

Л. М. ЗАКМАН

О ЗАВИСИМОСТИ ФОТОСИНТЕЗА РАСТЕНИЙ ОТ ДОЗ УДОБРЕНИЙ В УСЛОВИЯХ КРАЙНЕГО СЕВЕРА

Вопросы продуктивности растений на Крайнем Севере изучались многими исследователями. Широко известно своеобразие условий роста и развития растений в Заполярье: низкие температуры воздуха, наличие вечной мерзлоты в большинстве районов и обусловленная этим низкая температура почвы в зоне распространения корневой системы, короткий вегетационный период и длинный полярный день.

Изучение особенностей фотосинтеза растений в Заполярье проводилось С. П. Костычевым и его сотрудниками (Костычев и Берг, 1930; Костычев, Базирина и Чесноков, 1930; Костычев и Кардо-Сысоева, 1930). Сравнивая фотосинтез различных видов растений за полярным кругом и на юге, они пришли к выводу, что во время летнего солнцестояния ночью в Заполярье не происходит полного прекращения фотосинтеза у большинства исследованных как дикорастущих, так и культурных растений. Суточная продуктивность фотосинтеза очень велика — до 138 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$, что объясняется, по мнению авторов, 24-часовым световым днем. В. И. Разумов и М. И. Смирнова (1940) на Полярной станции ВИРа, изучая прохождение световой стадии у различных растений при непрерывном ночном освещении, отмечают, что ночные часы полярного длинного дня характеризуются ослабленной солнечной радиацией, обогащением ее красными длинноволновыми лучами и пониженными температурами, которые и являются причиной торможения прохождения световой стадии и энергии ростовых процессов, несмотря на наличие достаточного освещения. При этом авторы сомневаются в возможности осуществления листьями растений фотосинтеза в светлые ночные часы, хотя экспериментальных данных не приводят.

А. Н. Данилов и В. А. Мириманян (1948) не получили положительного баланса фотосинтеза в Заполярье в часы около полуночи, обнаружив его лишь к 5 час. утра (при облачном небе), причем интенсивность фотосинтеза в их определениях довольно низкая — до 10 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{час}$. В. П. Дадькин и В. Г. Григорьева (1951) сравнивали фотосинтез у дикорастущих местных и культурных растений и нашли, что ночной перерыв существует лишь у интродуцированных растений, местные же виды ассимилируют круглосуточно, что объясняется, по-видимому, генетическими различиями, историей формирования растений. Многолетние исследования М. Н. Гончарика на Енисейском Севере (1955, 1960а, 1960б) привели его к заключению, что растения в этих условиях имеют высокую интенсивность фотосинтеза (до 5 г/ $\text{м}^2\cdot\text{час}$), но наблюдается прекращение его в ночные часы, после чего наступает резкий утренний подъем.

В работе З. И. Журбицкого и С. М. Вартапетян (1956) изучалось влияние летнего полярного дня (Хибины) на ассимиляцию и отток ассимилятов у картофеля. Авторы не приводят величин ассимиляции в ночные

часы, но указывают, что интенсивность фотосинтеза и количество ассимилированной углекислоты за сутки больше на полярном дне по сравнению с коротким 12-часовым днем. А. А. Шахов (1959) считает, что в результате приспособления растений к полярным температурно-световым условиям, используется для фотосинтеза во время светлых ночей при пониженной температуре рассеянная радиация малой интенсивности. При этом фотосинтез при низких интенсивностях солнечной радиации в Заполярье выше, чем в умеренной зоне. Т. Е. Кислякова (1958, 1960) в условиях Кольского полуострова (Хибины) изучила фотосинтез ряда культурных и дикорастущих растений и сделала вывод, что все растения в этих условиях могут ассимилировать круглосуточно. Интенсивность ночной ассимиляции зависит от условий освещения: в пасмурную погоду ассимиляции может не быть и в условиях 24-часового дня, или же величины ее очень невелики (около 1 мг/дм²·час). Максимальные цифры интенсивности фотосинтеза в опытах Кисляковой очень низкие — около 20 мг/дм²·час. Г. С. Горбунова (1957, 1961) считает, что хотя у ряда растений в Якутске и Тикси наблюдается накопление органического вещества в ночные часы, оно происходит в основном за счет оттока; интенсивность фотосинтеза в ее опытах, как у Кисляковой, крайне низка (до 1 мг СО₂/дм²·час). Поэтому ночная ассимиляция играет весьма незначительную роль в общей продукции органического вещества растений Севера.

Отмеченная рядом исследователей высокая продуктивность растений Заполярья (Костычев, Базырина и Чесноков, 1930; Эйхфельд, 1934, и др.) пробудила интерес к изучению особенностей усвоения ими солнечной энергии, энергетики процесса фотосинтеза. Работы Г. А. Тихова и его сотрудников показали, что с возрастанием суровости климата растения приобретают способность усваивать энергию более широкой части солнечного спектра (Тихов, 1947, 1949, 1955, 1959). В дальнейшем эти исследования были продолжены В. П. Дадыкиным (Дадыкин, Станко и др., 1957; Дадыкин, Алексеева и Давыдова, 1960), который показал, что в условиях «холодных» почв растения усваивают значительно большую часть дальней красной и даже ближней инфракрасной радиации, чем в средней полосе. А. А. Шахов предложил так называемую фототермическую теорию приспособления растений к крайним условиям существования, согласно которой растения по мере распространения к северу становятся способными полнее поглощать длинноволновую часть спектра и тем самым восполняют недостаток тепла, необходимый им для развития (Шахов, 1958; Шахов и Семененко, 1958).

В ряде работ В. П. Дадыкина и его сотрудников (Дадыкин, Станко и др., 1957; Дадыкин и Беденко, 1960, и др.) была показана связь оптических свойств листьев различных растений с температурными условиями произрастания, с влажностью почвы и было высказано положение о зависимости поглощения лучистой энергии солнца от внешних условий обитания растений. В дальнейших работах (Дадыкин, Беденко и др., 1959; Дадыкин и Беденко, 1961) была показана зависимость усвоения лучистой энергии также и от удобрения почвы. Оказывается, удобренные растения заметно меньше отражают и пропускают энергию (особенно в длинноволновой части спектра). Увеличение дозы фосфора в три раза вызвало существенное уменьшение отражения и пропускания, а следовательно, увеличение поглощения световой энергии. Аналогичные данные получены А. А. Шаховым с сотрудниками (1959), показавшими, что под влиянием тройной дозы удобрений поглощение сине-фиолетовых лучей повышается на 4%, зеленых — на 13 и красных — на 8%, т. е. наибольшее увеличение поглощения наблюдалось именно в той части спектра, которая меньше поглощается листьями в обычных условиях.

На необходимость внесения повышенных доз удобрений в условиях Крайнего Севера неоднократно указывал еще И. Г. Эйхфельд (1929, 1934 и др.). В опытах В. П. Дадыкина (1951) с помощью разработанного им метода «изолированных температур» было показано, что при сильном возрастании концентрации питательного раствора в «теплых» сосудах происходит снижение урожая, а в «холодных» оптимум лежит около пятикратной концентрации раствора Кнопа. В дальнейшем А. И. Коровин в ряде работ (Коровин, 1959а, 1959б; Коровин и Коровина, 1959) подтвердил эти данные и предложил для районов Севера «северную» дозу удобрений (при которой на одну часть азота вносится три части фосфора и полторы части калия), учитывающую, что на холодных почвах плохо усваивается фосфор.

Вопрос о питании растений при пониженных температурах почвы изучался Д. В. Штраусберг (1955, 1958, 1960). Она считает, что на холодных почвах при температуре от 0 до 5° хуже всего усваивается азот, затем фосфор; при повышении температуры раствора до 6–10° усвоение азота увеличивается, а при дальнейшем ее повышении усвоение обоих элементов становится одинаковым. Увеличение доз удобрений, по ее мнению, целесообразно лишь в очень ограниченных размерах (до двухкратных), так как в противном случае создается избыток азота, что ведет к разрастанию листовой массы.

Таким образом, анализ литературных данных показывает, что в ряде вопросов, касающихся развития растений на Крайнем Севере, мнения различных авторов расходятся: нет единого мнения по вопросу о наличии фотосинтеза во время полярного дня, о размерах интенсивности фотосинтеза у растений на Крайнем Севере и, наконец, о возможностях повышения интенсивности ассимиляции, а следовательно, и урожаев сельскохозяйственных культур путем внесения более высоких доз удобрений.

Нами в условиях Обского и Енисейского Заполярья проводилась работа по изучению влияния различных доз и соотношений азота, фосфора и калия на урожай и фотосинтез ряда сельскохозяйственных культур (Закман, 1960, 1961а, 1961б). Кроме того, для выяснения вопроса о наличии ночного фотосинтеза проведен ряд определений интенсивности этого процесса в течение суток у дикорастущих растений (береза *Betula tortuosa* Ledb. и мокрица *Stellaria media* L.).

Работа проводилась на Ямальской сельскохозяйственной станции Научно-исследовательского института сельского хозяйства Крайнего Севера и на базе того же института возле г. Норильска (в совхозе «Норильский»). Вегетационный период 1959 г. в г. Салехарде характеризовался чрезвычайно коротким безморозным периодом (последний заморозок — 5 VII, первый осенний — 7 VIII, т. е. всего 32 дня), малым числом ясных дней и небольшим количеством осадков. Вегетационный период 1960 г. (г. Норильск) отличался холодной затяжной весной, низкими средними температурами воздуха (сумма температур за период с 27 VI по 5 IX составила всего 616.8°), малым числом ясных дней и небольшим количеством осадков (25.8 мм в июле и 78.4 мм в августе).

Для измерений интенсивности фотосинтеза мы пользовались сперва методом «половинок» Сакса, преимуществами которого являются отсутствие камер и приближенность к естественным условиям (работа с неотделенными от растения листьями). Однако трудоемкость метода — большое количество взвешиваний и невозможность в связи с этим одновременного включения в опыт нескольких видов растений — привела к необходимости выбора другого метода. В 1960 г. мы остановились на методе определения фотосинтеза с помощью радиоактивного углерода C^{14} (Заленский, Семихатова и Вознесенский, 1955). Недостатком этого ме-

тогда является работа с отрезанными листьями, экспозиция в камере (наличие разницы в температурах наружного воздуха и камеры; в наших опытах она не превышала 1°), несколько завышенные цифры интенсивности фотосинтеза в связи с повышенной концентрацией углекислоты (1%). В то же время указанный метод имеет ряд достоинств: 1) возможность работать с большим числом параллельных проб для различных вариантов одновременно, что разрешает сравнивать эти данные; 2) выравненность условий температуры, влажности и освещения; 3) возможность фиксации проб для последующей обработки их осенью, в более свободное время; 4) хорошая сходимость параллельных опре-

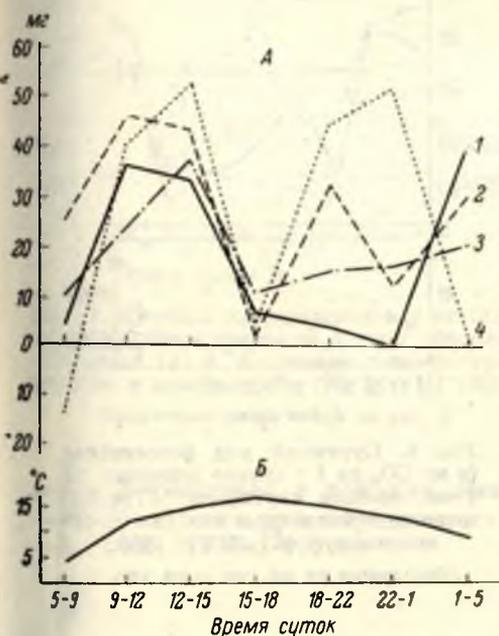


Рис. 1. Суточный ход прироста сухого вещества (в $\text{мг}/\text{дм}^2$ за 1 час) в листьях картофеля (А) и изменение температуры воздуха (Б) 25 VII 1959.

1 — контроль без удобрений; 2 — контроль с удобрением (N : P : K=1 : 1 : 1 ц/га); 3 — «северная» доза (N : P : K=1 : 3 : 1.5 ц/га); 4 — тройная доза (N : P : K=3 : 3 : 3 ц/га).

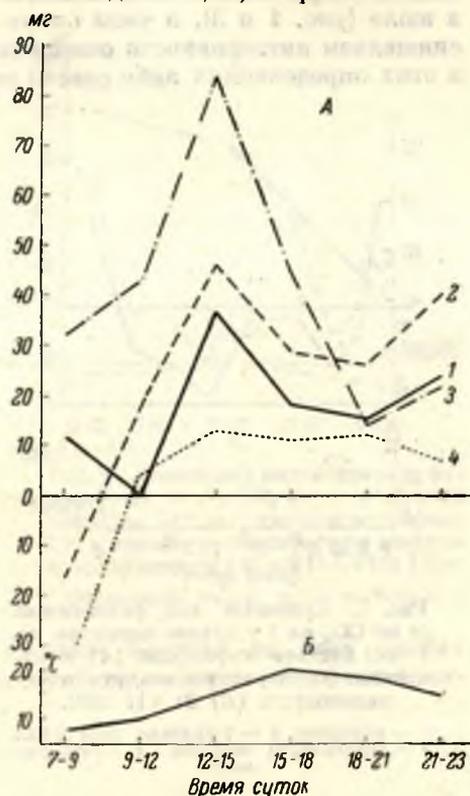


Рис. 2. Дневной ход прироста сухого вещества (в $\text{мг}/\text{дм}^2$ за 1 час) в листьях картофеля (А) и изменение температуры воздуха (Б) 28 VIII 1959.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

делений С (расхождение между ними не более 2%); 5) возможность проведения более частых определений в течение суток (каждые 2—3 часа).

Из большой схемы вариантов опыта 1959 г. с картофелем (сорт Шестинедельный, салехардская репродукция) для определений фотосинтеза были выбраны четыре: контроль без удобрений, удобрённый контроль (доза NPK — по 60 кг действующего начала на 1 га), «северная» доза (N : P : K=1 : 3 : 1.5 ц/га) и тройная доза (N : P : K=3 : 3 : 3 ц/га). Определены суточный ход фотосинтеза во время полярного дня и дневной в конце вегетации (рис. 1 и 2). В опытах 1960 г. интенсивность фотосинтеза определялась в контроле (внесение 60—70 т навоза на га) и опыте (внесение навоза + 5 доз NPK). На рис. 3—6 приведены данные только для картофеля, для остальных культур — овса, капусты и редиса — получены аналогичные данные, отличающиеся лишь величинами интенсивности фотосинтеза.

При рассмотрении суточного хода интенсивности фотосинтеза у всех изученных растений можно сделать вывод, что во время полярного дня ни в одном случае нет прекращения ассимиляции в ночные часы (с 24 час. до 3—4 час. утра, т. е. в период наибольшего снижения интенсивности освещения). Фотосинтез в ночные часы наблюдался также у дикорастущих растений — березы (рис. 7) и мокрицы (рис. 8). Наибольшее снижение величины фотосинтеза мы находим у картофеля контрольных вариантов в июле (рис. 1 и 3), в часы около полуночи, что может быть связано со снижением интенсивности освещения. Характерно, что опытные варианты в этих определениях либо совсем не снижают темпов ассимиляции (рис. 1,

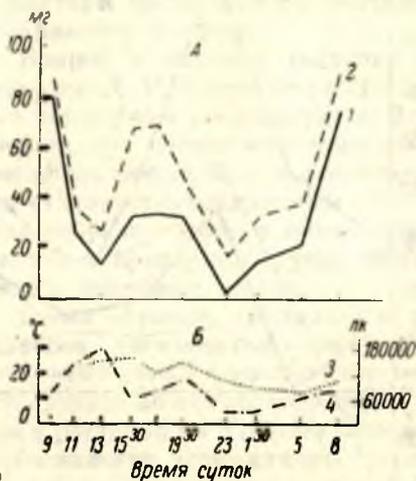


Рис. 3. Суточный ход фотосинтеза (в мг CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час) листьев картофеля (А) и изменение температуры воздуха и освещенности (Б) 21 VII 1960.

1 — контроль; 2 — 5-кратная доза NPK; 3 — температура воздуха; 4 — освещенность.

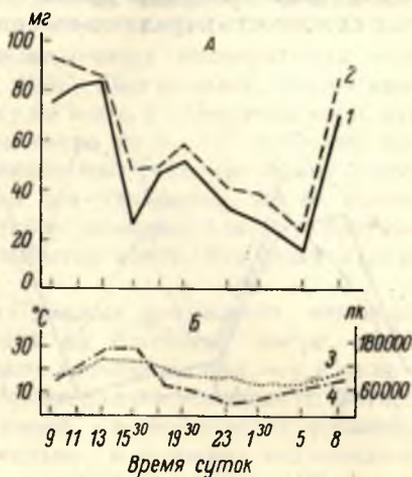


Рис. 4. Суточный ход фотосинтеза (в мг CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час) листьев картофеля (А) и изменение температуры воздуха и освещенности (Б) 29 VII 1960.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

3, 4), либо величины ее достаточно высоки (рис. 3, 2). Эти данные подтверждают приведенные в литературном обзоре положения о способности растений, выращенных на более высоком фоне питания, лучше усваивать свет низкой интенсивности, что свидетельствует об их лучшей приспособленности к неблагоприятным условиям среды.

Определения фотосинтеза в течение суток у различных сельскохозяйственных культур показывают, что суточный ход фотосинтеза на Крайнем Севере в большинстве случаев характеризуется двухвершинной кривой с резким утренним подъемом интенсивности ассимиляции и после-полуденным подъемом (рис. 1, 3, 4). При наступлении смены дня и ночи кривые интенсивности фотосинтеза становятся более сглаженными, с постепенным снижением к вечеру (рис. 5). Это можно объяснить общим снижением величины ассимиляции и отсутствием переполнения листьев ассимилятами, что вызывало, видимо, дневную депрессию в июле. Если максимум интенсивности фотосинтеза у картофеля в июле достигал и в опыте и в контроле 90 мг CO_2 на 1 г сухого веса в час (рис. 3 и 4), то в августе он составлял в опыте только 60, а в контроле — 40 мг CO_2 . Для редиса соответствующие величины равны 120 и 97; для капусты — 83 и 63 и для овса — 65 и 60. Небольшая разница в величинах интенсивности фотосинтеза у овса и капусты может быть объяснена тем, что у этих растений в конце августа листья зеленые, продолжают активный рост, в то

время как у картофеля и редиса началось отмирание ботвы в связи с переходом в репродуктивную фазу (сезонные изменения интенсивности ассимиляции хорошо видны на рис. 6).

Внесение высоких доз минеральных удобрений у всех растений вызвало повышение интенсив-

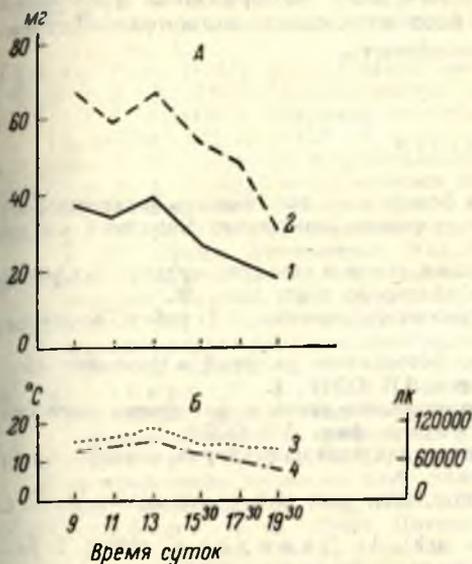


Рис. 5. Дневной ход фотосинтеза (в мг CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час) листьев картофеля (А) и изменение температуры воздуха и освещенности (Б) 20 VIII 1960.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

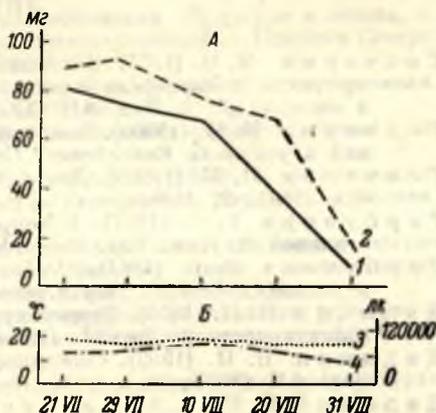


Рис. 6. Изменения интенсивности фотосинтеза (в мг CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час) листьев картофеля (А) и изменение температуры воздуха и освещенности (Б) в VII—VIII 1960.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

ности фотосинтеза в той или иной степени. Урожай во всех опытах также был выше при выращивании растений на высоком агрофоне (Закман, 1960, 1961а, 1961б).

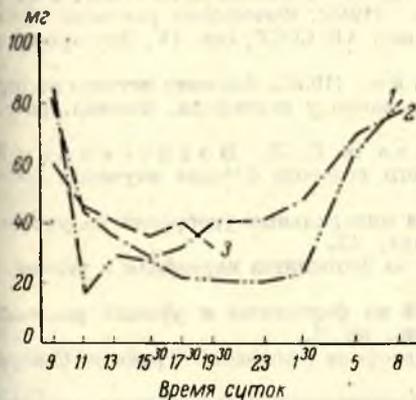


Рис. 7. Интенсивность фотосинтеза листьев березы в 1960 г. (в мг CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час).

1 — 21 VII; 2 — 29 VII; 3 — 20 VIII.

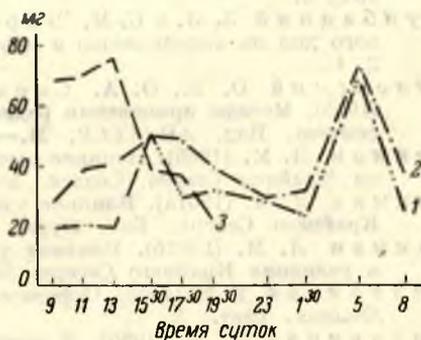


Рис. 8. Интенсивность фотосинтеза листьев мокрицы в 1960 г. (в мг CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час).

Обозначения те же, что и на рис. 7.

Таким образом, полученные нами результаты позволяют сделать следующие выводы.

1. Все изученные растения, как культурные, так и дикорастущие, в условиях Крайнего Севера во время полярного дня фотосинтезируют круглосуточно, без ночного перерыва.

2. Интенсивность фотосинтеза различных растений на Крайнем Севере достигает величин 60—120 мг CO_2 на 1 г сухого веса в час.

3. Внесение высоких (даже 5-кратных) доз минеральных удобрений повышает интенсивность фотосинтеза всех изученных сельскохозяйственных культур и увеличит их урожайность.

ЛИТЕРАТУРА

- Гончарик М. Н. (1955). Интенсивность фотосинтеза и активность биохимических процессов у картофеля и капусты в условиях Заполярья. Биохимия плодов и овощей, сб. 3. Изд. АН СССР, М.
- Гончарик М. Н. (1960а). Вопросы питания, роста и развития культурных растений в условиях Енисейского Севера. Автореф. докт. дисс. М.
- Гончарик М. Н. (1960б). Дневная депрессия фотосинтеза. Сб. работ Белорусск. отд. ВБО, 2, Минск.
- Горбунова Г. С. (1957). К вопросу о фотосинтезе растений в условиях Центральной Якутии. Изв. Вост. филиалов АН СССР, 1.
- Горбунова Г. С. (1961). Особенности усвоения света и фотосинтез растений в условиях Севера. Научн. сообщ. Якутск. фил. АН СССР, 5.
- Дадыкин В. П. (1951). Температура почвы как один из факторов, определяющих эффективность удобрений. Почвоведение, 9.
- Дадыкин В. П. (1952). Особенности поведения растений на холодных почвах. Изд. АН СССР, М.
- Дадыкин В. П., Т. А. Алексеева и Ю. А. Давыдова. (1960). О различном поглощении света растениями открытого и защищенного грунта. Сообщ. Лабор. лесовод. АН СССР, 2.
- Дадыкин В. П. и В. П. Беденко. (1960). О связи оптических свойств листьев с влажностью почвы. ДАН СССР, 134, 4.
- Дадыкин В. П. и В. П. Беденко (1961). Внешние условия и усвоение растениями лучистой энергии. Вестн. с.-х. науки, 6.
- Дадыкин В. П., В. П. Беденко и Ю. А. Давыдова. (1959). О зависимости оптических свойств листьев растений от удобрения почвы. ДАН СССР, 128, 6.
- Дадыкин В. П. и В. Г. Григорьева. (1951). О фотосинтезе у растений Заполярья при круглосуточном освещении. ДАН СССР, 80, 2.
- Дадыкин В. П., С. А. Станко, Г. С. Горбунов и З. С. Игумнова. (1957). Об усвоении света растениями в Якутске и Тикси. ДАН СССР, 115, 1.
- Данилов А. Н. и В. А. Мириманян. (1948). Фотосинтез растений Заполярья в природных условиях. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, Эксперимент. бот., 6.
- Журбицкий З. И. и С. М. Вартапетян. (1956). Влияние летнего полярного дня на ассимиляцию и клубнеобразование у картофеля. Физиол. раст., 3, 1.
- Заленский О. В., О. А. Семихатова и В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Закман Л. М. (1960). Влияние высоких доз минеральных удобрений на урожай на Крайнем Севере. Сельск. хоз. Сибири, 12.
- Закман Л. М. (1961а). Влияние удобрений на фотосинтез картофеля в условиях Крайнего Севера. Бот. журн., 46, 4.
- Закман Л. М. (1961б). Влияние удобрений на фотосинтез и урожай растений в условиях Крайнего Севера. Бот. журн., 46, 7.
- Кислякова Т. Е. (1958). О фотосинтезе картофеля в условиях Крайнего Севера. Физиол. раст., 5, 2.
- Кислякова Т. Е. (1960). К вопросу о круглосуточном фотосинтезе растений на Крайнем Севере. Физиол. раст., 7, 1.
- Коровин А. И. (1959а). Особенности формирования урожая в условиях Севера в связи с пониженными температурами. Тр. Соликамск. с.-х. опытн. станции, 2.
- Коровин А. И. (1959б). Влияние пониженной температуры почвы на растения в условиях Севера. Автореф. докт. дисс. М.
- Костычев С. П., Е. Н. Базырина и В. А. Чесноков. (1930). Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне. Изв. АН СССР, 7.
- Костычев С. П. и В. А. Берг. (1930). Исследования над суточным ходом фотосинтеза на Черноморском побережье. Изв. АН СССР, 7.
- Костычев С. П. и Е. К. Кардо-Сысоева. (1930). Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии. Изв. АН СССР, 6.

- К о р о в и н А. И. и З. И. К о р о в и н а. (1959). Влияние пониженной температуры почвы на рост, развитие и урожай растений в условиях Севера. Бот. журн., 44, 3.
- Р а з у м о в В. И. и М. И. С м и р н о в а. (1940). Значение летнего «ночного» периода суток в полярных условиях для развития растений. Вестн. соц. растениеводства, 1.
- Т и х о в Г. А. (1947). Спектральный анализ растений. ДАН СССР, 57, 7.
- Т и х о в Г. А. (1949). Астроботаника. Изд. АН КазССР, Алма-Ата.
- Т и х о в Г. А. (1955). Основные проблемы и перспективы астроботаники. Тр. Сек. астробот. АН КазССР, 4.
- Т и х о в Г. А. (1959). От астроботаники к космобиологии. Культура и жизнь, 4.
- Ш а х о в А. А. (1958). Фототермическое приспособление растений на Крайнем Севере. Изв. Карельск. и Кольск. фил. АН СССР, 5.
- Ш а х о в А. А. (1959). Фотосинтез у растений в крайних условиях существования. В сб.: Пробл. фотосинтеза, Изд. АН СССР, М.
- Ш а х о в А. А. и А. Д. С е м е н е н к о. (1958). О поглощении света растениями в Заполярье. Журн. общ. биол., 19, 6.
- Ш а х о в А. А., С. А. С т а н к о и А. И. К о р о в и н. (1959). К экологической характеристике усвоения света растениями на Севере. Изв. Карельск. и Кольск. фил. АН СССР, 4.
- Ш т р а у с б е р г Д. В. (1955). Влияние температуры почвы на использование растениями питательных элементов. В сб.: Меченые атомы в исследовании питания растений и применения удобрений. Изд. АН СССР, М.
- Ш т р а у с б е р г Д. В. (1958). Влияние температурных условий на усвоение и распределение элементов питания в растениях. В сб.: Физиол. раст., агрохимия, почвоведение, Изд. АН СССР, М.
- Ш т р а у с б е р г Д. В. (1960). Питание растений при пониженных температурах среды. Автореф. канд. дисс. М.
- Э й х ф е л ь д И. Г. (1929). Как возделывать картофель на Крайнем Севере. Изд. ВИР, Л.
- Э й х ф е л ь д И. Г. (1934). 10 лет работы по продовольственной проблеме Крайнего Севера. В сб.: Пробл. северн. растениеводства, 4, Изд. ВАСХНИЛ, М.