

УДК 633.13:581.12

## ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ГАЗООБМЕН И ПРОДУКТИВНОСТЬ ОВСА ПРИ РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ВЫРАЩИВАНИЯ

И. С. ШАТИЛОВ, А. Ф. ШАРОВ

(Кафедра растениеводства)

На основании данных газообмена  $\text{CO}_2$  у овса, полученных в разные по погодным условиям годы, проанализирована связь дыхания с продуктивностью растений. Показано, что интенсивность дыхания мало зависит от уровня минерального питания или метеорологических условий, несмотря на имевшие место различия. В посевах овса снижение доли дыхания в газообмене растений совпадало со снижением накопления биомассы и урожая. Дается характеристика составляющих темного дыхания. В частности, затраты дыхания на рост составляют около 23 % суммарных затрат на дыхание. Отмечается, что уровень третьей компоненты темного дыхания, связанной с перераспределением биомассы, может служить критерием оптимальности условий фотосинтеза. На основании данных о дыхании на свету (около 27 % истинного газообмена) найдено значение истинного фотосинтеза посевов овса, которое достигает 400 ц  $\text{CO}_2$  на 1 га. Обсуждаются некоторые возможности регуляторных отношений между дыханием и фотосинтезом.

Большинство задач программирования урожая относится к задачам оптимального управления ростом и развитием растений. Их практическая реализация будет успешной при достаточном внимании к исследованию дыхания, которое наряду с фотосинтезом и ростом является важнейшей физиологической функцией, влияющей на продуктивность растений. Особенности изучения дыхания определяются его двойкой направленностью. С одной стороны, оно является необходимым условием интенсивного синтеза новых структур и, следовательно, высокого темпа накопления биомассы, с другой — это основной канал потерь ассимилятов [6]. Глубокому пониманию дыхательных процессов препятствует недостаток экспериментального материала о дыхании отдельных органов растений и в целом посевов [2, 4].

Мы предприняли попытку выяснить роль дыхания в продукционном процессе, вычленив составляющие темного дыхания (Дт), оценить вклад фотодыхания (ФД) в истинный газообмен  $\text{CO}_2$  растений овса в опыте с резко контрастными условиями.

### Методика

Исследования проводили в двух крайних вариантах уровней минерального питания: 1 — без удобрений (контроль); 2 — внесение удоб-

рений в нормах, обеспечивающих получение 55 ц зерна с 1 га (расчет на максимальную влагообеспеченность). В остальном агротехника воз-

дельвания овса сорта Геркулес соответствовала рекомендациям для Центрального района Нечерноземной зоны РСФСР. Семена высевали в разные сроки.

Интенсивность дыхания измеряли с помощью газоанализаторов ГИП-10 МБЗ и ОА-5501 у отдельных органов на целом растении.

Регистрацию Дт осуществляли круглосуточно в затемненных камерах в следующие периоды: 1 — всходы, 2 — кущение, 3 — выход в трубку, 4 — выметывание, 5 — молочная спелость, 6 — восковая спелость. При скорости тока воздуха через камеру 30 л/ч и выше температура органов была на 1,8°C больше, чем воздуха, если фон последней достигал 25°C.

Повторность опыта 2—4-кратная, т. е. мы прослеживали дыхание органов в течение 2—4 сут при ежесуточной их смене в камерах. Суммируя количество CO<sub>2</sub>, выделенное отдельными органами, получали данные для целого растения.

При использовании темнового метода в объемную камеру помещали отдельные побеги и непрерывно регистрировали выделение CO<sub>2</sub> в течение 2 сут.

Расчет значений коэффициентов роста и поддержания проводили экстраполяционным и дублировали температурным методом [7]. Последний наиболее применим для корней из-за трудностей, возникающих при изучении темпов их роста.

Применение экстраполяционного (графического) способа определения компонент дыхания требует специальных исследований прироста массы органов. В нашем опыте данные о массе органов получены на «типичных» растениях, которые были выявлены после тщательных замеров высоты, количество листьев и затем количества колосков в метелке. Отобранные побеги отмечали и взвешивали через 72 ч.

Применяя температурный метод, дыхание измеряют при 5, 25 и 40°C. Для получения такой температуры мы использовали ультратермостат и холодильник. Перед измерением дыхания органы выдерживали при заданной температуре в течение 20—30 мин. Определение интенсивности дыхания 4—6-кратное; его выполняли

через каждые 5 мин. Точность измерений не превышала 2,5 %.

Затраты CO<sub>2</sub> на дыхание (дыхательная способность) приведены к температуре 25°C согласно [6]. Коэффициент перехода от выделенного при дыхании CO<sub>2</sub> к сухому веществу (СН<sub>2</sub>О) принимали равным 0,68 [9].

Фотодыхание определяли на основании послесветового выброса CO<sub>2</sub> [12]. В связи с технической сложностью измерения дыхания на свету использовали газоанализатор чувствительностью 9,5·10<sup>-4</sup> мг на 1 деление с высокой скоростью лентопотяжки вторичного прибора. Из-за трудоемкости операций мы ограничились краткосрочными определениями, по результатам которых характеризовали поведение растений в течение указанного отрезка вегетации.

Условия вегетации 1978 и 1979 гг. были резко контрастными и существенно отличались от нормы. Количество осадков, выпавших за май — август 1978 г., составило 335 мм, т. е. было на 63 мм выше средних многолетних. Сумма активных температур равнялась 1600° при норме 1742°C. Частые дожди, высокая влажность воздуха и почвы, недостаток тепла вызвали задержку в развитии растений. В варианте с внесением расчетных норм удобрений в фазу молочной спелости наблюдалось массовое полегание растений.

Вегетационный период 1979 г. отличался повышенными температурами (на 1°C выше средних многолетних) и небольшим количеством осадков (228 мм при норме 272 мм). Особенно мало их выпало в мае — июне, но во второй половине вегетации осадки смягчили действие засухи и вызвали развитие мощного подгона, который не успел вызреть.

Погодные условия и различия в уровне минерального питания отразились на росте и развитии растений. Формирование ассимиляционного аппарата шло интенсивнее при внесении удобрений.

Фотосинтетический потенциал растений в варианте НРК превышал контроль в 1,4 раза. При этом каждая тысяча единиц ФП обеспечивала получение соответственно 2—4 и 3—5 кг зерна. Интенсивность усвоения CO<sub>2</sub> в сложившихся условиях не зависела от

## Структура урожая овса

Показатель	1978 г.		1979 г.	
	Контроль	NPK	Контроль	NPK
Высота растений, см	123	130	65	74
Густота стояния растений, шт/м <sup>2</sup>	210	212	240	240
Число стеблей на 1 м <sup>2</sup>	468	512	760	1176
в т. ч. продуктивных	410	452	572	696
Масса растения, г	4,3	5,4	2,8	3,5
Масса зерна с метелки, г	0,93	0,83	0,43	0,28
Число колосков в метелке	25	35	15	14
Масса 1000 зерен, г	30,3	24,4	33,5	32,4
Биологический урожай зерна, ц/га	38,2	37,8	24,7	19,2
Надземная сухая масса, ц/га	78,8	100,5	47,6	57,6

удобрений. Уровень нетто-ассимиляции в 1976 г. составил 11 г CO<sub>2</sub> на 1 м<sup>2</sup> поверхности растений, в 1979 г. — 18 г. Повышение

Таблица 2

Интенсивность темнового дыхания (мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>·сут) органов растений в течение вегетации 1978 г.

Орган растения	Период наблюдений				
	1	2	3	4	5
Лист:					
1-й	29,4 21,1	18,0 21,7	—	—	—
2-й	36,4 30,3	23,1 20,4	—	—	—
3-й	—	20,4 20,4	16,8 11,1	—	—
4-й	—	31,3 22,8	12,6 10,0	19,3 15,2	—
5-й	—	—	24,2 11,4	12,7 12,3	15,4 19,7
6-й	—	—	15,0 20,5	19,4 15,2	15,1 16,1
7-й	—	—	18,1 14,1	14,9 18,3	18,2 22,1
Стебель с влагалищем:					
4-го листа	—	—	36,3 18,9	15,4 14,9	15,3 7,5
5-го »	—	—	41,4 30,4	17,3 12,8	13,9 9,2
6-го »	—	—	41,2 43,8	23,4 15,7	21,6 13,5
7-го »	—	—	61,9 39,5	16,4 15,4	28,6 20,1
Соломина под метелкой	—	—	—	24,9 17,3	23,1 24,4
Метелка	—	—	—	46,4 (35,7) 54,9 (34,0)	59,7 (29,8) 39,0 (19,5)

Примечание. Здесь и в табл. 3—6, 8, 11, 15, 16 в числителе—контроль, в знаменателе—вариант NPK; в скобках—мг CO<sub>2</sub> на 1 г сухого вещества в сут (то же в табл. 3).

Таблица 3

Интенсивность темнового дыхания (мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>.сут) органов растений овса в течение вегетации 1979 г.

Орган растения	Период наблюдений				
	1	2	3	4	5
<b>Лист:</b>					
1-й	<u>18,1</u> 20,3	<u>41,4</u> 54,9	—	—	—
2-й	<u>32,9</u> 35,2	<u>33,2</u> 58,3	66,9 54,8	—	—
3-й	—	<u>42,1</u> 41,7	<u>54,2</u> 52,9	22,3 20,7	—
4-й	—	<u>41,9</u> 37,9	<u>31,3</u> 56,9	24,4 23,9	8,6 8,8
5-й	—	<u>53,8</u> 33,4	<u>28,6</u> 31,5	17,0 14,5	11,5 14,3
6-й	—	—	<u>32,3</u> 42,1	25,7 27,5	13,0 15,9
<b>Стебель с влагалищем:</b>					
3-го листа	—	—	<u>37,1</u> 72,0	34,4 19,9	4,9 6,7
4-го >	—	—	<u>48,0</u> 61,6	30,2 17,2	7,5 9,5
5-го >	—	—	<u>36,5</u> 68,3	28,0 23,7	7,2 9,8
6-го >	>	>	<u>36,8</u> 32,9	29,4 27,7	10,3 17,5
Соломина под метелкой	—	—	—	25,8 15,3	12,9 15,4
Метелка	—	—	—	54,2 (27,9) 35,4 (19,7)	12,8 (16,6) 21,2 (22,3)

биологической продуктивности овса при внесении удобрений, очевидно, связано с увеличением размеров фотосинтезирующих органов. Под влиянием удобрений увеличивался не только сбор сухого вещества, но и высота растений, общая и продуктивная кустистость (табл. 1). Однако в этом варианте отмечено снижение отдельных показателей продуктивности метелки, а именно массы зерна и его выхода. Основной причиной снижения урожая в 1978 г. было прикорневое полегание растений, а в 1979 г. — жаркая погода в момент закладки репродуктивных органов и образование побегов летнего кущения. Формирование последних на 30 % обеспечивалось за счет ассимилятов, поступающих из главных побегов [15].

#### Результаты

Данные об интенсивности темнового дыхания органов овса представлены в табл. 2, 3. В настоящее время можно считать доказанным [6], что интенсивность дыхания от нижних метамеров стебля к верхним постоянно усиливается. Этот факт подтверждают и наши данные. Вместе с тем в 1979 г. в условиях резкого недостатка влаги (фаза выхода в трубку) мы наблюдали усиление дыхания нижних листьев. При этом дыхание пре-

Отношение дыхания к видимому фотосинтезу (%) в 1978 г.

Орган растения	1978 г.					1979 г.				
	Период наблюдений									
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Лист:										
1-й	29 <u>13</u>	36 <u>32</u>	—	—	—	6 <u>7</u>	204 <u>94</u>	—	—	—
2-й	28 <u>20</u>	26 <u>21</u>	—	—	—	38 <u>38</u>	86 <u>64</u>	5268 <u>235</u>	—	—
5-й	—	—	21 <u>8</u>	16 <u>37</u>	59 <u>118</u>	—	14 <u>9</u>	29 <u>33</u>	17 <u>17</u>	23 <u>29</u>
7-й	—	—	10 <u>7</u>	9 <u>15</u>	14 <u>21</u>	—	—	16 <u>18</u>	14 <u>13</u>	25 <u>32</u>
Стебель с влагалищем:										
4-го листа	—	—	107 <u>155</u>	—	351 <u>—</u>	—	—	451 <u>1314</u>	150 <u>274</u>	95 <u>134</u>
7-го »	—	—	72 <u>124</u>	101 <u>204</u>	100 <u>48</u>	—	—	48 <u>28</u>	42 <u>30</u>	46 <u>80</u>
Соломина под метелкой	—	—	—	37 <u>56</u>	40 <u>106</u>	—	—	—	102 <u>63</u>	64 <u>64</u>
Метелка	—	—	—	36 <u>65</u>	206 <u>224</u>	—	—	—	114 <u>102</u>	25 <u>60</u>

восходило фотосинтез почти в 50 раз, что у такой влаголюбивой культуры, как овес, вероятно, вызвано параличом устьиц старых листьев.

Наиболее энергично выделяют  $\text{CO}_2$  междоузлия стеблей в период интенсивного роста. Дыхание верхней части соломины, расположенной под метелкой, такое же, как у верхнего листа. Из-за слабого фотосинтеза, обусловленного затенением, нижние междоузлия расходовали  $\text{CO}_2$  в 13 раз интенсивнее, чем ассимилировали его (табл. 4).

При полегании растений наблюдалось снижение интенсивности дыхания стеблей на 30—50%. Аналогичная картина отмечена при исследовании озимой пшеницы [13].

Интенсивность дыхания метелки выше в момент ее появления. Преобладание дыхания над фотосинтезом у репродуктивных органов наиболее ощутимо в фазу восковой спелости верхушечного (терминального) колоска метелки. Видимый газообмен  $\text{CO}_2$  метелки в указанный период становится отрицательным, т. е. выделение выше, чем усвоение, и достигает 4—7 мг на 1 г сухой массы в 1 сут.

Интенсивность дыхания корневой системы мы определяли в краткосрочных опытах, так как корни быстро подсыхали в токе воздуха, проходящего через камеру. В период вегетативного роста дыхательная активность корней колебалась от 0,88 до 0,76 мг/г сухой массы в 1 ч и резко снижалась после фазы выметывания: сначала до 0,56 — в фазу молочной спелости, а затем до 0,37 мг — к моменту наступления восковой спелости.

Динамика выделения CO<sub>2</sub> растением по фазам развития

Год опыта	1	2	3	4	5
<i>г/м<sup>2</sup> поверхности за 1 сут</i>					
1978	3,4	2,2	3,0	2,0	3,5
	2,5	2,1	2,2	1,8	2,3
1979	2,7	4,1	3,8	2,1	1,0
	2,9	4,6	5,2	1,5	1,3
<i>г/м<sup>2</sup> поверхности за ночь</i>					
1978	0,6	0,6	0,8	0,8	0,9
	0,5	0,6	0,6	0,6	0,8
1979	0,7	1,5	1,7	0,7	0,5
	0,7	2,1	2,4	0,5	0,6
<i>г/кг сухой массы за сутки</i>					
1978	87,5	44,8	45,5	20,6	28,0
	65,5	37,0	30,7	22,6	22,8
1979	42,9	31,8	37,8	29,9	14,5
	34,3	27,7	57,7	38,4	23,3
<i>г/кг сухой массы за ночь</i>					
1978	14,3	13,1	12,6	7,7	7,2
	12,5	10,2	8,7	7,7	7,9
1979	11,9	11,6	16,3	10,6	6,5
	8,5	13,0	27,0	12,9	8,9

Возможно, полученные данные несколько занижены из-за того, что основную массу пробы представляли старые корни.

Для выявления динамики в онтогенезе растения данные рассчитывали как на единицу поверхности, так и на единицу массы (табл. 5). Наиболее часто в литературе встречаются последние сведения, и это объяснимо, поскольку растения дышат массой. Однако и при таком способе расчета возможна расходимость данных, так как значительная часть веществ не участвует в дыхании [по 10].

Интенсивность ночного дыхания в ходе вегетации увеличивалась и достигала наибольшего значения в фазу выхода в трубку, а затем снижалась. Определенной зависимости в сезонной динамике темного выделения CO<sub>2</sub> за сутки выявить не удалось. Максимальное ее выделение наблюдалось в 1979 г. У листьев эти потери достигали 75 г/кг сухой массы за 1 сут, у стеблей — 50, у метелки — около 30 г.

Контрастные метеорологические условия в годы опытов определили значительные колебания в интенсивности дыхания, особенно листьев и стеблей. Однако при расчете на целый побег различия оказались несущественными. Обработка результатов парным методом показала, что для всех случаев отношение

разности средних к ошибке разности не превышало 2,2. Несмотря на то что среднесуточная температура воздуха в 1979 г. была выше, чем в 1978 г., на 2,5 °С, растения на создание 1 ц сухой биомассы выделяли при темновом дыхании в обоих случаях по 0,9—1,1 ц CO<sub>2</sub>.

В 1978 г. изменения интенсивности дыхания побегов шли примерно синхронно динамике фотосинтеза, хотя связь эта слабая ( $r^2 < 35\%$ ). В 1979 г. периоды наибольшей дыхательной активности растений и максимального поглощения CO<sub>2</sub> не совпадали. Это, очевидно, результат подавления одной из сторон ассимиляционно-диссимиляционной деятельности растений, вызванного недостатком влаги. Нарушение взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием обусловило снижение урожая.

Согласно [1] по интенсивности дыхания верхушечной части стебля можно судить о притоке органических веществ к репродуктивным органам. С этой точки зрения более энергичное дыхание контрольных растений в 1978 г. можно считать приоритетным явлением для формирования урожая, что нашло выражение в увеличении массы 1000 зерен. Нарушение связи корневого и воздушного питания вследствие полегания растений в варианте НК привело к снижению дыхания и отрицательно сказалось на урожае. Эти выводы напрашиваются и при рассмотрении данных 1979 г. Справедливость рассуждений будет точнее, если учитывать дополнительно и скорость фотосинтеза, определяющего транспорт ассимилятов.

Вопрос оценки влияния минеральных удобрений на интенсивность дыхания не простой. Приведенные в табл. 2, 3 и 5 данные показывают, что в онтогенезе растений преимущество того или иного варианта не проявилось. Вместе с тем последующие наши исследования CO<sub>2</sub>-газообмена в 1984 и 1989 гг. показали, что в отдельные периоды, обычно после завершения вегетативного роста, различия в интенсивности дыхания растений разных вариантов были достоверными. Если условия внешней среды благоприятствовали росту и развитию растений, отклонения в дыхании также существенно не различались. Отмеченная пестрота результатов уложится в логическую схему, если мы обратимся к содержанию азота в растении (табл. 6) и сделаем допущение, что с ним коррелирует содержание белка. Хорошо известно [4, 6], что количество белка в растении прежде всего сказывается на дыхании. Увеличение его содержания приводит к возрастанию дыхательной способности и наоборот. Внесение расчетных норм удобрений, в т. ч. азотных, в наших опытах увеличивало содержание азота в органах. Особенно заметные различия по этому показателю наблюдались в конце трубкования [5]. Вероятно, из-за отрицательной связи между высоким урожаем и содержанием белка дыхание растений разных вариантов при благоприятных условиях произрастания было одинаковым. Следует отметить, что выявление связи между дыханием

Таблица 6

Интенсивность темнового дыхания (мг  $\text{CO}_2$ /г сухой массы в 1 ч) растений и их органов в период выметывание—молочная спелость в 1989 г.

Вариант опыта	Листья	Стебли	Метелка	Целый побег
Контроль	1,78	0,85	0,57	0,76
НРК	2,65	1,09	0,66	0,97

Примечание. Содержание общего азота в контроле—1,42%, в варианте НРК—1,57% на сухое вещество.

Таблица 7

Выделение  $\text{CO}_2$  органами растений (% от всего растения)

Орган растения	1978 г.		1979 г.	
	Контр-роль	НРК	Контр-роль	НРК
Все растение, ц/га	90,1	94,8	42,3	61,1
Лист:				
1-й	0,9	0,8	1,0	0,9
2-й	1,4	1,1	2,8	2,4
3-й	1,3	1,4	4,3	4,1
4-й	3,0	2,8	8,3	5,5
5-й	3,5	3,8	7,5	5,6
6-й	5,6	7,3	6,1	5,7
7-й	2,7	5,1	—	—
Все листья	18,4	22,3	30,6	24,2
Стебель с влагалищем:				
3-го листа	—	—	7,0	8,8
4-го »	2,6	2,2	9,7	10,6
5-го »	4,8	6,4	11,6	17,9
6-го »	10,4	13,5	19,7	22,8
7-го »	17,6	17,4	—	—
Соломина под метелкой	5,0	4,5	3,2	2,7
Метелка	41,2	35,7	18,8	13,0

и минеральным питанием требует более тщательной проработки.

Результаты проведенных исследований дают возможность оценить роль каждого органа в выделении  $\text{CO}_2$  (табл. 7). Наибольшие ее затраты на дыхание наблюдались у стеблей — 40—62% выделения  $\text{CO}_2$  посевом, в т. ч. до 23% у верхнего междоузлия. Дыхательные потери  $\text{CO}_2$  через листья достигали 18—30%. Эти органы, как и стебли, больше тратили  $\text{CO}_2$  в варианте НРК, тогда как генеративные органы, затраты которых на дыхание колебались от 13 до 41%, в этом случае меньше теряли  $\text{CO}_2$ . Кроме того, относительная доля затрат  $\text{CO}_2$  у генеративных органов в засушливых условиях была ниже, чем во влажных, а у листьев и стеблей — больше. Последнее определяется необходимостью повышения устойчивости растений.

Особенности формирования урожая, как известно, связаны с характером взаимодействия основных слагаемых продукционного процесса — дыхания и фотосинтеза. Данные табл. 8 показывают, что наибольшее накопление углерода посевами приходилось на фазу выметывания. Темновое дыхание посевов увеличивалось в течение вегетации и достигало наибольшего значения в фазу молочной спелости. Так же изменялось ночное дыхание (Дн), что связано с развитием нелистных органов. По этой причине расход  $\text{CO}_2$  и на ночное, и на темновое дыхание повышался. Затраты  $\text{CO}_2$  на ночное дыхание достигали 15% видимого фотосинтеза, а в суточном расходе они составляли 30—40%. Отношение дыхания к фотосинтезу было выше при внесении удобрений, однако этого не наблюдалось в 1978 г., поскольку из-за полегания растений снизилась интенсивность дыхания стеблей.

Из сопоставления данных о динамике  $\text{CO}_2$ -газообмена и на-



Динамика CO<sub>2</sub>-газообмена (кг/га) посевов овса в ходе вегетации

Показатель	Период наблюдений						За вегетацию
	1	2	3	4	5	6	
<i>1978 г.</i>							
ВФ, за день	14,5	49,7	274,1	303,2	248,8	10,3	20405,7
	25,8	65,0	325,6	355,7	247,8	15,4	21725,4
Дт, за сутки	4,2	13,3	74,1	97,2	214,2	—	9014,1
	3,7	13,4	71,5	141,5	200,5	—	9485,9
Дт*, » »	3,3	15,8	87,4	192,0	293,1	—	—
	4,7	19,5	114,9	251,6	328,9	—	—
Дн, за ночь	0,7	3,9	20,6	36,3	55,3	9,1	2633,9
	0,7	3,7	20,4	47,9	69,3	13,0	3222,4
Дт·100/ВФ, %	29	27	27	32	85	—	44
	14	21	22	39	81	—	44
<i>1979 г.</i>							
ВФ, за день	16,5	43,0	107,2	214,7	116,2	66,6	11618,3
	18,3	65,8	158,5	264,9	137,3	78,4	15891,1
Дт, за сутки	2,7	16,7	50,3	63,7	43,9	—	4233,6
	3,3	19,6	85,9	88,7	89,2	—	6115,7
Дт*, » »	3,8	22,3	58,7	96,4	113,3	160,1	—
	5,1	31,4	72,3	109,2	160,7	194,0	—
Дн, за ночь	0,7	6,1	21,7	22,6	19,6	13,1	1746,5
	0,8	9,2	40,2	29,9	34,0	16,4	2624,3
Дт·100/ВФ, %	7	39	47	29	38	—	36
	8	30	54	33	65	—	38

\* Расчетные данные по формуле (3), в 1978 г.  $t=1,9$ , в 1979 г.  $t=1,8$ .

копления биомассы следует, что снижение дыхательной нагрузки репродуктивных органов сопряжено с уменьшением урожая, его выхода с растения и массы 1000 зерен. В свою очередь, снижение дыхания целого растения совпадало с уменьшением накопления биомассы и сбора зерна.

За период всходы — кушение овес выделял 2 % CO<sub>2</sub> от общего дыхания посева, за фазу трубкование — 10, выметывание — 30, молочная спелость — 40, восковая спелость — 18 %.

Результаты анализа связи дыхания с продуктивностью растений, полученные путем разделения суммарного дыхательного газообмена на функциональные составляющие, представлены в табл. 10, 11 и 12. Но прежде чем рассматривать эти результаты, обратим внимание на температурный коэффициент побегов (табл. 9). Он близок к 2 у молодых

Таблица 9

Интенсивность дыхания побегов (деления шкалы прибора) при разной температуре

Фаза развития	Температура, °C			
	11	22	33	44
Выход в трубку	5	10	22	30
Выметывание	6	14	29	38
Молочно-восковая спелость	6	14	27	37

Таблица 10

Изменение составляющих темнового дыхания отдельных органов и побегов овса при использовании разных методов в 1989 г., мг(CH<sub>2</sub>O)/г сухого веса в 1 ч

Фаза развития	Листья	Стебли	Метелка	Корни	Целый побег
<i>Экстраполяционный метод*</i>					
Выход в трубку	0,44	0,61	—	—	0,56
	1,07	0,63	—	—	0,95
Выметывание	0,34	0,36	0,17	—	0,25
	1,06	0,63	0,67	—	1,16
Молочная спелость	0	0,02	0,10	—	0,08
	1,06	0,28	0,67	—	1,14
Восковая спелость	—	—	0,04	—	—
	—	0,21	0,15	—	0,74
<i>Температурный метод*</i>					
Трубкавание — молочная спелость	0	0,27	0,16	0,07	0,16
	1,46	1,30	0,75	0,46	0,90
<i>Темновой метод**</i>					
Трубкавание — выметывание	—	—	—	—	1,26
	—	—	—	—	0,84
Выметывание — молочная спелость	—	—	—	—	0,81
	—	—	—	—	0,83
Молочная — восковая спелость	—	—	—	—	0,20
	—	—	—	—	0,19

\* В числителе —  $r_g$ , в знаменателе —  $r_m$ .

\*\* В числителе — до затемнения, в знаменателе — после 2-суточного затемнения.

побегов и возрастает по экспоненте в области температур от 10 до 20°C у более зрелых растений. С повышением температуры выше 30°C отмечается снижение  $Q_{10}$ , особенно у молодых побегов.

Количественное разделение суммарного дыхания на дыхание поддержания и дыхание роста мы осуществляли тремя способа-

Таблица 11

Дыхательные затраты сухих веществ (ц/га) на рост и поддержание status quo растений

Составляющая Дт	Период наблюдений						За вегетацию
	1	2	3	4	5	6	
1978 г.							
$r_g$	0,06	0,4	2,3	3,0	4,0	2,0	11,7
	0,05	0,4	2,3	3,9	4,9	1,7	13,3
$r_m$	0,08	0,7	3,8	5,0	17,1	22,7	49,3
	0,07	0,6	3,9	6,4	20,9	19,3	51,2
1979 г.							
$r_g$	0,05	0,3	1,1	3,7	2,2	0,3	7,6
	0,06	0,3	1,5	6,4	2,6	0,5	11,4
$r_m$	0,08	0,4	1,8	6,2	9,4	2,7	20,6
	0,09	0,4	2,6	10,7	10,9	5,7	30,3

Коэффициенты дыхания роста и поддержания органов растения

Орган	а, коэффициент дыхания роста	б, сут <sup>-1</sup> , коэффициент дыхания поддержания
Листья	0,14	0,025
Стебли	0,08	0,014
Метелка	0,04	0,017

ми согласно [7]. При этом было установлено, что темновой метод приводит к завышению значений дыхания роста (табл. 10) из-за снижения скорости оборота белка в темноте [7]. Так, при использовании этого метода определения дыхание роста у побегов к фазе молочной спелости достигало 33 % суммарного ( $r_g=0,42$ ), а в случае применения экстраполяционного и температурного методов — лишь 14—17 %. И еще одна характерная особенность, а именно многокомпонентность  $b=r_m$  (удельный расход дыхательного субстрата на поддержание status quo растения), была отмечена в наших опытах при сравнении результатов, полученных температурным и экстраполяционным методами. Дополнительная компонента связана с перераспределением биомассы. В соответствии с этим удельная интенсивность суммарного дыхания  $r_{\Sigma}$ , равная

$$r_{\Sigma} = r_g + r_m, \quad (1)$$

примет вид

$$r_{\Sigma} = r_g + r_{rg} + r_{sq}, \quad (2)$$

где  $r_{sq}$  — удельный расход дыхания поддержания [7].

На примере метелки видно, что значение  $r_m$ , полученное температурным методом, было равно 0,75, а в период налива зерна при измерении экстраполяционным методом — лишь 0,67 мг на 1 г сухой массы в 1 ч. Разница  $r_{rg}$  (0,08 мг) почти в 2 раза ниже  $r_g$ . В конце вегетационного периода  $r_{rg}$  возрастает до 0,60 мг (0,75—0,15), что составляет 80 % удельных затрат сухого вещества на поддержание и почти в 15 раз выше  $r_g$ . Таким образом, в конце вегетации, несмотря на снижение фотосинтетической деятельности растений и вследствие этого уменьшения поступления ассимилятов, прирост сухого вещества метелки продолжается за счет перераспределения пластических веществ.

Выделенная компонента темнового дыхания обладает высокой информативностью и, по мнению [8], может быть связана с процессами адаптации. Однако нас интересуют прежде всего данные об условиях обеспечения растений ассимилятами и в соответствии с этим их ростовые возможности. Количественные показатели фотосинтеза, полученные в результате непрерывных наблюдений, не обеспечивают полных сведений о том, насколько соответствует скорость усвоения  $CO_2$  условиям среды и потенциалу растения. С этих позиций данные о  $r_{rg}$  помогут устранить указанный пробел. Имеет смысл обратиться к табл. 11, которая

подтверждает наши рассуждения. Так, в дыхательном газообмене нагрузка ростовой составляющей в 1979 г. была выше (27 %), чем в 1978 г. (20 % от  $g_{\Sigma}$ ). Это соответствовало интенсивности фотосинтеза, которая также была выше в 1979 г. [15]. Приходится предположить, что возрастание доли  $g_m$  в 1978 г. вызвано невысоким уровнем фотосинтеза и свидетельствует о возможности осуществления процессов роста за счет перераспределения пластических веществ.

Таким образом, применение температурного метода, как и широко известного экстраполяционного, или графического, метода, позволяет получить важную информацию о напряженности в обеспечении растения продуктами фотосинтеза, что может служить дополнительной характеристикой продукционного процесса. Раскрытие и обработка этого механизма определяют направление дальнейших исследований.

Сравнение значений коэффициентов дыхания роста ( $a$ ) разных органов показывает, что у листьев оно почти в 2 раза выше, чем у стеблей, и в 4 раза выше, чем у метелки. Это говорит о том, что на образование 1 г биомассы листьев затрачивается соответственно в 2 и 4 раза больше ассимилятов (0,14 г). Листья характеризуются и более высоким коэффициентом дыхания поддержания, который в среднем в 1,5 раза выше, чем у стеблей и метелки. Затраты сухого вещества на поддержание деградирующих структур листьев составляли 2,5 % их массы за сутки.

Максимальные затраты на дыхание роста у листьев отмечены в фазу трубкования, они составили 0,44, у стеблей — 0,61, тогда как у метелки — 0,17 мг ( $CH_2O$ )п/г в момент появления органа. Наибольшая удельная интенсивность дыхания поддержания у листьев достигала 1,07, у стебля — 0,63, у метелки — 0,67 и у корней — 0,61 мг ( $CH_2O$ )п/г·ч.

В онтогенезе дыхательная нагрузка на рост у листьев снижалась с 20 до 2 %, у стеблей — с 78 до 18 %, у метелки, наоборот, происходило увеличение с 37 до 80 %. Удельная цена ростовой составляющей дыхания целого побега уменьшалась в ходе вегетации с 40 до 4 %. Аналогичная картина наблюдалась в отношении дыхания поддержания. У листьев его доля в суммарном дыхании уменьшалась с 30 до 6 %, у стеблей — с 70 до 58 %, у репродуктивных органов доля составила около 30 % и лишь в конце вегетации становилась преобладающей (95 %).

Если вновь обратимся к данным табл. 6, где приведены дыхательные характеристики в контроле и в варианте NPK, и сравним их с темпами прироста сухого вещества, то увидим, что увеличение дыхательного газообмена в последнем случае не всегда обеспечено усилением темпа прироста ( $\Delta W/W$ ) сухого вещества. Он практически одинаков у растений разных вариантов [14]. Отсюда вытекает, что наблюдаемые различия в интенсивности дыхания обусловлены повышением коэффициента  $b$ ,

Эффективность превращения ассимилятов в биомассу (коэффициенты уравнения Мак-Кри)

Орган растения	Выход в трубку	Выметывание	Молочная спелость	Восковая спелость
<i>Эффективность превращения ассимилятов*</i>				
Метелка	—	$\frac{0,83}{0,97}$	$\frac{0,76}{0,98}$	$\frac{0,60}{0,99}$
Листья	$\frac{0,69}{0,87}$	$\frac{0,64}{0,68}$	$\frac{0,16}{0,67}$	—
Стебли	$\frac{0,83}{0,89}$	$\frac{0,67}{0,92}$	$\frac{0,20}{0,99}$	—
Целый побег	$\frac{0,81}{0,78}$	$\frac{0,75}{0,94}$	$\frac{0,58}{0,98}$	—
<i>Коэффициенты уравнения**</i>				
Целый побег	$\frac{0,22}{0,018}$	$\frac{0,06}{0,026}$	$\frac{0,02}{0,027}$	—

\* В числителе — общая эффективность синтеза биомассы  $Y$ ; в знаменателе — эффективность использования ассимилятов  $Y_g$ .

\*\* В числителе —  $K = (1 - Y_g)$ , в знаменателе —  $C = bY_g$  в 1 сут.

которое, как известно, связано с действием неблагоприятных факторов и требует дополнительной энергии для перестройки организма [8]. Вероятно, более мощное развитие растений в варианте НРК и вызванное этим затенение явились тем самым фактором, который вызвал повышение затрат на дыхание поддержания, главным образом затрат белкового комплекса [7]. Таким образом, поддержание удобренных растений требует больших затрат на дыхание.

Разделение темного дыхания на составляющие дает возможность оценить эффективность превращения ассимилятов в биомассу или оценить долю дыхательных затрат (табл. 13). Расчеты выполнены согласно [11]. Полученные данные свидетельствуют о том, что в фазу молочной спелости из 100 % ассимилятов, поступающих за счет фотосинтеза, в растительное вещество превращается 96 %. Но так как имеются потери на дыхание поддержания, то полный выход функции ( $Y$ ), т. е. общая эффективность использования ассимилятов на создание биомассы, достигает 58 %. Оставшаяся их часть (42 %) расходуется на дыхание. В среднем за вегетацию эффективность превращения ассимилятов в биомассу довольно высокая (0,90). Это свидетельствует об экономном расходовании овсом продуктов фотосинтеза.

Необходимо отметить, что погодные условия в вегетационные периоды 1978 и 1979 гг., а также уровень минерального питания мало отразились на общей эффективности роста, которая изменялась от 0,58 до 0,62.

Используя классическое уравнение Мак-Кри и данные Торнли [11], можно выразить стратегию использования ассимилятов и затраты сухих веществ на дыхание у овса по материалам нашего опыта (табл. 9) следующим образом:

$$R = 0,10P + 0,024W, \quad (3)$$

где  $R$  — дыхание, кг  $\text{CO}_2/\text{сут}$  на растение;  $P$  — «истинный» фотосинтез, кг  $\text{CO}_2/\text{сут}$  на растение ( $P = \text{ВФ} + \text{Дт}$ );  $W$  — масса сухого вещества, выраженная в углекислотном эквиваленте, кг  $\text{CO}_2$  на растение. При этом нами принималось, что растение в процессе дыхания теряет 10 % продуктов фотосинтеза ( $K = 0,10$ ), а потери сухого вещества достигают за сутки 2,4 % ( $C = 0,024$  в сутки).

Совпадение результатов, полученных при расчете по данному уравнению и непосредственно в ходе экспериментов, было хорошим. Вместе с тем обращает на себя внимание более низкое значение  $K$ , чем в уравнении Мак-Кри ( $K = 0,25$ ), которое выводилось на основе данных по клеверу. По нашему мнению, указанное различие определяется биологическими особенностями овса. Так, по данным [13], коэффициент эффективности роста у клевера в 1,5 раза ниже, чем у овса. Несомненно, что на значении  $K$  сказался и метод определения. Как уже известно, темновой метод (использованный Мак-Кри) дает завышение ростовой составляющей темнового дыхания. По-видимому, требуется дальнейшее уточнение значений коэффициентов приведенного уравнения для овса, а также имеющихся данных [2, 3] о предельном значении отношения дыхания к gross-фотосинтезу, равном 60—80 %. Ведь с учетом процесса фотодыхания количество выделенного  $\text{CO}_2$  в газообмене растения может достичь 70—90 % его поглощения.

В своей работе мы сделали

попытку определить истинный фотосинтез растения и долю дыхательных затрат в общем  $\text{CO}_2$ -газообмене с учетом фотодыхания. Из табл. 14 видно, что доля дыхания на свету составляет 30—60 % видимого фотосинтеза листьев. Примерно такая же его доля и у стеблей, закончивших рост, а у растущих побегов ФД в 1,8 раза выше ВФ. У метелки, да и целого побега соотношение указанных функций достигает 56 %. Если перенести полученные данные на динамику  $\text{CO}_2$ -газообмена посевов овса (табл. 8), то получим сезонный баланс.  $\text{CO}_2$  посе-

Таблица 14

Соотношение ФД и ВФ у овса  
(мг  $\text{CO}_2/\text{г}$  сухой массы в 1 ч)

Орган растения	Выход в трубку		Выметывание — молочная спелость	
	ФД/ВФ	%	ФД/ВФ	%
Листья	2,2	28	2,4	62
	8,1		3,9	
Стебли	2,2	180	1,5	61
	1,2		2,5	
Метелка	—	—	0,8	56
Целый побег	—	—	1,4	56
			2,8	

Сезонный баланс CO<sub>2</sub>-газообмена (ц/га) посевов овса

Орган растения	Усвоено CO <sub>2</sub>			Израсходовано CO <sub>2</sub>				Отклонения	
	при ИФ	при ВФ	при Н—А	на Дт	на ФД	на дыхание корней	на формирование фитомассы	ц/га	%
<i>1978 г.</i>									
Листья	173,0	111,8	107,2	16,5	44,7	—	—	—	—
	222,1	143,5	138,0	21,2	57,4	—	—	—	—
Стебли	112,8	42,4	28,8	36,4	34,0	—	—	—	—
	107,1	36,3	19,5	41,7	29,1	—	—	—	—
Метелка	114,8	49,8	41,7	37,1	27,9	—	—	—	—
	90,2	37,3	27,5	32,0	20,9	—	—	—	—
Все растение	400,7	204,0	177,7	90,1	106,5	20,4	133,9	+23,4	13,1
	419,4	217,2	185,0	94,8	107,4	21,7	171,1	-7,8	4,2
<i>1979 г.</i>									
Листья	89,5	54,9	53,5	12,7	21,9	—	—	—	—
	114,3	71,0	70,9	14,8	28,4	—	—	—	—
Стебли	80,2	32,5	30,2	21,6	26,0	—	—	—	—
	144,7	59,1	51,4	38,4	47,2	—	—	—	—
Метелка	27,9	12,8	13,0	8,0	7,1	—	—	—	—
	23,3	9,8	10,8	7,9	5,5	—	—	—	—
Все растение	197,6	100,2	96,7	42,3	55,1	11,6	99,5	-7,8	14,9
	282,3	140,0	133,1	61,1	81,8	15,9	120,1	-2,9	2,2

Примечание. В 1979 г. нетто-ассимиляция CO<sub>2</sub> приведена с учетом подгона.

вов. С целью установления полного баланса принято, что дыхание корней составляет 10 % видимого фотосинтеза. Эта величина несколько завышена, так как, по данным [3], на долю корневого дыхания приходится 10 % общих дыхательных затрат. Накопленная за вегетацию фитомасса (с учетом корневой системы) переведена в углекислотный эквивалент. Данные табл. 15 указывают на удовлетворительную сходимость результатов фактически измеренной фитомассы и рассчитанной на основе фотосинтеза и дыхания целого растения. Более низкие расчетные данные мы связываем с поглощением CO<sub>2</sub> корнями.

Для оценки роли фотосинтеза использованы данные чистой ассимиляции CO<sub>2</sub> (Н—А), видимого фотосинтеза и истинного фотосинтеза (ИФ=ВФ+Дт+ФД). Истинное поглощение CO<sub>2</sub> посевами достигало в зависимости от вариантов в 1978 г. 400—420, а в 1979 г. (сухом) — 200—300 ц/га, что почти в 2 раза больше, чем при видимом фотосинтезе. Из этого количества 25—30 % CO<sub>2</sub> выделялось в акте фотодыхания и 20—23 % при темновом дыхании, т. е. видимое поглощение составляло около 50 %.

В истинном фотосинтезе на долю листьев приходилось 40—

Итоговые показатели газообмена CO<sub>2</sub> в посевах овса

Год	(Дт+ФД)/W	Дт/W	ФД/W	(Дт+ФД)/ИФ	ФАР/ВФ	ФАР/ИФ
				МДж/кг CO <sub>2</sub>		
1978	1,69	0,78	0,92	0,49	424	216
	1,37	0,64	0,72	0,48	399	206
1979	1,39	0,60	0,78	0,49	889	523
	1,69	0,72	0,96	0,51	649	366

Примечание. Дыхательные затраты выражены в (CH<sub>2</sub>O)<sub>п</sub>; W—сухая масса надземной части растений.

50 %, стеблей — 25—50, метелки — 10—30 %. Отмечено, что уменьшение вклада стеблей в ИФ при влажной и прохладной погоде компенсировалось повышением роли метелки.

Имея данные о приходе ФАР и накоплении абсолютно сухой массы, мы попытались оценить конечные результаты опыта (табл. 16). Прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что эффективность использования света растениями в варианте НРК была более высокой во все годы. Что касается отношения дыхательных затрат к надземной массе растений, то при его анализе следует воспользоваться следующей схемой, определяющей последовательность нарушения основных функций под влиянием засухи: рост — фотосинтез — дыхание [6]. У контрольных растений при засухе ускоряется движение по указанной цепочке [15].

Очевидно, что направленность действия влажных и прохладных условий вегетации на указанные процессы будет совершенно иной, а именно фотосинтез — дыхание — рост. Фотосинтез мы отмечаем прежде всего, так как облачная погода резко изменяет его скорость.

Если вновь вернуться к уравнению Мак-Кри, учтя при этом фотодыхание, то значение коэффициента роста К составит 0,31 и уравнение примет вид

$$R = 0,31R + 0,024W.$$

Такое уточнение, на наш взгляд, возможно, поскольку фотодыхание метаболически связано с фотосинтезом. Отношение дыхания на свету к истинному фотосинтезу составило 27 %, к наблюдаемому — 53 %. При расчете коэффициента К принималось, что соотношение (Дт+ФД)/ИФ равно 0,5, а ростовая составляющая затрат на темновое дыхание — около 25 % (табл. 11).

#### Выводы

1. Доля темнового дыхания у овса в течение вегетационного периода увеличивалась и составляла около 40 % видимого фо-



тосинтеза. При этом на дыхательные потери у листьев приходилось 18—30 %, у стеблей — 40—60, метелки — 13—40 %. При неблагоприятном воздействии внешних факторов отношение дыхания к фотосинтезу становится нестабильным.

2. Дыхательные затраты, связанные с образованием биомассы растений, составляли 23 %, а связанные с поддержанием ее структурной и функциональной целостности — 77 %. Повышение доли дыхания на рост совпадало с увеличением скорости фотосинтеза.

3. Овес экономно расходует продукты фотосинтеза. Коэффициент эффективности роста составляет у него в среднем 0,90. Это означает, что из 100 % ассимилятов, поступивших в растение, 90 % используется для синтеза биомассы. Общая эффективность роста мало зависит от условий выращивания и оценивается в 58—62 %.

4. Различия в уровне минерального питания и погодные условия не отразились на интенсивности темнового дыхания. В ряде случаев более высокая дыхательная активность в варианте НРК коррелировала с содержанием азота в растениях. В этой связи у растений при внесении удобрений возрастала доля дыхания на поддержание структур.

5. Дыхание на свету было в 1,3 раза выше темнового и составляло 27 % истинного фотосинтеза. С учетом фотодыхания растения теряли при дыхании 31 % продуктов фотосинтеза, а потери сухой массы составляли 2,4 % в сутки.

6. Истинный фотосинтез в посевах овса достигал почти 400 ц  $\text{CO}_2$  на 1 га (при урожае сухой надземной массы около 100 ц/га). Вклад листьев в истинный газообмен растений составлял 40—50 %, на долю стеблей приходилось 25—54 %, метелки — 10—30 %. Уменьшение вклада стеблей отмечено при влажной и прохладной погоде, что компенсировалось повышением вклада метелки.

7. Уровень компоненты темнового дыхания, связанной с перераспределением биомассы, является удобным критерием оценки оптимальности условий фотосинтеза. Появление и возрастание данной составляющей дыхания говорит о снижении фотосинтетической активности и наоборот. Ее следует учитывать при разработке технологических приемов управления ходом формирования урожая.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Алиев Д. А. Фотосинтетическая деятельность, минеральное питание и продуктивность растений. — Баку: ЭЛМ, 1974. — 2. Голлик К. Н. Составляющие темнового дыхания льна в онтогенезе. — С.-х. биол., 1986, № 3, с. 70—74. —

3. Головки Т. К. Дыхание и продуктивность клевера красного, овса и картофеля. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1987, вып. 19, № 4, с. 334—342. — 4. Головки Т. К., Семихатова О. А. Изучение дыхания как фактора продуктивности растений (на примере клевера красного). — Физиол. и биохим. культ.

раст., 1980, вып. 12, № 1, с. 89—98. — 5. Игитова Н. С. Потребление питательных веществ и фотосинтетическая деятельность овса в полевых условиях. — Автореф. канд. дис. М., 1970. — 6. Куперман И. А., Хитрово Е. В. Дыхательный газообмен как элемент продуктивности растений. — Новосибирск: Наука (Сиб. отд.), 1970. — 7. Куперман И. А., Хитрово Е. В., Семихатова О. А. Сопоставление методов разделения дыхания на составляющие. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1981, вып. 13, № 6, с. 563—576. — 8. Молдау Х. А., Сыбер Я. Х., Рахи М. О. Компоненты темного дыхания фасоли при дефиците воды. — Физиол. раст., 1980, вып. 1, № 27, с. 5—10. — 9. Наумов А. В. Дыхательный газообмен и продуктивность степных фитоценозов. — Новосибирск: Наука (Сиб. отд.), 1988. — 10. Олех К. Влияние влажности почвы на интенсивность фотосинтеза, дыхание и дру-

гие функции листьев овса. — Автореф. канд. дис. М., 1960. — 11. Франс Дж., Торнли Дж. Х. М. Математические модели в сельском хозяйстве. — М.: Агропромиздат, 1987. — 12. Чиков В. И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. — М.: Наука, 1987. — 13. Шатилов И. С., Шаров А. Ф. Дыхательная активность органов растений озимой пшеницы в полевых условиях. — Вестн. с.-х. науки, 1978, № 3, с. 6—14. — 14. Шатилов И. С., Замаараев А. Г., Чаповская Г. В. Фотосинтетическая деятельность зерновых культур в интенсивном севообороте в условиях Центрального Нечерноземья. — С.-х. биол., 1985, № 6, с. 3—13. — 15. Шатилов И. С., Шаров А. Ф. Фотосинтетическая деятельность овса в зависимости от уровня минерального питания. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 3, с. 20—31.

*Статья поступила 15 ноября 1989 г.*

#### SUMMARY

The results of investigations show that the amount of the main nutrient elements in certain organs of winter wheat depends on the level of soil fertility and mineral nutrition. So, when fertilizers were applied in doses intended for utilization of 2 and 3 % FAR by plants, the amount of elements of mineral nutrition on middle- and well-cultured soil was higher, than on low-, middle- and well-cultured soil without fertilizers. Maximum consumption and noticeable changes in proportion of mineral nutrient element in certain organs of winter wheat were most exactly seen during intensive growth of the above-ground mass.