу 1000 зерновок (по методу средней взвешенной).

При изучении вклада реутилизации в налив зерна разницу между приростом массы зерна и массы растений выражали в процентах от прироста массы зерна за то же время. (В количественном отношении указанная разница масс соответствует величине, на которую уменьшилась масса вегетативных органов).

Данные по температуре воздуха представлены Приморским управлением Роскомгидромета на основании наблюдений Новосельской станции управления, расположенной в непосредственной близости от места проведения наших опытов.

Если не указано иное, в таблицах представлены средние арифметические из трех биологических повторностей и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из табл. 1 видно, что по площади листьев в начале фазы интенсивного налива зерновок (7 СПЦ) в 1987 г. различий между сортами не было, а в 1988 г. новые сорта уступали старым. Новый сорт Приморец, несмотря на повышенное содержание хлорофилла и большее число хлоропластов в расчете на единицу площади листа, уступал другим сортам по скорости ассимиляции углекислоты. Между отдельными сортами наблюдали различия и по мезоструктуре листьев.

Потенциальная и реальная продуктивность растений у новых сортов оказалась значительно больше, чем у старых. В связи с этим, а также из-за меньшей величины листовых индексов в нача-

ле фазы интенсивного налива зерновок у них на единицу площади листьев приходилось значительно больше репродуктивных органов, чем у экстенсивных сортов. Наливающиеся зерновки, как хорошо известно, являются основными потребителями ассимилятов в период репродукции злаков.

Естественно было предположить, что такие большие различия между новыми и старыми сортами по величине акцепторной нагрузки на единицу площади листьев могут отразиться на продукционном процессе и донорно-акцепторных отношениях в репродуктивный период. В связи с этим экспонировали растения в среде, содержащей $^{14}\text{CO}_2$, а также изучали динамику масс растений и зерна.

На 10-е СПЦ, в фазе молочной спелости зерновок, когда, как известно, они наиболее интенсивно накапливают ассимиляты, по 15 растений сортов Дальневосточный и Приморец экспонировали в камерах с $^{14}\text{CO}_2$. По 5 растений каждого сорта подвергали радиометрическому анализу через 1, 7 и 25 сут после экспонирования растений. Цель данного опыта состояла в том, чтобы исследовать, каким образом распределяются по органам растения продукты фотосинтеза, образующиеся во всех его ассимилирующих органах в начале фазы интенсивного налива зерновок. В задачу исследований не входило определение вклада органов в суммарную ассимиляцию углекислоты растением, равно как и определение их вклада в налив зерновок. Поэтому сразу после экспонирования радиоактивность растений не определяли.

Таблица 1. Некоторые структурно-функциональные характеристики растений (7 СПЦ)

Характеристики	n	Сорт			
		Новосельский	Дальневосточный	Дальрис 11	Приморец
Листовой индекс	3	2.3 ± 0.2	2.2 ± 0.3	1.5 ± 0.2	2.0 ± 0.2
		4.0 ± 0.3	6.1 ± 0.4	2.7 ± 0.2	2.9 ± 0.2
Содержание хлорофилла, мг/дм ²	4	4.0 ± 0.2	3.5 ± 0.3	4.3 ± 0.3	4.9 ± 0.3
Число клеток ассимиляционной ткани, млн/см ²	4	3.1 ± 0.1	3.7 ± 0.2	3.9 ± 0.2	3.6 ± 0.1
Число хлоропластов в клетке	4	19.0 ± 0.7	22.7 ± 0.8	19.7 ± 0.6	23.0 ± 0.9
Число хлоропластов в 1 см ² листа, млн	4	59.3 ± 4.1	83.1 ± 7.4	76.2 ± 6.2	83.3 ± 5.6
Скорость фиксации $^{14}\text{CO}_2$ листьями, 10 ² имп/(мин см ²)	4	51 ± 3	51 ± 3	51 ± 3	45 ± 3
		44 ± 3	45 ± 4	46 ± 3	34 ± 2
Число зерновок на растении	3	41 ± 3	43 ± 3	45 ± 3	54 ± 4
		56 ± 5	54 ± 4	79 ± 6	77 ± 6
Число зерновок на 1 дм ² листьев	3	59 ± 2	64 ± 4	99 ± 6	90 ± 4
		46 ± 2	30 ± 1	98 ± 3	87 ± 2

Примечание. В числителе данные за 1987 г., в знаменателе за 1988 г. Приведены средние арифметические из n параллельных измерений и их стандартные ошибки.

Таблица 2. Распределение радиоактивности по органам растений, экспонированных в фазе молочной спелости (10 СПЦ)

Орган	Дальневосточный			Приморец		
	время оттока, сут					
	1	7	25	1	7	25
Пластинки листьев	42.3 ± 1.4	12.5 ± 0.2	13.3 ± 0.5	22.9 ± 0.6	8.3 ± 0.2	6.6 ± 0.2
Влагалища листьев	10.8 ± 0.4	3.8 ± 0.1	3.8 ± 0.1	8.8 ± 0.2	2.9 ± 0.1	3.5 ± 0.2
Стебель	18.8 ± 0.5	9.9 ± 0.3	1.9 ± 0.1	24.4 ± 0.7	2.1 ± 0.1	0.5 ± 0.1
Метелка	28.1 ± 0.7	73.8 ± 0.5	81.0 ± 1.4	43.9 ± 1.2	86.7 ± 0.1	89.4 ± 3.2

Примечание. На 10 СПЦ экспонировали 15 растений каждого сорта в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ (по одному в камере). Радиометрическому анализу подвергали по 5 растений каждого сорта через сутки, по 5 растений через 7 сут и по 5 растений через 25 сут после введения в них радиоактивности. Органы каждого растения анализировали по отдельности. Приведены средние арифметические относительной радиоактивности органов (% от общей радиоактивности растения) из пяти биологических повторов и их стандартные ошибки.

Радиометрический анализ позволил выявить значительные сортовые различия в динамике распределения радиоактивности по органам растений (табл. 2).

У интенсивного сорта Приморец в течение первых суток после экспонирования в зерновки поступила относительно большая, чем у экстенсивного (Дальневосточный), часть меченых ассимилятов, образовавшихся накануне во всех ассимилирующих органах растения, вместе взятых. Меченые продукты фотосинтеза, содержащиеся через сутки оттока в вегетативных органах, у Приморца были сосредоточены главным образом в стебле, у Дальневосточного в листовых пластинках. В последующем из вегетативных органов они поступали в зерновки. Основным источником мобилизуемых ассимилятов у Дальневосточного были листовые пластинки, у Приморца – стебель.

По прошествии 7 сут после экспонирования растений в листовых влагалищах и стебле – основных органах депонирования вторичных продуктов фотосинтеза – меченые ассимиляты у Приморца практически отсутствовали, у Дальневосточного же в стебле содержалось еще около 10% общей радиоактивности растений. Это может свидетельствовать о том, что у интенсивного сорта меченые вторичные продукты фотосинтеза, временно депонировавшиеся в этих органах, к концу первой недели оттока были почти полностью мобилизованы на налив зерновок и дыхания, у экстенсивного же сорта еще оставался некоторый запас таких продуктов в стебле. В последующий период у Приморца заметных изменений в распределении радиоактивности по органам растений не произошло, у Дальневосточного относительная радиоактивность стебля уменьшилась, а радиоактивность зерновок увеличилась.

Из табл. 3 видно, что за период интенсивного налива зерновок (с 7 по 23 СПЦ) масса зерна увеличивалась на большую величину, чем биомасса

целых растений. В последующий период соотношение указанных приростов масс было обратным. В 1987 г. масса вегетативных органов за период между 7 и 23 СПЦ у интенсивных сортов и Дальневосточного достоверно уменьшилась. В 1988 г. достоверного снижения массы вегетативных органов в указанный период не наблюдали ни у одного из сортов.

Специально проведенные наблюдения показали, что в течение всего периода вегетации ни у одного из сортов не происходило заметного опадения вегетативных органов. Отмечали лишь незначительное уменьшение длины листовых пластинок (за счет подсыхания кончиков), однако все листья, включая отмершие листья самых нижних ярусов, оставались на растениях до уборки. Таким образом, снижение суммарной массы вегетативных органов в период интенсивного налива зерна в 1987 г. связано не с их опадением, а, по-видимому, с реутилизацией вторичных продуктов фотосинтеза, временно депонировавшихся в этих органах до начала интенсивного налива зерновок.

В 1987 г. масса 1000 зерновок в начале фазы интенсивного налива (7 СПЦ) у Дальневосточного была больше, чем у Новосельского и Дальриса 11 (табл. 4). В 1988 г. в начале данной фазы более высокой массой 1000 зерновок выделялись Приморец и Дальневосточный. После окончания интенсивного налива (23 СПЦ) Приморец в 1987 г. уступал Дальневосточному по массе 1000 зерен и не отличался от других сортов. В конце фазы созревания (35 СПЦ) в 1987 г. Приморец, являющийся крупнозерным сортом, по средней массе 1000 зерновок в 1987 г. уступал двум другим крупнозерным сортам (Новосельский и Дальневосточный) и не отличался от мелкозерного сорта Дальрис 11, а в 1988 г. уступал Новосельскому.

Следует подчеркнуть, что имеется в виду масса некондиционных по выполненности зерновок, которая указывается в справочных изданиях при

Таблица 3. Увеличение (+) или уменьшение (–) сухой массы растений и их органов в период репродукции, г/м²

СПЦ	1987 г.			1988 г.		
	зерно	вегетативные органы	растение	зерно	вегетативные органы	растение
Сорт Новосельский						
7 - 23	231 ± 14	–55 ± 21*	176 ± 24	284 ± 8	–74 ± 37*	210 ± 42
23 - 35	65 ± 14	54 ± 24*	119 ± 25	88 ± 6	133 ± 30	221 ± 26
7 - 35	296 ± 11	–1 ± 22*	295 ± 8	372 ± 8	59 ± 28*	431 ± 37
Сорт Дальневосточный						
7 - 23	257 ± 23	–91 ± 25	166 ± 29	244 ± 10	–97 ± 64*	147 ± 59
23 - 35	23 ± 22*	137 ± 23	160 ± 20	63 ± 11	156 ± 35	219 ± 42
7 - 35	280 ± 25	46 ± 22*	326 ± 29	307 ± 13	59 ± 58*	366 ± 52
Сорт Дальрис 11						
7 - 23	259 ± 12	–81 ± 24	178 ± 26	374 ± 9	–81 ± 46*	293 ± 49
23 - 35	28 ± 13*	76 ± 21	104 ± 8	88 ± 14	83 ± 53*	171 ± 39
7 - 35	287 ± 10	–5 ± 22*	282 ± 25	462 ± 15	2 ± 58*	464 ± 54
Сорт Приморец						
7 - 23	258 ± 12	–135 ± 36	123 ± 39	324 ± 13	–41 ± 53*	283 ± 42
23 - 35	53 ± 19	76 ± 30*	129 ± 25	48 ± 5	37 ± 22*	85 ± 22
7 - 35	311 ± 19	–59 ± 32*	252 ± 34	372 ± 14	–4 ± 52*	368 ± 40

* Различия при уровне значимости 0.95 недостоверны.

Таблица 4. Масса 1000 зерновок и ее изменение в период налива и созревания

Показатель	СПЦ	Сорт			
		Новосельский	Дальневосточный	Дальрис 11	Приморец
1987 г.					
Средняя масса 1000 зерновок, г	7	6.0 ± 0.2	7.4 ± 0.3	5.7 ± 0.3	6.8 ± 0.4
	23	22.9 ± 0.8	25.6 ± 0.4	23.1 ± 0.7	21.1 ± 0.4
	35	27.9 ± 0.2	27.1 ± 0.6	24.9 ± 0.7	23.9 ± 0.7
Масса 1000 кондиционных зерен, г	35	28.2 ± 0.8	30.5 ± 0.9	26.5 ± 0.7	27.1 ± 0.7
Увеличение средней массы за период, г	7 - 23	16.9 ± 0.8	18.2 ± 0.5	17.4 ± 0.8	17.3 ± 0.6
	23 - 35	5.0 ± 1.1	1.5 ± 0.6	1.8 ± 1.2	2.8 ± 0.9
	7 - 35	21.9 ± 0.3	20.0 ± 0.7	19.2 ± 0.8	17.1 ± 0.8
1988 г.					
Средняя масса 1000 зерновок, г	7	6.0 ± 0.4	8.9 ± 0.4	4.9 ± 0.2	8.1 ± 0.3
	23	21.3 ± 0.8	22.4 ± 0.9	19.0 ± 0.9	20.9 ± 0.8
	35	26.0 ± 0.7	25.9 ± 0.5	22.3 ± 0.8	22.8 ± 0.7
Масса 1000 кондиционных зерен, г	35	26.3 ± 0.5	28.4 ± 0.5	24.4 ± 0.4	25.6 ± 0.6
Увеличение средней массы за период, г	7 - 23	15.3 ± 0.9	13.5 ± 1.0	14.1 ± 0.9	12.8 ± 0.8
	23 - 35	4.7 ± 1.1	3.5 ± 1.1	3.3 ± 1.2	1.9 ± 1.2
	7 - 35	20.0 ± 0.8	17.0 ± 0.6	17.4 ± 0.8	14.7 ± 0.8

Примечание. При определении средней массы 1000 зерновок из проб удаляли пустые колоски, при определении массы 1000 кондиционных по выполненности зерновок из проб с помощью водной сепарации удаляли пустые колоски и щуплые (недостаточно выполненные) зерна. Приведены средние арифметические из трех биологических повторностей и их стандартные ошибки.

Таблица 5. Урожай зерна и его качество

Сорт	Общий урожай зерна, г/м ²	Урожай кондиционного зерна		Число зерновок на 100 плодозлементов		Натура зерна, г/л	Содержание белка, %
		г/м ²	% от общего	кондиционных	щуплых		
1987 г.							
Новосельский	379 ± 28	363 ± 11	96 ± 3	78 ± 3	8 ± 0.3	564 ± 15	—
Дальневосточный	384 ± 23	352 ± 22	92 ± 6	74 ± 4	12 ± 0.4	547 ± 16	—
Дальрис 11	372 ± 23	335 ± 27	90 ± 8	70 ± 4	18 ± 0.6	560 ± 18	—
Приморец	433 ± 21	378 ± 25	87 ± 7	55 ± 3	20 ± 0.6	520 ± 17	—
1988 г.							
Новосельский	483 ± 24	459 ± 16	95 ± 4	84 ± 4	8 ± 0.2	583 ± 16	10.0 ± 0.1
Дальневосточный	477 ± 26	424 ± 30	89 ± 7	77 ± 3	12 ± 0.4	577 ± 17	9.2 ± 0.06
Дальрис 11	593 ± 22	500 ± 31	84 ± 6	74 ± 3	14 ± 0.9	579 ± 17	9.1 ± 0.06
Приморец	576 ± 25	477 ± 39	83 ± 8	55 ± 3	20 ± 0.8	490 ± 15	8.7 ± 0.06

Примечание. Биологическая повторность для массы зерна шестикратная, для остальных показателей, кроме содержания белка, трехкратная. Содержание белка — средняя арифметическая из пяти аналитических повторностей. Прочерки означают отсутствие данных.

характеристике сортов, а именно средняя их масса, при определении которой из проб удаляли только пустые колоски, но не щуплые зерновки. В связи с наличием у Приморца в общем урожае зерновой массы большого числа некондиционных по выполненности (щуплых) зерновок сильно снижается средняя масса 1000 зерен.

По приросту средней массы 1000 зерновок за период интенсивного их налива (с 7 по 23 СПЦ) Приморец в 1988 г. не отличался от других сортов, а в 1987 г. уступал Дальрису 11 и Дальневосточному.

По общему урожаю зерна (с учетом нормально выполненных и щуплых зерновок) в 1987 г. новые (интенсивные) сорта от старых (экстенсивных) не отличались, но в 1988 г. — более урожайным — имели перед ними явное преимущество (табл. 5). Однако новые сорта уступали старым по относительному содержанию в урожае нормально выполненных (кондиционных) зерновок. Общая масса некондиционных по выполненности зерен у Новосельского составляла 4 - 5% (в зависимости от года), у новых же сортов в 1987 г. достигла 10 - 13%, а в 1988 г. — 15 - 17% от общего урожая зерновой массы. По урожаю кондиционного по выполненности зерна, ради получения которого собственно создаются сорта и выращиваются растения риса, новые сорта в 1987 г. преимущества перед старыми не имели, а в 1988 г. из-за слишком большого количества некондиционного зерна это преимущество было существенно меньшим, чем по общему урожаю зерновой массы.

Новые сорта не отличались от старых по натуре (массе зерновок в 1 л), но к сожалению, уступали им по содержанию белка в зерне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вопрос о сбалансированности донорной и акцепторной сфер растений злаков — это в сущности вопрос о том, соответствует ли нагрузка на фотосинтетическую систему возможностям ее как донора ассимилятов для наливающихся зерновок. При этом имеются в виду не только свежие, образующиеся в фазе налива, но и вторичные продукты фотосинтеза, временно депонируемые в вегетативных органах до начала интенсивного налива зерновок.

О достаточности или, наоборот, недостаточности фонда свежих ассимилятов судят по отсутствию или проявлению реутилизации вторичных продуктов фотосинтеза. Наличие реутилизации считается признаком и следствием того, что свежих продуктов фотосинтеза для удовлетворения потребности наливающихся зерновок недостаточно. При отсутствии или слабом проявлении реутилизации считают, что потребность наливающихся зерновок в ассимилятах вполне удовлетворяется за счет текущего фотосинтеза [2].

У всех изучаемых нами сортов риса масса зерна в период интенсивного налива зерновок (с 7 по 23 СПЦ) увеличивалась на большую величину, чем масса целых растений (табл. 3). В 1987 г. у трех сортов параллельно с этим уменьшилась масса вегетативных органов. Специальные учеты и наблюдения показали отсутствие опадения вегетативных органов. Это дает нам право считать, что в указанных случаях происходила реутилизация вторичных продуктов фотосинтеза, свидетельствующая о недостаточности фонда свежих ассимилятов.

Сорта риса, выращиваемые на территории российского Приморья, отличаются большой озерненностью растений и очень малой суммарной площадью листьев, сохраняющихся к началу наиболее интенсивного налива зерна (см. табл. 1). Указанные особенности приморских сортов риса могут, вероятно, служить причиной парадоксального на первый взгляд явления – сравнительно слабого проявления или даже полного отсутствия реутилизации в период острого дефицита ассимилятов, характерного для фазы наиболее интенсивного налива зерновок. Прямых экспериментальных доказательств в пользу высказанного предположения у нас нет. В качестве косвенных аргументов могут служить данные, характеризующие выполненность зерновок, динамику их налива, а также динамику прироста масс растений и распределения меченых ассимилятов по органам растений.

Новые сорта отличаются от старого, районированного в 1939 г. и еще не снятого с районирования остистого среднеспелого сорта Новосельский повышенной шуплостью зерна и пустозерностью. Основной причиной появления пустых колосков у риса считают понижение температуры воздуха ниже биологического минимума в период, когда происходит закладка и формирование генеративных органов, выметывание и цветение (5 - 9-ый этапы органогенеза). Биологический минимум температуры для данных этапов 18°C [7], приморские сорта риса без ущерба для продуктивности выдерживают кратковременное понижение температуры в период созревания пыльцы до 17°C [14]. Даже непродолжительное понижение температуры в этот период ниже биологического минимума способно привести к появлению пустых колосков. Пустозерность риса может возрасти также в условиях избыточного минерального питания [15].

Доля пустых колосков в годы исследований (табл. 5) у Приморца составляла 24 - 25%, у остальных сортов была меньше (8 - 14%). Поскольку минеральные удобрения мы вносили в оптимальной дозе, маловероятно, чтобы повышенная пустозерность у Приморца была связана с уровнем минерального питания. Более вероятно, что она обусловлена повышенной чувствительностью сорта к понижению температуры воздуха в период закладки и формирования репродуктивных органов. Так, в 1987 г. в период прохождения указанных выше этапов органогенеза наблюдалось понижение минимальной температуры воздуха до 15.6°C , а в 1988 г. до 10.9°C .

Доля (%) шуплых зерен в урожае в годы исследований составила у Новосельского 8 ± 0.8 , у Дальневосточного 12 ± 0.7 , у Дальриса 16 ± 1.1 , у Приморца 20 ± 1.0 . Таким образом, у Дальневосточного она была больше, чем у Новосельского,

у Дальриса и Приморца больше, чем у экстенсивных сортов, различий между новыми сортами не было. С чем связана более значительная шуплость зерна у новых сортов, не ясно. (В литературе вопрос о причинах шуплости зерна не обсуждался). Велика вероятность того, что депонированных до 7 СПЦ и образовавшихся с 7 по 23 СПЦ ассимилятов было недостаточно для налива всех зерен в период с 7 по 23 СПЦ. При дефиците продуктов фотосинтеза сильнее снижается поступление их в более молодые плодовые органы, т.е. образовавшиеся на растениях в последнюю очередь [16, с. 527].

Фотосинтезирующие органы растений риса физиологически активны и после созревания зерна [17, 18]. В наших опытах после 23 СПЦ наблюдалось достоверное увеличение массы растений (табл. 3), масса зерна в этот период также возрастала, но меньше, чем масса растений. Из этого следует, что образующиеся в этот период ассимиляты поступали и в зерновки, и в вегетативные органы. Если у того или иного сорта в период с 7 по 23 СПЦ наблюдалось уменьшение массы вегетативных органов в результате реутилизации, то в последующий период масса этих органов увеличивалась, в результате чего происходила своеобразная "маскировка" реутилизации и на 35-е СПЦ масса этих органов была такой же, как и на 7-е СПЦ.

В связи с приведенными данными необходимо обратить внимание на два обстоятельства. Во-первых, хотя после окончания интенсивного налива зерна у риса еще продолжается увеличение массы растений, зерновки используют не все вновь образующиеся продукты фотосинтеза. Окончание интенсивного налива зерна у риса совпадает с восковой спелостью. Через 25 СПЦ клетки эндосперма плотно заполнены крахмальными зернами, в последующем зерновки теряют влагу, масса эндосперма увеличивается незначительно [18, с. 65]. Поэтому образование после окончания интенсивного налива большего, чем потребляется зерновками, количества ассимилятов не может служить аргументом в пользу необходимости дальнейшего увеличения озерненности растений. Наиболее "узким" местом в организации донорно-акцепторных отношений у риса является именно фаза интенсивного налива зерновок. Если в данной фазе ассимилятов для удовлетворения потребности зерновок недостаточно, то за счет образующихся после ее окончания продуктов фотосинтеза урожай существенно увеличиться не может, хотя в благоприятных условиях повышается его качество [18, с. 66].

Во-вторых, у риса, в отличие от типично однолетних злаков, сравнение массы вегетативных органов в начале интенсивного налива и в конце вегетации не может служить основанием для об-

наружения реутилизации. В наших опытах достоверного изменения массы вегетативных органов в целом за период с 7 по 35 СПЦ в годы исследований не наблюдали ни у одного из сортов, несмотря на то, что в 1987 г. у трех из них произошло достоверное ее уменьшение в период с 7 по 23 СПЦ.

Доля щуплых зерен у новых сортов была больше, чем у старых, средняя масса 1000 зерновок и масса 1000 кондиционных зерен у крупнозерного сорта Приморец к окончанию интенсивного налива оказалась меньше, чем у двух других крупнозерных сортов (Новосельский и Дальневосточный). По приросту средней массы 1000 зерновок в период с 7 по 23 СПЦ Приморец в 1987 г., несмотря на реутилизацию, уступал Дальневосточному и Дальрису 11. Судя по этим данным, потребность зерновок в ассимилятах в период с 7 по 23 СПЦ у Приморца удовлетворялась менее полно, чем у старых сортов.

Для того, чтобы понять, почему у новых сортов образовалось больше щуплых зерновок, чем у старых, мы на основании данных табл. 1 и 3 рассчитали массу вегетативных органов, приходящуюся в начале фазы налива в среднем на 1000 зерновок у разных сортов. У экстенсивных сортов в 1987 г. эта величина составляла 36 - 40 г, тогда как у интенсивных лишь около 25 г. В 1988 г. эти величины составили, соответственно, у экстенсивных сортов 28 - 35, у интенсивных 21 - 22 г. Эти данные позволяют предположить, что запас вторичных продуктов фотосинтеза, депонированных до начала налива зерна, относительно, т.е. в расчете на равное количество зерновок, у интенсивных сортов был меньше, чем у экстенсивных.

Доля меченых ассимилятов, депонированных в вегетативных органах через сутки после экспонирования растений в среде меченого по углероду углекислого газа, у Приморца была меньше, чем у Дальневосточного, при этом мобилизация их у первого сорта закончилась на первой же неделе после депонирования, у второго - несколько позднее (табл. 2).

Число хлоропластов в единице площади листа у Приморца больше, чем у Новосельского (табл. 1). Данный показатель определяет площадь наружных мембран, через которую осуществляется обмен углекислотой и ассимилятами и, как правило, тесно коррелирует с интенсивностью фотосинтеза [19]. Интенсивность ассимиляции углекислоты у Приморца ниже, чем у Новосельского. С чем это связано, не ясно, однако можно предположить, что более низкий прирост массы растений в период между 7 и 23 СПЦ у Приморца, по сравнению с Новосельским в 1988 г. (табл. 3), тесно связан именно с пониженной скоростью фотосинтеза.

В годы исследований ни у одного из сортов не наблюдали увеличения массы вегетативных органов в период с 7 по 23 СПЦ. Следовательно, в этот период свежие продукты фотосинтеза полностью использовались на налив зерна и дыхание и не депонировались. В 1988 г. они, вероятно, аналогичным образом использовались и в период, предшествующий интенсивному наливу зерновок. В данном году в период интенсивного налива реутилизация не отмечалась ни у тех, ни у других сортов. Почему? Весьма вероятно, что в связи с расходом депонированных ассимилятов на формирование осевых органов метелок и большого числа плодоземелетов еще до начала интенсивного налива зерна. Аналогичное явление наблюдали у краснодарских сортов Спальчик и Жемчужный, характеризующихся ранним наливом зерна и очень ранней реутилизацией [20].

Из данных табл. 3 следует, что в 1988 г. налив зерна с 7 по 23 СПЦ у всех сортов происходил только за счет поступления свежих ассимилятов. Можно предположить, что в условиях российского Приморья, через центральные районы которого на Дальнем Востоке проходит северная граница современного рисосеяния, урожай зерна у риса находится в тесной зависимости от площади листьев в начале фазы налива.

Реализация потенциальной продуктивности, т.е. доля зерновок по отношению к общему числу плодоземелетов, в годы исследований у Приморца составила 75 - 76%, у остальных сортов была больше (85 - 92%). Новые сорта не имели преимущества перед старыми ни по площади листьев, ни по интенсивности потенциального фотосинтеза, ни по биологическому урожаю, однако сформировали более высокий урожай зерна, что объясняется более эффективным использованием ассимилятов на формирование и налив зерновок. Большая озерненность растений у новых сортов несомненно способствовала формированию высокого урожая зерна в условиях более урожайного 1988 г. Вместе с тем, существенно меньшая средняя масса зерновок, повышенная доля щуплых зерен у новых сортов, замедленный темп налива зерновок у сорта Приморец, а также некоторые другие приведенные выше данные позволяют предположить, что нагрузка на листовой аппарат у новых сортов риса, составляющая в начале фазы налива около 90 зерен на 1 дм², очень велика.

В заключение необходимо отметить, что наименее ясным и сложным остается вопрос о причинах отсутствия реутилизации в 1988 г. Мы предполагаем, что ее отсутствие обусловлено небольшим количеством депонируемых ассимилятов и очень ранней их мобилизацией. Возможно также, что в действительности реутилизация после 7 СПЦ происходила в течение какого-то времени, но к

23 СПЦ была "замаскирована" продуктами фотосинтеза, поступавшими в вегетативные органы. Такая возможность вполне реальна, если количество образующихся в растениях ассимилятов стало превышать количество продуктов фотосинтеза, используемых наливающимися зерновками, не с 23 СПЦ, как нами отмечено, а несколько раньше. Среди других возможных причин необходимо назвать также недостаточно высокую точность определения массы вегетативных органов на 7 СПЦ в 1988 г.

Относительные ошибки средних арифметических по массе растений и их органов в фазе полной спелости были небольшими (не превышали 4.5%). Однако в первый срок определения (7-СПЦ) они были существенно выше (по массе вегетативных органов в 1987 г. 3.5 - 5.9%, в 1988 г. 4.7 - 8.8%). В соответствии с этим при расчете изменений массы вегетативных органов в период с 7 по 23 СПЦ обнаружили снижение этого показателя в 1988 г. (потеря в весе в зависимости от сорта варьировала от -97 до -41 г/м²) (табл. 3). Абсолютные величины ошибок разности (Sd) у разных сортов варьировали от 103 до 178 г/м². Масса зерна с 7 по 23 СПЦ у сортов увеличилась на 244 - 374 г/м². Таким образом, величины ошибок разности по отношению к приросту массы зерна за тот же период составили в зависимости от сорта от 34 до 73%. Из этого следует, что мы обнаружили бы реутилизацию только в том случае, если бы вклад ее в налив зерна в период с 7 по 23 СПЦ был больше 34 - 73% (в зависимости от сорта). Следовательно, не исключено, что мы просто не смогли "уловить" реутилизацию. Если это так, то вклад ее в налив зерна в указанный период у новых сортов был меньше 34 - 45%, а в целом за весь период налива не более 21 - 25%.

Делать окончательные выводы на основании полученных нами данных, разумеется, преждевременно. Вместе с тем имеются основания предположить, что дальнейшее повышение озерненности растений у вновь создаваемых для российского Приморья сортов риса, не сопровождаемое увеличением площади листьев, сохраняющихся к началу фазы налива, может привести к еще большему увеличению напряженности донорно-акцепторных отношений у растений новых сортов в период интенсивного налива зерновок и вряд ли будет способствовать ощутимому увеличению урожая кондиционного зерна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кумаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980. 207 с.
2. Кумаков В.А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции // Физиология фотосинтеза / Под ред. Ничипоровича А.А. М.: Наука, 1982. С. 283 - 293.

3. Мокронос А.Т., Холодова В.П. Донорно-акцепторные системы и формирование семян // Физиология семян: формирование, прорастание, прикладные аспекты. Душанбе: Дониш, 1990. С. 3 - 11.
4. Насыров Ю.С. Генетическая регуляция формирования и активности фотосинтетического аппарата // Физиология фотосинтеза / Под ред. Ничипоровича А.А. М.: Наука, 1982. С. 146 - 164.
5. Cao Xianzu, Zhu Qingsen. Исследование особенностей соотношения источник/потребитель сортов риса и их классификации // Acta Agronomica Sinica (Цзоу сюэбао). 1987. Т. 13. № 4. С. 265 - 272.
6. Криволапов И.Е. Рис на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальневост. книж. изд-во, 1971. 316 с.
7. Алешин Е.П., Конохова В.П. Краткий справочник рисовода. М.: Агропромиздат, 1986. 254 с.
8. Неунылов Б.А. Повышение плодородия почв рисовых полей Дальнего Востока. Владивосток: Приморск. книжн. изд-во, 1961. 240 с.
9. Хейн Х.Я., Цельникер Ю.Л., Вознесенский В.Л. Определение радиоактивности растительного материала с помощью жидкостного сцинтилляционного счетчика // Физиология растений. 1984. Т. 31. Вып. 2. С. 401 - 408.
10. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высш. школа, 1975. 392 с.
11. Мокронос А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикл. бот. и сел. Л., 1978. Т. 61. Вып. 3. С. 119 - 133.
12. Lowry O., Rosenbrough N., Farr A., Randall R. Protein Measurement with Folin Phenol Reagent // J. Biol. chem. 1951. V. 193. № 1. Р. 265 - 275.
13. Мокронос А.Т., Добров Р.А. Камера для изучения фотосинтетического метаболизма и определения потенциального фотосинтеза на изолированных листьях // Вопросы регуляции фотосинтеза. Свердловск, 1973. Вып. 3. С. 149 - 152.
14. Сокирка А.И., Жемчугова В.П., Змеева В.Н., Чернопод Г.К., Журавлев Ю.Н. Продолжительность этапов органогенеза и продуктивность риса в зависимости от температуры воздуха // Вестн. с.-х. науки. 1991. № 3. С. 125 - 128.
15. Воробьев Н.В., Скаженник М.А. Накопление неструктурных углеводов в стеблях риса и их мобилизация при наливе зерновок // Физиология и биохимия культ. растений. 1987. Т. 19. № 6. С. 588 - 593.
16. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука, 1976. 646 с.
17. Лизандр А.А., Бровцына В.Л. Физиологическая роль стеблевых листьев риса в формировании и созревании зерновок // Физиология растений. 1964. Т. 11. Вып. 3. С. 391 - 397.
18. Ерыгин П.С. Физиология риса. М.: Колос, 1981. 208 с.
19. Мокронос А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата / Под ред. Мокроносова А.Т. и др. Свердловск: Изд-во УГУ, 1978. С. 5 - 30.
20. Ляховкин А.Г., Ковалев В.С. Сортосые особенности физиологии формирования урожая риса // Тр. ВНИИ растениеводства. 1988. Т. 121. С. 88 - 92.