

В. С. Бадалян, Н. П. Хуршудян

О ВЛИЯНИИ ТЕМПЕРАТУРНОГО ГРАДИЕНТА СРЕДЫ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ

Целостность растительного организма выражается не только в единой согласованности функционирования отдельных частей и органов, но и в тесном взаимодействии его с окружающей средой. Это свидетельствует о наличии зависимых физиологических реакций в одних органах при воздействии внешними факторами на другие.

В связи с тесной зависимостью работы листового аппарата растений от физиологической активности корневой системы, любое воздействие на последнюю вызывает соответствующие изменения в функциональной активности надземной части и прежде всего в интенсивности фотосинтеза. С этой точки зрения особый интерес представляет изучение ассимиляционной деятельности листьев в аспекте взаимодействия ее с работой корневой системы при различных условиях ее обитания.

Среди факторов корнеобитаемой среды температуре принадлежит важное место и ее физиологической роли посвящено много исследований. Установлено, в частности, что максимальная интенсивность фотосинтеза обнаруживается при оптимальной для данного растения температуре прикорневой зоны (1-4). Отклонения от этого оптимума всегда отрицательно сказываются на интенсивности ассимиляции углекислоты.

С. И. Радченко (5) было обращено внимание на значение для растений разницы в температурах воздуха и почвы. Им установлено, что выращивание растений при положительном градиенте, т.е. когда температура почвы выше температуры воздуха, приводит к преждевременному физиологическому старению, которое выражается в раннем избыточном накоплении солевых элементов в корнях и листьях, в нарушении углеводного и белкового обмена, в образовании вредных продуктов обмена веществ, и т.д. В результате ослабляется рост и снижается урожай растений.

Функциональная активность листьев во многом определяется также влажностью корнеобитаемой среды, что установлено работами многих авторов (6, 7).

Неблагоприятные условия водоснабжения нарушают нормальное соотношение свободной и связанной воды, тем самым подавляя синтез хлорофилла в листьях и сокращая период их активной деятельности (8).

Из вышесказанного можно полагать, что одновременные сдвиги в температурном и водном режимах корнеобитаемой среды должны вызвать серьезные изменения в ассимиляционной деятельности листового аппарата растений. С целью проверки этого положения нами проведены опыты, в которых изучалось влияние различных температурных градиентов среды на фотосинтетическую деятельность растений при неодинаковых условиях водоснабжения.

Объектами исследования служили растения хлопчатника (*Gossypium hirsutum*) и рудбекии однолетней (*Rudbekia anplexicaules*), выращенные в вазонах, вмещающих 5 кг садовой почвы (земля, песок и перепревший навоз в соотношении 3:1:1). Различия в температурном и водном режимах почвы поддерживались в вазонах сразу же после посева. В качестве отрицательного температурного градиента принимались естественные условия. Для создания положительного градиента среды вазоны помещались в специальные контейнеры, плотно закрытые фанерой с отверстиями для растений. В контейнерах монтировались электролампы по 100 вт, подогревающие почву в вазонах. Почвенная температура регулировалась контактными термометрами. Разница в температурах воздуха и почвы при положительном градиенте за вегетационный период поддерживалась на уровне 5° , согласно следующей схеме:

Фазы развития	Температура оранжереи, °C	Отрицательный гради- ент, температура поч- вы °C		Положи- тельный градиент, темпера- тура воз- духа +5 °C
		60%	30%	
Вегетативный рост	30,1±0,1	28,1±0,1	28,6±0,3	35,1
Бутионизация	33,2±0,1	31,0±0,1	31,7±0,2	38,2
Цветение	34,5±0,4	32,6±0,1	32,9±0,2	39,5
Плодоношение	33,4±0,3	31,2±0,1	31,6±0,1	38,4

Температура воздуха и почвы контролировалась каждые 2 часа. Влажность почвы поддерживалась равной 60% и 30% из расчета ее полной влагоемкости.

В период плодоношения часть растений была переведена из почвы с влажностью 30% в почву с влажностью 60%.

Интенсивность фотосинтеза определялась по Чатскому и Славику (9) в 4-х повторностях.

Результаты определений приведены в табл. 1.

Анализ приведенных данных показывает, что максимальная фотосинтетическая активность у подопытных растений совпадает с фазой генеративного развития. Причем у хлопчатника в фазах бутонизации и цветения наблюдается некоторая стабилизация уровня ассимиляции CO_2 , в то время как у рудбекии однолетней этот показатель в основном прогрессирует вплоть до фазы цветения. Во всех вариантах опыта после цветения поглощение растениями CO_2 резко падает. Интенсификация этого процесса в период цветения обуславливается высокой корнеобеспеченностью и метаболической деятельностью корней (10). Падение же этого показателя при плодоношении объясняется старением растений, усилением корневой недостаточности (11), пожелтением и опаданием листьев.

Сравнительный анализ данных табл. 1 показывает, что растения, выращенные в условиях отрицательного температурного градиента, ассимилируют более интенсивно. Так, если показатели фотосинтеза при отрицательном градиенте условно принять за 100%, то у хлопчатника интенсивность ассимиля-

Таблица 1

Интенсивность фотосинтеза ($\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \text{ час}$) хлопчатника и рудбекии однолетней при различных условиях теплового и водного режимов почвы ($M + m$)

Фазы развития	Отрицательный градиент				Положительный градиент	
	возду- ха(в чис- лителе), освеще- ны. лк. (в знам.)	влажность почвы		возду- ха(в чис- лителе), освеще- ны. лк. (в знам.)	влажность почвы	
		60%	30%		60%	30%
	Хлопчатник					
Вегетатив- ный рост	<u>30,2</u> 32,3	7,3±0,38	5,6±0,37	<u>32,0</u> 34,5	6,2±0,24	4,3±0,32
Бутониза- ция	<u>33,5</u> 31,5	9,8±0,76	7,1±0,41	<u>34,1</u> 33,0	8,1±0,03	4,5±0,21
Цвете- ние	<u>34,7</u> 34,2	9,4±0,63	7,6±0,26	<u>32,8</u> 34,0	8,6±0,28	4,8±0,05
Плодоно- шение	<u>33,1</u> 34,5	7,9±0,03	4,3±0,13	<u>33,5</u> 32,6	5,7±0,16	3,2±0,09
	Рудбекия однолетняя					
Вегетатив- ный рост	<u>34,1</u> 39,0	10,8±0,07	4,6±0,07	<u>34,6</u> 40,0	8,5±0,4	3,5±0,13
Бутониза- ция	<u>34,5</u> 39,3	13,3±0,46	8,4±0,4	<u>34,2</u> 36,0	8,6±0,34	5,1±0,11
Цвете- ние	<u>34,2</u> 46,0	13,2±0,83	11,3±0,1	<u>34,5</u> 45,0	9,4±0,36	6,9±0,33
Формиро- вание се- мян	<u>34,6</u> 37,3	9,6±0,55	6,9±0,27	<u>29,6</u> 31,6	6,8±0,06	5,2±0,15

ции CO_2 при положительном градиенте среды в варианте с 60%-ой влажностью в исследуемых фазах соответственно составит 85%, 77%, 91% и 72%, а при влажности почвы 30% - 77%, 63%, 63% и 74%; у рудбекии же эти показатели соответственно были: в условиях 60% влажности почвы - 79%, 64% и по 70%, а при 30% - 76%, 60%, 61% и 75%.

Эти данные показывают, что в условиях положительного градиента среды, по сравнению с отрицательным, подавление фотосинтеза у хлопчатника меньше, чем у рудбекии. Вероятно, это связано с географическим происхождением исследуемых объектов: хлопчатник - теплолюбивая культура, рудбекия - растение умеренных широт.

При исследовании влияния температурного градиента среды на жизнедеятельность растений С. И. Радченко (12, 13) обращает особое внимание на исходные температуры, составляющие градиент. Исходя из этого, можно полагать, что градиенты, основанные на слишком высоких исходных температурах, могут отрицательно воздействовать на жизнедеятельность растений. Ослабление интенсивности фотосинтеза при положительном градиенте - результат того, что корни высших растений, по сравнению с надземными органами, филогенетически приспособлены к более низкой температуре (13-14), т.е. растения активно функционируют в условиях привычного для них отрицательного градиента среды. Вероятно, это и явилось причиной депрессии фотосинтеза хлопчатника и рудбекии при положительном градиенте среды.

Как и следовало ожидать, независимо от температурного градиента, при 60% влажности почвы, по сравнению с 30%, интенсивность фотосинтеза всегда оказывалась выше. Так, при 60% влажности почвы, в случае отрицательного градиента интенсивность фотосинтеза по фазам развития у хлопчатника выше в 1,24 - 1,83 раза, а при положительном градиенте - в 1,44 - 1,80 раз, чем таковая при 30% влажности. У рудбекии же эта разница составила 1,17 - 2,34 раза при отрицательном и 1,30 - 2,43 раза при положительном градиенте.

Пониженная влажность почвы, нарушая нормальное соотношение свободной и связанной воды, подавляет жизнедеятельность растений (15-17). Указанные авторы считают, что наиболее подвижная в клетке свободная вода отдается растениями в первую очередь. Однако нормальное водоснабжение почвы

способствует постоянному пополнению этих запасов, что сохраняет в клетке нетронутой связанную воду, обеспечивающую гидратацию плазменных структур. Поэтому при оптимальной влажности почвы в растениях больше коллоидно-связанной воды, и они обладают более высокой степенью гидратации коллоидов. С другой стороны, существует прямая связь между интенсивностью фотосинтеза и степенью гидратации коллоидов (15). В свете этих данных различия в ассимиляционной деятельности листового аппарата хлопчатника и рудбекии при 60% и 30% влажности почвы становятся очевидными.

Таким образом, рассматривая работу ассимиляционного аппарата во взаимосвязи с корневой системой (18), можно заключить, что высокая интенсивность фотосинтеза при оптимальных водных условиях почвы — результат активной деятельности корневой системы. Иными словами, наблюдается более эффективная и слаженная работа всего растения в целом.

При пересчете полученных данных на целое растение (таб.2) выявилась та же закономерность, что и при расчетах фотосинтетической активности на 1 дм² листа, т.е. во всех вариантах опыта, начиная с фазы вегетативного роста, интенсивность фотосинтеза возрастает, достигая максимума в фазе цветения.

Следует отметить, что у хлопчатника фотосинтетическая активность в начальные периоды развития выше в условиях положительного градиента, тогда как со старением преимущественно уже принадлежит растениям, выращенным при отрицательном температурном градиенте среды. Это объясняется тем, что в фазе вегетативного роста повышение температуры корнеобитаемой среды способствует более интенсивному формированию листового аппарата.

Данные таблицы 2 показывают, что в наших опытах физиологический эффект применяемых факторов был одинаковым как для интенсивного фотосинтеза единицы листовой поверхности, так и для всего растения в целом.

Улучшение водного режима почвы весьма благоприятно влияет на ассимиляционную способность растений. После цветения при перенесении части растений хлопчатника из почвы с 30% влажностью на почву 60%-ой наблюдалась вспышка фотосинтеза, причем это явление более наглядно проявилось в условиях положительного градиента (рис. 1). Так, если при

Таблица 2

Динамика суммарного фотосинтеза растений хлопчатника и рудбекии однолетней по фазам развития
(мг CO_2 раст./час.)

Фазы развития	Отрицательный гради- ент				Положительный гради- ент			
	хлопчатник		рудбекия		хлопчатник		рудбекия	
	влажность почвы				влажность почвы			
	60%	30%	60%	30%	60%	30%	60%	30%
Вегетатив- ный рост	38,0	18,6	42,4	20,6	64,0	28,2	20,2	14,2
Бутониза- ция	46,5	20,9	49,9	24,3	67,3	33,3	20,3	14,6
Цветение	64,3	43,7	61,5	31,9	68,2	40,5	26,8	22,6
Плодоноше- ние	50,1	31,6	29,2	14,8	47,1	30,9	19,5	14,2

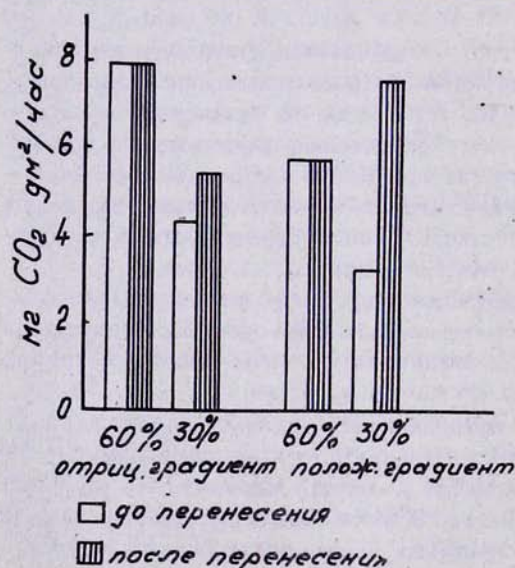


Рис. Изменение интенсивности фотосинтеза листьев хлопчатника после перенесения из почвы с 30% влажностью на почву с 60% влажностью.

отрицательном градиенте фотосинтетическая активность листьев хлопчатника увеличивалась в 1,25 раз, то при положительном градиенте этот показатель составил 2,34. Такая реакция на увеличение влажности почвы объясняется установлением нормального соотношения слабо и прочно связанных форм воды (7, 8, 19).

Резюмируя приведенные данные, можно констатировать, что в течение вегетации растения хлопчатника и рудбекии одолетней активно фотосинтезируют в условиях отрицательного градиента, когда температура корнеобитаемой среды ниже температуры воздуха (в оптимальных пределах). При этом, независимо от температурного градиента среды, интенсивность фотосинтеза всегда выше у растений, хорошо обеспеченных влагой. Перенос растений из почвы 30% влажности на почву с 60% влажностью приводит к заметной активации фотосинтеза. При положительном градиенте реакция на увеличение влажности более сильная. Это обстоятельство свидетельствует о том, что 30%-ая влажность почвы не вызывает необратимых процессов, и в ответ на улучшение условий водоснабжения растения быстро проявляет потенциальную способность интенсифицировать фотосинтез.

ЛИТЕРАТУРА

1. Альтергот В. Ф. Изв. АН СССР, сер. биол., № 7, 79, 1936.
2. Альтергот В. Ф. Тр. ИФР им. К. А. Тимирязева, т. 1, вып. 2, 1937.
3. Дадыкин В. П. и Григорьева В. Г. ДАН СССР, 80, № 2, 1951.
4. Казарян В. О. и Давтян В. А. Физ. раст., т. 14, в. 5, 1967.
5. Радченко С. И. "Сов. ботаника", 6, 1934.
6. Петин Н. С., Коршунова К. М. "Физиология растений", 5, вып. 2, 1958.
7. Оканенко А. С., Починок Х. И. Проблемы фотосинтеза. М., 1959.
8. Петин Н. С. Проблемы фотосинтеза, М., 1959.
9. Чатский И., Славик Б. Biol. plantarum, 2/2, 1960.

10. Казарян В. Д., Давтян В. А., Чилингарян А. А. Физиология растений, т. 20, вып. 4, 1973.
11. Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван, 1959.
12. Радченко С. И. Температурные градиенты среды и растения. М.-Л., 1966.
13. Радченко С. И. Сб. "Общие закономерности роста и развития растений". Вильнюс, 1965.
14. Радченко С. И. ДАН СССР, т. XXV1, №3, 1940.
15. Алексеев А. М., Гусев Н. А. Влияние минерального питания на водный режим растений. Изд-во АН СССР, 1957.
16. Васильева Н. Г. Сб. "Биологические основы орошаемого земледелия." Изд-во АН СССР, 1957.
17. Петин И. С., Пруссанова Л. Д., Синицына З. А. Физиология растений, 4, вып. 6, 1957.
18. Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969.
19. Бадалян В. С. Изв. АН Арм. ССР, т. 1X, №5, 1956,