ОСОБЕННОСТИ УСТЬИЧНОЙ ПРОВОДИМОСТИ CO₂ ЛИСТЬЕВ У РАСТЕНИЙ *FAGOPYRUM ESCULENTUM* MOENCH.

АМЕЛИН Александр Васильевич, Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина

ФЕСЕНКО Алексей Николаевич, Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур

ЗАИКИН Валерий Васильевич, Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина

ЧЕКАЛИН Евгений Иванович, Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина

4

В условиях полевых и вегетационных опытов на интактных растениях впервые исследованы видовые особенности устьичной проводимости CO₂ листьев *Fagopyrum esculentum* Moench. Показано, что ее значение существенно зависит от фазы роста, расположения листьев на растении, дневного времени суток и условий окружающей среды. Наиболее активно диффузия молекул углекислого газа через устьица осуществляется в период массового цветения, образования и налива плодов в листьях верхних ярусов в послеобеденное время – с 13 до 16 часов. Засушливые условия отрицательно сказываются на состоянии процесса, а усиление инсоляции положительно. Первое обусловлено необходимостью защиты растений от обезвоживания в сухую и жаркую погоду, а второе – созданием максимально благоприятных условий для реализации потенциальных возможностей фотосинтеза в условиях повышенной инсоляции. В результате сделано заключение, что устьичная проводимость листьев играет важную роль в углеводном обмене растений гречихи, оказывая положительное влияние не только на интенсивность транспирации, но и фотосинтеза.

Введение. Фотосинтез является ключевым звеном продукционного процесса, обеспечивающим образование свыше 95 % сухого вещества растения [4, 6]. Но тесную положительную связь с урожайностью выявить чаще всего не удается или она вовсе отрицательная [2, 12]. Это обусловлено тем, что фотосинтез представляет собой весьма сложный по организации и функционированию процесс, имеющий высокую зависимость от множества экзо- и эндогенных факторов [3, 5]. Один из них – устьичная проводимость углекислого газа листьев, являющаяся важным эндогенным регуляторным механизмом углеродного обмена растений. Поэтому весьма актуально у каждой сельскохозяйственной культуры выявить видовые особенности проявления фотосинтеза и устьичной проводимости CO₂, определить характер их взаимосвязей и найти эффективные пути управления с учетом изменяющихся условий окружающей среды.

Данная статья посвящена результатам многолетнего изучения этих вопросов у гречихи – культуре, селекции которой в настоя-

щее время уделяется большое внимание [1], однако имеющей в настоящее время низкую урожайной (в среднем по стране – 9,8 ц/га) при широкой востребованности на агропродовольственном мировом рынке [9].

Методика исследований. Эксперименты проводились в рамках тематического плана ЦКП Орловского ГАУ «Генетические ресурсы растений и их использование» по совместной программе с селекционерами Федерального научного центра зернобобовых и крупяных культур (ФГБНУ ФНЦ ЗБК) в соответствии с тематическим заданием Министерства сельского хозяйства РФ.

Объектами исследований служили растения гречихи, произрастающие в условиях вегетационного и полевого опытов. В поле экспериментальный материал высевался на делянках площадью 7,5 м² в 4-кратной повторности, размещение делянок – рендомизированное. В вегетационных опытах выращивание растений осуществлялось в селекционной теплице методом почвенной культуры с использованием полимерных со-

судов емкостью 5 кг сухой почвы. Влажность почвы поддерживалась на уровне 70 % от полной ее влагоемкости.

Уход за посевами и уборка выполнялись в соответствии с методическими рекомендациями для региона [7].

Устьичную проводимость (УП) CO_2 и интенсивность фотосинтеза (ИФ) определяли на интактных растениях в режиме реального времени с помощью портативного газоанализатора марки Li – 6400 XT по оригинальной методике американской фирмы Li – COR.

Оценка проводилась во все основные фазы роста с учетом ярусного расположения листьев, времени светового дня и погодных условий вегетации растений, которые существенно различались в годы исследований. К примеру, вегетационный период 2010 г. характеризовался высокой температурой и дефицитом влаги. В этот год за весь период вегетации растений выпало осадков на 54,9 % меньше среднемноголетнего их количества, а температура воздуха была на 25,1 % ее выше. Тогда как погодные условия 2011 г. не были экстремальными для роста и развития растений, хотя и несколько отличались от многолетних наблюдений. Сумма атмосферных осадков за вегетационный период равнялась 207,3 мм, что составляло 77,4 % среднемноголетнего значения, а среднемесячная температура воздуха находилась на уровне 18,9 °C при среднемноголетнем значении 16,5 °C.

Наиболее благоприятным по погодным условиям для растений гречихи был 2012 г.: за вегетационный период развития осадков выпало лишь на 10,6 % меньше, а среднемесячная температура была на 2,1 °C выше их среднемноголетних величин.

Метеоусловия вегетационного периода 2013 г., в целом, хотя и были благоприятными для культуры (за период вегетации растений выпало 324 мм, или на 3,4 % больше среднемноголетнего их количества), тем не менее в отдельные фазы роста они носили выраженный экстремальный характер. Так, период генеративного развития растений, проходивший в июле и августе, характеризовался весьма ограниченным количеством осадков – их было зарегистрировано в среднем на 44,3 % меньше многолетнего значения при средней температуре воздуха 18,9 °C.

В 2014 г. вегетационное развитие растений в значительной степени проходило в условиях повышенного увлажнения. Больше всего осадков отмечалось в третьей декаде мая – 64,4 мм, что превосходило среднем-

ноголетнее значение на 43,4 мм. Температура воздуха по среднемесячным показателям практически находилась в пределах среднемноголетних данных.

Вегетационный период 2015 г. характеризовался неравномерным распределением осадков и резким колебанием температуры воздуха. В конце мая выпало осадков в количестве 70 % от среднемноголетней нормы. Однако в последующие месяцы, когда отмечались налив и созревание плодов, развитие растений проходило в условиях ограниченного количества влаги и высокой температуры.

Полученные экспериментальные данные обработаны с помощью современных компьютерных программ и с учетом методических рекомендаций Б.А. Доспехова.

Результаты исследований. Полученные экспериментальные данные показали, что у гречихи, как и других сельскохозяйственных культур, устьичная проводимость CO_2 листьев растений существенно зависит от погодных условий их произрастания. Так, в 2010 г. с ярко выраженным проявлением засухи на протяжении почти всего периода вегетации устьичная проводимость молекул углекислого газа листьев составляла всего 0,154 mol CO_2 /m²s, что было в 2,1 раз меньше по сравнению с менее экстремальными погодными условиями в 2012–2013 гг. Негативно сказывалось на способности устьица осуществлять диффузию молекул CO_2 и повышенное увлажнение воздуха (2014 г.), а также дефицит влаги при высокой температуре воздуха во время налива и созревания плодов (2015 г.). В первом случае значение CO_2 листьев было снижено на 39 %, а во втором – на 36 % в сравнении с менее экстремальными погодными условиями 2012–2013 гг.

Максимальное же значение устьичной проводимости CO_2 было зафиксировано в 2011 г., более благополучном для гречихи по увлажнению и температуре воздуха. В этот год значение рассматриваемого показателя у растений культуры было на 62,7 % больше, чем в засушливых условиях 2010 г. (рис. 1).

Согласно полученным экспериментальным данным, наиболее значимо интенсивность прохождения молекул CO_2 через устьица листьев растений осуществлялась у гречихи в период массового плодообразования. В фазу «цветение + 10 дней» значение данного показателя было на 14,8 % больше по сравнению с периодом вегетативного роста и на 21,8 % больше, чем во время

созревания плодов – фаза «цветение + 30 дней» (рис. 2).

При этом наиболее высокой устьичной проводимостью характеризуются, прежде всего, верхние листья, а самую низкую имеют нижние. По данным вегетационных опытов в фазу плодообразования превышение по устьичной проводимости верхних листьев над средними составляло 18,5 %, а над нижними – 35,9 % (рис. 3).

Схожую тенденцию изменения устьичной проводимости по ярусам отмечают и другие исследователи [8].

Способность устьица листьев гречихи пропускать молекулы углекислого газа существенно меняется и в течение дня. Установлено, что наиболее интенсивно протекает процесс, преимущественно, в послеобеденное время – с 13 до 16 ч. В годы исследований значение устьичной проводимости листьев растений в данный промежуток времени составляло в среднем $0,292 \text{ mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$, что было на 17,8 % больше, чем в 7 ч утра и на 66,8 % больше, чем в 19 ч вечера (рис. 4).

Но несмотря на это, ассимиляция CO_2 листьями культуры наиболее интенсивно осуществлялась в предобеденное, а не в послеобеденное время. Интенсивность фотосинтеза листьев растений с 9 до 11 ч составляла в среднем $10,03 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$, что было на 63,0 и 69,8 % больше, чем с 13 до 16 и с 16 до 19 ч, соответственно [11].

Объясняется это тем, что с 9 до 11 ч темпера-

Рис. 1. Значения устьичной проводимости CO_2 листьев гречихи в разные годы исследований, фаза «цветение + 10 дней»

Рис. 2. Устьичная проводимость CO_2 листьев растений гречихи в разные фазы роста и периоды развития, среднее за 2013–2015 гг.

Рис. 3. Устьичная проводимость CO_2 листьев гречихи в зависимости от их ярусного расположения в фазу «цветение + 10 дней», вегетационные опыты 2013–2014 гг.

тура воздуха не столь высокая (составляла в момент учета 18–20 °С), а солнце уже достаточно активно излучает энергию, что благоприятно сказывается на активности фотосинтеза. В то же время к 14–15 ч температура воздуха достигает максимальных значений – 28–30 °С, что, по-видимому, приводит к определенной депрессии данного процесса и активизации транспирации листьев, чтобы избежать их перегрева. Ранее было показано, что испарение воды листьями растений осуществляется интенсивно не только в предполуденное (с 9 до 11 ч), но и послеобеденное время. Активность транспирации листьями растений с 14 до 15 ч была на 43,5 % больше, чем в 7 ч утра, и в среднем на 50,3 % больше, чем в вечернее время [10].

Следует отметить, что инсоляция листьев, в отличие от высокой температуры воздуха и низкой влажности почвы, оказывает положительное влияние как на устьичную проводимость листьев, так интенсивность фотосинтеза. При увеличении освещенности с 700 до $1700 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ их величина возросла в среднем на 27,3 % (рис. 5).

Между интенсивностью освещения, устьичной проводимостью и интенсивностью фотосинтеза коэффициент корреляции (r) составлял в годы исследований 0,88 ... 0,95 и 0,89, а между устьичной проводимостью и интенсивностью фотосинтеза его значение было равно: в 2010 г. – $r = 0,84$; в 2011 г. –

Рис. 4. Дневной ход устьичной проводимости CO_2 листьев растений гречихи в фазу «цветение+20 дней», по данным вегетационных опытов 2014–2015 гг.

$r = 0,12$; в 2012 г. – $r = 0,55$; в 2013 г. – $r = 0,74$; в 2014 г. – $r = 0,62$; в 2015 г. – $r = 0,67$.

Заключение. Подтверждается, что устьичная проводимость листьев играет важную роль в углеводном обмене растений, оказывая положительное влияние не только на интенсивность транспирации, но и фотосинтеза. Ее значение у вида *Fagopyrum esculentum* Moench. существенно зависит от фазы роста, расположения листьев на растении, дневного времени суток и условий окружающей среды. Наиболее активно диффузия молекул углекислого газа через устьица осуществляется в период массового цветения, образования и налива плодов в листьях верхних ярусов в послеобеденное время – с 13 до 16 ч. Засушливые условия отрицательно сказываются на состоянии процесса, а усиление инсоляции, наоборот, положительно. Первое обусловлено необходимостью защиты растений от обезвоживания в сухую и жаркую погоду, а второе – созданием максимально благоприятных условий для реализации потенциальных возможностей фотосинтеза в условиях повышенной инсоляции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Амелин А.В., Фесенко А.Н., Заикин А.В., Бойко Т.В. Изменчивость элементов структуры урожая у растений гречихи в зависимости от сорта и погодных условий вегетации // Аграрный научный журнал. – 2014. – № 11. – С. 3–6.
2. Интенсивность фотосинтеза и урожайность сортов тонковолокнистого хлопчатника / Х.А. Абдулаев [и др.] // Доклады Академии наук Республики Таджикистан. – 2010. – № 5 (Т. 53). – С. 398–404.
3. Мокронос А.Т. Взаимосвязь фотосинтеза и функций роста // Фотосинтез и продукционный процесс / под ред. А.А. Ничипоровича. – М.: Наука, 1988. – С. 109–121.
4. Мокронос А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты / под ред. И.П. Ермакова. – М.: Academia, 2006. – 488 с.
5. Насыров Ю.С. Генетическая регуляция

Рис. 5. Устьичная проводимость CO_2 и интенсивность фотосинтеза листьев растений гречихи в зависимости от уровня их освещенности в фазу «цветение+20 дней», данные вегетационного опыта 2014–2015 гг.

формирования и активности фотосинтетического аппарата // Физиология фотосинтеза. – М.: Наука, 1982. – С. 146–164.

6. Ничипорович А.А. Теория фотосинтетической продуктивности растений // Итоги науки и техники. Физиология растений. Теоретические основы продуктивности растений. – М.: ВИНТИ, 1977. – Т. 3. – С. 11–55.

7. Ресурсосберегающая технология производства гречихи. Методические рекомендации. – Орел: ГНУ ВНИИЗБК, 2009. – 40 с.

8. Савельева Е.М., Тараканов И.Г. К проблеме регуляции фотосинтеза и водного обмена у растений рапса (*Brassica napus* L.) в онтогенезе // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2014. – № 4. – С. 36–51.

9. Фесенко А.Н., Мартыненко Г.Е., Селихов С.Н. Производство гречихи в России: состояние и перспективы // Земледелие. – 2012. – № 5. – С. 12–14.

10. Amelin A.V. et al. Variability of leaf transpiration intensity in cultivated common buckwheat *Fagopyrum esculentum* Moench. Depending on ontogenetic phase and environment conditions // The 13th International Symposium on Buckwheat. Section Ecology and Environment, 2016, P. 767–772.

11. Amelin A.V. et al. Variability of photosynthesis intensity in cultivated common buckwheat *Fagopyrum esculentum* Moench. Depending on ontogenetic phase and environment conditions // The 13th International Symposium on Buckwheat. Section Ecology and Environment, 2016, P. 773–778.

12. Evans L.T., Visperas R.M., Vergara B.S. Morphological and physiological changes among rice varieties used in the Philippines over the last seventy years // Field Crops Res, 1984, Vol. 8, P. 105–124.

Амелин Александр Васильевич, д-р с.-х. наук, руководитель ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование», проф. кафедры «Растениеводство, селекция и семеноводство», Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина. Россия.

302019, г. Орел, ул. Генерала Родина, 69.
Тел.: 89208187126.

Фесенко Алексей Николаевич, д-р биол. наук, зав. лабораторией селекции крупяных культур, Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур. Россия.

302502, Орловская обл., Орловский р-н, пос. Стрелецкий, ул. Молодёжная, 10, корп. 1.
Тел.: (4862) 40-32-24.

Заикин Валерий Васильевич, канд. с.-х. наук, младший научный сотрудник ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование», Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина. Россия.

Чекалин Евгений Иванович, канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование», Орловский государственный аграрный университет

имени Н.В. Парахина. Россия.

302019, г. Орел, ул. Генерала Родина, 69.

Тел.: 89208187126.

Ключевые слова: вид; гречиха; листья; устьичная проводимость CO_2 ; онтогенез; ярусная изменчивость; дневной ход; инсоляция; интенсивность фотосинтеза.

FEATURES OF STOMATAL CONDUCTANCE OF CO_2 OF FAGOPYRUM ESCULENTUM MOENCH LEAVES

Amelin Alexander Vasilyevich, Doctor of Agricultural Sciences, head of CCU "Genetic Resources of Plants and their Use", Professor of the chair "Plant Growing, Breeding and Seed Production", Orel State Agrarian University named after N.V. Parakhin. Russia.

Fesenko Alexey Nikolaevich, Doctor of Biological Sciences, Head of the laboratory of selection of cereals, Federal Scientific Center of Legumes and Cereal Crops. Russia.

Zaikin Valery Vasilyevich, Candidate of Agricultural Sciences, Junior researcher of CCU "Genetic Resources of Plants and their Use", Orel State Agrarian University named after N.V. Parakhin. Russia.

Chekalin Evgeny Ivanovich, Candidate of Agricultural Sciences, Senior Researcher of CCU "Genetic Resources of Plants and their Use", Orel State Agrarian University named after N.V. Parakhin. Russia.

Keywords: kind; buckwheat; leaves; stomatal conductivity of CO_2 ; ontogenesis; tiered variability; day course; insolation; the rate of photosynthesis.

In the conditions of field and vegetation experi-

*ments on intact plants, the specific features of stomatal conductivity of CO_2 of *Fagopyrum esculentum* Moench leaves were studied for the first time. It is shown that its value significantly depends on the growth phase, the location of leaves on the plant, daytime and environmental conditions. The most active diffusion of carbon dioxide molecules through the stomata is carried out during the period of mass flowering, formation and filling of fruits in the leaves of the upper tiers in the afternoon – from 13 to 16 hours. Dry conditions adversely affect the state of the process, and increased insolation, on the contrary, is positive. The first is due to the need to protect plants from dehydration in dry and hot weather, and the second – the creation of the most favorable conditions for the realization of the potential of photosynthesis in conditions of increased insolation. As a result, it was concluded that stomatal conductivity of leaves plays an important role in carbohydrate metabolism of buckwheat plants, having a positive effect not only on the intensity of transpiration, but also photosynthesis.*

УДК 631.454(631.427.22) +579.64

ЭФФЕКТИВНОСТЬ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БЕЗОПАСНОСТЬ ОРГАНОМИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ПОСЕВАХ РАННЕЙ КАПУСТЫ В ЗАВОЛЖЬЕ

НАЗАРОВ Виктор Алексеевич, Саратовский государственный аграрный университет имени Н.И. Вавилова

МЕДВЕДЕВ Иван Филиппович, НИИСХ Юго-Востока

ЗЕЛЕНОВА Анастасия Николаевна, Саратовский государственный аграрный университет имени Н.И. Вавилова

Дана сравнительная оценка удобрительных свойств глауконитовой агроруды; ее концентрата, полученного под действием магнитного сепаратора; концентрата, дополнительно модифицированного сверхвысокочастотным излучением (СВЧ-излучение); а также органоминеральных удобрений, включающих модифицированный концентрат и биогумус, на повышение урожайности ранней капусты, возделываемой на каштановой среднемоощной тяжелосуглинистой почве, и ее качество. Установлено, что внесение глауконитового концентрата обеспечило увеличение урожайности дополнительно на 5,3 %, а при обработке его СВЧ-излучением этот показатель возрос с 33,3 до 34,4 т/га. Вместе с тем наиболее эффективным было внесение органоминеральных удобрений. Оптимальными были пропорция соотношения между двумя компонентами – 30 % концентрата и 70 % биогумуса и внесение этого удобрения в дозе 1 т/га. На фоне подобного удобрительного приема в кочанах капусты увеличилось содержание сухого вещества, сахаров, витамина С, а также понизилось содержание нитратов и тяжелых металлов, уровень которых не превышал допустимых значений.

Введение. Для Приволжской возвышенности и юго-восточной части территории Саратовского Заволжья характерно низкое содержание доступного азота и фосфора в почве,

при этом отмечено как недостаточное присутствие микроэлементов (бора, марганца, цинка, кобальта, молибдена, йода и др), так и высокое содержание тяжелых металлов, затрудня-