

А. А. КОМУЛАЙНЕН, Е. П. ЛАВРИНЕНКО

**ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ
НА ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ**

Важнейшим процессом, которому принадлежит ведущая роль в формировании урожая растений, является фотосинтез. Известно, что интенсивность фотосинтеза, а также дыхания растений зависит от условий среды: света, температуры, влажности, питания и т. д.

Характерные и определяющие условия Севера — это общий недостаток тепла и холодные почвы. Они, несомненно, влияют на все физиологические процессы, в том числе на фотосинтез и дыхание.

В задачу наших исследований входило проследить влияние пониженной температуры почвы на интенсивность фотосинтеза и дыхания растений, проследить изменение этих процессов в онтогенезе, а также получить дополнительные данные по круглосуточному ходу их для наших условий. Работа проводилась в течение 1957—1958 гг. на экспериментальной базе Института биологии Карельского филиала АН СССР, в 3-х км от г. Петрозаводска. Растения выращивались в вегетационном домике (Коровин, 1958).

Сосуды опытного варианта устанавливались в ванну с родниковой водой, и таким образом температура почвы в них держалась в пределах 6—10°; в контрольных сосудах она имела температуру 15—20°.

В 1957 г. интенсивность фотосинтеза и дыхания определялась методом Л. А. Иванова и Н. Л. Коссович (1946) на листьях, отделенных от растений. В 1958 г. для определения дыхания корней дополнительно был применен метод определения углекислоты в токе воздуха с поглотителем Ордайна, причем камера с корнями из «холодного» варианта помещалась в сосуд, наполненный родниковой водой, чтобы сохранить температурные условия, в которых они росли. Поступавший в камеры воздух предварительно охлаждался просасыванием его через змеевик, помещенный в холодную воду. Для анализа брались у злаковых два верхних листа, у картофеля — второй и третий листья верхних ярусов. Определения проводились в ясные, преимущественно безоблачные дни.

В 1957 г. расчет интенсивности фотосинтеза и дыхания проводился на 1 г свежего веса, в 1958 г. — на единицу площади. В первый год исследования проведено по три круглосуточных определения для ячменя, кукурузы и картофеля, во второй — столько же для ячменя и по одному для кукурузы и овса. Кроме того, всегда в 11 ч проводились разовые сравнительные определения интенсивности фотосинтеза и дыхания по фазам развития у ячменя и по ходу вегетации у кукурузы с охлажденной и неохлажденной почв.

Наши результаты по сравнительному изучению интенсивности фотосинтеза и дыхания у растений «холодного» и «теплого» вариантов пока-

зали, что пониженная температура почвы сказывается неодинаково в ходе вегетации различных растений (рис. 1).

В условиях пониженной температуры почвы фотосинтез у ячменя в ранние фазы развития снижен; в фазу цветения и молочной спелости интенсивность ассимиляции у ячменя с охлажденной почвы даже несколько выше.

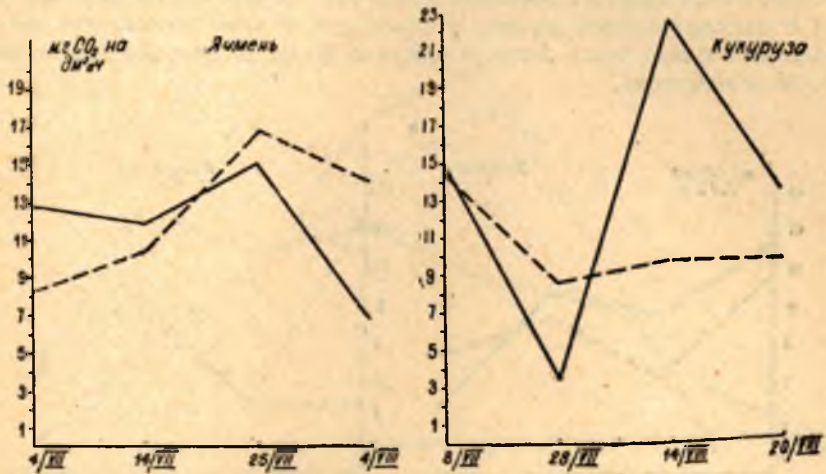


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза в ходе вегетации в зависимости от температуры почвы.

— — — — — холод, ————— тепло

У теплолюбивого растения — кукурузы лишь в одно определение интенсивность фотосинтеза несколько выше у «холодного» варианта; во все остальные сроки она ниже по сравнению с контрольным вариантом. Эти показатели находятся в прямом соответствии с ростом растений. Известно, что пониженная температура почвы резко отрицательно сказывается на ростовых процессах. Особенно сильно задерживается рост ячменя на холодной почве в первые фазы; у кукурузы вообще в этих условиях ростовые процессы идут очень медленно. Определение накапливающегося сухого вещества в растениях ячменя на протяжении от фазы 3-х листьев до фазы колошения показало, что на неохлажденной почве оно было равно 16,9 г на 1 м² листовой поверхности в течение одних суток, в «холодном» варианте — 9,1 г.

Известно (Коровин, 1958), что под влиянием пониженной температуры почвы во всех органах растений значительно повышается содержание растворимых углеводов; использование их задерживается, и это тормозит рост.

Таким образом, влияние пониженной температуры почвы на интенсивность фотосинтеза, на наш взгляд, является косвенным, проявляющимся через торможение ростовых процессов, наступающих вследствие переполнения органов растения неиспользуемыми растворимыми углеводами. На это же указывает в своей работе А. И. Коровин (1957).

Изучив интенсивность фотосинтеза в «холодном» и «теплом» вариантах в соответствии с темпами роста растений и ходом накопления сухого вещества, можно считать, что пониженная температура почвы не является большим тормозом для фотосинтеза; часто на холодной почве в период оптимального роста показатели интенсивности фотосинтеза даже выше (табл. 1).

Параллельно с фотосинтезом всегда определялась интенсивность дыхания в листьях и корнях растений. По влиянию температуры почвы на интенсивность дыхания получены разноречивые данные по годам.

В 1957 г. во всех определениях интенсивность дыхания листьев ячменя, картофеля и кукурузы была выше у растений с охлажденной почвы, в 1958 г. этого не наблюдалось (рис. 2). В листьях ячменя, наоборот, интенсивность дыхания во все фазы была более высокой у растений с неохлажденной почвы; у кукурузы резкое повышение дыхания на холодной почве было лишь в раннюю фазу. В дальнейшем различий почти не отмечалось.

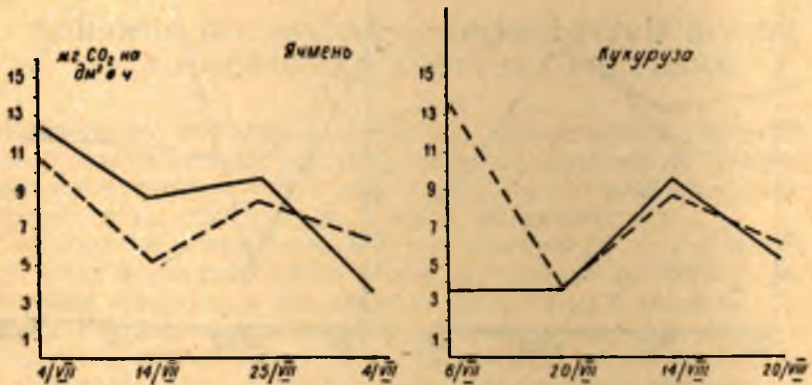


Рис. 2. Интенсивность дыхания листьев в онтогенезе в зависимости от температуры почвы.

----- холод, ————— тепло

Таблица 1

Влияние пониженной температуры почвы на интенсивность фотосинтеза у растений

Ячмень		Кукуруза		Картофель	
холод	тепло	холод	тепло	холод	тепло
1957 г. интенсивность (мг CO_2 на 1 г св. веса в 1 ч)					
23,4	21,6	4,5	5,0	4,3	2,9
5,0	4,7	6,9	6,1	2,3	2,5
3,0	5,2	3,6	2,4	2,4	2,6
10,6	13,4	4,4	2,9	2,9	1,8
1958 г. интенсивность ($\text{мг CO}_2/\text{д.м}^2$ в 1 ч)					
8,1	12,7	16,4	16,9	—	—
10,6	11,8	10,6	5,7	—	—
20,9	19,2	11,9	24,5	—	—
16,1	8,6	12,0	15,8	—	—

Определение интенсивности дыхания корней у растений показало, что под влиянием пониженной температуры почвы она снижается.

Рассматривая результаты определений интенсивности фотосинтеза и дыхания в ходе онтогенеза растений (рис. 1, 2), мы видим, что изменения интенсивности этих процессов имеют одинаковый характер. Для ячменя отмечено повышение в интенсивности фотосинтеза и дыхания

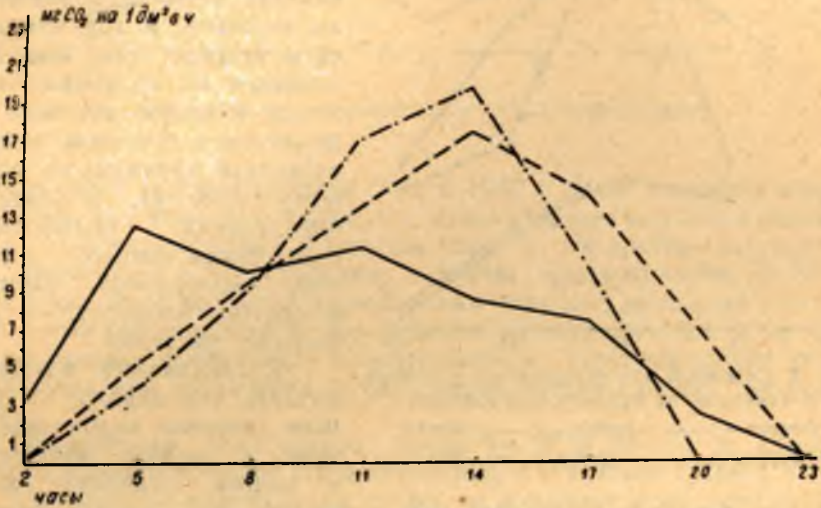


Рис. 3. Суточный ход фотосинтеза у ячменя, овса и кукурузы.
 ————— кукуруза, — — — — овес, — · — · — · ячмень

в фазы 3-х листьев и цветения. У кукурузы также отмечено два подъема в ходе вегетации, но они не связаны с указанными выше фазами развития, так как растения кукурузы в опыте не дошли до фазы колошения.

Следует отметить, что в литературе имеются разноречивые данные по вопросу изменения интенсивности процессов фотосинтеза и дыхания в онтогенезе различных растений.

Многие исследователи (Бриллиант, 1949, 1955; Добрунов, 1956; Макаров, 1950, 1951; Горбунова, 1956) установили закономерные изменения этих процессов у различных растений в связи с возрастом и их стадийным состоянием, хотя по их наблюдениям положение максимальных точек интенсивности фотосинтеза и дыхания на онтогенетических кривых не совпадает.

С другой стороны, А. А. Рихтер, К. Т. Сухорукъв и Л. А. Остапенко (1944, 1945) приходят к противоположному выводу об отсутствии связи между фазами развития и усвоения углекислоты, а в работе В. А. Новикова и В. В. Витковской (1958) показано отсутствие у пшеницы зависимости интенсивности дыхания от ее стадийного развития.

Наши данные совпадают с выводами Б. Н. Макарова (1950, 1951), отмечавшего большую интенсивность ассимиляции листьев молодых растений, и согласуются с результатами Г. С. Горбуновой (1956), указывающей на повышение работоспособности листьев в фазу цветения. Одновременно данные по кукурузе подтверждают выводы А. А. Рихтера и других, отвергающих связь между фазами развития и усвоения углекислоты.

Как показали наши исследования, пониженная температура почвы не изменяет характера хода кривой интенсивности фотосинтеза и дыхания в процессе вегетации растений.

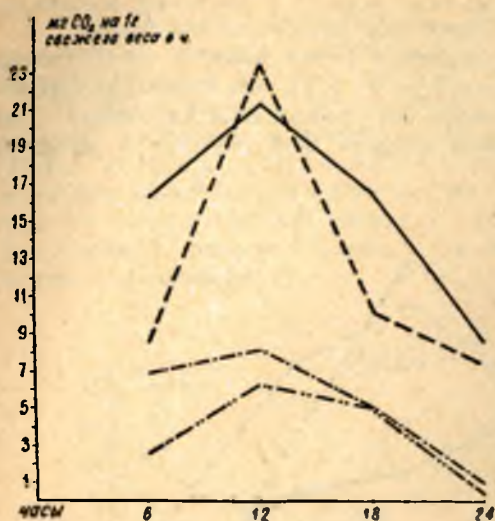


Рис. 4. Суточный ход фотосинтеза у ячменя и кукурузы на круглом светлом дне.

Ячмень — — — — — холод, ————— тепло;
кукуруза — · · · · · холод, — · · · · · тепло

Определяя дневной ход фотосинтеза, мы получали для различных растений (рис. 3) одновершинные кривые с полуденным максимумом. У кукурузы интенсивность фотосинтеза оказалась значительно меньшей, и ход изменения ее в течение дня был более плавным по сравнению с ячменем и овсом. Влияние температуры в суточном ходе фотосинтеза проявлялось по-разному (рис. 4). В отдельные определения интенсивность была более высокой у растений «холодного» варианта, в другие, наоборот, — у контрольных растений.

Исследования также показали, что наряду с типичным дневным ходом фотосинтеза с одним максимумом в наших условиях можно

наблюдать и второе повышение, что отмечалось при полевом определении дневного фотосинтеза у овса в 1957 г. (рис. 5). Такая кривая хода фотосинтеза была получена в абсолютно безоблачный и теплый день; интенсивность освещения с 8 до 18 ч не опускалась ниже 35 000 люксов, а температура воздуха колебалась в пределах от 22 до 30°. При таких благоприятных условиях фотосинтез в течение дня шел довольно равномерно, и оба повышения в интенсивности были почти одинаковыми и незначительными.

В 1958 г. подобного хода дневного фотосинтеза отмечено не было, что объясняется, по всей вероятности, неустойчивой погодой в это лето.

В литературе имеются разногласия по вопросу продолжительности фотосинтеза в течение суток на длинном летнем световом дне в условиях Севера. С. П. Костычев, Е. Н. Базырина и В. А. Чесноков (1930), работая на Мурманском побережье с рядом растений из дикой флоры, пришли к выводу, что во время летнего солнцестояния в ночные часы не происходит полного прекращения фотосинтеза. Т. Е. Кислякова (1958) указывает на круглосуточную ассимиляцию в период 24-часового полярного дня в районе Кольского п-ова для картофеля как северной репродукции, так и завезенной из Москвы.

Подобные результаты для березы были получены в опытах В. П. Дадькина и В. Г. Григорьевой (1951). У картофеля в их опытах ассимиляционная деятельность в ночные часы прекращалась во все сроки определений. Эти данные с картофелем были подтверждены М. А. Гончарик (1955). Указанные авторы приходят к выводу о зависимости суточного фотосинтеза на длинном световом дне от генетического характера растений. К нему же присоединяется и Г. С. Горбунова (1957), работавшая в центральной Якутии и получившая различные данные для березы и шиповника, картофеля и кукурузы.

Наши исследования подтверждают мнение С. П. Костычева, Е. Н. Базыриной, В. А. Чеснокова (1930) и Т. Е. Кисляковой (1958) о том, что на длинном световом дне (в Карелии конец июня) возможен

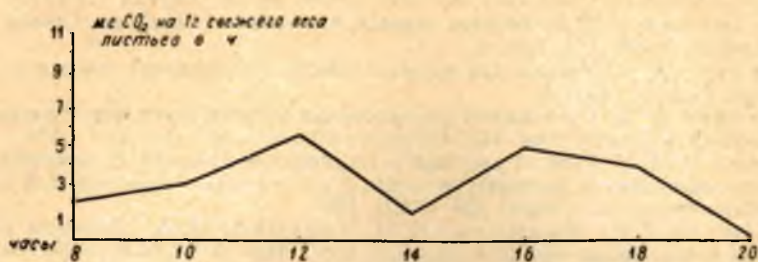


Рис. 5. Дневной ход фотосинтеза у свиса (полевой опыт)

круглосуточный ход фотосинтеза. Так, в 1957 г. были получены кривые фотосинтеза для ячменя и кукурузы с максимумом в полдень и минимумом (но не прекращением) в полночь (рис. 4). В другие календарные сроки фотосинтез с наступлением темноты прекращался. В 1958 г. в связи с затяжной холодной весной позже началась вегетация растений и соответственно определение фотосинтеза (июль), поэтому и не было получено кривых фотосинтеза с непрерывным круглосуточным ходом.

На основании двухлетних исследований можно сделать следующие выводы.

1. Пониженная температура почвы 6—10° и 10—12° не изменяет характера кривых фотосинтеза в онтогенезе и в течение суток.

2. Пониженная температура почвы не вызывает ясно выраженного снижения интенсивности фотосинтеза. Обнаруживаемые моменты сниженной интенсивности фотосинтеза совпадают с замедленным ростом, который вызывается переполнением органов растений растворимыми углеводами.

3. Наибольшая интенсивность ассимиляции у ячменя отмечена в фазы 3-х листьев и цветения; для кукурузы в ходе вегетации отмечено также два подъема в интенсивности. Кривая дыхания листьев повторяет ход кривой фотосинтеза в онтогенезе.

4. Как правило, кривая фотосинтеза в условиях Севера имеет одновершинный характер. Двухвершинная кривая бывает на Севере лишь в ясные солнечные дни с температурой выше 20°.

ЛИТЕРАТУРА

Бриллиант В. А. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растения. Изд-во АН СССР, 1949.

Бриллиант В. А., Горбунова Г. С. Эколого-физиологическая направленность в изучении фотосинтеза и его продуктивности. «Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР», т. 10, 1955.

Горбунова Г. С. Изменения фотосинтеза и некоторых других физиологических процессов в онтогенезе растений в связи с различными условиями среды. «Эксперим. бот.», 1956, серия 4, вып. 11.

Горбунова Г. С. К вопросу о фотосинтезе растений в условиях центральной Якутии. «Изв. вост. филиалов АН СССР», 1957, № 1.

Гончарик М. Н. Интенсивность фотосинтеза и активность биохимических процессов у картофеля и капусты в условиях Заполярья. В сб.: «Биохимия плодов и овощей», вып. 3, Изд-во АН СССР, 1955.

Дадыкин В. П., Григорьева В. Г. О фотосинтезе у растений Заполярья. ДАН СССР, новая серия, 1951, т. 80, № 2.

Добрунов Л. Г. Физиологические изменения в онтогенезе растений. Изд-во АН Казахской ССР, 1956.

Иванов Л. А., Коссович Н. Л. Полевой метод определения фотосинтеза в ассимиляционной колбе. «Бот. журн.», 1946, т. 31, № 5.

Кислякова Т. Е. Фотосинтез картофеля в условиях Крайнего Севера. «Физиология растений», 1958, т. 5, вып. 2.

Коровин А. И. Методы для изучения влияния пониженной температуры почвы на растение. Там же, вып. 1.

Коровин А. И. Особенности формирования урожая в условиях Севера в связи с пониженными температурами. «Тр. Соликамской с.-х. опыт. ст.», т. 2, 1958.

Коровин А. И. Урожай растений и соотношение процесса фотосинтеза и роста растений при пониженной температуре почвы. В кн.: «Тезисы 2-й Всесоюзной конференции по фотосинтезу», М., Изд-во АН СССР, 1957.

Костычев С. П., Базырина Е. Н., Чесноков В. А. Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне. «Изв. АН СССР», 1930, № 7.

Макаров Б. Н. Суточный ход фотосинтеза и дыхания у сахарной свеклы в течение вегетационного периода. ДАН СССР, 1950, т. 72, № 1.

Макаров Б. Н. Изменения фотосинтеза и дыхания у картофеля в течение вегетационного периода. Там же, 1951, т. 77, № 3.

Новиков В. А., Витковская В. В. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе яровой пшеницы. «Зап. Ленингр. с.-х. ин-та», вып. 13, 1958.

Рихтер А. А., Сухоруков К. Т., Остапенко Л. А. Фотосинтез и ростовые процессы у свеклы. ДАН СССР, 1944, т. 45, № 6.

Рихтер А. А., Сухоруков К. Т., Остапенко Л. А. Фотосинтез и развитие растений. Там же, 1945, т. 46, № 1.