

СВЕТО-ТЕМПЕРАТУРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕТТО-ФОТОСИНТЕЗА РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ И СОРТОВ БОБОВЫХ

Е. С. ХОЛОПЦЕВА, С. Н. ДРОЗДОВ, Э. Г. ПОПОВ

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В регулируемых условиях среды в активном двухфакторном эксперименте изучено влияние интенсивности света и температуры воздуха на нетто-фотосинтез интактных растений ряда видов и сортов бобовых. В результате обработки данных методами множественного регрессионного анализа получены модели, определяющие количественные сочетания свето-температурных факторов, поддерживающих оптимум и максимум интенсивности нетто-фотосинтеза растений. Выявленные требования к условиям внешней среды можно рассматривать как экологическую характеристику растений изученных видов и сортов в конкретной фазе их развития.

E. S. KHOLOPTSEVA, S. N. DROZDOV, E. G. POPOV. LIGHT AND TEMPERATURE CHARACTERISTIC OF NET-PHOTOSYNTHESIS OF SOME SPECIES AND VARIETIES OF LEGUMES

The effects of light intensity and air temperature on net-photosynthesis of intact plants have been studied in a number of species and cultivars of legumes under controlled environment conditions. Obtained data were processed by the methods of regression analysis and models were constructed, which determine quantitative combinations of light and temperature, which ensure optimum and maximum net-photosynthesis intensity in plants. Revealed plant requirements to environment conditions can be considered as an ecological characteristic of studied plant species and varieties at particular developmental phase.

Экологическая характеристика видов при исследовании в основном оценивается через их обилие и разнообразие (Лебедева и др., 1999). В то же время очень мало внимания уделяется изучению внутривидовых различий, которые во многом определяют пластичность и жизнеспособность вида, особенно в связи с возрастанием значения экологической составляющей генотипа, определяющей возможные границы его ареала распространения. Сведения об экологии генотипа необходимы и для его охраны в природе и введения в культуру, при решении вопросов интродукции, селекции, географического и внутрихозяйственного размещения сорта и его агротехники. Исследование экологических требований генотипа стало возможным благодаря развитию фитотроники и вычислительной техники, разработке методики проведения много-

факторных планируемых экспериментов на базе системной идеологии и моделирования (Курец, Попов, 1991). Наиболее удобным показателем для оценки реакции растений на действие внешней среды является CO_2 -газообмен, быстро реагирующий на изменения условий среды и доступный для регистрации без контакта с растением, дистанционно и непрерывно (Курец, Попов, 1979). При планировании многофакторного эксперимента нужно учитывать зональность влияния факторов среды на растения, так как переход интенсивности фактора из зоны в зону затрагивает геном и приводит к значительным внутриклеточным изменениям (Дроздов, Курец, 2003).

Задачей данного исследования было проведение планируемых многофакторных экспериментов по определению свето-температурных

условий, обеспечивающих проявление фотосинтетической способности интактных растений ряда видов и сортов бобовых. В результате обработки данных методами множественного регрессионного анализа получены модели, определяющие количественные сочетания светотемпературных факторов среды, которые можно рассматривать как экологическую характеристику конкретной фазы развития исследуемых видов и сортов растений.

Материалы и методы

Исследования проводили с галегой восточной — козлятником (*Galega orientalis* Lam.); тремя видами астрагалов — нутовым (*Astragalus cicer* L.), серпоплодным (*A. falcatus* Lam.), сладколистным (*A. glycyphyllus* L.); тремя сортами клевера красного (*Trifolium pratense* L.): с. Тимрязевец — селекции ТСХА, с. Нива — селекции Архангельской опытной станции и с. ВИК-7 — селекции Всесоюзного института кормов; пятью видами люпинов — люпином белым (*Lupinus albus* L.) с. Бордо, изменчивым (*L. mutabilis* Sweet.) с. Популас, желтым (*L. luteus* L.) с. Дружный, многолистным (*L. polyphyllus* Lindl.) с. Вашингтон и шестью сортами люпина узколистного (*L. Angustifolius* L.): тремя алкалоидными сортами — № 843, Немчиновский 846, Сидерат-38 и тремя слабоалкалоидными сортами — №22, Ладный, Кристалл.

Растения выращивали в регулируемых условиях среды в песчаной культуре с поливом питательным раствором Кнопа с pH 6,0-6,2, дополненным микроэлементами при 14-часовом фотопериоде, освещенности 120-150 Вт/м² и температуре 20/18°C (день/ночь). Посев проводили откалиброванными проросшим семенами по 10-15 шт. в сосуд. Отстающие в росте и имеющие видимые отклонения растения удаляли. В заданную фазу развития сосуды с растениями поочередно помещали в установку для исследования CO₂-газообмена открытого типа, где в двух повторностях проводили двухфакторный эксперимент по несимметричному квази-D-оптимальному трехуровневому плану (Голикова и др., 1974). Во время 40-60 минутной экспозиции на каждой ступени плана при помощи оптико-акустического газоанализатора Инфралит-4 регистрировали установившиеся значения разности содержания углекислоты в токе воздуха на входе и выходе в установке, которую пересчитывали на единицу сухого вещества целых растений (Таланов, 1990). Расчет ассимиляции углекислоты растениями на каждой ступени плана и обработка экспериментальных данных методом множественного регрессионного анализа позволили получить модель влияния тем-

пературы и света на нетто-фотосинтез интактных растений:

$$P_n = a_0 + a_1 E + a_2 T + a_3 ET + a_4 E^2 + a_5 T^2,$$

где P_n — интенсивность нетто-фотосинтеза, мг/г сухой массы в 1 ч; E — освещенность, Вт/м²; T — температура, °C; a_1 - a_5 — коэффициенты, определенные по опытным данным.

Результаты и обсуждение

Исследования показали (табл.), что потенциальные максимумы нетто-фотосинтеза интактных растений изученных видов на ранних фазах их развития при естественном содержании углекислоты значительно различались как по интенсивности, так и по светотемпературным условиям, обеспечивающим его достижение. Световой диапазон, обеспечивающий достижение максимума фотосинтетической способности исследуемых видов — 390-555 Вт/м² у различных сортов клевера красного и 560-670 Вт/м² у различных сортов люпина узколистного, свидетельствует о более высоком светолюбии последних. Температурный диапазон от 17-23°C у сортов люпина узколистного указывает на их меньшую требовательность к теплу по сравнению с различными сортами клевера красного (20-32,5°C). В то же время данные температурный и световой диапазоны указывают на довольно большие межсортовые различия внутри вида люпина узколистного. Так с. Ладный значительно менее требователен к температуре (17°C), по сравнению с с. 843 (23°C), а с. Сидерат-38 более требователен к освещенности (670 Вт/м²), чем с. Кристалл (474 Вт/м²). Такие же различия в свето-температурных условиях проявления максимума нетто-фотосинтеза наблюдались и между сортами клевера красного (табл.). Люпины белый, изменчивый, желтый и многолистный обладали повышенными требованиями как к световым (615-650 Вт/м²), так и к температурным (26-28°C) условиям для достижения их потенциального максимума видимого фотосинтеза. По сравнению с выше перечисленными видами и сортами три вида из рода астрагалов обладали умеренными требованиями как к освещенности, так и к температуре для проявления своего максимума нетто-фотосинтеза. Межвидовые различия по требованиям у астрагалов были незначительны. Полученные данные дают возможность предположить наличие среди изученных сортов и видов как растений умеренных широт, так и теплолюбивых.

Таблица. Свето-температурные характеристики нетто-фотосинтеза интактных растений ряда видов и сортов семейства бобовых

Вид, сорт	Максимум			Оптimum	
	$P_n \text{ max,}$ $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$	$E,$ $\text{Вт}/\text{м}^2$	$T, \text{ }^\circ\text{C}$	$E, \text{ не}$ ниже $\text{Вт}/\text{м}^2$	$T, \text{ }^\circ\text{C}$
Астрагал нутовый	26,3	470	22,5	325	14,5–31,5
серпоплодный	42,6	510	24,8	350	17,5–33,0
сладколистный	33,4	460	24,5	320	14,0–35,0
Галега восточная	9,0	550	23,0	340	13,0–33,0
Люпин белый сорт Бордо	34,2	615	26,0	425	16,5–36,5
изменчивый сорт Популас	40,0	650	28,2	460	18,0–39,0
желтый сорт Дружный	40,0	630	28,0	450	18,0–38,0
многолистный сорт Вашингтон узколистный:	47,1	640	26,5	470	16,0–37,5
с. 846	33,4	565	21,5	400	11,0–22,0
с. 22	30,6	560	21,5	390	10,0–33,0
с.843	32,6	570	23,0	400	11,5–35,0
с. Ладный	32,0	540	17,0	380	5,5–28,0
с. Сидерат-38	24,8	670	17,7	480	10,6–25,6
с Кристалл	18,6	474	16,7	260	4,4–28,0
Клевер красный					
с. Тимирязевец	18,1	390	20,0	270	12,0–28,0
с. Нива	20,1	460	24,9	320	15,0–34,5
с. ВИК-7	30,0	555	32,5	280	20,0–45,0

Примечания: $P_n \text{ max}$ — потенциальные уровни максимумов нетто-фотосинтеза; E, T — облученности, температуры соответствующие потенциальным уровням максимумов нетто-фотосинтеза и свето-температурные границы 90% оптимума нетто-фотосинтеза.

Наибольший потенциальный максимум нетто-фотосинтеза — более $30,0 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$ — наблюдали у астрагала сладколистного и исследуемых сортов люпина узколистного, наименьший — $9,1 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$ — у галеги восточной.

Однако для формирования продуктивности растений определяющее значение имеют свето-температурные условия внешней среды, обеспечивающие не потенциальный максимум нетто-фотосинтеза, практически очень редко наблюдаемый в природе, а условия среды, обеспечивающие его оптимум и в случае их совпадения определяющие успешное произрастание данного генотипа (Лархер, 1978). Световые условия оптимума нетто-фотосинтеза наиболее светлюбивого из исследуемых видов люпина узколистного с. Сидерат-38 превышали $480 \text{ Вт}/\text{м}^2$, у наименее требовательного к интенсивности света люпина с. Кристалл — 260 , а у клевера красного с. Тимирязевец — $270 \text{ Вт}/\text{м}^2$. Сохранились существенные видовые и сортовые различия границ диапазонов оптимальных температур. Так, их нижний уровень у исследованных образцов находился в диапазоне от $5,5^\circ\text{C}$ у люпина с. Ладный до 20°C у клевера красного с. ВИК-7, верхняя граница зоны оптимума которого достигала 45°C . У наименее теплолюбивого и в то же время имеющего самый узкий диапазон оптимума по температуре из исследуемых

видов люпина узколистного с. 846 верхняя граница зоны находилась в районе 22°C .

Для иллюстрации зонального влияния факторов среды и роли внутривидового разнообразия в эколого-физиологической характеристике вида на базе анализа моделей построены световые кривые для исследованных сортов клевера красного и сортов люпина узколистного (рис. 1, 2) в диапазоне, охватывающем зону оптимума и частично зоны закалывания.

Анализ данных показал, что зависимость интенсивности нетто-фотосинтеза интактных растений трех сортов клевера от освещенности имеет вид параболы, на уровень и положение которой влияют температура и генотип (рис. 1). При этом по мере повышения температуры возрастает разница в уровне интенсивности фотосинтеза и ее максимум смещается в сторону увеличения освещенности. Наибольший уровень видимого фотосинтеза имел более теплолюбивый с. Вик-7 при температуре зоны оптимума порядка 30°C и освещенности $530 \text{ Вт}/\text{м}^2$, для наиболее холодоустойчивого с. Тимирязевец максимум нетто-фотосинтеза достигался при освещенности около $400 \text{ Вт}/\text{м}^2$ и температуре 20°C .

Анализ световых кривых нетто-фотосинтеза четырех сортов люпина узколистного на фоне трех температур различных зон хорошо иллюстрирует различия их экологической характеристики, когда на фоне температур холодной за-

калки наибольший видимый фотосинтез во всем исследованном световом диапазоне имел с. Ладный. В то же время как в зоне теплового закаливания данный сорт имеет самые низкие показатели (рис. 2).

Построение температурных кривых нетто-фотосинтеза интактных растений трех сортов клевера красного при различных уровнях освещенности подтвердило ранее описанную реакцию газообмена растений исследуемых сортов в зависимости от ее интенсивности, при естественном содержании в воздухе углекислоты (рис. 3). При этом сортовые различия наиболее четко проявились при повышенной освещенности и температуре. При низкой освещенности порядка 100 Вт/м^2 у этих сортов уровень и характер кривых был идентичен.

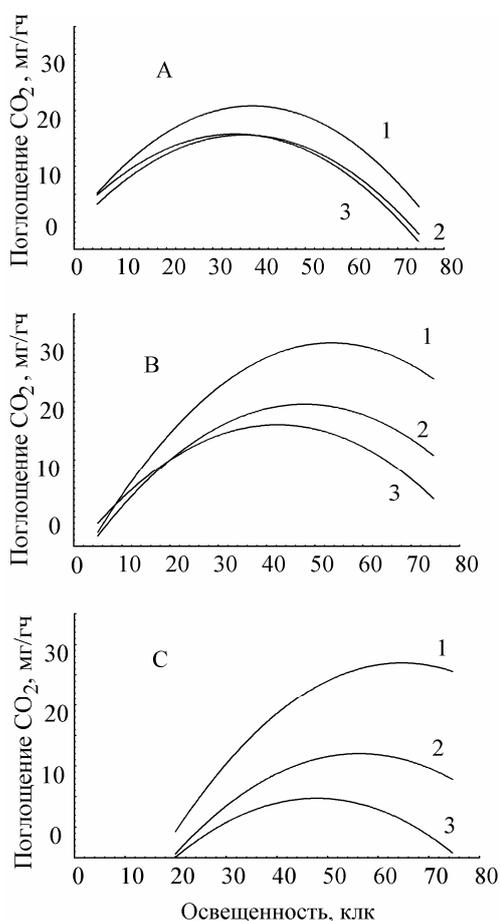


Рис. 1. Световые кривые нетто-фотосинтеза интактных растений 3 сортов клевера красного в фазу 4-5 настоящих листьев при температурах разных зон: А — холодного закаливания (10°C); В — фоновой зоны (30°C); С — теплового закаливания (45°C). 1 — с. Вик-7; 2 — с. Нива; 3 — с. Тимирязевец.

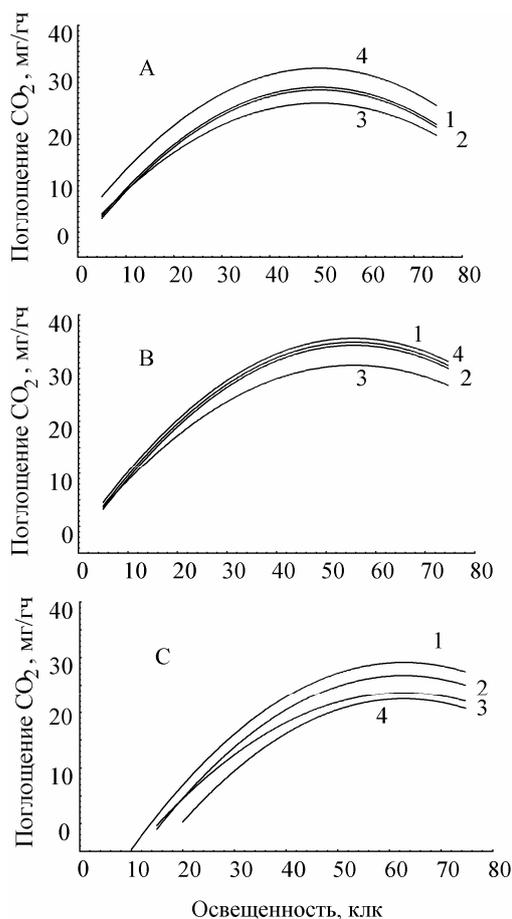


Рис. 2. Световые кривые нетто-фотосинтеза интактных растений 4 сортов люпина узколистного в фазу 3 ярусов листьев при температурах зон: А — холодного закаливания (5°C); В — фоновая (20°C); С — теплового закаливания (40°C). 1 — с. №843; 2 — с. №846; 3 — с. №22; 4 — с. Ладный.

Построение температурных кривых нетто-фотосинтеза четырех сортов люпина узколистного при трех интенсивностях света выявило их более стабильное отношение к температурному фактору при высоком уровне освещенности и значительные различия в интенсивности нетто-фотосинтеза при ее низких значениях (рис. 4).

Выводы

Таким образом, многофакторный эксперимент вносит значительные изменения в построение температурных и световых кривых, что связано непосредственно с возможностями используемого в эксперименте метода, в результате применения которого функция отклика имеет форму выпуклой кривой с максимумом в ее верхней точке (Федоров, Гильманов, 1980).

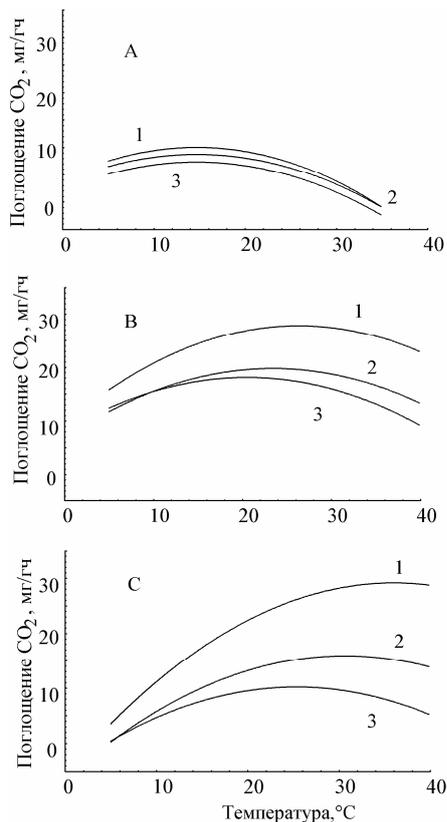


Рис. 3. Температурные кривые нетто-фотосинтеза интактных растений 3 сортов клевера красного в фазу 4-5 настоящих листьев при различных уровнях освещенности: А — низкой (100 Вт/м²); В — оптимальной (400 Вт/м²); С — повышенной (650 Вт/м²). 1 — с. Вик-7; 2 — с. Нива; 3 — с. Тимирязевец.

Изменение положения максимума, при изменении интенсивности сопутствующего фактора (света или температуры) происходит в результате активизации одной из составляющих процесса фотосинтеза и их частичной взаимозаменяемости (Черных и др., 1973).

Полученные данные свидетельствуют о том, что разнообразие свето-температурных требований внутри вида (между сортами) в ряде случаев превышает межвидовое. Об экологической характеристике вида, учитывая значительное внутривидовое разнообразие, можно судить лишь при исследовании ряда представителей внутривидовых популяций или сортов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ-Карелия № 05-04-97515.

Литература

Голикова Т. И., Панченко Л. А., Фридман М. З. 1974. Каталог планов второго порядка. М.: МГУ. Ч. 1. Вып. 47. 387 с.

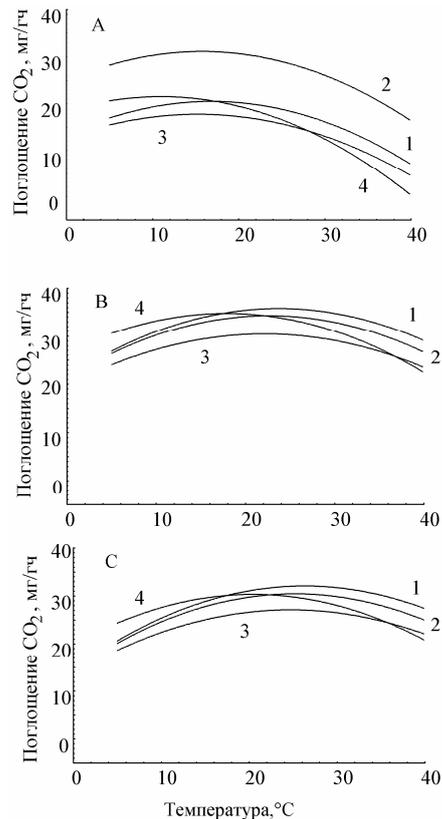


Рис. 4. Температурные кривые нетто-фотосинтеза интактных растений 4 сортов люпина узколистного в фазу 3 ярусов листьев при различном уровне освещенности: А — низкой (200 Вт/м²); В — оптимальной (600 Вт/м²); С — повышенной (750 Вт/м²). 1 — с. №843; 2 — с. №846; 3 — с. № 22; 4 — с. Ладный.

Дроздов С. Н., Курец В. К. 2003. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск. Изд. ПГУ. 170 с.

Курец В. К., Попов Э. Г. 1979. Моделирование продуктивности и холодоустойчивости растений. Л.: Наука. 160 с.

Курец В. К., Попов Э. Г. 1991. Статистическое моделирование системы связей растение – среда. Л.: Наука. 159 с.

Лархер В. 1978. Экология растений. М.: Мир. 384 с.

Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Криволицкий Д. А. 1999. Биоразнообразие и методы его оценки. Уч. пособие. Изд. МГУ. 94 с.

Таланов А. В. 1990. Расчет скорости CO₂-газообмена в системе фитотрон- растение при изменяющихся условиях среды // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений / Под ред. А. А. Нечипоровича. М.: Наука. С. 64-74.

Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. 1980. Экология. Изд-во МГУ. 464 с.

Черных Л. Н., Чугунова Н. Г., Кособрюхов А. А. 1973. О регулировании фотосинтетической активности растений факторами внешней среды // Управление скоростью и направленностью биосинтеза у растений. Красноярск. С. 103-104.