

## ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ОВСА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

И. С. ШАТИЛОВ, А. Ф. ШАРОВ

(Кафедра растениеводства)

В процессе разработки теоретических основ программирования урожаев сельскохозяйственных культур сформулированы основные положения, согласно которым различные приемы возделывания должны обеспечивать максимальную продуктивность растений. На данном этапе развития этого важного направления сельскохозяйственной науки особенно актуальна конкретизация показателей фотосинтетической деятельности растений и их зависимостей непосредственно в поле с целью получения четких представлений о возможном уровне урожая полевых культур и процессах его формирования [11].

В представленной работе излагаются результаты исследований фотосинтетической деятельности и формирования урожая овса сорта Геркулес в условиях Подмосковья.

### Условия и методика

Полевые опыты проводили в 1978—1979 гг. на экспериментальной базе «Михайловское» Тимирязевской академии. Агротехника возделывания овса соответствовала рекомендованной для Нечерноземной зоны.

Исследовались два крайних варианта уровней минерального питания: 1 — без удобрений (контроль); 2 — внесение удобрений в нормах, обеспечивающих получение 55 ц зерна с 1 га (этот уровень урожайности рассчитан на условия максимальной влагообеспеченности).

Интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена интактных органов овса, их фотосинтетический потенциал изучали согласно методическим указаниям о постановке и проведении исследований по программированию урожая полевых культур [14].

Условия вегетации 1978 и 1979 гг. были резко контрастными и существенно отличались от средних многолетних. Количество осадков, выпавших за период май—август 1978 г., составило 335,5 мм, т. е. было на 63,3 мм выше среднего многолетнего. Сумма активных температур равнялась  $1600^\circ$  при норме  $1742^\circ$ . Частые дожди, высокая влажность воздуха и почвы, недостаток тепла неблагоприятно отразились на развитии овса, особенно в варианте с внесением удобрений, в котором наблюдалось полегание растений.

Вегетационный период 1979 г. отличался повышенными температурами (на  $1^\circ$  выше средних многолетних) и небольшим количеством осадков (228,4 мм при норме 272,0 мм), особенно в мае—июне. Осадки во второй половине вегетации смягчили действие засухи и вызвали развитие мощного подгона, который не успел вызреть.

### Формирование ассимилирующей поверхности и фотосинтетический потенциал

Продуктивность посевов во многом определяется площадью листовой поверхности. Наличие высокой и положительной сопряженности между этими показателями обусловлено в первую очередь поглощением листьями световой энергии для фотосинтеза. Однако максимальные размеры площади листьев не всегда обеспечивают получение наибольшего урожая, а порой усиленный рост вегетативных органов отрицательно сказывается на урожайности [13]. Поэтому важно знать динамику формирования и оптимальные размеры листовой поверхности.

В наших исследованиях максимальные размеры листовой поверхности посевов овса варьировали при разных уровнях питания от 8 до 32 тыс.  $\text{м}^2/\text{га}$  (табл. 1). Степень ее нарастания определялась влагообеспеченностью и наличием доступных элементов минерального питания. Во все годы опыта максимальная площадь листьев в варианте с внесением удобрений была выше, чем в контроле, в 1,1—1,4 раза. Более интенсивное увеличение листовой поверхности при внесении удобрений связано с возрастанием кустистости, размеров листовых пластинок и продолжительности жизни листьев.

В засушливом 1979 г. площадь листьев оказалась значительно меньше, чем во влажном 1978 г. Это можно объяснить тем, что в фазу выхода в трубку (период максимальных приростов листовой поверхности) нижние листья из-за засухи работали с отрицательным балансом и не обеспечивали ассимилятами рост верхних листьев. В 1978 г. при избыточной влагообеспеченности посевов овса максимальная пло-

Т а б л и ц а 1

Формирование ассимилирующей поверхности растений (тыс.  $\text{м}^2/\text{га}$ ) по фазам развития в 1978 (в числителе) и 1979 г. (в знаменателе)

| Органы растения | Всходы |     | Кущение |     | Выход в трубку |      | Выметывание |      | Молочная спелость |      |
|-----------------|--------|-----|---------|-----|----------------|------|-------------|------|-------------------|------|
|                 | 0      | НРК | 0       | НРК | 0              | НРК  | 0           | НРК  | 0                 | НРК  |
| Листья          | 1,2    | 1,4 | 6,0     | 6,2 | 13,6           | 20,7 | 21,7        | 31,6 | 11,8              | 14,6 |
|                 | 1,0    | 1,1 | 4,1     | 4,3 | 5,9            | 6,5  | 8,3         | 9,4  | 6,7               | 7,4  |
| Стебли          | —      | —   | —       | —   | 10,6           | 11,7 | 20,4        | 40,7 | 42,1              | 62,9 |
|                 | —      | —   | —       | —   | 7,1            | 9,9  | 12,9        | 24,6 | 21,0              | 39,5 |
| Метелка         | —      | —   | —       | —   | —              | —    | 5,4         | 5,9  | 7,0               | 8,7  |
|                 | —      | —   | —       | —   | —              | —    | 9,2         | 9,8  | 16,1              | 21,0 |
| Всего           | 1,2    | 1,4 | 6,0     | 6,2 | 24,2           | 32,4 | 47,5        | 78,2 | 60,9              | 86,2 |
|                 | 1,0    | 1,1 | 4,1     | 4,3 | 13,0           | 16,4 | 30,4        | 43,8 | 43,8              | 67,9 |

щадь листьев в вариантах с внесением удобрений равнялась 31,6 тыс. м<sup>2</sup>/га. В этих условиях на главном побеге было сформировано 7 листьев, а в 1979 г. — 6, причем в последнем случае вследствие образования побегов летнего кушения зеленые листья сохранялись почти до уборки урожая.

Анализ показал, что 50—70 % общей листовой поверхности приходится на 5—6-й листья снизу, которые характеризуются высоким фотосинтетическим потенциалом в связи с тем, что сохраняют свою жизнедеятельность до фазы восковой спелости. Указанная особенность свидетельствует о больших возможностях овса Геркулес усваивать СО<sub>2</sub> и, следовательно, накапливать сухое вещество, которые, однако, реализуются лишь во время роста вегетативной массы.

Принято считать [5, 10], что быстрое отмирание нижних листьев к моменту налива зерна способствует повышению урожайности. Кроме того, имеются многочисленные сведения [6, 17] о том, что продуктивность генеративных органов возрастает при увеличении площади флаг-листьев.

В годы опыта максимальный индекс ассимилирующей площади растений (фаза молочной спелости) колебался от 4,3 до 8,6 и превышал таковой у листьев в 1978 г. в 3 раза, а в засушливом 1979 г. — почти в 10 раз. В контроле площадь нелистовых органов, как и листьев, была меньше, чем в варианте с внесением удобрений.

Ассимилирующая площадь междоузлия верхнего листа была выше, чем остальных стеблевых органов, и достигала 20 тыс. м<sup>2</sup>/га.

Площадь поверхности метелки складывалась из площади чешуй (50 %), поверхности зерновок (47 %), остей, ветвей и оси метелки (3 %) и колебалась от 0,7 до 2,1 м<sup>2</sup> на 1 м<sup>2</sup> почвы.

Более комплексной характеристикой деятельности ассимилирующего аппарата растений является фотосинтетический потенциал посева (ФП) [16].

Наибольшие ФП листьев и общий ФП отмечались во влажном 1978 г., в контроле они равнялись соответственно 93,34 и 275,21 млн. м<sup>2</sup>·дней на 1 м<sup>2</sup> почвы против 0,4 и 1,6—2,4 млн. м<sup>2</sup> дней/га в засушливом 1979 г. Таким образом, обеспеченность влагой имеет первостепенное значение в формировании ассимиляционного аппарата, а следовательно, и урожая. Расчеты показали, что сухая биомасса растений линейно связана с общим ФП посевов овса ( $r^2=0,58$ ).

В среднем за годы опыта ФП листьев и общий ФП при расчетных нормах удобрений превышали контроль в 1,4 раза. Максимальный ФП листьев приходился на период конец фазы выхода в трубку — молочная спелость, а наибольший общий ФП — на период формирования максимальной площади ассимилирующей поверхности.

Доля листьев в формировании общего ФП в контроле в 1978 и 1979 гг. была равна 21,7 и 33,5 %, в варианте с расчетными дозами удобрений — 16,7 и 33,9 %, доля метелки — соответственно 10,8 и 31,3; 10,0 и 26,3 % (увеличение этого показателя в 1979 г. связано с развитием подгона), стеблей — 55,3 и 47,0; 56,5 и 57,0, причем доля междоузлия верхнего листа составляла около 20 % от ФП целых растений. Мощное развитие верхнего междоузлия, а также высокая скорость фотосинтеза в нем обеспечивали значительный вклад этого органа в накопление органического сухого вещества, особенно в засушливом 1979 г.

В среднем за 1978—1979 гг. нетто-ассимиляция СО<sub>2</sub> 1 дм<sup>2</sup> зеленой поверхности целых растений составила в контроле 62,5 мг, в варианте с расчетными дозами удобрений — 52,0 мг СО<sub>2</sub> — за сутки. Каждая тысяча единиц ФП листьев обеспечивала получение в 1978 и 1979 гг. в контроле соответственно 3,3 и 5,2 кг зерна (при интенсивности нетто-ассимиляции СО<sub>2</sub> 11,5 и 15,1 кг за день), при внесении удобрений — 2,2 и 3,9 кг (при интенсивности нетто-ассимиляции СО<sub>2</sub> 10,9—17,9 кг за день). Снижение этого показателя в варианте с удобрениями объясняется тем, что в фазу выметывания метелки растения сильно полегли.

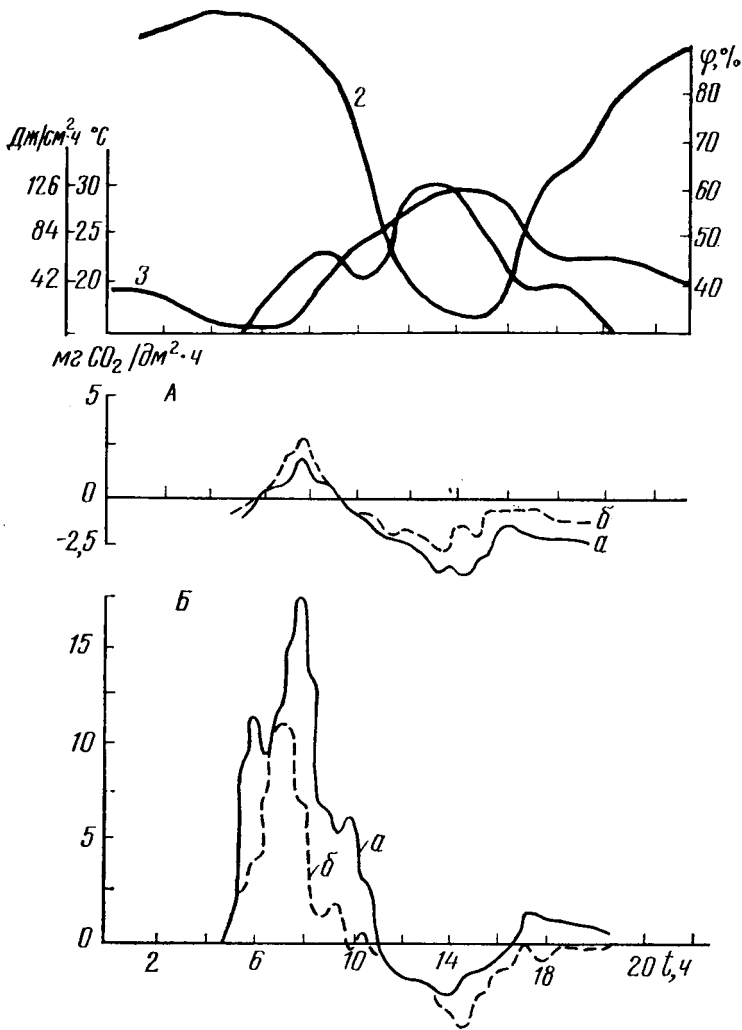


Рис. 1. Динамика  $\text{CO}_2$ -газообмена листьев овса в дневное время в вариантах без удобрений (А) и с их внесением (Б), дневная динамика ФАР (1), суточный ход относительной влажности воздуха (2) и температуры (3) 27–28 июня 1979 г.  
а — 4-й лист; б — 5-й лист.

### Интенсивность фотосинтеза органов растений

Интенсивность фотосинтеза листьев овса увеличивается по мере увеличения освещенности и температуры и достигает наибольших значений около 9–10 ч. Днем она сильно реагирует на изменения окружающей среды и при любом затенении растений сразу же значительно снижается. Фотосинтез заметно уменьшается при относительной влажности воздуха ниже 30–40% и температуре воздуха выше 25°. Этот показатель особенно резко снижается при высокой ФАР, низкой относительной влажности, высокой температуре воздуха и недостаточной влагообеспеченности растений. В дни с такими условиями основное поглощение  $\text{CO}_2$  было в утренние часы (с 5 до 10 ч), затем оно уменьшалось и несколько возросло в вечерние часы (с 16 до 20 ч). Депрессия фотосинтеза в середине дня наблюдалась в 1979 г. в 8% случаев (12 дней). У контрольных растений иногда отмечалось полное переключение газообмена на выделение  $\text{CO}_2$  в дневное время (рис. 1).

Таким образом, минеральные удобрения обеспечивают преимущество в поглощении растениями  $\text{CO}_2$  в период засухи. В таких условиях утром старые листья поглощают  $\text{CO}_2$  с очень высокой интенсив-

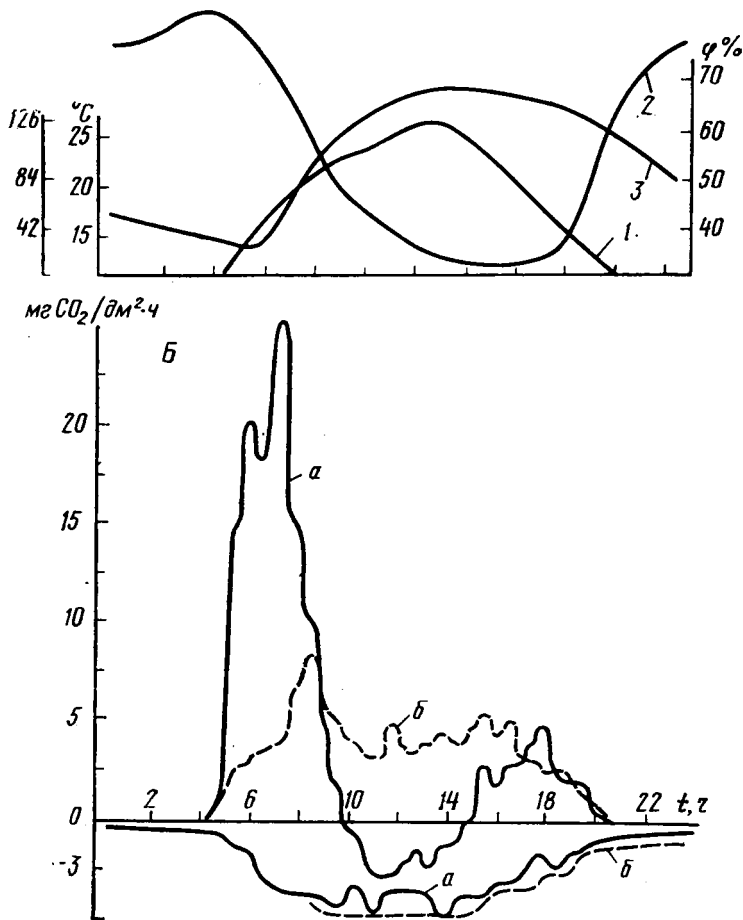


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза, темнового и ночного дыхания листьев овса 15—16 июня 1979 г.

*a* — 1-й лист; *б* — 2-й лист.  
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ностью — 25 мг/дм<sup>2</sup>·ч. Данный факт говорит о наличии у растений приспособительных реакций к напряженным условиям (рис. 2), так как наиболее сильная депрессия фотосинтеза наблюдалась именно у этих листьев, в результате чего нетто-ассимиляция CO<sub>2</sub> принимала отрицательные значения. Из зерновых культур это характерно только для овса, биологической особенностью которого является высокая требовательность к обеспеченности водой и быстрое наступление паралича устьиц при непродолжительном воздействии высокой температуры [4]. Здесь же необходимо подчеркнуть, что жаркая погода и недостаток влаги больше подавляли фотосинтез, нежели дыхание (рис. 2, [3]).

В отличие от листьев стебель и метелка овса в дневное время засушливого периода характеризовались пониженной интенсивностью фотосинтеза без выраженной депрессии.

Дневная динамика CO<sub>2</sub>-газообмена нижних междоузлий стебля имела сложный характер, особенно при полегании растений.

Интенсивность фотосинтеза целых растений по мере их развития постоянно снижается. Что касается листьев, то в их ассимиляционной деятельности отмечено наличие двух максимумов: в фазы всходов и выхода в трубку.

Растения разных вариантов в отдельные фазы развития различались по скорости видимого фотосинтеза. Однако при оценке за весь вегетационный период из-за пестроты погодных условий (частое изме-

Интенсивность поглощения CO<sub>2</sub> овсом (г CO<sub>2</sub> на 1 м<sup>2</sup> усвояющей поверхности за сутки) по фазам развития]

| Показатель         | Всходы | Кущение | Выход в трубку | Выметывание | Молочная спелость | В среднем за вегетацию |
|--------------------|--------|---------|----------------|-------------|-------------------|------------------------|
| Видимый фотосинтез |        |         |                |             |                   |                        |
| 1978 г.            |        |         |                |             |                   |                        |
| Листья             | 11,6   | 8,3     | 14,6           | 10,1        | 8,5               | 12,0                   |
|                    | 17,5   | 10,5    | 13,7           | 8,8         | 6,1               | 11,3                   |
| Все растение       | 11,6   | 8,3     | 11,3           | 6,4         | 4,1               | 7,4                    |
|                    | 17,5   | 10,5    | 10,0           | 4,5         | 2,9               | 5,7                    |
| 1979 г.            |        |         |                |             |                   |                        |
| Листья             | 16,4   | 10,5    | 12,8           | 13,9        | 4,0               | 15,5                   |
|                    | 16,2   | 15,3    | 16,5           | 14,2        | 3,8               | 18,2                   |
| Все растение       | 16,4   | 10,5    | 8,2            | 7,8         | 2,6               | 7,1                    |
|                    | 16,2   | 15,3    | 9,6            | 4,4         | 2,0               | 6,7                    |
| Нетто-ассимиляция  |        |         |                |             |                   |                        |
| 1978 г.            |        |         |                |             |                   |                        |
| Листья             | 11,1   | 7,6     | 14,1           | 9,7         | 7,9               | 11,5                   |
|                    | 17,0   | 9,8     | 13,3           | 8,4         | 5,6               | 10,9                   |
| Все растение       | 11,1   | 7,6     | 10,4           | 5,6         | 3,1               | 6,5                    |
|                    | 17,0   | 9,8     | 9,4            | 3,7         | 2,1               | 4,9                    |
| 1979 г.            |        |         |                |             |                   |                        |
| Листья             | 15,5   | 9,0     | 10,8           | 13,5        | 3,3               | 15,1                   |
|                    | 15,4   | 14,6    | 15,7           | 13,8        | 3,2               | 17,9                   |
| Все растение       | 15,5   | 9,0     | 6,5            | 6,3         | 2,2               | 6,0                    |
|                    | 15,4   | 14,6    | 7,2            | 3,9         | 1,5               | 5,6                    |

Примечание. Здесь и в табл. 3 и 4 в числителе — контроль (без удобрений), в знаменателе — расчетные нормы NPK.

нение облачности в короткие промежутки времени и др.) эти различия оказались недостоверными.

То же получилось и при оценке этого показателя по годам. Например, в варианте с внесением удобрений интенсивность усвоения CO<sub>2</sub> листьями в 1978 г. составила  $6,98 \pm 0,65$  мг/дм<sup>2</sup>·ч, в 1979 г. —  $8,36 \pm 0,76$  мг/дм<sup>2</sup>·ч, но и эти различия оказались статистически неподтвержденными.

Интенсивность видимого фотосинтеза листьев составила (в среднем)  $7,45 \pm 0,63$ ; стеблей —  $2,16 \pm 0,35$ , метелки —  $4,19 \pm 0,91$  мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>·ч. У метелки при внесении удобрений она была ниже, чем в контроле.

О характере фотосинтеза растений в естественных условиях судят по максимальным скоростям ассимиляции на протяжении дня в разные сроки вегетационного периода [2]. В нашем опыте высокая интенсивность фотосинтеза зарегистрирована у 2-го сверху листа в фазу выхода в трубку (18 июня 1979 г.) —  $49,62$  мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>·ч — при внесении удобрений и ФАР, равной  $325$  Вт/м<sup>2</sup>, φ 55 %, температуре воздуха 22° и влажности пахотного слоя 17 % (к массе сухой почвы). Максимальная интенсивность фотосинтеза была в 6—7 раз больше обычной.

Значения компенсационного пункта (КП) в полевой обстановке у листьев нижнего яруса колебались от 0,0533 до 0,401, средних ярусов — от 0,0353 до 0,365, а у листьев верхнего яруса — от 0,0223 до 0,1869 Дж/см<sup>2</sup>·мин.

Интенсивность выделения CO<sub>2</sub> овсом (г CO<sub>2</sub> на 1 м<sup>2</sup> поверхности растений)  
по фазам развития

| Дыхание  | Всходы | Кущение | Выход в трубку | Выметывание | Молочная спелость |
|----------|--------|---------|----------------|-------------|-------------------|
| 1978 г.  |        |         |                |             |                   |
| Суточное | 3,36   | 2,20    | 3,05           | 2,04        | 3,52              |
|          | 2,48   | 2,14    | 2,20           | 1,81        | 2,32              |
| Ночное   | 0,55   | 0,64    | 0,85           | 0,76        | 0,91              |
|          | 0,47   | 0,59    | 0,63           | 0,61        | 0,80              |
| 1979 г.  |        |         |                |             |                   |
| Суточное | 2,72   | 4,07    | 3,85           | 2,09        | 1,00              |
|          | 2,95   | 4,57    | 5,22           | 1,47        | 1,31              |
| Ночное   | 0,75   | 1,49    | 1,66           | 0,74        | 0,45              |
|          | 0,73   | 2,15    | 2,44           | 0,48        | 0,56              |

Таким образом, уравнивание фотосинтеза дыханием или, наоборот, дыхания фотосинтезом у верхних листьев осуществляется при освещенности 1—2 % от полного солнечного излучения (6,3 Дж/см<sup>2</sup>·мин). По мере снижения высоты расположения листьев компенсация фотосинтеза дыханием происходит при более высокой интенсивности интегральной радиации.

Наибольшие значения нетто-ассимиляции CO<sub>2</sub> наблюдали у листьев — 343,97 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>·сут, тогда как у стеблей этот показатель составлял 109,19, а у метелки — 59,58 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>·сут (табл. 2).

В условиях засухи у нижних листьев ночное выделение CO<sub>2</sub> иногда заметно превышало его усвоение.

Фотосинтетическая продуктивность стеблевых органов в значительной степени зависит от облученности солнечной энергией, поэтому у нижних междоузлий она была невысокой (2—5 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>·день) или совсем не регистрировалась. Эти органы работают с отрицательным балансом, основное поглощение CO<sub>2</sub> осуществляется за счет междоузлий верхнего листа и соломины, находящейся под метелкой.

У метелки интенсивность нетто-ассимиляции имеет положительные значения; лишь в фазу восковой спелости поглощение CO<sub>2</sub> превышало его выделение.

В последние годы появилась настоятельная необходимость в детальном изучении и уточнении количественных характеристик продукционного процесса, в частности одного из его элементов — дыхательного газообмена.

В 1978 г. интенсивность ночного дыхания листьев в контроле достигала  $0,59 \pm 0,03$  мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>·ч, при внесении расчетных норм удобрений —  $0,48 \pm 0,03$ ; стеблей — соответственно  $0,80 \pm 0,10$  и  $0,55 \pm 0,24$ , метелки —  $1,40 \pm 0,58$  и  $1,12 \pm 0,21$  мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>·ч. В 1979 г. эти показатели соответственно составили  $1,06 \pm 0,10$ , и  $0,87 \pm 0,09$ ,  $0,80 \pm 0,13$  и  $1,13 \pm 0,43$ ,  $1,45 \pm 0,35$  и  $1,25 \pm 0,34$  мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>·ч.

Максимальная суточная интенсивность дыхания (дыхание ночное+темновое за светлое время суток) у овса отмечена в засушливый период 1979 г. У листьев она равнялась 66,91, у метелки — 59,71 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>·сут.

Интенсивность ночного дыхания в ходе вегетации как в 1978, так и в 1979 г. увеличивалась и достигала наибольшего значения в фазу выхода в трубку, а затем снижалась (табл. 3). Определенной зависимости в сезонном ходе суточного выделения CO<sub>2</sub> выявить не удалось.

В 1978 г. изменения динамики интенсивности дыхания целых растений шли синхронно динамике интенсивности фотосинтеза, однако связь эта слабая ( $r^2 \leq 35\%$ ). В 1979 г. периоды наибольшей дыхатель-

Динамика CO<sub>2</sub>-газообмена посевов овса по фазам развития.  
В среднем за 1978—1979 гг.

| Показатель   | Всходы | Кущение | Выход в трубку | Выметывание | Молодая спелость | Восковая спелость | За вегетацию |
|--|--------|---------|----------------|-------------|------------------|-------------------|--------------|
| 1978 г.  |        |         |                |             |                  |                   |              |
| A <sub>вф</sub> за день, кг/га                             | 14,54  | 49,66   | 274,09         | 303,27      | 249,85           | 10,29             | 20405,68     |
|  | 25,85  | 65,04   | 325,56         | 355,76      | 247,82           | 15,38             | 21725,37     |
| A <sub>дтс</sub> +A <sub>дн</sub> , кг/га·сут              | 4,20   | 13,27   | 74,09          | 97,18       | 214,17           | —                 | 9014,08      |
|  | 3,67   | 13,39   | 71,49          | 141,52      | 200,54           | —                 | 9485,90      |
| A <sub>дн</sub> за ночь, кг/га                             | 0,69   | 3,89    | 20,59          | 36,32       | 55,35            | 9,13              | 2633,85      |
|  | 0,70   | 3,69    | 20,36          | 47,91       | 69,31            | 13,03             | 3222,37      |
| A <sub>дн</sub> ·100/A <sub>вф</sub> , %                   | 4,7    | 7,8     | 7,5            | 12,0        | 22,1             | 88,7              | 12,9         |
|  | 2,7    | 5,6     | 6,3            | 13,5        | 28,0             | 84,7              | 14,8         |
| A <sub>дтс</sub> +A <sub>дн</sub> ·100/A <sub>вф</sub> , % | 28,9   | 26,7    | 27,0           | 32,0        | 85,7             | —                 | 44,2         |
|  | 14,2   | 20,6    | 22,0           | 39,8        | 80,9             | —                 | 43,7         |
| 1979 г.  |        |         |                |             |                  |                   |              |
| A <sub>вф</sub> за день, кг/га                             | 16,47  | 42,97   | 107,23         | 214,75      | 116,23           | 66,60             | 11618,26     |
|  | 18,27  | 65,81   | 158,53         | 264,92      | 137,32           | 78,39             | 15881,11     |
| A <sub>дтс</sub> +A <sub>дн</sub> , кг/га·сут              | 2,75   | 16,66   | 50,30          | 63,66       | 43,88            | —                 | 4233,57      |
|  | 3,33   | 19,63   | 85,92          | 88,72       | 89,19            | —                 | 6115,72      |
| A <sub>дн</sub> за ночь, кг/га                             | 0,76   | 6,10    | 21,75          | 22,65       | 19,61            | 13,06             | 1746,54      |
|  | 0,83   | 9,21    | 40,24          | 29,86       | 34,06            | 16,41             | 2624,30      |
| A <sub>дн</sub> ·100/A <sub>вф</sub> , %                   | 4,6    | 14,2    | 20,3           | 10,5        | 16,9             | 28,6              | 15,0         |
|  | 4,5    | 14,0    | 25,4           | 10,9        | 24,8             | 20,9              | 16,5         |
| A <sub>дтс</sub> +A <sub>дн</sub> ·100/A <sub>вф</sub> , % | 6,7    | 38,8    | 46,9           | 29,6        | 37,7             | —                 | 36,4         |
|  | 8,2    | 29,8    | 54,1           | 33,5        | 64,9             | —                 | 38,5         |

Примечание. A<sub>вф</sub> — видимый фотосинтез; A<sub>дн</sub> — ночное дыхание; A<sub>дтс</sub>+A<sub>дн</sub> — суточное дыхание.

ной активности растений и максимального поглощения углекислоты не совпадали. Это, очевидно, результат подавления одной из сторон ассимиляционно-диссимиляционной деятельности, вызванного недостатком влаги, который в конечном счете обусловил снижение урожая [12].

Контрастные метеорологические условия в годы опытов определили значительные колебания интенсивности дыхания листьев и стеблей. Однако при расчете на единицу поверхности растения (побега) различия оказались несущественными. Недостоверными были различия и по вариантам.

Следует отметить снижение интенсивности дыхания стеблей (до 30 % от контроля) и репродуктивных органов при полегании растений.

Отношение размеров суточного дыхания и видимого фотосинтеза у молодых листьев составляет 6—38 %. По мере их старения, а также при затенении значение этого показателя может достигать 60 %.

В условиях резкого напряжения факторов внешней среды, вызванного недостатком влаги, дыхание листьев превосходило фотосинтез в 2,0—57,7 раза. Это, вероятно, было вызвано параличом устьиц физиологически более старых листьев овса в период жаркой сухой погоды. Превышение выделения CO<sub>2</sub> над его усвоением в 1,2 раза отмечено нами и при полегании растений.

За годы опыта отношение дыхания к видимому фотосинтезу у верхнего листа колебалось от 6,6 до 52,6 %. У стеблей дыхание заметно превосходило фотосинтез (в 0,3—13,1 раза) и в значительной степени зависело от интенсивности солнечного излучения.

По интенсивности дыхания можно судить о притоке органических веществ в верхушечную часть стебля [1]. С этой точки зрения преоб-



Т а б л и ц а 5

Усвоение CO<sub>2</sub> органами овса

| Орган растения        | Контроль |      | NPKI  |       |
|-----------------------|----------|------|-------|-------|
|                       | 1978     | 1979 | 1978  | 1979  |
| Все растение, ц/га    |          |      |       |       |
|                       | 177,7    | 96,7 | 125,0 | 133,1 |
| % от всего растения   |          |      |       |       |
| Лист:                 |          |      |       |       |
| 1-й                   | 1,3      | 2,9  | 2,1   | 2,5   |
| 2-й                   | 2,5      | 1,0  | 3,6   | 1,6   |
| 3-й                   | 2,4      | 1,6  | 3,2   | 2,1   |
| 4-й                   | 5,9      | 13,6 | 5,2   | 12,5  |
| 5-й                   | 9,0      | 18,1 | 10,6  | 17,7  |
| 6-й                   | 25,0     | 18,2 | 27,2  | 16,9  |
| 7-й                   | 14,2     | —    | 22,7  | —     |
| Все листья            | 60,3     | 55,3 | 74,6  | 58,3  |
| Стебель с влагилицем: |          |      |       |       |
| 3-го листа            | —        | -0,1 | —     | -2,3  |
| 4-го »                | -0,1     | 2,5  | -0,5  | -0,9  |
| 5-го »                | 0,5      | 5,6  | -0,2  | 6,9   |
| 6-го »                | 3,2      | 21,6 | 2,5   | 31,1  |
| 7-го »                | 7,0      | —    | 6,5   | —     |
| Соломина под метелкой | 5,6      | 1,7  | 2,2   | 2,0   |
| Метелка               | 23,5     | 13,4 | 14,9  | 8,1   |

ладание дыхания над фотосинтезом в фазу молочной спелости в 1978 г. можно считать положительным явлением для формирования урожая. Соотношение дыхания и фотосинтеза верхнего междоузлия и метелки в 1979 г. было неблагоприятным. Так, в период формирования зерна из-за пониженного фотосинтеза расход CO<sub>2</sub> на дыхание превышал ее приход. Вероятно, это связано с ослаблением транспорта ассимилятов в метелки и, как следствие, со снижением дыхательной активности верхушечных органов. Очевидно, основная доля ассимилятов пошла на формирование подгона. Как показывают данные табл. 4, на создание 1 ц сухой биомассы растения при ночном дыхании выделили 0,35 ц CO<sub>2</sub> и при темновом дыхании — 0,55 ц, т. е. всего 0,9 ц CO<sub>2</sub>.

Выше мы попытались описать параметры основных слагаемых продукционного процесса у овса.

Для того чтобы выяснить, как функционирует и развивается со временем фитоценоз, изучить закономерность формирования урожая, необходимо иметь сведения о характере взаимодействия этих слагаемых.

Данные табл. 5 показывают, что наибольшее накопление углерода посевами как в 1978 г., так и в 1979 г. было в фазу выметывания, т. е. в период, когда площадь листовой поверхности достигала максимальных размеров, а дневная продуктивность фотосинтеза — 47 мг CO<sub>2</sub> на 1 дм<sup>2</sup> ассимилирующей поверхности растений за сутки.

Фотосинтетическая деятельность овса обычно (1978 г.) заканчивается в фазу восковой спелости (когда верхний колосок метелки достигает полной спелости). В этот период видимое усвоение CO<sub>2</sub> почти уравновешивалось дыханием, в результате чего накопление CO<sub>2</sub> посевом было ничтожно малым — 1,16—2,35 кг/га. В 1979 г. из-за формирования подгона растения продолжали вегетировать до уборки и усваивали в среднем за сутки 35—60 кг CO<sub>2</sub>/га, причем основное количество CO<sub>2</sub> (до 70 %) ассимилировали стебли, у которых большая часть продуктов фотосинтеза расходуется на собственные нужды [7].

Представляет интерес тот факт, что, по газометрическим данным, фотосинтез (нетто-ассимиляция) подгона в конце вегетации обеспечивал накопление органического вещества лишь на 70 % от фактического. По-видимому, остальные 30 % поступали из подземных органов растений, что отрицательно сказалось на урожайности основных побегов.

В период наивысшей фотосинтетической деятельности растениями было усвоено в контроле 41,2 %, а в варианте с расчетными нормами удобрений — 37,4 % от общего количества CO<sub>2</sub>, поглощенного посевом.

Темновое дыхание посева увеличивалось в течение вегетации и достигало наибольшего значения в фазу молочной спелости. Такая же закономерность отмечена и для ночного выделения CO<sub>2</sub> посевом, что связано с развитием нелистных органов и высокой их дыхательной активностью. По этой причине расход CO<sub>2</sub> как на ночное, так и на темновое дыхание повышался. Затраты CO<sub>2</sub> на ночное дыхание за период вегетации составили в контроле 14,0 %, при внесении расчетных норм удобрений — 15,6 % от видимого фотосинтеза. Отношение дыхания к фотосинтезу было выше при внесении удобрений, за исключением

Баланс органического вещества в посевах овса (ассимиляция и выделение CO<sub>2</sub>)

| Вариант  | Видимое поглощение CO <sub>2</sub> , ц/га | Нетто-ассимиляция CO <sub>2</sub> , ц/га | Израсходовано CO <sub>2</sub> , ц/га |                           | Отклонения |      |
|----------|---|--|--------------------------------------|---------------------------|------------|------|
|          |   |  | на дыхательные органы                | на формирование фитомассы | ц/га       | %    |
| 1978 г.  |   |  |                                      |                           |            |      |
| Контроль | 204,0                                     | 177,7                                    | 20,4                                 | 133,9                     | +23,4      | 13,1 |
| НРК      | 217,2                                     | 185,0                                    | 21,7                                 | 171,1                     | -7,8       | 4,2  |
| 1979 г.  |   |  |                                      |                           |            |      |
| Контроль | 116,2                                     | 96,7                                     | 11,6                                 | 99,5                      | -7,8       | 14,9 |
| НРК      | 158,8                                     | 133,1                                    | 15,9                                 | 120,1                     | -2,9       | 2,2  |

1978 г., когда из-за полегания растений снизилась интенсивность дыхания стеблевых органов. В среднем за годы исследований листья расходовали на ночное дыхание 3—5 % CO<sub>2</sub>, усвоенной за день посевом, а на темновое дыхание — 8—10 %.

Исходя из того, что наибольшая продуктивность растений наблюдалась в момент максимального развития листовой поверхности, можно предположить, что рост продуктивности растений находится в тесной зависимости с размерами листового аппарата. Частный коэффициент корреляции урожая сухой биомассы ( $y$ ) с интенсивностью нетто-ассимиляции ( $x$ ) при исключении влияния площади ассимилирующей поверхности ( $z$ )  $r_{xy} = -0,43$ , а  $r_{yz} = 0,63$ . Суммарный коэффициент множественной корреляции в опыте  $R = 0,70$ .

Завершая анализ результатов, необходимо подчеркнуть, что в среднем по опыту за период всходы — кущение овес усваивал 4 % CO<sub>2</sub> от общего поглощения ее посевом, кущение — выход в трубку — 15, выход в трубку — выметывание — 24, выметывание — молочная спелость — 37 и за период от молочной спелости до уборки — примерно 20 %.

Видимое поглощение CO<sub>2</sub> надземной массой за вегетацию достигало в контроле 116,2—204,1 ц/га, в варианте с расчетными нормами удобрений — 158,8—217,3 ц/га.

Приведенные в табл. 5 данные показывают, что наибольшей фотосинтетической продуктивностью среди органов характеризуются листья (особенно верхние 3 листа), на их долю приходится 58—75 % нетто-ассимиляции CO<sub>2</sub> посевом. Наибольшая нетто-ассимиляция CO<sub>2</sub> (22 %) была у 2-го сверху листа.

Среди стеблевых органов значимый вклад в продукцию органического вещества вносили междоузлия верхнего (17 %) и 2-го сверху (5 %) листьев, а также соломина под метелкой (3 %). Вклад осталь-

Т а б л и ц а 7

Структура урожая овса

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

ных стеблевых органов в формирование урожая ничтожно мал, а иногда отрицательный.

За годы опыта доля метелки в нетто-ассимиляции  $\text{CO}_2$  посева составляла в контроле 13,4—23,5, в варианте с внесением удобрений — 8,1—14,9 %. Это указывает на то, что верхушечная часть в последнем случае была менее продуктивной. Кстати, можно отметить, что масса 1000 зерен при внесении удобрений ниже, чем в контроле.

В засушливом 1979 г. относительный нетто-фотосинтез метелки и верхнего междоузлия оказался меньше, чем в 1978 г., а наибольшей продуктивностью среди органов отличалось междоузлие верхнего листа — около 26 % от  $\text{CO}_2$ , усвоенного растением.

Исходя из газометрических данных, полученных с помощью автоматических установок (табл. 6), а также данных весового анализа биомассы растений рассчитан баланс органического вещества и усвоенной  $\text{CO}_2$  (табл. 7). При этом принимали во внимание тот факт, что масса корневой системы овса достигала максимума в период налива зерна в среднем 26 % от надземной массы [15], а дыхание корней составляло около 10 % от видимого фотосинтеза ценоза [8].

Несмотря на имеющиеся отклонения, в наших опытах наблюдалось хорошее совпадение баланса  $\text{CO}_2$  посевов овса, определенного с помощью автоматических установок и по накоплению сухой фитомассы. Средний коэффициент эффективности фотосинтеза равнялся 0,45.

Представляется возможным отметить, что сбор сухого вещества за годы опыта в варианте с расчетными нормами удобрений был выше, чем в контроле. Под влиянием минеральных удобрений увеличивались высота растений, общая и продуктивная кустистость. Однако в этом варианте в результате раннего прикорневого полегания в 1978 г. и мощного формирования подгона в 1979 г. отмечено уменьшение массы 1000 зерен, массы зерна с метелки, а также отношения массы зерна к массе растения, в результате чего сбор зерна был на 10—16 % ниже, чем в контроле.

Мы согласны с мнением А. Т. Мокроносова [9], что увеличения зерновой продуктивности овса можно достичь путем регуляции распределения ассимилятов в целях максимизации урожая репродуктивных органов.

Основной причиной снижения урожая в 1978 г. было полегание растений, а в 1979 г. — жаркая сухая погода в период закладки хозяйственно ценных органов и образования подгона.

Приход ФАР за период вегетации овса достигал в 1978 г. 8652,0, в 1979 г. — 10319,4 млн. кДж/га. Коэффициент использования ФАР овсом (при средней калорийности его 18270 Дж/га) в контроле составил в 1978 и 1979 гг. соответственно 1,65 и 1,03 %, а в варианте с расчетными нормами удобрений — 2,12 и 1,25 %.

### Выводы

1. Основное количество  $\text{CO}_2$  — 58—75 % — у овса усваивают верхние 3 листа. Среди них наибольшие поверхность и ассимиляционная фотосинтетическая мощность у 2-го листа сверху.

2. Средняя интенсивность фотосинтеза в 6—7 раз меньше максимальной, равной 50 мг  $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ .

3. Каждая тысяча единиц ФП листьев обеспечивала получение в контроле 3—5 кг зерна (интенсивность нетто-ассимиляции  $\text{CO}_2$  11—15 кг/сут), а при внесении NPK — 2—4 кг (интенсивность нетто-ассимиляции  $\text{CO}_2$  11—18 кг/сут).

4. За период всходы — кушение растения усваивали  $\text{CO}_2$  4 % от общего поглощения, кушение — выход в трубку — 15 %, выход в трубку — выметывание — 24, выметывание — молочная спелость — 37 и за период от молочной спелости до уборки — около 20 %. Затраты  $\text{CO}_2$  на ночное дыхание в среднем по вариантам составили 15 % от видимого фотосинтеза.

5. Интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена овса в условиях нашего опыта не зависела от уровня минерального питания.

6. Увеличение размеров ассимилирующей поверхности растений под действием удобрений обеспечивало увеличение накопления сухой биомассы растений и, как следствие, коэффициента использования ФАР.

7. Полученные данные о фотосинтетической деятельности овса могут быть использованы при моделировании продукционного процесса и разработке модели сорта этой культуры.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Алиев Д. А. Фотосинтетическая деятельность, минеральное питание и продуктивность растений. Баку, ЭЛМ, 1974.
2. Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений. Л.: Наука, 1976.
3. Гончарик М. Н., Микульская С. А., Урбанович Т. А. Дыхательная активность овса в условиях действия различной влажности почвы. Минск: Наука и техника, 1975, с. 125—130.
4. Достижения науки и практики в растениеводстве/Под ред. И. С. Шатилова. М.: Колос, 1973.
5. Коновалов Ю. Б. Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя. М.: Колос, 1981.
6. Кумаков В. А. Физиология яровой пшеницы. — М.: Колос, 1980.
7. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976.
8. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978.
9. Мокроносов А. Т. Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растения. — В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 235—250.
10. Ничипорович А. А. Крупное достижение биологической науки в повышении продуктивности растений. — Экология, 1971, № 1, М.: Наука, с. 5—11.
11. Ничипорович А. А. Теория фотосинтетической продуктивности. — Физиол. растений, Т. 3. Итоги науки и техники. М., ВИНТИ, АН СССР, 1977, с. 11—54.
12. Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеониздат, 1977.
13. Чаповская Г. В., Замараев А. Г. Формирование ассимиляционной поверхности и урожай овса при разном уровне минерального питания. — Докл. ТСХА, вып. 175, 1971, с. 11—15.
14. Шатилов И. С., Чудновский А. Ф. Агрофизические, агрометеорологические и агротехнические основы программирования урожая. Л.: Гидрометеониздат, 1980.
15. Шатилов И. С., Замараев А. Г., Чаповская Г. В. Продуктивность полевых культур и утилизация солнечной энергии при разном уровне минерального питания. — Докл. ТСХА, 1974, вып. 204, с. 5—10.
16. Шатилов И. С., Чаповская Г. В., Замараев А. Г. Фотосинтетический потенциал и урожай зерновых культур. — Изв. ТСХА, 1979, вып. 4, с. 18—30.
17. Planchon C., — Ann. emeliog. plant, 1976 (1977), vol. 26, № 4, p. 717—744.

*Статья поступила 2 декабря 1983 г.*

#### SUMMARY

Indices of Hercules oats photosynthetic activities were analysed with and without fertilization. The article contains data on size and intensity of  $\text{CO}_2$ -gas exchange of plants organs and the whole crop stands. It also describes the effect of drought, lodging and summer tillering on plants photosynthesis and respiration, and states the causes of lower yields. Absence of differencies in  $\text{CO}_2$ -gas exchange intensity between variants permits to conclude that higher productivity of plants is connected with the growth of assimilating surface and re-distribution of assimilators on grain formation.