

УДК 633.11 «234»: [581.132+631.559]

ДИНАМИКА АССИМИЛИРУЮЩЕЙ ПОВЕРХНОСТИ, ИНТЕНСИВНОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА И ФОРМИРОВАНИЕ УРОЖАЯ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

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

К настоящему времени общая теория фотосинтетической продуктивности посевов и программирования высоких урожаев достигла такой стадии развития, на которой стала необходимой ее конкретизация для отдельных сельскохозяйственных культур и сортов [5, 8, 23, 24]. Однако этому препятствует скудность исходных экспериментальных данных о динамике фотосинтеза и дыхания отдельных органов растений, полученных не в лаборатории, а непосредственно на поле и дополненных необходимыми сведениями о приходе и поглощении ФАР, о водном режиме посева, о плодородии почвы и снабжении посева элементами минерального питания [8, 12, 22].

В связи с этим мы попытались изучить некоторые показатели фотосинтетической деятельности озимой пшеницы в полевом опыте, в первую очередь площадь ассимилирующей поверхности, динамику ее формирования, а также динамику газообмена (по CO_2) отдельных органов растений и целого посева озимой пшеницы в течение вегетационного периода. На основании проведенных исследований представилась возможность определить баланс фотосинтеза посевов озимой пшеницы.

Методика и условия опыта

Исследования проводили в 1974—1976 гг. в полевых стационарных опытах экспериментальной базы ТСХА «Михайловское» [25] в двух вариантах: 1 — контроль, без удобрений; 2 — дозы удобрений, рассчитанные на получение урожая зерна 55 ц/га.

Агротехника выращивания озимой пшеницы сорта Мироновская 808 обычная для условий Московской области.

В течение вегетации проводили фенологические наблюдения, определяли величину рабочей фотосинтетической поверхности и интенсивность газообмена листьев и других органов. Для изучения и сравнения интенсивности CO_2 -газообмена в органах озимой пшеницы использованы данные о суточной динамике в среднем за 2—5 сут.

Площадь листовой поверхности измеряли весовым методом (метод высечек), стеблей — по формуле усеченного конуса [8]; колоса — как площадь поверхности параллелепипеда, листовой пластинки, работавшей в ассимиляционной камере, — полярным планиметром.

Рабочую фотосинтетическую поверхность определяли по 50 растениям в начальные фазы развития озимой пшеницы и 20 растениям — в последующие [21]. Полученные данные пересчитывали на 1 м² площади посева.

Биометрические и газометрические исследования проводили в фазы: 1 — всходов; 2 — осеннего кущения; 3 — весеннего кущения; 4 — начала выхода в трубку; 5 — конца выхода в трубку; 6 — колошения; 7 — цветения; 8 — молочной спелости; 9 — начала восковой спелости.

Интенсивность газообмена органа по CO_2 регистрировали с помощью автоматических установок, созданных на кафедре растениеводства Тимирязевской академии [10, 27] на основе отечественного газоанализатора ГИП-10 МБЗ (погрешность прибора $\pm 10\%$).

Ассимиляционные камеры были изготовлены из обычного стекла, что ослабляло пропускание солнечной радиации на 10% равномерно по всему видимому участку спектра [4].

Расчет продуктивности фотосинтеза за дневное время ($\text{кг CO}_2/\text{м}^2$) производили путем умножения поверхности органа, приходящейся на 1 м^2 площади посева ($\text{м}^2/\text{м}^2$), на количество CO_2 , которое поглощалось за дневное время 1 дм^2 ассимилирующей поверхности ($\text{мг CO}_2/\text{дм}^2$ за день), определяемого как сумма среднечасовых интенсивностей видимого фотосинтеза за день.

В период вегетации 1975 г. среднемесячные температуры воздуха в апреле, мае, июне превышали норму на $1,8\text{--}5,8^\circ$. Осадков в эти месяцы выпало мало (85% нормы), причем в 3-й декаде апреля и в 1-й и 2-й декадах мая выпало $0,4 \text{ мм}$ осадков при норме $41,0 \text{ мм}$. Относительная влажность воздуха была минимальной в мае (17%), в течение этого месяца отмечалось 8 суховейных дней. Низкие запасы влаги в почве и высокие температуры воздуха вызвали ускоренное развитие растений и привели к сокращению размеров листовой поверхности и снижению урожая.

Вегетационный период 1976 г. был прохладным и дождливым. Количество осадков, выпавших в мае и июне, превысило норму почти в 2 раза. В этих условиях отмечалось интенсивное нарастание вегетативной массы при замедленном развитии растений. Полегание из-за ливневых осадков при сильном ветре отрицательно сказалось на продуктивности растений, в результате чего планируемый уровень урожайности достигнут не был.

Результаты опытов и их обсуждение

К основным показателям фотосинтетической деятельности растений относятся величина площади листовой поверхности и продолжительность ее активной работы. Хорошая оптическая структура посевов является основой максимального поглощения ФАР с высоким коэффициентом полезного действия [1, 14, 19, 24].

Площадь ассимилирующей поверхности меняется в широком диапазоне в зависимости от условий выращивания под действием внешних факторов, в частности минерального питания. Поэтому изучение динамики ее формирования в процессе онтогенеза и выявление оптимальной величины занимают одно из ведущих мест в определении фотосинтетической деятельности растений [3, 6, 16, 25, 29]. Пшеница — культура, потенциально способная к формированию очень большой площади листьев [3, 8, 30]. Но в большинстве случаев оптимальный индекс листовой поверхности составляет $40\text{--}50 \text{ тыс. м}^2/\text{га}$ [14, 15, 19, 23].

В годы опыта величина листовой поверхности колебалась от $21,5 \text{ тыс.}$ до $57,8 \text{ тыс. м}^2/\text{га}$ в зависимости от варианта опыта. Решающими факторами, определяющими ее нарастание, явилась влагообеспеченность и обеспеченность элементами минерального питания (табл. 1, 2). Это согласуется с данными ряда исследователей [1, 6, 25, 34, 39], которые сообщают, что внесение минеральных удобрений способствует увеличению листовой поверхности в результате увеличения размеров отдельных листовых пластинок и их количества.

Ассимилирующая поверхность озимой пшеницы в течение вегетации
 (м² на 1 м² площади посева)

Органы растения	Всходы	Кущение		Выход в трубку		Колошение	Цветение	Молочная спелость
		осеннее	весеннее	начало	конец			
1974/75 г.								
Лист:								
1-й	$\frac{0,07}{0,08}$	$\frac{0,08}{0,09}$	—	—	—	—	—	—
2-й	$\frac{0,08}{0,10}$	$\frac{0,08}{0,11}$	—	—	—	—	—	—
3-й	—	$\frac{0,07}{0,08}$	$\frac{0,03}{0,04}$	—	—	—	—	—
4-й	—	$\frac{0,07}{0,09}$	$\frac{0,04}{0,05}$	$\frac{0,12}{0,20}$	—	—	—	—
5-й	—	$\frac{0,07}{0,11}$	$\frac{0,04}{0,07}$	$\frac{0,23}{0,31}$	$\frac{0,24}{0,38}$	—	—	—
6-й	—	$\frac{0,05}{0,07}$	$\frac{0,03}{0,04}$	$\frac{0,27}{0,32}$	$\frac{0,42}{0,60}$	$\frac{0,27}{0,52}$	—	—
7-й	—	—	—	$\frac{0,23}{0,23}$	$\frac{0,61}{0,74}$	$\frac{0,50}{1,02}$	$\frac{0,38}{0,44}$	—
8-й	—	—	—	$\frac{0,18}{0,12}$	$\frac{0,51}{0,54}$	$\frac{0,64}{1,17}$	$\frac{0,59}{0,85}$	—
9-й	—	—	—	—	$\frac{0,37}{0,22}$	$\frac{0,56}{0,86}$	$\frac{0,79}{1,01}$	$\frac{0,69}{0,98}$
1—9-й	$\frac{0,15}{0,18}$	$\frac{0,42}{0,55}$	$\frac{0,14}{0,20}$	$\frac{1,03}{1,18}$	$\frac{2,15}{2,48}$	$\frac{1,97}{3,57}$	$\frac{1,76}{2,30}$	$\frac{0,69}{0,98}$
Стебель с влагалищем листа:								
5-го	—	—	—	—	$\frac{0,36}{0,54}$	—	—	—
6-го	—	—	—	—	$\frac{0,36}{0,53}$	$\frac{0,66}{0,73}$	$\frac{0,80}{0,88}$	$\frac{0,78}{0,84}$
7-го	—	—	—	—	$\frac{0,47}{0,59}$	$\frac{0,60}{0,71}$	$\frac{0,83}{0,97}$	$\frac{0,77}{1,02}$
8-го	—	—	—	—	$\frac{0,32}{0,30}$	$\frac{0,70}{0,97}$	$\frac{0,71}{1,11}$	$\frac{0,76}{1,24}$
9-го	—	—	—	—	$\frac{0,08}{0,08}$	$\frac{0,94}{0,88}$	$\frac{1,04}{1,33}$	$\frac{1,08}{1,60}$
5—9-го	—	—	—	$\frac{0,55}{0,73}$	$\frac{1,59}{2,04}$	$\frac{3,13}{3,45}$	$\frac{3,93}{5,10}$	$\frac{4,02}{5,59}$
Соломина под колосом	—	—	—	—	—	$\frac{0,23}{0,16}$	$\frac{0,55}{0,81}$	$\frac{0,63}{0,89}$
Колос	—	—	—	—	—	$\frac{1,00}{1,30}$	$\frac{1,08}{1,42}$	$\frac{1,36}{1,72}$
Всего	$\frac{0,15}{0,18}$	$\frac{0,42}{0,55}$	$\frac{0,14}{0,20}$	$\frac{1,58}{1,91}$	$\frac{3,74}{4,52}$	$\frac{6,10}{8,32}$	$\frac{6,77}{8,82}$	$\frac{6,07}{8,29}$

Органы растения	Всходы	Кущение		Выход в трубку		Колошение	Цветение	Молочная спелость
		осен- нее	весен- нее	нача- ло	конец			
1975/76 г.								
Лист:								
1-й	$\frac{0,06}{0,07}$	$\frac{0,05}{0,06}$	—	—	—	—	—	—
2-й	$\frac{0,08}{0,08}$	$\frac{0,08}{0,13}$	—	—	—	—	—	—
3-й	—	$\frac{0,11}{0,13}$	—	—	—	—	—	—
4-й	—	$\frac{0,16}{0,18}$	$\frac{0,08}{0,11}$	—	—	—	—	—
5-й	—	$\frac{0,11}{0,17}$	$\frac{0,14}{0,26}$	—	—	—	—	—
6-й	—	$\frac{0,02}{0,04}$	$\frac{0,04}{0,22}$	$\frac{0,08}{0,26}$	—	—	—	—
7-й	—	—	$\frac{—}{0,03}$	$\frac{0,33}{0,61}$	$\frac{0,39}{0,65}$	—	—	—
8-й	—	—	—	$\frac{0,76}{1,29}$	$\frac{0,83}{1,33}$	—	—	—
9-й	—	—	—	$\frac{1,03}{1,35}$	$\frac{1,09}{1,48}$	$\frac{0,35}{0,78}$	$\frac{0,18}{0,28}$	—
10-й	—	—	—	$\frac{0,86}{0,97}$	$\frac{1,12}{1,60}$	$\frac{0,65}{1,38}$	$\frac{0,38}{0,76}$	—
11-й	—	—	—	—	$\frac{0,61}{0,72}$	$\frac{0,69}{1,84}$	$\frac{0,70}{1,24}$	$\frac{0,49}{1,19}$
1—11-й	$\frac{0,14}{0,15}$	$\frac{0,53}{0,71}$	$\frac{0,26}{0,62}$	$\frac{3,06}{4,48}$	$\frac{4,04}{5,78}$	$\frac{1,69}{4,00}$	$\frac{1,26}{2,28}$	$\frac{0,49}{1,19}$
Стебель с влагалищем листа:								
7-го	—	—	—	—	$\frac{0,47}{1,42}$	—	—	—
8-го	—	—	—	—	$\frac{0,97}{2,14}$	$\frac{1,00}{2,17}$	$\frac{1,00}{1,85}$	$\frac{0,94}{1,73}$
9-го	—	—	—	—	$\frac{1,01}{2,40}$	$\frac{1,31}{2,65}$	$\frac{1,44}{2,11}$	$\frac{1,36}{2,00}$
10-го	—	—	—	—	$\frac{0,86}{1,61}$	$\frac{1,68}{3,68}$	$\frac{1,90}{2,84}$	$\frac{1,83}{2,68}$
11-го	—	—	—	—	$\frac{0,15}{0,88}$	$\frac{2,09}{4,39}$	$\frac{2,85}{4,32}$	$\frac{2,59}{4,10}$
7—10-го	—	—	—	$\frac{0,99}{2,06}$	$\frac{3,46}{8,45}$	$\frac{6,51}{13,37}$	$\frac{8,62}{13,01}$	$\frac{8,49}{12,46}$
Соломина под колосом	—	—	—	—	—	$\frac{0,43}{0,48}$	$\frac{1,43}{1,89}$	$\frac{1,77}{1,95}$
Колос	—	—	—	—	—	$\frac{1,68}{2,84}$	$\frac{1,73}{2,60}$	$\frac{2,11}{3,57}$
Всего	$\frac{0,14}{0,15}$	$\frac{0,53}{0,71}$	$\frac{0,26}{0,62}$	$\frac{4,05}{6,54}$	$\frac{7,50}{14,23}$	$\frac{9,88}{20,21}$	$\frac{11,61}{17,89}$	$\frac{11,09}{17,22}$

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3 в числителе — контроль, в знаменателе — расчетные дозы удобрений. Ассимилирующую поверхность всех стеблей в начале фазы выхода в трубку рассчитывали на целое растение.

Из данных табл. 1 можно видеть, что в засушливых условиях вегетации 1974/75 г. максимальные размеры площади листьев были меньше, чем в 1975/76 г., когда влагообеспеченность посевов озимой пшеницы значительно превышала норму (в варианте с расчетными дозами удобрений соответственно 3,57 и 5,78 м² на 1 м² площади посева).

Отмечено, что в начальный период вегетации общая площадь листовой поверхности складывается в равной степени из площади листьев всех ярусов, в середине вегетации — в основном из листьев средних ярусов, в конце вегетации — из листьев верхнего яруса. При максимальном развитии листовой поверхности большую часть их площади (около 75%) составляют листья средних ярусов.

Динамика формирования листовой поверхности в годы проведения опыта для разных вариантов в основном сходна. В начале вегетации площадь листьев увеличивается быстро, достигает своего максимального значения и затем уменьшается. При этом в контрольном варианте она сокращается более резко, чем в варианте с расчетными дозами удобрений. Это происходит вследствие удлинения жизненного периода листовых пластинок в результате благоприятного действия минерального питания [1, 6, 34, 36]. Максимальное развитие листовой поверхности отмечалось в конце фазы выхода в трубку во всех случаях, за исключением варианта с расчетными дозами удобрений в 1974/75 г., где листовая поверхность продолжала нарастать длительное время вследствие формирования дополнительных боковых побегов. Это привело к расходу ассимилятов на образование новых листьев [2].

При уточнении оптимальных величин площади листовой поверхности как фотосинтетического аппарата необходимо учитывать и площадь других зеленых органов (колоса, соломины и т. д.), принимающих участие в фотосинтетической деятельности [7, 35, 36, 38].

Общая ассимилирующая поверхность озимой пшеницы была наибольшей в момент достижения растениями максимальной высоты (цветение — молочная спелость). В этот период ассимилирующая площадь всего растения во все годы опыта превосходила площадь листьев более чем в 2—3 раза.

В 1975 г. в период интенсивного роста стебля (конец фазы выхода в трубку — колошение) площадь его верхней части (стебля с влагалищем 9-го листа и соломины непосредственно под колосом) в варианте с расчетными дозами удобрений была меньше, чем в контроле, очевидно, в связи с действием неблагоприятных условий внешней среды (высокая температура воздуха и более сильное снижение влагозапасов в варианте с расчетными дозами удобрений) на данных этапах органогенеза [9]. В последующие фазы развития озимой пшеницы в 1974/75 г. и в течение вегетации 1975/76 г. нелистовые органы при расчетных дозах удобрений превосходили по своим размерам одноименные органы в варианте без удобрений (контроль).

В начальный период развития большая площадь общей поверхности приходилась на нижнюю часть стеблестоя, с фазы цветения — на верхнюю. В середине вегетации распределение ее по высоте выравнивалось, причем в это время была максимальной площадь листовой поверхности.

Интенсивность фотосинтеза различных органов растений в посеве, которая является одним из главных условий, определяющих их продуктивность, изменяется в широких пределах в зависимости от внутренних и внешних факторов как в течение дня, так и в течение вегетации [6, 13, 28, 31, 32, 37].

Интенсивность поглощения CO₂ во всех вариантах опыта возрастала, как правило, от листьев нижнего яруса к верхним (табл. 2). Таким образом, по мере роста и развития растений в ходе вегетации наибольшая фотосинтетическая активность как бы перемещается от

Динамика видимого фотосинтеза отдельных органов озимой пшеницы
в течение вегетации (мг CO₂/дм²·дн)

Органы растения	Периоды определений								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1974/75 г.									
Лист:									
1-й	164,12 165,88	12,49 11,58	—	—	—	—	—	—	—
2-й	142,71 198,34	25,24 17,82	—	—	—	—	—	—	—
3-й	—	42,24 34,71	—	—	—	—	—	—	—
4-й	—	48,51 56,63	—	49,32 58,16	—	—	—	—	—
5-й	—	72,04 71,12	—	—	27,08 26,76	—	—	—	—
6-й	—	24,86 38,34	—	90,12 92,16	72,78 26,82	28,76 14,21	—	—	—
7-й	—	—	—	—	147,64 214,73	89,28 23,12	14,94 21,63	—	—
8-й	—	—	—	—	117,51 182,60	91,98 74,03	123,48 70,93	—	—
9-й	—	—	—	—	136,38 101,62	163,16 108,05	196,30 107,84	152,02 216,28	—
Стебель с вла- галищем ли- ста:									
5-го	—	—	—	—	3,59 3,89	—	—	—	—
6-го	—	—	—	—	4,10 3,54	4,12 1,16	2,50 0	1,20 2,40	—
7-го	—	—	—	—	4,50 0	6,48 1,12	3,60 0,61	2,06 4,86	—
8-го	—	—	—	—	31,48 4,68	7,84 2,20	4,54 7,67	4,08 14,78	1,34* 2,52*
9-го	—	—	—	—	—	72,02 13,12	32,24 40,66	13,81 27,15	—
Соломина под колосом	—	—	—	—	—	137,22 75,12	118,12 87,76	17,26 47,64	—
Колос	—	—	—	—	—	48,86 26,01	36,52 24,02	4,21 9,46	0 0
1975/76 г.									
Лист:									
1-й	73,97 65,65	57,37 70,30	—	—	—	—	—	—	—
2-й	85,05 88,90	71,02 64,78	—	—	—	—	—	—	—
3-й	—	46,86 56,19	—	—	—	—	—	—	—
4-й	—	61,57 53,91	15,44 16,85	—	—	—	—	—	—
5-й	—	40,90 59,54	22,13 26,54	—	—	—	—	—	—

Органы растения	Периоды определений								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
6-й	—	—	23,74	9,31	—	—	—	—	—
			20,27	16,91					
7-й	—	—	—	77,58	8,84	—	—	—	—
				66,69	4,86				
8-й	—	—	—	97,40	24,56	—	—	—	—
				84,57	16,27				
9-й	—	—	—	216,94	54,05	2,31	17,52	—	—
				202,33	26,55	15,46	17,46		
10-й	—	—	—	148,59	61,30	24,75	9,57	—	—
				153,83	101,17	36,72	12,96		
11-й	—	—	—	—	93,74	41,05	34,89	17,22	—
					102,59	90,36	56,11	99,63	
Стебель с вла- галищем листа					0	—	—	—	—
7-го	—	—	—	—	0	—	—	—	—
8-го	—	—	—	—	2,84	0,16	0,18	0	—
					0,56	0	0	0	
9-го	—	—	—	—	0,32	0,82	0,71	1,32	—
					0	0	1,72	0	
10-го	—	—	—	—	10,77	1,09	2,04	9,88	—
					3,18	2,11	4,87	2,15	
11-го	—	—	—	—	5,92	4,09	7,04	16,67	13,60**
					8,23	5,01	11,84	17,46	16,61**
Соломина под колосом	—	—	—	—	—	7,24	18,68	35,89	—
						30,42	13,36	36,40	
Колос	—	—	—	—	—	5,87	6,57	0,46	0
						16,61	18,43	3,46	0

* Узел влагалища 8-го листа.

** Узел влагалища 11-го листа.

нижнего слоя листьев к верхнему. Однако у молодых не полностью развитых листьев фотосинтез несколько понижен. В дальнейшем при полном развитии они становятся фотосинтетически самыми активными.

Максимальное дневное видимое усвоение CO_2 в опыте (рисунок) в расчете на целое растение приходилось на период рост стебля — появление колоса, что согласуется с данными других исследователей [11, 28].

Наибольшим поглощением CO_2 среди других органов выделялись в 1975 г. 7-й лист в варианте с расчетными дозами удобрений (214,73 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{дн}$), а в 1976 г. — 9-й лист (230,45 мг) в контрольном варианте к концу фазы выхода в трубку.

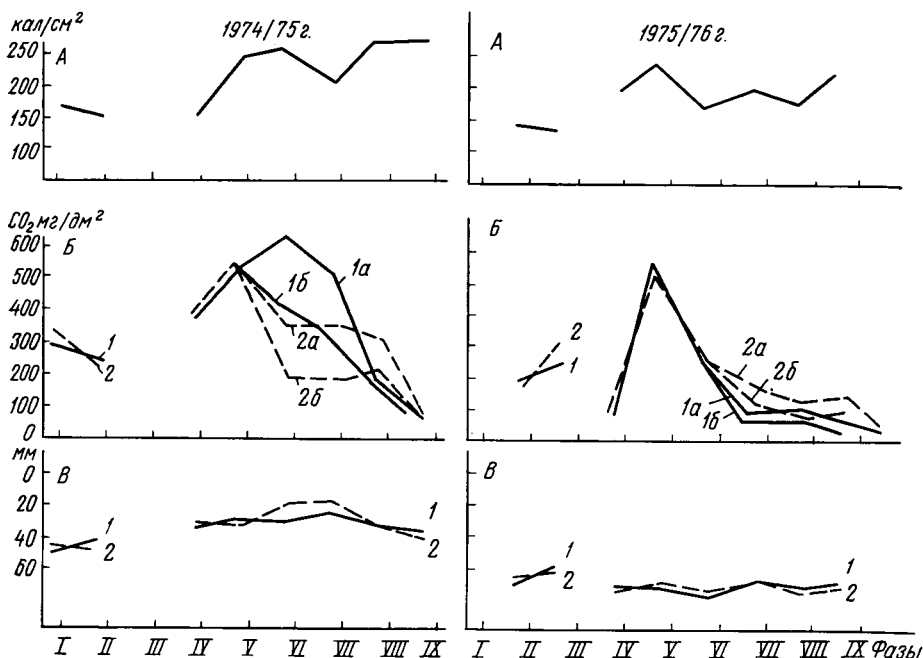
Существенных различий между вариантами по интенсивности усвоения CO_2 всей листовой поверхностью и в расчете на целое растение в течение вегетации 1974/75 и 1975/76 гг. не обнаружено.

Однако удобрения оказали на фотосинтез положительное влияние, выразившееся в продлении «физиологической молодости» верхнего яруса листьев [1, 6, 31]. Поглощение CO_2 верхним листом в варианте с расчетными дозами удобрений в фазу молочной спелости было больше, чем в контроле (табл. 2).

В середине вегетации (период колошение — цветение) 1975 г. из-за резкого снижения запасов влаги в варианте с расчетными дозами удо-

брений и жаркой сухой погоды дневное поглощение CO_2 (мг/дм^2) озимой пшеницей было ниже, чем в контроле (рисунок). Это уменьшение было вызвано полуденной депрессией фотосинтеза [33], проявлявшейся при расчетных дозах удобрений сильнее и длительнее; в отдельные часы дня фотосинтез листьев прекращался и наблюдалось выделение CO_2 .

Видимое поглощение CO_2 в расчете на целое растение в 1975/76 г. в варианте с расчетными дозами удобрений несколько превышало контроль в течение вегетации, но в период формирования посевов макси-



Средние дневные суммы ФАР (А), дневное усвоение CO_2 (Б) и содержание влаги в пахотном слое почвы (В) в течение вегетации 1974/75 и 1975/76 гг.

1 — контроль; 2 — расчетные дозы удобрений; а — целое растение; б — листья; I — всходы; II — осеннее кущение; III — весеннее кущение; IV — начало выхода в трубку; V — конец выхода в трубку; VI — колошение; VII — цветение; VIII — молочная спелость; IX — начало восковой спелости.

мальной площади листьев (в фазу выхода в трубку) дневное усвоение CO_2 было ниже контроля или на одном уровне с ним вследствие более сильного затенения нижних ярусов растений в опытном варианте (рисунок).

В отдельных частях стебля весной баланс CO_2 был отрицательным, что обуславливалось ростом стебля в высоту, а следовательно, усиленным его дыханием. Отрицательная величина баланса CO_2 самых нижних частей стебля на протяжении вегетации связана с низкой их освещенностью. Положительный фотосинтез у нижних двух междоузлий продолжался 1—2 ч. Нелистовым органам, которые расположены в верхней части посева, свойственна и большая фотосинтетическая активность. В ходе вегетации интенсивность фотосинтеза нелистовых органов возрастает в результате осветления посевов. Из этих органов наиболее фотосинтетически активной является часть соломины, находящаяся непосредственно под колосом. У колоса фотосинтетическая активность такая же, как у нижнего листа, но сохраняется она до конца вегетации, хотя в это время вследствие преобладания дыхания баланс CO_2 отрицательный.

Полученные нами данные о динамике ассимилирующей поверхности, интенсивности фотосинтеза и дыхания органов озимой пшеницы позволили выявить величину усвоения CO_2 посевом в течение вегетации и рассчитать предполагаемый биологический урожай.

Из приведенных в табл. 3 данных следует, что наибольшая продуктивность посева в 1974/75 г. была в обоих вариантах опыта в период цветения — молочная спелость, т. е. тогда, когда площадь листовой поверхности составляла в зависимости от варианта опыта 63,5—82,4% своей максимальной величины, а дневное усвоение CO_2 (мг/дм^2) в расчете на целое растение — 64,0—81,2% своего наибольшего значения. В период колосение — цветение для варианта с расчетными дозами удобрений характерно снижение суточного усвоения CO_2 примерно на 20% вследствие полуденной депрессии фотосинтеза, более сильно выраженной в этом варианте. В итоге это обусловило больший, чем в контроле, расход CO_2 на ночное и темновое дыхание. В течение вегетации 1974/75 г. ночное дыхание по отношению к видимому фотосинтезу за период вегетации составило в контроле 9,4, в варианте с расчетными дозами удобрений — 11,0%, а темновое дыхание — соответственно 17,9 и 26,6%.

Темновое дыхание посева увеличивалось в течение вегетации и достигало своего максимального значения в период наибольшего на-

Таблица 3

Динамика CO_2 -газообмена посевов озимой пшеницы

Показатели	Периоды определений								За вегетацию
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	
1974/75 г.									
$A_{ВФ}$, кг/га·сутки	24,95 34,93	16,44 22,43	—	80,70 93,32	254,89 314,16	366,23 273,63	382,90 348,64	143,56 340,17	17837,21 19464,20
$A_{Дтс}$	2,57 3,74	1,51 1,98	—	15,25 19,73	65,71 62,82	50,52 71,85	63,33 111,88	43,27 92,77	3203,48 5185,18
$A_{Дн}$	0,81 1,24	1,68 3,24	—	4,27 4,37	31,85 37,58	39,31 53,37	32,66 38,58	19,20 28,75	1674,59 2144,90
$\frac{A_{Дтс}}{A_{ВФ}} \cdot 100\%$	10,4 10,7	9,3 8,7	—	19,0 21,1	25,7 20,4	13,9 26,1	16,5 32,1	30,1 27,2	17,9 26,6
$\frac{A_{Дн}}{A_{ВФ}} \cdot 100\%$	3,2 3,6	10,2 14,5	—	5,3 4,7	12,5 12,1	10,7 19,8	8,5 11,2	13,4 8,5	9,4 11,0
1975/76 г.									
$A_{ВФ}$, кг/га·сутки	12,33 12,67	28,69 40,50	5,63 13,45	453,53 578,74	223,24 314,44	70,29 321,71	94,78 226,90	136,53 280,03	17861,31 30065,43
$A_{Дтс}$,	1,12 1,12	2,86 2,83	1,89 3,73	47,98 49,55	44,54 44,27	30,96 70,75	54,37 87,78	51,71 67,88	3865,77 5511,39
$A_{Дн}$,	0,52 0,53	2,10 2,41	0,76 1,36	10,76 13,26	30,03 36,89	18,35 33,02	24,91 38,53	13,79 30,84	1599,54 2427,72
$\frac{A_{Дтс}}{A_{ВФ}} \cdot 100\%$	9,1 8,8	10,0 7,0	33,6 27,7	10,4 8,6	20,0 14,1	43,4 22,0	57,3 38,7	37,8 24,2	21,6 18,3
$\frac{A_{Дн}}{A_{ВФ}} \cdot 100\%$	4,2 4,2	7,3 6,0	13,4 10,1	2,3 2,3	13,4 11,7	26,1 10,2	26,2 17,0	10,1 11,0	8,9 7,5

Примечание. $A_{ВФ}$ — видимое поглощение CO_2 посевом; $A_{Дтс}$ и $A_{Дн}$ — темновое и ночное выделение CO_2 посевом, кг/га в сутки

копления ассимилятов (фаза цветение), тогда как наибольшее выделение CO_2 посевом за ночное время приходилось на более раннюю фазу — колошение (табл. 3).

Изучение поглощения и выделения CO_2 посевом озимой пшеницы в течение вегетационного периода 1975/76 г. показало, что суточное усвоение CO_2 по мере формирования посева увеличивалось, достигало максимального значения, затем уменьшалось и несколько возрастало в конце вегетации вследствие усиления фотосинтетической активности стеблевых органов.

Усвоение CO_2 единицей фотосинтетической поверхности в сутки в обоих вариантах опыта было наибольшим в начале фазы выхода в трубку, когда площадь листовой поверхности составляла в контроле 62,6, а в варианте с расчетными дозами удобрений — 77,4% своей максимальной величины.

Интенсивность поглощения CO_2 (мг/дм^2) в расчете на целое растение в этот момент была максимальной. И в дальнейшем динамика усвоения CO_2 также соответствовала динамике интенсивности фотосинтеза, определенной в расчете на целое растение.

Как и в 1974/75 г., в условиях 1975/76 г. темновое выделение CO_2 посевом было наибольшим в фазу цветения, а самое значительное выделение CO_2 посевом за ночь отмечалось в конце фазы выхода в трубку. Однако в варианте с расчетными дозами удобрений наблюдался второй максимум выделения CO_2 за ночь (в фазу цветения), что было связано с более активным дыханием колоса.

Расход CO_2 надземной массой как на ночное, так и темновое дыхание увеличивался с ростом и развитием растений и достигал максимальной величины в фазу цветения. Это согласуется с данными других авторов [40]. На протяжении всей вегетации расход CO_2 в варианте без удобрений (контроль) был выше, чем в варианте с расчетными дозами удобрений. Отношение ночного дыхания к видимому фотосинтезу за период вегетации в контроле равнялось 8,9%, в варианте с расчетными дозами удобрений — 7,5% (табл. 3).

Темновое дыхание за период вегетации составляло в контроле 21,6% от видимого фотосинтеза, а в варианте с удобрением — 18,3%.

На протяжении вегетации в годы исследований все листья в сумме расходовали на ночное дыхание 2—5% CO_2 , усвоенного за день посевом, а на темновое дыхание — 10—20%. Однако в периоды осеннего и весеннего кущения расход несколько увеличивался вследствие низкой фотосинтетической активности листьев.

В годы проведения наблюдений надземная масса достигала максимальной величины в фазу восковой спелости, только в варианте с расчетными дозами удобрений в 1976 г. из-за полегания отмирали отдельные стебли на растении, в результате чего максимальное накопление сухого вещества пришлось на фазу молочной спелости (табл. 4). Минеральные удобрения повышали как общую, так и продуктивную кустистость. В условиях 1975 г. такие показатели, как масса зерна с одного колоса, масса 1000 зерен, были примерно одинаковы в обоих вариантах опыта. Однако масса зерна с одного растения оказалась выше при расчетных дозах удобрений. В 1976 г. из-за неблагоприятных погодных условий в варианте с расчетными дозами удобрений масса зерна как с одного колоса, так и с одного растения и масса 1000 зерен были ниже, чем в контроле.

Урожай зерна в 1975 г. составил при внесении расчетных доз удобрений 48,9, в контроле — 41,0 ц/га, в 1976 г. — соответственно 31,3 и 42,3 ц/га.

Результаты ряда опытов по учету газообмена целого растения в течение большого периода времени свидетельствуют о полном соответ-

Динамика накопления абсолютно сухого вещества озимой пшеницы в течение вегетации (ц/га)

Варианты опыта	Всходы	Кущение		Выход в трубку		Колошение	Цветение	Спелость		
		осеннее	весеннее	начало	конец			молочная	восковая	полная
1974/75 г.										
Контроль	0,33	3,75	3,90	7,48	33,92	58,27	61,11	89,83	109,06	99,62
Расчетные дозы удобрений	0,36	4,95	4,92	10,55	46,89	64,52	70,82	94,08	120,11	109,34
1975/76 г.										
Контроль	0,44	4,21	8,01	27,91	62,86	75,14	84,93	114,67	121,84	110,01
Расчетные дозы удобрений	0,48	5,30	11,72	43,32	76,05	110,75	146,42	182,47	148,26	136,49

ствии величины поглощения углекислого газа накоплению сухой биомассы [12, 13, 26, 37].

Газометрические данные, полученные нами с помощью автоматических установок, позволяют определить возможную величину урожая озимой пшеницы (табл. 5).

Исследования, проведенные ранее [17], показывают, что масса корневой системы в период ее максимального развития составляет до 20% надземной массы в контроле и до 13% — в варианте с расчетными дозами удобрений, а в конце вегетации — соответственно 10 и 7%.

На формирование всей биомассы по фазам развития с учетом выделения CO_2 за ночь (расчет по нетто-ассимиляции) растениями было поглощено CO_2 в 1975 г. в контроле 161,5, в варианте с расчетными дозами удобрений — 171,1 ц/га, в 1976 г. — соответственно 162,4 и 269,3 ц CO_2 .

Пересчет сухого вещества на углекислый газ с использованием основного уравнения фотосинтеза позволяет определить количество CO_2 , необходимое для формирования фитомассы, при этом учитывается, что в процессе фотосинтеза создается 90—95% урожая.

Согласно литературным данным [18], величина дыхания корневой системы составляет 7—13% видимого фотосинтеза надземных органов растения. На основании этого был рассчитан баланс фотосинтеза (табл. 5). Наблюдаемые отклонения объясняются ошибками при взя-

Т а б л и ц а 5

Баланс фотосинтеза и урожая

Варианты опыта	Видимое поглощение CO_2 посевом, ц/га	Нетто-ассимиляция CO_2 посевом, ц/га	Израсходовано CO_2 , ц/га		Отклонения от биологического урожая		
			на дыхательные корни	на формирование фитомассы	ц/га	%	
1974/75 г.							
Контроль	178,3	161,5	17,8	171,8	—28,1	17,4	
Расчетные дозы удобрений	194,6	171,1	19,5	179,0	—27,4	16,0	
1975/76 г.							
Контроль	178,6	162,4	17,9	195,8	—51,3	31,6	
Расчетные дозы удобрений	300,6	269,3	30,1	278,8	—39,6	14,7	

тии растительных проб [21], а также погрешностями при работе на автоматических установках [20]. Несмотря на это, получено хорошее совпадение баланса CO_2 посевов озимой пшеницы, измеренного инфракрасным газоанализатором и рассчитанного по накоплению сухой фитомассы.

Интегральным показателем высокого урожая и совершенства структуры посевов является коэффициент использования ФАР [19, 24].

Приход физиологически активной радиации в течение вегетационного периода 1974/75 г. составил 3168,9, а в 1975/76 г. — 2969,2 млн. ккал/га. Растения на разных фонах использовали эту энергию неодинаково: в варианте с расчетными дозами удобрений за вегетацию 1974/75 г. — 1,55% энергии солнечного излучения, а в контроле — 1,41%; 1975/76 г. — соответственно 2,06 и 1,67%. Таким образом, внесение минеральных удобрений повышало коэффициент использования ФАР на 10—24%.

Выводы

1. Внесение расчетных доз удобрений способствовало формированию большей общей и листовой поверхности озимой пшеницы.

В период формирования посевом максимальной площади листьев большую часть листовой поверхности составляли листья средних ярусов.

Максимальная величина общей ассимилирующей поверхности отмечалась в момент достижения посевом наибольшей высоты и превосходила максимальную площадь листьев более чем в 2—3 раза.

2. Интенсивность фотосинтеза органов озимой пшеницы возрастала от нижнего яруса к верхнему. У молодых полностью развитых листьев она была самой высокой.

В течение вегетации интенсивность фотосинтеза нелистовых органов увеличивалась из-за осветления посевов. Среди нелистовых органов наибольшей интенсивностью фотосинтеза отличалась соломина непосредственно под колосом.

3. По мере формирования посевов продуктивность фотосинтеза увеличивалась. Наивысшей она была в период, когда площадь листовой поверхности составляла 60—80% своего максимального значения.

4. Наибольшее темновое выделение CO_2 посевом отмечено в фазу цветения, а наибольшая величина ночного дыхания посева — в конце фазы выхода в трубку колошения.

5. Расход CO_2 как на ночное, так и темновое дыхание от его дневного поглощения в ходе вегетации возрастает, что связано с усилением дыхания нелистовых органов.

6. Засушливые условия вегетации 1974/75 г. обусловили более высокий расход CO_2 от его поглощения в варианте с расчетными дозами удобрений по сравнению с контролем.

7. Полученные с помощью инфракрасных газоанализаторов газометрические данные характеризуются хорошей точностью.

8. Внесение минеральных удобрений повышало коэффициент использования ФАР на 10—24%.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алиев Д. А. Фотосинтетическая деятельность, минеральное питание и продуктивность растений. Баку, «ЭЛМ», 1974. — 2. Багаутдинова Р. И. Зависимость между интенсивностью фотосинтеза, распределением ассимилятов и продуктивностью у сортов сои и картофеля. В сб.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л., «Наука»,

1971, с. 116—122. — 3. Беденко В. П. и др. Фотосинтетическая деятельность и продуктивность озимой пшеницы в посевах на юго-востоке Казахстана. Алма-Ата, «Наука», 1976. — 4. Ваулин А. В. Фотосинтез, дыхание и продуктивность ячменя в полевых условиях. Автореф. канд. дис. М., 1972. — 5. Володарский Н. И., Быстрых Е. Е.

Некоторые особенности фотосинтетической деятельности высокопродуктивных сортов пшеницы. «С.-х. биология», 1976, т. 2, № 3, с. 328—336. — 6. Дорохов Б. Л., Баранина И. И. Фотосинтез озимой пшеницы при различном минеральном питании. Кишинев, «Штиинца», 1976. — 7. Иванов Л. А. Фотосинтез и урожай. В сб. работ по физиол. растений памяти К. А. Тимирязева. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1941, с. 29—39. — 8. Кумаков В. А. Показатели фотосинтеза как селекционный признак у пшеницы. «С.-х. биология», 1967, т. 2, № 4, с. 551—558. — 9. Курперман Ф. М. Физиология развития, роста и органогенеза пшеницы. «Физиология с.-х. растений», т. 4. Изд-во МГУ, 1969, с. 7—203. — 10. Малофеев В. М. и др. Автоматическая установка для непрерывной регистрации фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. «Изв. ТСХА», 1970, вып. 2, с. 33—40. — 11. Могилева Г. А., Зеленский М. И., Шитова И. П. Изменения фотохимической активности хлоропластов в онтогенезе пшеницы. «Бюл. ВНИИ растениеводства», 1975, вып. 56, с. 68—73. — 12. Насыров Ю. С. Фотосинтез и урожай хлопчатника. Тр. Ин-та ботаники АН ТаджССР, 1956, т. 40. — 13. Ниловская Н. Т., Боковая М. М., Разоренова Т. А. Газообмен и продуктивность посевов овощных культур в герметических фитотронах. В сб.: Минеральное питание и фотосинтез. Иркутск, 1970, с. 287—300. — 14. Ничипорович А. А. Задачи работ по изучению фотосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности. В сб.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», 1966, с. 7—50. — 15. Ничипорович А. А., Асроров К. А. О некоторых принципах оптимизации фотосинтетической деятельности растений в посевах. В сб.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л., «Наука», 1971, с. 5—17. — 16. Оканенко А. С. и др. Пути оптимизации условий формирования урожая зерна озимой пшеницы. В сб.: Программирование урожая с.-х. культур. М., «Колос», 1975, с. 133—139. — 17. Сафонов А. Ф. Особенности формирования корневой системы и урожай озимой пшеницы на дерново-подзолистой почве. Автореф. канд. дис. М., 1973. — 18. Полонский В. И. Камера для определения дыхания не отделенных от растения корневых систем пшеницы в условиях светокультуры. В сб.: Газометрические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Тарту, 1976, с. 120—122. — 19. Починко Х. Н., Митрофанов Б. А., Голик К. Н., Погольская В. И. Использование солнечной энергии посевами озимой пшеницы на разных фонах питания. В сб.: Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. Киев, «Наукова думка», 1967, вып. 2, с. 69—86. —

20. Росс Ю., Рахи М., Войцехович З. Опыт применения инфрагазоанализатора для определения газообмена CO₂ листьев в полевых условиях. В сб.: Фитоактинометрические исследования растительного покрова. Таллин, «Валгус», 1967, с. 163—177. — 21. Росс В., Росс Ю. Биометрические измерения в посевах с.-х. культур. Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений в посевах. М., ВАСХНИЛ, 1969. — 22. Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. Л., Гидрометеоиздат, 1975. — 23. Турбин Н. Модель сорта. Сельская жизнь, № 2, 4 янв. 1977 г. — 24. Устенко Г. П., Коровин П. И. Продуктивность фотосинтеза озимой пшеницы при различном уровне минерального питания. В сб.: Орошаемое земледелие Волгоградской области. Т. 37. Волгоград, 1971, с. 82—87. — 25. Шатилов И. С., Чаповская Г. В., Замараев А. Г. Формирование и продуктивность работы фотосинтетического аппарата с.-х. растений. «Изв. ТСХА», 1969, вып. 6, с. 18—26. — 26. Шатилов И. С., Полетаев В. В. Интенсивность фотосинтеза различных ярусов листьев картофеля, фотосинтетический потенциал и урожай клубней. «Изв. ТСХА», 1975, вып. 2, с. 27—36. — 27. Шатилов И. С. Принципы программирования урожайности. В сб.: Программирование урожая с.-х. культур. М., «Колос», 1975, с. 7—17. — 28. Шевелуха В. С., Ковалев В. М. Связь суточной периодичности линейного роста с фотосинтезом, дыханием и ходом накопления урожая у озимой пшеницы в онтогенезе. В сб. Периодичность и ритмичность роста с.-х. растений. Т. 107. Горки, 1973, с. 25—34. — 29. Glazevski S., Koslowska-Ptaszynska Z. "Pamiętnik Pulaw", 1975, N 64, s. 87—110. — 30. King R. W., Evans L. T. "Austral. J. Biol. Sci.", 1967, vol. 20, N 3, p. 623—635. — 31. Ma P., Hunt L. A. "Can. J. Bot.", 1975, vol. 53, N 21, p. 2389—2398. — 32. Meinl G. "Z. Bot.", 1963, Bd 51, H. 4, S. 388—398. — 33. Moorby J., Munns Rana, Walcott J. "Austral. J. Plant. Physiol.", 1975, vol. 2, N 3, p. 323—333. — 34. Muramoto H., Hesketh J., El-Sharkawy M. "Crop. Sci.", 1965, vol. 5, N 2, p. 163—166. — 35. Natr L. Fotosynteza a tvorba urodu pseniece. Za Vysoku Urodu. R. 13, s. 5. — 36. Takeida G., Udagava T. "Crop. Sci. Jap.", 1976, vol. 45, N 2, p. 357—368. — 37. Thomas M. D., Hill G. R. Plant. Physiol., 1937, vol. 12, N 2, p. 285—307. — 38. Thorne G. N. "Ann. Bot.", 1965, vol. 29, N 115, p. 317—329. — 39. Watson D. J. "Ann. Bot. N. S.", 1947, vol. 11, N 44, p. 375—407. — 40. Ziegler H. "Planta", 1958, Bd 51, H. 186, S. 186—200.

Статья поступила 28 июля 1977 г.