

*«Неуклонное наращивание производства зерна — основа создания продовольственного и фуражного фондов страны».*

Основные направления экономического и социального развития СССР на 1986—1990 годы и на период до 2000 года.

УДК 633.11 «324» (470.31) :581.08.132

## ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОСЕВОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ В ЦЕНТРАЛЬНОМ РАЙОНЕ НЕЧЕРНОЗЕМНОЙ ЗОНЫ РСФСР

И. С. ШАТИЛОВ, А. Ф. ШАРОВ, Л. А. ТАТУСОВА  
(Кафедра растениеводства)

Проанализированы взаимосвязи показателей фотосинтетической деятельности растений с урожаем зерна. Наиболее тесная связь наблюдается между урожаем и фотосинтетическим потенциалом. Наибольшее влияние на фотосинтез оказывают облученность, температура воздуха и водообеспеченность. Минеральное питание влияет главным образом на ассимилирующую поверхность растений. Наибольшая продуктивность посевов отмечена в фазу цветения.

В настоящее время программирование урожаев сельскохозяйственных культур находится на такой стадии, когда особенно актуальна конкретизация показателей фотосинтетической деятельности растений и их зависимостей непосредственно в поле. Получение такой информации требует подробного и длительного изучения физиологических, метеорологических и агротехнических процессов [20].

Выявление взаимосвязи между фотосинтетической деятельностью и продуктивностью посевов в конкретных условиях среды позволяет моделировать продукционный процесс растений и научно обосновывать комплексную программу агромероприятий, направленных на получение высоких и стабильных урожаев [2, 24].

Основной задачей наших исследований являлось изучением влияния условий внешней среды на фотосинтез и продуктивность посевов озимой пшеницы.

### Методика

Экспериментальная работа велась на полях учебно-опытного хозяйства «Михайловское» Московской сельскохозяйственной академии имени К. А. Тимирязева в 1975—1982 гг. Озимую пшеницу сорта Мироновская 808 возделывали на среднекультуренной суглинистой дерново-подзолистой почве в полевом севообороте интенсивного типа в вариантах: 1 — без удобрений (контроль); 2 — внесение расчетных доз минеральных удобрений, при которых планируется формирование посева, способного усваивать 3% фотосинтетически активной радиации (в среднем 183N40P138K) и давать 55 ц сухого зерна с 1 га [25]

В программу исследований были включены:

1. Фенологические наблюдения за развитием растений, временем появления и отмирания органов [9, 14].

2. Фитометрические измерения. При этом ассимилирующую поверхность определяли отдельно по каждому органу на основании анализа 50 растений в начальные фазы развития и 20 растений — в последующие; площадь листьев измеряли методом «высечек», а также при помощи фотопланиметра ААМ-7; площадь стеблей рассчитывали по формуле усеченного конуса, а колоса — как площадь поверхности параллелепипеда [5, 15].

3. Газометрическая регистрация интенсивности  $\text{CO}_2$ -обмена органов растений [21]. Для этих целей использовали отечественные газоанализаторы ГИП-7, ГИП-10 и ОА-5501. Их градуировку проводили с применением поверочных газовых смесей. Ассимиляционные камеры собственной конструкции изготавливали из обычного и кварцевого стекла. Расстоя-

ние от поверхности органа до стенок камеры не превышало 10 мм. Камеры фиксировали без нарушения естественной ориентации органа, смену которого производили ежесуточно. Для одновременной регистрации фотосинтеза нескольких органов использовали 8-канальный газовый переключатель. Температуру листа в камере измеряли микротермометром<sup>1</sup>.

Видимый фотосинтез (ВФ) рассчитывали на единицу ассимилирующей поверхности органа, на один стебель или на единицу площади посева. Количество CO<sub>2</sub>, приходящееся на 1 м<sup>2</sup> площади почвы, определяли умножением интенсивности фотосинтеза на фотосинтетическую мощность.

Нетто-ассимиляцию CO<sub>2</sub> (Н-А) определяли расчетным путем по разнице ВФ и ночного дыхания (НД), поэтому в тех случаях, когда скорость ВФ невысока, а НД значительно, Н-А может принимать отрицательное значение.

4. Биометрические измерения: определе-

ние сырой и сухой массы растений, конечного урожая и его структуры [3].

Определяемые показатели внешней среды следующие:

1. Влажность почвы и содержание НРК (методики общеприняты).

2. Температура и влажность воздуха, а также актинометрические показатели (методики по [4, 17]).

3. Концентрация CO<sub>2</sub> в воздухе (газоанализатор ОА-5501), вертикальные ее градиенты (прибор ГИП-10).

4. Скорость ветра (анемометр Фусса — малая модель).

За время наблюдений в течение вегетации озимой пшеницы приход фотосинтетически активной радиации (ФАР) составил 12,1 млрд. кДж/га (2,89 млрд. ккал/га), среднегодовое количество осадков, выпавших за апрель — август, равнялось 318 мм, среднегодовая сумма температур выше 5° составила 2381°. Запасы продуктивной влаги в метровом слое почвы на начало весенней вегетации 180—220 мм.

### Формирование ассимилирующей поверхности и фотосинтетический потенциал

Продуктивность посевов определяется эффективностью усвоения ФАР зеленой поверхностью растений. К настоящему времени формирование листовой поверхности и ее размеры являются наиболее изученными среди показателей фотосинтетической деятельности посевов зерновых культур. Для конкретных условий выявлены их оптимальные значения, достижение которых позволит получать заданный урожай [6, 10, 22, 23]. Возможность повышения продуктивности связывают с пространственной структурой посева, адаптивными особенностями растений и работой нелистовых органов [18, 19, 24].

В наших исследованиях индекс листовой поверхности (ИЛП) озимой пшеницы изменялся в широких пределах — от 2,1 до 6,8. Решающее влияние на его размеры оказали густота стеблестоя, условия увлажнения и уровень минерального питания. Так, внесение минеральных удобрений в 1975 г. увеличивало площадь листьев с 21 до 35 тыс. м<sup>2</sup>/га; во влажном 1976 г. — соответственно с 40 до 58 тыс. м<sup>2</sup>/га. Максимальный ИЛП был при высева 10 млн. всхожих семян на 1 га. Наибольшая листовая поверхность отмечалась в конце фазы выхода в трубку. В посевах пшеницы одновременно фотосинтезировало не более 5 листьев на одном стебле.

Оптимальным размером листовой поверхности большинство авторов считают 40—50 тыс. м<sup>2</sup>/га [12]. В наших опытах наивысший урожай зерна 56,4 ц/га был получен в 1977 г. при площади листьев 46,3 тыс. м<sup>2</sup>/га. Дальнейший ее рост не обеспечивал формирования высокого урожая из-за полегания растений. Адаптация фитоценоза к загущению достигается не только за счет изменения ростовых процессов (например, уменьшается кустистость и облиственность, возрастает доля верхних листьев), но и путем увеличения фотосинтетической нагрузки верхних листьев (табл. 1). Полученные результаты согласуются с литературными данными [8] о наличии саморегуляции посева при загущении, когда при изменении ФАР, поступающей к листьям, соответственно изменяется ее поглощение самими листьями. Так, в вариантах с нормой высева 5—6 млн. всхожих семян на 1 га интенсивность фото-

<sup>1</sup> Измерения показали, что температура органа в камере была на 1,7—2,1° выше, чем в естественных условиях, если температура воздуха не превышала 20°, и на 4,6° при температуре 24,7° и скорости подачи воздуха 10 л/ч. Увеличение последней до 30 л/ч смягчало «камерный эффект»: температура снижалась на 1° и более в зависимости от оводненности листа.

Интенсивность видимого фотосинтеза листьев озимой пшеницы (мг  $\text{CO}_2/\text{дм}^2$  день) в фазу выхода в трубку при разной норме высева семян. 1980 г.

Лист	Норма высева семян, млн/га				
	3	4	5	6	7
Верхний	107,3	117,6	146,3	160,8	106,7
2-й сверху	123,9	84,7	97,1	92,8	59,8
3-й »	66,0	74,9	91,0	46,3	56,9
ИЛП	3,6	3,8	4,0	4,6	4,3

синтеза верхних листьев была в 1,3—1,5 раза выше, чем при норме высева 3 млн/га.

При ИЛП больше 4,3 ассимиляция  $\text{CO}_2$  листьями снижается в результате ценотического действия.

Часто наблюдаемое уменьшение продуктивной работы листьев по мере загущения связано, на наш взгляд, с дыхательными затратами на рост и поддержание нелистовых органов, так как паразитизм нижних листьев наблюдается лишь при достижении площади листьев 68 тыс.  $\text{м}^2/\text{га}$  (в этих условиях они теряют 4,2 мг  $\text{CO}_2/\text{дм}^2$  за сутки). Подтверждением того что листья являются специализированным органом для осуществления фотосинтетической функции, могут служить низкие значения световых компенсационных пунктов (СКП), которые были получены в полевых условиях. Наступление СКП у листьев верхнего яруса происходит при уровне интегральной радиации 0,1—24,4; средних ярусов — 3,5—59,3 и нижних — 10,5—108,2 Вт/м<sup>2</sup>.

С фазы выхода в трубку в образовании ассимилирующей поверхности большую роль начинают играть листовые влагалища, стебли, а с фазы колошения — колос. Данные об ассимилирующей поверхности целых растений (табл. 2) показывают, что она была наибольшей в фазу цветения, когда растения достигли максимальной высоты. За годы опыта ассимилирующая поверхность растений колебалась от 7 до 20  $\text{м}^2$  на 1  $\text{м}^2$  почвы и превосходила площадь листьев в 2—3 раза. Начиная с фазы колошения, площадь листьев сокращается вследствие отмирания листьев, поэтому доля нелистовых органов, особенно стеблей с влагалищами листьев, увеличивается.

В течение вегетации изменяется структура посевов озимой пшеницы. В начальный период вегетации распределение площади ассимилирующей поверхности по высоте растений равномерное, в фазу выхода в трубку максимум поверхности приходится на среднюю, в дальнейшем — на верхнюю часть посева.

Комплексным показателем ассимилирующей поверхности является фотосинтетический потенциал (табл. 3). Между ФП целых растений и урожаем сухой надземной массы существует тесная корреляционная зависимость ( $r = 0,738$ ). Математическое выражение этой связи имеет

Таблица 2

Формирование ассимилирующей поверхности озимой пшеницы (тыс.  $\text{м}^2/\text{га}$ ). 1975—1977 гг.

Показатель	Всходы	Кущение		Выход в трубку		Колошение	Цветение	Молочная спелость
		осеннее	весеннее	начало	конец			
Растения	1,7	5,1	2,7	35,8	71,1	100,2	102,7	84,8
Листья	1,7	5,1	2,7	26,7	39,7	33,1	23,4	18,0
Стебли	—	—	—	9,1	31,4	53,1	63,9	57,1
Колосья	—	—	—	—	—	14,0	15,4	9,7

**Структура фотосинтетического потенциала ( $\text{м}^2 \cdot \text{дн} / \text{м}^2$ ) и усвоение  $\text{CO}_2$  ( $\text{г} / \text{м}^2$ ) органами растений озимой пшеницы в вариантах без удобрений (0) и с НРК. 1975—1977 гг.**

Органы	ФП		Н • А	
	0	НРК	0	НРК
Листья сверху:				
1-й	31,6	47,0	405,9	600,4
2-й	25,3	38,3	299,7	392,1
3-й	24,7	34,3	283,2	345,4
4-й	18,3	26,7	138,8	167,6
5-й	10,0	12,3	52,3	68,8
остальные	7,2	10,0	70,9	106,6
Стебель с влагалищем листьев:				
1-го	61,3	100,7	90,2	150,4
2-го	52,7	88,0	12,1	22,5
3-го	43,3	72,3	-6,2	-39,0
4-го	36,3	60,0	-9,0	-28,5
5-го	3,7	8,3	-1,8	-4,7
Соломина под колосом	29,3	34,7	143,9	154,3
Колос	58,7	86,3	86,0	145,4
Целое растение	402,4	618,9	1566,0	2081,3

следующий вид:  $y = 0,059x + 87,4$ , где  $y$  — абсолютно сухое вещество, ц/га;  $x$  — фотосинтетическая мощность растений,  $\text{м}^2 \cdot \text{дн} / \text{м}^2$ .

В наших опытах ФП листьев колебался в зависимости от условий от 93 до 246, а общий — от 275 до 1071  $\text{м}^2 \cdot \text{дн} / \text{м}^2$ . Среднее значение ФП в варианте с удобрениями было в 1,5 раз выше, чем без их применения. Внесение удобрений увеличивало продолжительность жизни листьев (до 4 дней). Максимальное значение ФП листьев приходилось на фазу выхода в трубку, что обусловлено продолжительностью периода и значительными размерами листовой поверхности. Наибольшего значения фотосинтетическая мощность целых растений достигала в период формирования максимальной ассимилирующей поверхности (фаза цветения).

Динамику формирования ФП листьев в течение вегетации можно представить следующим образом: всходы — конец осенней вегетации — 8,5 %; весеннее кущение — выход в трубку — 5,5; выход в трубку — колошение — 55,0; колошение — цветение — 16,5; цветение — молочная спелость — 14,5 % к итоговому значению.

У озимой пшеницы на удобренных полях фотосинтетическая мощность листьев в период после колошения была, как правило, на 42—78 % выше, чем на неудобренных. Это характерно и для других зерновых [21, 23]. Указанную особенность необходимо учитывать при разработке приемов увеличения урожая.

Доля участия листьев в формировании общего ФП составляет в среднем 30 %. Решающую роль здесь играют верхние три яруса при наибольшем участии листа-флага — около 9 %. Вклад колоса в формирование общего ФП оценивается в 15 %, а на долю стеблей с влагалищами листьев и соломины под колосом приходится 55 %.

Каждая тысяча единиц ФП листьев обеспечивала получение 3,1 кг зерна при усвоении в среднем за день 10,3 кг  $\text{CO}_2$  на 1 га.

### Интенсивность видимого фотосинтеза

Наблюдаются значительные колебания фотосинтеза в естественных условиях. Особенно резко сказывается на этом показателе изменение освещенности. Наблюдения (в общей сложности около 300 сут) показали, что в большинстве случаев в дни со сплошной облачностью, а также в ясные дни при температуре до 20° и достаточной влагообеспеченности дневная динамика усвоения  $\text{CO}_2$  описывается одновершинной кривой, следующей за кривой прихода ФАР. В облачные дни максимум фотосинтеза приходится на период от 11 до 16 ч, в ясные —

от 9 до 11ч. При сильном ослаблении интенсивности солнечного излучения (дождь) фотосинтез резко снижается и может прекратиться. В безоблачные дни при температуре воздуха свыше 25° и высокой инсоляции (300 Вт/м<sup>2</sup>), низкой относительной влажности воздуха (30—40 %) изменение фотосинтеза листьев «следует» за изменениями ФАР только в утренние и вечерние часы, а в полдень фотосинтез снижается, причем иногда наблюдается выделение СО<sub>2</sub>. Депрессия начинает проявляться в условиях, при которых влажность пахотного слоя составляет 48 % ППВ. С этого момента наблюдаются резкие колебания в дневной

Т а б л и ц а 4

Среднесуточная динамика интенсивности  
видимого фотосинтеза  $A_{эф}$ , листьев  
в зависимости от факторов внешней среды

Часы суток	$A_{эф}$ , мг СО <sub>2</sub> /дм <sup>2</sup> •ч	ФАР, кВт/м <sup>2</sup>	Температура, °С	с, мб	Содержание СО <sub>2</sub> мг/л
4	0,1	0,01	10,4	11,7	0,63
5	0,5	2,1	10,8	12,1	0,61
6	1,5	4,2	11,0	12,1	0,60
7	2,9	7,5	12,3	12,6	0,60
8	4,3	11,2	14,0	13,2	0,58
9	5,2	14,0	15,8	13,4	0,55
10	6,0	16,4	17,2	13,8	0,53
11	5,9	16,6	18,4	13,8	0,51
12	5,9	16,9	19,1	13,8	0,51
13	5,4	16,3	19,8	13,8	0,53
14	5,5	15,7	20,1	13,4	0,54
15	5,3	13,3	20,4	13,5	0,54
16	4,1	10,5	20,0	13,2	0,54
17	3,5	7,9	19,4	13,0	0,55
18	3,1	5,0	18,6	13,0	0,55
19	1,8	2,2	18,3	13,0	0,57
20	0,6	0,4	16,4	13,8	0,56
21	0,2	0,1	15,0	13,6	0,57
22	СКП	0,0	13,4	13,0	0,58

динамике фотосинтеза. У междоузлий стебля и колоса фотосинтез тоже понижается, но в отличие от листьев у этих органов не отмечается его депрессия.

Нами был зарегистрирован фотосинтез у озимой пшеницы при температуре —3...—7° с максимальным значением 0,63 мг СО<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>•ч. Изменения его характеризовались одновершинной кривой.

Дневной ход фотосинтеза у растений, вышедших из под снега, не соответствует приходу ФАР. В отдельные часы интенсивность этого процесса выходит на «плато», опускается иногда до нулевых значений несмотря на увеличение интенсивности солнечной радиации.

При анализе зависимости фотосинтеза от температуры мы определяли условия освещенности и с их учетом строили температурные кривые. При низкой освещенности фотосинтез возрастал с повышением температуры, когда как при высокой (>250 Вт/м<sup>2</sup>) максимум фотосинтеза смещался в сторону меньших температур. Наибольших значений скорость фотосинтеза листьев озимой пшеницы достигала при температуре воздуха от 13 до 21° (без корректировки на камерный эффект).

В течение вегетации интенсивность видимого фотосинтеза, рассчитанная на единицу ассимилирующей поверхности растений, плавно изменялась, закономерно уменьшаясь в фазу молочной спелости (с 4,5 до 1,3 г СО<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> в день). В ассимиляционной деятельности листьев отмечено наличие двух максимумов: в фазу всходов и в начале молочной спелости (16,6—19,2 г СО<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> в день). Подъем фотосинтеза в фазу молочной спелости можно объяснить отсутствием ограничений в действии светового фактора, так как на растении функционируют лишь верхние листья.

Световая кривая фотосинтеза листьев, построенная на основании данных табл. 4, имеет линейный характер. Это показывает, что в полевых условиях свет является фактором, ограничивающим фотосинтез.

Установлено [19], что интенсификация работы фотосинтетического аппарата может быть достигнута за счет изменения пространственной структуры листьев. Исследования фотосинтеза при различной ориентации листьев свидетельствуют о том, что интенсивность поглощения  $\text{CO}_2$  у нижних листьев возрастает с увеличением угла наклона с  $1,8$  (при  $15^\circ$ ) до  $3,4$  мг  $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$  (у горизонтально расположенных). У листьев среднего и верхнего ярусов наибольшее дневное значение ВФ отмечено при отклонении листа от оси стебля в  $15$  или  $90^\circ$ . На широте Москвы высота солнца в летние месяцы достигает  $56^\circ$ , в этих условиях приход ФАР на плоскость листа с углом наклона близким к  $60^\circ$  снижается [26]. Наклонные верхние листья были более продуктивны при юго-западной ориентации из-за того, что период наивысшей фотосинтетической активности приходится на утренние часы.

Существенное влияние на фотосинтез оказывает водообеспеченность. При увеличении дефицита почвенной влаги резко снижается интенсивность фотосинтеза. Так, в июне 1979 г. (II и III декады) создались особенно засушливые условия: среднедекадные температуры были на  $1,8$ — $2,1^\circ$  выше средних многолетних ( $14,9$ — $15,1^\circ$ ), максимальные поднимались до  $29,1$ — $30,5^\circ$ . Средняя минимальная относительная влажность воздуха была равна  $37\%$ . Осадков выпало  $22,4$  мм, или  $33\%$  нормы, в результате запасы продуктивной влаги в пахотном слое составили  $16\%$  ППВ, в метровом слое —  $44\%$ . В указанных условиях, дневное значение ВФ у верхнего листа равнялось  $117,0$  мг, у 2-го и 3-го сверху листьев —  $96,6$  и  $91,0$  мг  $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ . Листья активно усваивали  $\text{CO}_2$  только в утренние и вечерние часы. После полива дневная кривая фотосинтеза выравнивалась, а значения фотосинтеза возрастали соответственно до  $216,4$ ;  $166,3$  и  $133,5$  мг  $\text{CO}_2/\text{дм}^2$  в день, а в вариантах с НРК — соответственно до  $385,2$ ;  $235,1$  и  $177,4$  мг.

Чтобы установить влияние минерального питания на фотосинтез, использовали средневзвешенные значения нетто-ассимиляции за период вегетации. Такой подход обеспечивает более точную оценку. При обработке результатов (табл. 5) разностным методом не установлено достоверных различий между вариантами опыта. Однако вследствие превосходства в росте растений и большей ассимилирующей поверхности в варианте НРК фотосинтез посева, а следовательно, и коэффициент использования ФАР были всегда выше.

Корреляционно-регрессионный анализ данных табл. 4 позволил определить линейное уравнение, связывающее интенсивность фотосинтеза ( $y$ ) с облученностью ( $x_1$ ), температурой ( $x_2$ ), упругостью водяного пара ( $x_3$ ) и содержанием  $\text{CO}_2$  ( $x_4$ ):

$$y = 0,317 x_1 + 0,121 x_2 - 0,115 x_3 + 2,532 x_4 - 1,319.$$

Коэффициенты при  $x_{1-4}$  характеризуют изменение интенсивности фотосинтеза при увеличении (уменьшении) значения данного фактора и фиксированных значениях других. Учитывая, что коэффициенты регрессии — величины поименованные, силу влияния каждого фактора оценивают с помощью  $r$ -коэффициентов. В нашем случае они равны:  $\beta_1 =$

Таблица 5

Интенсивность усвоения  $\text{CO}_2$  листьями и растениями озимой пшеницы (Н-А, г/м<sup>2</sup>·сут) в вариантах без удобрений и с 183N40P138K

Вариант	1975		1976		1977		1980	
	листья	растения	листья	растения	листья	растения	листья	растения
Контроль	11,8	5,3	9,8	2,5	8,9	5,2	11,5	6,5
НРК	9,3	4,2	9,3	2,5	8,8	4,5	10,9	4,9

$t_{\text{ФАКТ}}$  1,85 для листьев и 2,49 для растений,  $t_{0,5}$  3,2.

$= 0,914$ ;  $\beta_2 = 0,192$ ;  $\beta_3 = -0,035$  и  $\beta_4 = 0,039$ , т. е. наиболее сильное влияние на фотосинтез оказывает облученность, наименьшее — влажность воздуха. Критерии существенности оказались значимыми при переменных  $x_1$  и  $x_2$  соответственно  $t_1 = 15,23$ ,  $t_2 = 2,31$ . Множественный коэффициент детерминации равен  $0,982$ , а критерий Фишера  $202,7$ . Учитывая недостатки регрессионного анализа, в частности попарную корреляцию независимых переменных, мы уточнили функцию для каждого фактора в отдельности:

$$y = 0,342x_1 + 0,350 \quad (r = 0,984, \quad t = 23,72),$$

$$y = 0,453x_2 + 4,175 \quad (r = 0,717, \quad t = 4,36),$$

$$y = 2,133x_3 - 24,789 \quad (r = 0,656, \quad t = 3,68).$$

Для характеристики фотосинтеза растений в естественных условиях большое значение имеют наивысшие скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  [1]. В наших экспериментах максимальная интенсивность ВФ составила  $36 \text{ мг } \text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$  (10 мая 1974 г.) при уровне ФАР  $363 \text{ Вт}/\text{м}^2$ , относительной влажности воздуха  $61 \%$ , температуре  $17,5^\circ$  и влажности почвы около  $78 \%$  ППВ. Максимальная скорость фотосинтеза почти в 6 раз превосходила обычно наблюдаемую.

Интенсивность ВФ в среднем была равна: у листьев —  $4,04 \pm 0,31$ ; стеблей —  $1,54 \pm 0,38$ ; колоса —  $2,10 \pm 0,35 \text{ мг } \text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ . Фотосинтетическая активность стеблей в значительной степени зависела от облученности. Например, при площади листьев свыше  $40 \text{ тыс. м}^2/\text{га}$  положительный газообмен двух нижних междоузлий не регистрировался. Интенсивность ФАР в зоне их расположения составляла около  $10 \%$  прихода ее на верхнюю часть посева. Нелистовым органам, расположенным вверху растения, свойственна и большая фотосинтетическая активность. Так, у верхнего междоузлия стебля (соломина под колосом) ассимиляция  $\text{CO}_2$  достигала  $3,18 \pm 0,76 \text{ мг}/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ . Значение ВФ колоса выше, чем нижних листьев. При влажности зерна  $51 \%$  фотосинтез у колоса не регистрировался из-за преобладания дыхания, тогда как газообмен  $\text{CO}_2$  сохранялся до фазы начала восковой спелости. Повышение фотосинтеза у колоса оказывало положительное влияние на урожай.

При сравнительном изучении интенсивности  $\text{CO}_2$  газообмена у сортов озимой пшеницы Мироновская 808, Заря, Ильичевка достоверных различий не установлено. Интенсивность фотосинтеза составила соответственно  $6,4$ ;  $6,3$  и  $6,1 \text{ мг } \text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ , а затраты на дыхание —  $0,45$ ;  $0,40$  и  $0,48 \text{ мг } \text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ .

Наибольшим поглощением  $\text{CO}_2$  отличались молодые полностью сформировавшиеся листья. Их дневная продуктивность достигала  $210 \text{ мг } \text{CO}_2/\text{дм}^2$ . Продуктивность фотосинтеза колоса не превышала  $72 \text{ мг}/\text{дм}^2$ . У верхнего междоузлия стебля дневное усвоение  $\text{CO}_2$  достигало  $137 \text{ мг}/\text{дм}^2$ . За годы исследований максимальное дневное усвоение  $\text{CO}_2$  листьями отмечалось в фазу выхода в трубку. В этот период наблюдалось повышение удельной поверхностной плотности листьев, сформированных после перезимовки заново.

### Продуктивность фотосинтеза посевов

Формирование урожая происходит в результате взаимодействия разных слагаемых фотосинтетической деятельности растений. Согласно нашим данным (табл. 6), продуктивность фотосинтеза посевов возрастает до фазы цветения и достигает к этому времени около  $300 \text{ кг } \text{CO}_2/\text{га}$  за день. В данный период продолжительность дневного усвоения  $\text{CO}_2$  нижними листьями составляет около  $14$ , верхними —  $16 \text{ ч}$ ; площадь листьев — около  $20 \text{ тыс. м}^2/\text{га}$ , или  $50 \%$  максимального размера.

Чтобы составилось более четкое представление об интенсивности газообмена  $\text{CO}_2$ , в табл. 7 приведены результаты одного из типичных суточных наблюдений, где данные на каждый срок представляют собой среднее из двух определений.

Динамика CO<sub>2</sub> газообмена (кг/га за сутки) посевов озимой пшеницы. 1975—1977 гг.

Показатель	Осенняя вегетация	Кущение	Выход в трубку		Колошение	Цветение	Молочная спелость	За вегетацию
			начало	конец				
$A_{вф}$	20,8	5,3	261,5	263,3	274,1	294,2	222,6	20344,9
$A_{дмс+нд}$	3,4	2,3	37,8	83,8	98,5	120,7	93,2	6451,0
$A_{нд}$	1,7	0,8	8,4	30,9	33,2	33,4	23,0	1883,5
$A_{дмс+нд} \cdot 100\%$	16,2	43,3	14,4	31,8	35,9	41,0	41,9	31,7
$\frac{A_{вф}}{A_{нд}} \cdot 100\%$	7,8	15,1	3,2	11,7	12,1	11,3	10,3	9,2

Примечание.  $A_{вф}$  — интенсивность ВФ посева;  $A_{дмс+нд}$  — дыхание за сутки;  $A_{нд}$  — ночное дыхание.

С появлением генеративных органов заметно возрастает количество выделенного при дыхании углекислого газа. В среднем за вегетацию затраты CO<sub>2</sub> на ночное дыхание составили 9 % общего усвоения. Суточный расход CO<sub>2</sub> (на ночное и темновое дыхание) постоянно повышается до 40 % в связи с тем, что усвоение CO<sub>2</sub> по мере старения растений уменьшается быстрее, чем дыхание. Например, при пожелтении листовой пластинки наполовину фотосинтез снижается на 75%. Отмечено соответствие темпов накопления биомассы и темпов поглощения CO<sub>2</sub>. Однако мы согласны с [11] в том, что зависимость эта не прямая пропорциональная, а более сложная.

Таблица 7

Суточная динамика интенсивности газообмена CO<sub>2</sub> (мг/дм<sup>2</sup>) органов растений озимой пшеницы и факторов внешней среды. 22—23 июня 1977 г.

Часы суток	Органы растения				ФАР, кВт/м <sup>2</sup> ·ч	Т, °С	φ, %
	колос	верхнее междоузлие	верхний лист	2-й лист сверху			
0	-0,38	-0,17	-0,15	-0,13		8,8	72
1	-0,38	-0,08	-0,15	-0,13	—	10,0	84
2	-0,30	-0,17	-0,15	-0,13	—	10,4	91
3	-0,30	-0,17	СКП	-0,13	—	10,1	91
4	СКП	-0,0	0,44	СКП	—	10,0	91
5	0,76	СКП	2,04	0,53	7,5	10,0	91
6	1,82	0,08	3,21	1,34	18,4	10,0	91
7	4,56	3,74	5,17	2,61	32,6	10,5	87
8	4,26	3,05	6,86	4,35	43,5	11,0	79
9	4,10	4,42	7,30	2,61	61,0	12,6	73
10	3,04	3,40	6,86	4,29	71,1	12,9	67
11	1,52	2,38	5,11	2,61	54,8	13,1	66
12	3,80	2,38	4,37	2,61	46,0	13,0	63
13	4,10	5,44	6,14	5,62	48,1	13,9	56
14	4,71	6,80	6,14	6,70	56,9	14,4	56
15	4,56	5,10	8,46	5,76	68,2	15,4	56
16	4,10	4,70	5,40	3,41	54,4	15,7	55
17	3,35	3,10	4,22	3,41	37,7	14,2	43
18	3,04	2,04	5,70	2,88	31,4	14,1	43
19	СКП	-0,18	0,44	0,67	18,4	13,9	43
20	-0,30	-0,08	0,44	0,20	3,3	12,9	44
21	-0,30	-0,08	СКП	СКП	—	11,2	46
22	-0,45	-0,17	-0,20	-0,13	—	11,6	55
23	-0,38	-0,17	-0,22	-0,20	—	9,8	56
Итого:							
фотосинтез	50,72	46,64	78,30	49,60	—	—	—
дыхание	-2,79	-1,35	-0,87	-0,85	—	—	—

За осеннюю вегетацию озимая пшеница усваивает 3 % CO<sub>2</sub> от общего поглощения, в период весеннее кущение — конец трубкования — 37, колошение — молочная спелость — 50, молочная спелость — конец вегетации — 10 %. В среднем за годы исследований видимое поглощение CO<sub>2</sub> растениями составило 200 ц/га.

Следует отметить, что данные о накоплении биомассы, рассчитанные по газообмену, и данные, полученные прямым измерением биомассы, совпадают. Так, максимальное накопление абсолютно сухого вещества приходилось на фазу молочной спелости и составило за годы исследований в среднем 124 ц/га, а с учетом корней [16] — 136 ц/га. Согласно основному уравнению фотосинтеза на формирование всей фитомассы должно быть использовано  $136 \cdot 1,47 \cdot 0,95 = 183$  (ц CO<sub>2</sub> на 1 га). Нетто-ассимиляция CO<sub>2</sub> озимой пшеницей с учетом дыхания корней [13] равняется  $203,4 - 18,8 - 20,3 = 164,3$  (ц/га). Таким образом, расхождение  $183 - 164 = 19$  (ц/га) составляет всего 10 %.

Многие исследователи считают, что урожай не зависит от интенсивности фотосинтеза. Однако, по мнению И. Зелича [27], этот вывод получен на основании эпизодических измерений фотосинтеза отдельных листьев. Длительное измерение фотосинтеза каждого органа растения дало возможность оценить взаимосвязь между показателями фотосинтетической деятельности растений и урожаем озимой пшеницы (табл. 8). Установлена тесная связь между фотосинтетической мощностью растений ( $x_1$ ), интенсивностью усвоения CO<sub>2</sub> ( $x_2$ ) и урожаем сухой массы растений ( $R = 0,810$ ). Описывается она следующим уравнением:

$$y = 0,017 x_1 - 9,941 x_2 + 152,01.$$

При разработке модели фотосинтетической продуктивности посевов важно знать роль отдельных листьев и других органов в активном поглощении CO<sub>2</sub>.

Как следует из данных табл. 3, роль листьев в фотосинтетической деятельности растений является доминирующей. Они усваивают около 80 % поглощенного углерода. Основной вклад вносят 3 верхних листа, находящихся на продуктивном стебле, — до 60 % CO<sub>2</sub> от общего ее количества, которое накапливают растения. Листья у озимой пшеницы сохнут к фазе молочной-восковой спелости, после чего основными поставщиками CO<sub>2</sub> становятся стебли, колосья, а в конце вегетации — узлы на стебле.

В фотосинтезе растений на долю стеблей с влагалищами листьев приходится 13 % CO<sub>2</sub>, причем на верхнее междоузлие — до 9 %. Нижние междоузлия в основном расходуют накопленные продукты на дыхание. Доля колоса в усвоении CO<sub>2</sub> снижается в ходе вегетации с 20 до 6 % (табл. 9).

**Таблица 8**

**Некоторые показатели фотосинтетической деятельности озимой пшеницы**

Показатель	1975 г.		1976 г.		1977 г.		1980 г.	
	0	НРК	0	НРК	0	НРК	0	НРК
Н-А, г CO <sub>2</sub> /м <sup>2</sup> •сут:								
листьев	11,8	9,3	8,8	9,3	8,9	8,8	11,5	10,9
растений ( $x_2$ )	5,3	4,2	2,5	2,5	5,2	4,5	6,5	4,9
ФП, м <sup>2</sup> •дн/м <sup>2</sup> :								
листьев	102	140	147	247	124	163	93	127
растений ( $x_2$ )	304	404	636	1071	279	422	275	379
Площадь листьев, тыс. м <sup>2</sup> /га	21,7	35,9	40,6	58,0	32,0	46,3	21,7	31,6
Урожай, ц/га:								
сухой массы ( $y$ )	109,1	120,1	121,8	148,2	108,1	138,4	78,6	100,5
зерна	41,0	48,9	42,3	31,3*	43,0	56,4	37,8	38,2

\* Растения сильно полегли.

Таблица 9

Доля участия органов озимой пшеницы в усвоении CO<sub>2</sub> (%)

Орган растения	Колошение	Цветение	Молочная спелость	Восковая спелость	За вегетацию
Листья	74,3	62,3	53,5	—	80,3
Стебли	4,9	24,3	40,0	—	13,4
Колосья	20,8	13,4	6,5	—	6,3

Таблица 10

Дневная продуктивность фотосинтеза колоса (мг CO<sub>2</sub> на 1 г сухой массы) и листьев (мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>) озимой пшеницы с разной степенью остистости в фазу цветения

Тип колоса	1982 г.		1984 г.	
	колос	лист	колос	лист
Типичный	5,8	86,7	9,3	92,9
Безостый	4,9	102,7	7,4	104,2
Остистый	13,8	71,4	15,1	87,0

У озимой пшеницы в отличие от ржи листья играют доминирующую роль в усвоении CO<sub>2</sub> на всех фазах развития.

Нами были проведены газометрические исследования с целью определить роль остей в фотосинтезе колоса. Объект изучения — озимая пшеница сорта Мироновская 808. Растения выращивали из семян, отобранных из колосьев, различающихся по остистости: 1 — типичные ости в верхней части колоса, 2 — безостые, 3 — полностью остистые колосья [7]. Полученные результаты (табл. 10) показали, что остистые колосья усваивают CO<sub>2</sub> более интенсивно, чем безостые. Даже при отрицательном балансе CO<sub>2</sub> газообмена (молочно-восковая спелость) остистые колосья усваивают CO<sub>2</sub> в зеленых участках колоса, где цветковая чешуя переходит в ость, что в некоторой степени компенсирует расход CO<sub>2</sub> на дыхание. Однако появление дополнительного источника ассимилятов приводит к изменению донорно-акцепторной связи, что выражается в снижении интенсивности фотосинтеза у листа-флага. Видимо, это можно считать причиной наблюдаемого порой отсутствия положительного влияния остей на урожай.

### Выводы

1. Урожай озимой пшеницы находится в тесной связи с фотосинтетической мощностью посева ( $r > 0,7$ ). Каждая тысяча единиц ФП листьев обеспечивала получение 3,1 кг зерна; усвоение CO<sub>2</sub> в среднем за день составляло в этом случае 10,3 кг.

2. Площадь листьев колебалась от 21 до 68 тыс. м<sup>2</sup>/га в зависимости от густоты стеблестоя, водообеспеченности и уровня минерального питания. В течение вегетации размеры листовой поверхности изменялись следующим образом: весеннее кущение — 2,7 тыс. м<sup>2</sup>/га; начало выхода в трубку — 26,7; конец выхода в трубку — 39,7; колошение — 33,1; цветение — 23,4; молочная спелость — 18,0 тыс. м<sup>2</sup>/га. Фотосинтетическая мощность растений в варианте с удобрениями в период после колошения на 42—78 % выше, чем у контрольных.

3. Максимальная интенсивность видимого фотосинтеза листьев составила 36 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>•ч, что почти в 6 раз выше обычно наблюдаемой. Решающее влияние на фотосинтез оказывают облученность, температура воздуха и водообеспеченность.

4. За вегетацию посева озимой пшеницы усваивают в среднем 200 ц CO<sub>2</sub> на 1 га. Наивысшая продуктивность отмечена в фазу цветения — до 300 кг CO<sub>2</sub> на 1 га в сутки.

5. Основной вклад в фотосинтез растений вносят листья, особенно 3 верхних листа. На долю последних приходится 60 % общего усвоения CO<sub>2</sub>.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений. — Л.: Наука, 1976.
2. Гуляев Б. И. Фотосинтез и продукционный процесс. — Киев: Наукова думка, 1983.
3. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. — М.: Колос, 1968.
4. Кульков О. В., Коган В. А. Измерение влажности воздуха в с.-х. целях. —

- Л.: Гидрометеоздат, 1977. — 5. Кумаков В. А. Структура фотосинтетического потенциала разных сортов яровой пшеницы. — С.-х. биология, 1968, т. 3, № 3, с. 362—368. — 6. Кумаков В. А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции. — В кн.: Физиол. фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 362—368. — 7. Лезжова Т. В. Изучение причин появления разновидности эритроспермум в элитных посевах озимой пшеницы сорта Мироновская 808. — В сб.: Биол. основы повышения урожайности с.-х. культур. М.: ТСХА, 1979, с. 93—96. — 8. Мурей И. А. Зависимость площади листьев растений в посевах от величины ценотического действия. — Физиол. раст., т. 23, № 3, с. 584—594. — 9. Наставления гидрометеорологическим станциям и постам / Изд. 2-е, — Л.: ГИМИЗ, 1963. — 10. Неттевич Э. Д., Комар О. А. Особенности фотосинтеза и формирования урожая ярового ячменя в Центральном районе Нечерноземной зоны РСФСР. — Вестн. с.-х. науки, 1980, № 2, с. 61—67. — 11. Нилоская Н. Т., Смирнов М. И., Коржева Г. Ф. Взаимосвязь газообмена и чистой продукции агроценоза (по данным исследований в герметическом фитотроне). — В кн.: Исслед. геосистем в целях мониторинга. М.: Наука, 1981, с. 116—124. — 12. Ничипорович А. А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений. — В кн.: Физиол. фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 7—33. — 13. Полонский В. И. Камера для определения дыхания не отделенных от растений корневых систем в условиях светокультуры. — В кн.: Газометрические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Тарту, 1976, с. 120—122. — 14. Практикум по растениеводству. — М.: Колос, 1970. — 15. Росс В., Росс Ю. Биометрические измерения в посевах, с.-х. культур. — В кн.: Методические указания по учету и контролю важнейших процессов фотосинтетической деятельности растений. М.: ВАСХНИЛ, 1969, с. 25—34. — 16. Сафонов А. Ф. Особенности формирования корневой системы и урожай озимой пшеницы на дерново-подзолистой почве. — Автореф. канд. дис. М., 1973. — 17. Тооминг Х. Г., Гуляев Б. И. Методика измерения фотосинтетически активной радиации. — М.: Наука, 1967. — 18. Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. — Л.: Гидрометеоздат, 1984. — 19. Цельникер Ю. Л., Осипова О. П., Николаева М. К. Физиологические аспекты адаптации листьев к условиям освещения. — В кн.: Физиол. фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 187—202. — 20. Шатилов И. С., Чудновский А. Ф. Агрофизические, агрометеорологические и агротехнические основы программирования урожая. — Л.: Гидрометеоздат, 1980. — 21. Шатилов И. С., Ваулин А. В. Динамика ассимилирующей поверхности и роль отдельных органов растений в формировании урожая ячменя. — Изв. ТСХА, 1972, вып. 1, с. 21—30. — 22. Шатилов И. С., Замараев А. Г., Чаповская Г. В. Фотосинтетический потенциал и урожай зерновых. — Изв. ТСХА, 1979, вып. 4, с. 18—29. — 23. Шатилов И. С. Повышение использования солнечной радиации. — В кн.: Тез. докл. науч. конфер. с.-х. вузов, посвященной 100-летию со дня рождения В. И. Ленина. Л., 1971, вып. 2, с. 36—38. — 24. Шатилов И. С., Замараев А. Г., Чаповская Г. В. Фотосинтетическая деятельность зерновых культур в интенсивном севообороте в условиях Центрального Нечерноземья. — С.-х. биол., 1985, № 6, с. 3—13. — 25. Шатилов И. С., Шаров А. Ф. Динамика ассимилирующей поверхности, интенсивность и продуктивность фотосинтеза и формирование урожая озимой пшеницы. — Изв. ТСХА, 1978, вып. 1, с. 23—35. — 26. Yates D. J. — Austral. J. Plant. Physiol., 1981, vol. 8, N 3, p. 335—346. — 27. Zelitch I. — Bio Science, 1982, vol. 32, N 110, p. 796—802.

*Статья поступила 31 июля 1986 г.*

## SUMMARY

Interconnections between photosynthetic plant activity factors and the yield have been analyzed. It is shown that the yield of plants is most closely connected with photosynthetic potential. Every thousand of P<sub>hp</sub> units forms 3.1 kg of grain, 10.3 kg of CO<sub>2</sub> a day being absorbed per 1 ha. Photosynthesis is mostly affected by irradiation, air temperature and water supply. Mineral nutrition mainly affects the dimension of assimilating plant surface. The average photosynthetic intensiveness is 6 times lower than the maximum intensiveness which makes up 36 mg of CO<sub>2</sub>/dm<sup>2</sup>·hr. The highest productivity has been found in a flowering stage.