

Вплив стресу під час розвитку початку на урожай кукурудзи

Стівен Д. Стракан, Доктор Наук, Дослідник Наукового відділу DuPont

Адаптував Володимир Андрущенко, менеджер з продукту DuPont Pioneer

Огляд

- Розмір, розташування та виповненість початку кукурудзи чітко відображають коли рослина відчувала стрес і на скільки сильним він був.
- Розуміння того, як початок кукурудзи реагує на стресові умови може допомогти визначити якого роду був зовнішній вплив, коли він трапився і як уникнути аналогічного негативного впливу у майбутньому.
- Загалом, негативний вплив навколишнього середовища та час цього впливу може відбиватися на качані наступним чином:
 - Зниження кількості рядів, якщо стрес трапляється незадовго або під час закладки качана (приблизно у стадії V7).
 - Зниження кількості зерен у ряду або формування коротшого початку, якщо стрес припадає на пізні вегетаційні фази розвитку, закінчуючи початком запилення.
 - Формування напівпустого початку, якщо негативний вплив навколишнього середовища припадає на період запилення.
 - Формування початків із певною кількістю малих або відмерлих зерен, якщо стрес припав на період наливу зерна.

Вступ

Стреси навколишнього середовища протягом будь-якої із чотирьох фаз розвитку качана в значній мірі впливають на кількість і натуру зерна і, таким чином, на урожайність кукурудзи. Існують 4 критичні стадії розвитку початку: (1) коли закладається максимальна кількість рядів зерен (приблизно у стадії V7), (2) коли початок закладає максимальну кількість сім'ябруньок по всій своїй довжині (безпосередньо перед початком запилення), (3) коли максимальна кількість сім'ябруньок запилюється і формуються зародки зерен (під час запилення) і (4) коли формуються максимальний розмір зернівок протягом періоду наливу зерна (приблизно стадії R3-R5). У статті підсумовані можливі наслідки негативного впливу навколишнього середовища на формування початку та розкриті причини реагування саме таким чином.

Стреси під час закладання рядів початку

В залежності від групи стиглості кукурудза закладає максимальну кількість рядів зерен у стадії V5 – V8. Фото 1 відображає початок кукурудзи на стадії V9.

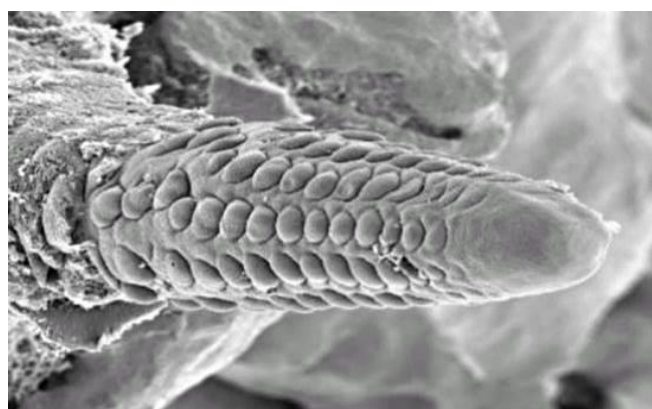


Фото 1. Розвиток основного початку, 14 вузол (купол верхівки початку $\approx 400 \mu\text{m}$). Надано доктором Антоніо Пердомо, DuPont Pioneer.

Меристематичний купол на верхівці початку свідчить про те, що нові ряди сім'ябруньок продовжують утворюватися. На верхній частині початку (2/3 його довжини) видно розвиток непарних рядів сім'ябруньок. Із часом ці сім'ябруньки діляться і таким чином з кожного ряду утворюється по два. Парні ряди видно в основі початку. Такий поділ пояснює, чому початки кукурудзи завжди мають парну кількість рядів.

Розміщення основного початку закріплено генетично. Кукурудза на фото 1 має CRM 103 або $\approx$ FAO 490. Початок, який буде збиратися (основний) розміщений на 14 міжвузлі. В середньому, батьківські лінії кукурудзи стиглості 103-118 CRM (FAO 490-700) продукують основний початок з пазухи вузла, який формується на стадії V13-V14. Більш ранньостиглі лінії формують основний початок з пазухи вузла, що розвивається раніше (наприклад на стадії V12) а більш пізні лінії формують основний початок у пазусі вищого вузла.

Вузол основного качана є гарним індикатором початку його утворення. Досвід свідчить, що треба визначити вузол основного початку і відняти 7 – таким чином отримаємо приблизну вегетаційну стадію, коли закладається максимальна кількість рядів зерен качана.

Наприклад, кукурудза на фото 1 формує основний качан на 14 вузлі, таким чином максимальна кількість рядів зерен закладається приблизно на стадії V7.

Закладка максимальної кількості рядів зерен є критичним періодом розвитку кукурудзи. Якщо певна лінія кукурудзи зазвичай має 16-18 рядів зерен, а окремий початок має меншу кількість рядів – це означає присутність певного стресу на даній стадії розвитку. Так, якщо початок має тільки 12 рядів зерен, а не звичайні 16, рослина відчувала стрес приблизно на стадії V7. Ця інформація дозволяє встановити проміжок часу, протягом якого слід шукати чинники, що негативно вплинули на формування качана.

Максимальна кількість сім'ябруньок у ряді початку кукурудзи визначається на 4 вегетативні стадії пізніше.

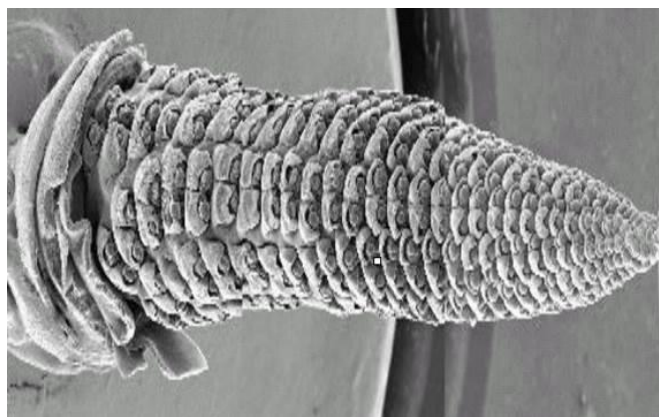


Фото 2. Розвиток основного початку. Надано доктором Антоніо Пердомо, DuPont Pioneer.

На фото 2 зображено початок у фазі V12 рослини, зображеної на фото 1. Купол меристеми вже відсутній, отже формування максимально можливої кількості сім'ябруньок завершено. Парне розташування бруньок видно на протязі всього початку. Отже, якщо початок має середню кількість рядів, але є коротшим за інші, це означає, що досить потужний стрес мав місце на стадії розвитку кукурудзи V12.

Гербіциди-інгібітори поділу клітин, наприклад гербіциди, що містять сульфонілсечовину, можуть мати значний негативний вплив на формування початку, якщо застосовувати їх не своєчасно. Для більшості гібридів кукурудзи це відбувається протягом стадій V7-V10. Рослина кукурудзи повинна засвоїти такі гербіциди для повної безпеки. Якщо засвоєння відбулося не повністю і достатня кількість діючої речовини гербіциду доходить до качана, що формується, може відбутися гальмування розвитку сім'ябруньок, в результаті сім'ябруньки можуть залишитися в непарному стані. Це проявляється в різкому зменшенні кількості рядів зерен на верхівці початку в порівнянні із їх кількістю в основі початку. Це явище іноді називають «урізаним початком» (фото 3).



Фото 3. Скидання рядів початком в результаті несвоєчасного застосування гербіциду із групи сульфонілсечовин.

Стрес під час формування початком максимальної кількості зерен у ряду

Розвиток сім'ябруньок від стадії початку формування качана до стадії запилення відбувається в два етапи. На першому етапі відбувається закладка сім'ябруньок, як пояснено в попередньому розділі. На другому етапі відбувається диференціація та поділ клітин, що необхідно для підготовки сім'ябруньок до запилення. Протягом часу між закладенням початку і запиленням розвиток сім'ябруньок відрізняється в залежності їх розташування на качані. Сім'ябруньки в основі початку розвиваються першими, в той час як нові сім'ябруньки постійно утворюються по мірі просування до кінчика початку. Після утворення максимальної кількості сім'ябруньок починається процес забезпечення їх поживними речовинами, енергією та водою. Якщо всіх складових достатньо, сім'ябруньки всього початку повноцінно розвиваються і продукують стовпчики маточок, здатні приймати пилок.

Якщо ресурси обмежені, певні сім'ябруньки залишаються недорозвиненими з метою повноцінного розвитку решти. Які сім'ябруньки залишаються недорозвиненими залежить від інтенсивності, типу та часу зовнішнього негативного впливу. Якщо стрес є довготривалим, недорозвиненими залишаються сім'ябруньки на кінці качана, а сім'ябруньки в основі початку формують урожай. Сім'ябруньки в основі качана залишаються живими через те, що вони більш розвинені і розташовані ближче до джерела поживних речовин, енергії та води. Якщо ж зовнішній вплив є дуже коротким, але інтенсивним, недорозвинені сім'ябруньки можуть спостерігатися по всій довжині початку кукурудзи.

На фото 4 зображено гібрид кукурудзи, вирощений у субтропічному кліматі. Один і той же гібрид висівався кожні 4 дні протягом 20-28 грудня. На етапі початкового розвитку качана спостерігалось 2 дні із холодною погодою (температура нижче 10°C). Кукурудза першого строку посіву була в кінці або закінчила формування сім'ябруньок. Кукурудза другого строку посіву була приблизно в середині процесу формування сім'ябруньок, в той час як рослини, посіяні останніми, тільки починали цей процес. Сім'ябруньки, які формувалися після 2 днів із низькими температурами, були повноцінними.



20 Грудня

24 Грудня

28 Грудня

Фото 4. Вплив холодового стресу на різних стадіях розвитку (вказана дата посіву у Південній Півкулі).

Дуже короткі початки – ефект «пивної банки» – можуть формуватися в результаті комбінації стресів: можливо стресу холоду та посухи, на які наклалися певні генетичні зміни протягом формування сім'ябруньок (фото 5).



Фото 5. Дуже короткі початки – ефект «пивної банки»



Фото 6. Початок, який припинив ріст в результаті листового внесення стимулятора у стадії V14.

Качан може припинити ріст в результаті застосування фунгіциду чи інсектициду із поверхнево-активними речовинами за 1.5-2 тижні до початку запилення (фото 6). Такі початки слід відрізняти від початків із сплутаними стовпчиками маточок. Сплутування стовпчиків маточок відбувається коли вони втрачають орієнтацію під час запилення і починають рости в різних напрямках під обгорткою. Причина цього явища остаточно не визначена. Одним із пояснень може бути комбінація короткострокових холодового чи посушливого стресу в період викидання рильця, яка накладається на генетичні особливості кукурудзи.

Для того, щоб розрізнити ефекти «пивної банки» від сплутування стовпчиків маточок слід визначити, чи присутні рильця під обгорткою. В результаті стресу, під час якого спостерігається ефект «пивної банки», утворюються короткі початки або довгі початки із зернівками тільки в основі качана. Під обгортками таких початків знаходиться дуже мало стовпчиків маточок або

вони повністю відсутні. При стресі, що викликає сплутування стовпчиків маточок, також можуть формуватися довгі початки із зернівками тільки в основі качана. Різниця полягає в тому, що сплутані стовпчики маточок все ще будуть знаходитися під обгортками початку. Стовпчики залишаються прикріпленими до сім'ябруньок до їхнього запилення. Незапилені сім'ябруньки деградують, однак шовк дуже часто залишається під обгортками початку до його досягання.



Фото 7. Сплутування стовпчиків маточок (зверху) призводить до формування качанів з невивірненими верхівками.

Стрес під час запилення

Для успішного запилення зрілих сім'ябруньок необхідно, щоб живий пилко потрапив на живі рильця. Шкідники, наприклад західний кукурудзяний жук, можуть пошкоджувати стовпчики маточок, в результаті чого порушується запилення і формуються невивірнені початки. Заходи по діагностиці та боротьбі із західним кукурудзяним жуком представлені у статті *Crop Focus* (Rice, 2015).

Є 2 складових успішного запилення. Перша – живий пилко має потрапити на живе рильце і друга – стовпчики маточок повинні підтримати створення пилкових трубок з метою злиття чоловічих і жіночих гамет у яйцеклітині. Волоть кукурудзи зазвичай продукує багато пилку пізнім ранком в залежності від кліматичних умов. Для успішного запилення кукурудзяного поля необхідно мінімум 100 зерен пилку на 1 см² поля в день. Пилко може стерилізуватися в разі дефіциту вологи та підняття температури до 40°C і вище. Зерна пилку складаються на

80% із води на момент відділення від волоті. Пилок гине в разі зниження вмісту вологи до 40%.

Значна кількість кукурудзи успішно запилюється в умовах високих температур. Якщо в ґрунті достатньо вологи і рослини можуть забезпечити ефективну транспірацію, щоб забезпечити пилок необхідною вологою, зерна пилку залишаються фертильними достатньо довго, щоб відірватися від волоті і запліднити рильця. Однак у разі ґрунтової посухи зерна пилку швидко стерилізуються і запилення не відбувається.

Друга складова успішного запилення – це утворення пилкових трубок та переміщення чоловічих гамет до яйцеклітини. Цей процес в значній мірі залежить від здоров'я жіночої частини рослини, адже нитки шовку постачають всі необхідні поживні речовини і воду для росту пилкових трубок. Базуючись на наявних даних, пилкові зерна прикріплюються до трихом стовпчиків маточок, а не до них самих, після чого починається процес запліднення.

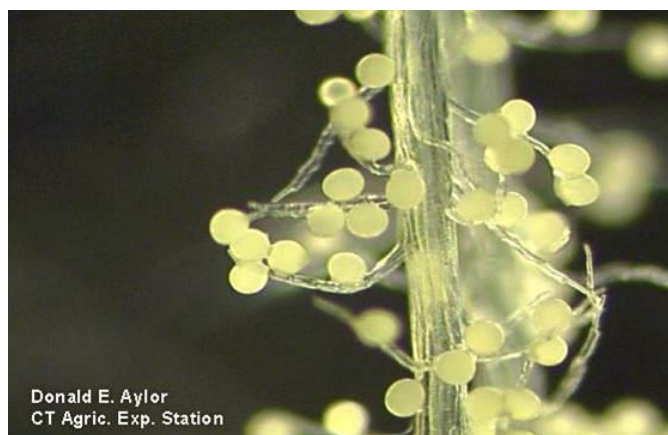


Фото 8. Зерна пилку на трихомах стовпчиків маточок. Надано доктором Доном Айлором, University of Connecticut.

Трихоми – це волосоподібні утворення, які відходять від стовпчика маточки, як кореневі волоски відходять від кореня рослини. Через декілька хвилин після з'єднання із трихомою зерна пилку починають формування пилкових трубок. Пилкові трубки утворюються біля судинних пучків стовпчиків маточок через те, що там містяться необхідні для росту поживні речовини і волога (фото 9).

В залежності від доступності вологи та погодних умов досягнення пилковими трубками яйцеклітини може тривати від декількох годин до 1 дня. В разі посухи ріст пилкових трубок уповільнюється і ефективність запилення знижується. Стрес під час запилення критично впливає на урожайність: 85% урожаю залежить від кількості зерен, сформованих на 1 га і тільки 15% - від ваги індивідуальних зерен на момент збирання (фото 10).

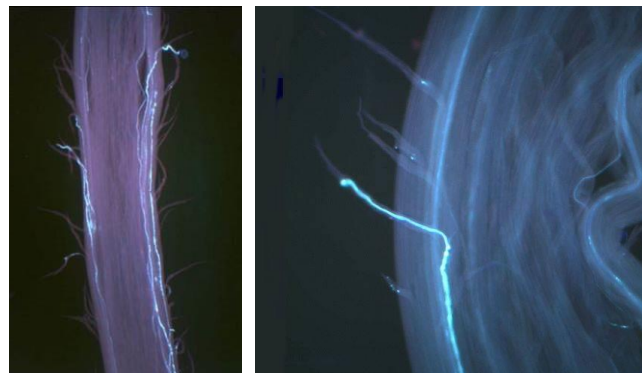
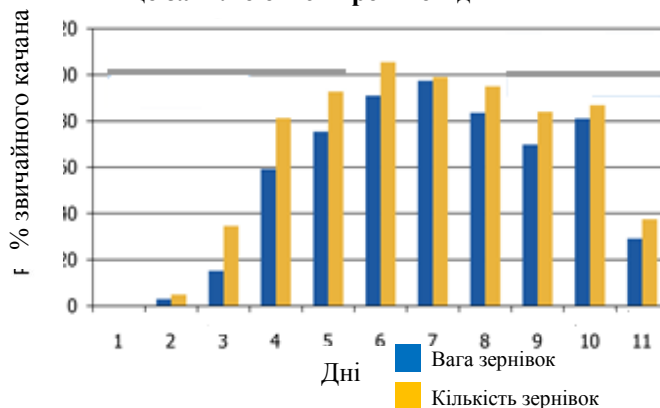


Фото 9. Ріст пилкової трубки вздовж судинного пучка. Надано доктором Антоніо Пердомо, DuPont Pioneer.



Звичайний качан* День 2 День 3 День 4 День 5 День 6 День 7 День 8 День 9 День 10 День 11
*пилок потрапляє на рильця щоденно

Вага та кількість зернівок качанів, що запилюються протягом дня



Залежність кількості зерен в початку та урожайності

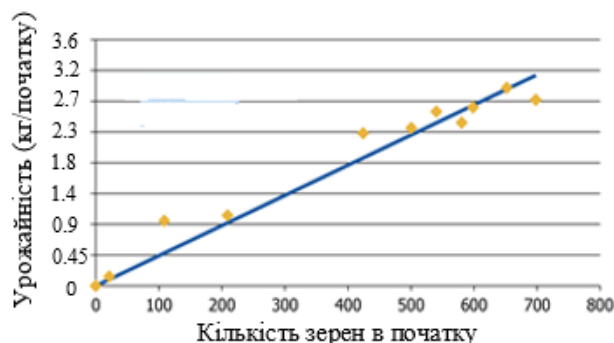


Фото 10. Залежність кількості зерен і урожайності.

Кількість наявної води суттєво впливає на час появи стовпчиків маточок, швидкість їхнього росту, їхню чутливість та здатність забезпечувати водою та поживними речовинами пилкові трубки, що ростуть, а в подальшому – злиття гамет. Ріст стовпчиків маточок, його вплив на запилення та можливі проблеми цього періоду висвітлено у статті *Crop Insights* (Strachan, 2016). Рослини кукурудзи, запилення яких відбувалося під час будь-якого стресу, формують початки, частка зерен яких невиконана тому, що зрілі яйцеклітини не були запліднені (фото 12). Незапліднені сім'ябруньки розкладаються і зникають до фізіологічної стиглості.

Стрес під час наливу зерна

Успішно запилена яйцеклітина протягом приблизно 8 тижнів між запиленням і фізіологічною стиглістю проходить 2 етапи.

Перші 3 тижні після запилення клітини ембріону швидко ростуть, диференціюються, діляться та формують тканини, необхідні для ембріону, розташованому у зернівці. Решта часу йде на накопичення крохмалю та речовин, що забезпечуватимуть ріст рослин кукурудзи з цього покоління зерен. Всі зернівки з'єднані із стрижнем і конкурують за воду та поживні речовини (фото 11).

Виживають тільки зернівки, які отримують достатнє живлення. Зазвичай, зернівки в основі початку розвиваються раніше і знаходяться ближче до джерела енергії, ніж зернівки кінчика початку.

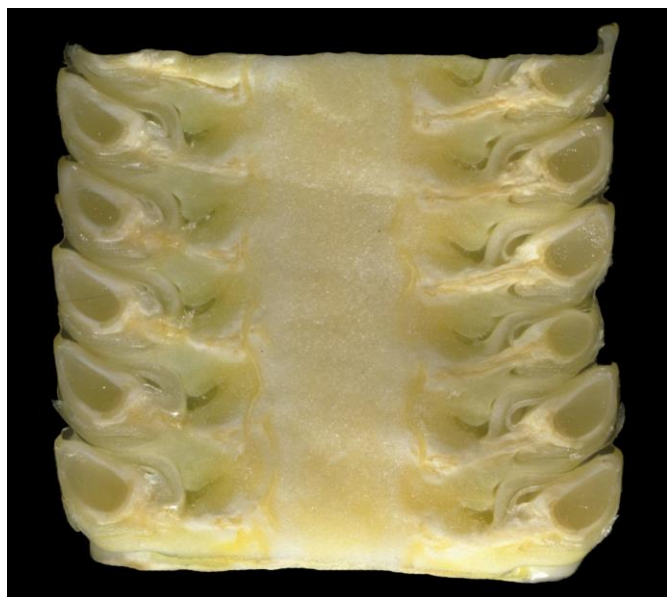


Фото 11. Кріплення зернівок до стрижня.

В разі негативного зовнішнього впливу зернівки на кінчику початку абортуються, щоб зернівки в основі мали змогу дозріти. Зернівки будуть відмирати починаючи з верхівки початку доти, поки тим, що залишилися не буде достатньо живлення.

Формування зернівок або їх відсутність свідчить про час стресу: до або протягом запилення чи під час наливу зерна. Якщо частина початку пуста без слідів зернівок –

мав місце стрес перед або під час запилення. Якщо ж частина зерен недорозвинені або відмерлі – мав місце стрес під час наливу зерна. Якщо зернівки на кінчику початку не абортувалися, але мають низьку натуру – мав місце стрес на пізніх етапах наливу зерна.



Фото 12. Відмирання зернівок на верхівці початку та абортация зернівок внаслідок стресу під час наливу зерна.

Висновки

Розмір, розташування та виконаність качана відображають час та інтенсивність стресу під час розвитку рослин кукурудзи. Знання особливостей розвитку початку допомагає агрономам та виробникам кукурудзи визначити, коли мав місце той чи інший стрес та є основою для розробки заходів по запобіганню негативних впливів у майбутньому. Такі заходи сприятимуть більш успішному запиленню та наливу зерна і, таким чином, отриманню більш високих урожаїв.

References

- Abendroth, L., R.W. Elmore, M.J. Boyer, and S.K. Marlay. 2011. Corn growth and development. PMR 1009. Iowa State Univ. Extension.
- Rice, M.E. 2015. Corn rootworm silk feeding. Crop Focus. DuPont Pioneer, Johnston, IA. <https://www.pioneer.com/home/site/us/agronomy/crop-management/corn-insect-disease/corn-rootworm-silk-feeding/>
- Strachan, S. D. 2016. Relating silk emergence at pollination to kernel set at harvest. Crop Insights Vol. 26, No. 9. DuPont Pioneer, Johnston, IA.

The foregoing is provided for informational use only. Please contact your Pioneer sales professional for information and suggestions specific to your operation. Product performance is variable and depends on many factors such as moisture and heat stress, soil type, management practices and environmental stress as well as disease and pest pressures. Individual results may vary.