

А. Н. УГАРОВ

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ УДОБРЕНИЙ НА ПРОЦЕСС ФОТОСИНТЕЗА И ОБРАЗОВАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА У ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Учитывая тот факт, что фотосинтез является центральным физиологическим процессом и в конечном счете определяет размеры урожая, мы включили в план своих исследований вопрос об изучении роли удобрений в фотосинтетической деятельности растений и в течение двух лет (1957—1958 гг.) в полевых опытах изучали их действие на процесс фотосинтеза и образование хлорофилла у яровой пшеницы.

Опыты проводились в учебном хозяйстве института «Новая Разводная».

Опытный участок расположен на слабо выраженном склоне северо-восточного направления с ровным микрорельефом. Почва серая лесная, характеризуется следующими агрохимическими показателями: содержание гумуса — 1,95%, общего азота — 0,198%, гидролизуемого азота (по Тюрину) — 12,6 мг на 100 г почвы, подвижный P_2O_5 (по Кирсанову) — 22,5 мг на 100 г почвы, обменная кислотность 0,046 мэкв на 100 г почвы, гидrolитическая кислотность 2,8 мэкв на 100 г почвы, сумма поглощенных оснований 26 мэкв на 100 г почвы, степень насыщенности основаниями 90,3%. Содержание нитратов в пахотном слое достигало 57,7 мг/кг, а аммиака 23,4 мг/г почвы.

Пшеница размещалась по кукурузе, под которую вносились по 2 ц суперфосфата и по 3 ц аммиачной селитры на гектар. 25 августа после уборки кукурузы участок был вспахан на глубину 23—25 см в агрегате с бороной. 3 сентября внесены удобрения под конный плуг на глубину 16—18 см с после-

дующим боронованием. Навоз (конский) до внесения в почву хранился в течение 3 месяцев в уплотненном бурте. Минеральные удобрения вносились в форме простого суперфосфата, аммиачной селитры и хлористого калия. Весной проведена тщательная предпосевная обработка почвы. Посеяли 13 мая тракторной сеялкой с последующим прикатыванием. Площадь опытной делянки 100 кв. метров при двукратной повторности.

Высеваля сорт пшеницы Скала.

Для изучения взяты три варианта опыта:

1. Контрольный вариант без удобрений.
2. $N_{60}P_{60}K_{30}$, внесенные осенью под плуг.
3. Навоз — 40 т — внесен одновременно с минеральными удобрениями.

Изучение фотосинтеза было начато с момента выхода растений в трубку и продолжалось до фазы молочной спелости зерна, т. е. до момента окончания синтезирующей деятельности листьев.

Прежде чем излагать результаты исследований, остановимся несколько на методике взятия проб растительного материала.

Обычно при изучении состояния растений экспериментатор вынужден избирать определенные участки растительного организма и на основании наблюдений за ходом того или иного процесса в данном участке судить о состоянии всего растения. Такой путь исследования, с одной стороны, может вызвать много возражений, так как организм в целом, конечно, не может быть охарактеризован только по одной его функции, да еще изучаемой не во всем организме, а только его части. Но, с другой стороны, охватить одновременно какой-либо процесс (хотя бы для примера ход ассимиляции) во всех частях растения практически невозможно.

В результате перед нами встает вопрос, как же выбирать подопытный материал, чтобы он мог наилучшим образом для данного момента отражать деятельность всего растения. В таких случаях, как наш, когда основное изучение растений сводилось к экспериментированию с его наземной вегетативной частью, мы остановились на учете физиологических процессов в тканях вполне развитых листьев. У яровой пшеницы это обычно второй сверху лист; когда же пшеница выколосится, таким листом становится верхний последний лист. Растительные пробы брались в течение дня несколько раз. Первую пробу брали в 6 часов утра при восходе солнца, вторую — в 9 часов утра, третью — в 13 часов, в момент наибольшего напря-

жения метеорологических элементов, и четвертую — в 17 часов, когда наступает переход к вечерним часам. Таким образом, взятие растительных проб приурочивалось к часам наибольшей интенсивности работы листовой поверхности.

В первые сроки исследования, когда пшеница еще не выколосилась, растительные пробы составлялись из вполне развитых листьев второго яруса сверху, а после выколашивания — из верхних листьев как наиболее жизнеспособных.

Процесс ассимиляции учитывался по накоплению сухого вещества в течение дня за определенные промежутки времени: с 6 до 9, с 9 до 13 и с 13 до 17 часов. При этом средняя проба листьев составлялась по методу С. В. Тагеевой (1941). Сущность этого метода заключается в следующем. В срочный час в поле с каждого варианта опыта путем диффузного отбора срезали с растений по 100 листьев (по одному листу с растения), помещали их в стеклянные банки с водой и тотчас же переносили в закрытое помещение. Минут через 15—30, когда восстанавливался тургор в листьях, листорезом-шаблончиком длиной в 5 см с бритвами по краям вырезали участки листа из средней его части, ширину которых измеряли в середине отрезка. Таким образом, в одну пробу отрезали 100 участков листьев, которые затем помещали в сушильные стаканчики.

Далее материал помещали в сушильный шкаф и высушивали в нем при температуре 100—105° до постоянного веса. Имея постоянную длину отрезков и измеряя у каждого отрезка листочков его ширину, мы определяли площадь всей пробы. В каждой пробе наших опытов площадь отрезков колебалась в пределах 420—525 кв. см. Зная вес пробы и ее площадь, мы вычисляли вес одного квадратного дециметра и по увеличению или уменьшению веса единицы площади за час судили об интенсивности ассимиляционного процесса, который выражали в миллиграммах сухого вещества в один час на 1 кв. дм (100 кв. см).

Одновременно с изучением фотосинтеза мы вели определение содержания воды в листьях. Растительные пробы на определение содержания воды в листьях брались тем же методом и в те же сроки, что и для изучения фотосинтеза. При этом пробы составлялись из 50 отрезков листочков средней части листа, отрезки листьев помещали в обычные стеклянные стаканчики (бюксы) с притертой крышкой. После взвешивания на аналитических весах пробы высушивались до постоянного веса в сушильном шкафу при температуре 100—105°. Со-

держание воды в листьях выражали в процентах от сухого вещества.

В отношении методики определения хлорофилла и площади листьев следует сказать, что оба эти определения проводились одновременно. Растительные пробы на определение хлорофилла брались в 11 часов дня и составлялись они диффузным отбором из 50 листьев второго яруса сверху, а после выколашивания — из верхних листьев. Затем из средней части каждого листа вырезались участки одинаковой длины, которые после измельчения ножницами тщательно перемешивались и использовались для определения влаги и хлорофилла.

Хлорофилл определялся колориметрическим методом, в котором в качестве образцового брали раствор Гетри.

Для определения площади листьев пробы составлялись из 60 растений, взятых с конкретных (четырёх) учетных делянок с учетом среднего числа растений на 1 кв. метре. После перенесения в помещение все пластинки листьев пробы быстро отделялись от стеблей растений и взвешивались в сыром виде без черешков (влагалищ). Затем листорезом-шаблончиком, длиной в 5 см, с бритвами на конце, из 60 листовых пластинок вырезали средние участки листа, быстро их взвешивали и тотчас же измеряли ширину в середине отрезка. Зная вес 60 вырезок и их площадь, а также вес всех листьев, мы рассчитали общую площадь листьев пробы. Зная же, сколько растений находится в среднем на 1 кв. метре посева, мы определили также площадь листьев на квадратном метре и на гектаре посева.

Динамика фотосинтеза в течение вегетации и в течение дня

Перейдем теперь к изложению экспериментального материала. Определения фотосинтеза были начаты со 2 июня и проводились одновременно с определениями содержания воды и состояния устьиц, что дало нам возможность постоянно сравнивать эти процессы между собою.

Основной цифровой материал приводится в табл. 1, где даны средние за день величины ассимиляции.

За весь период вегетации ассимиляция наиболее интенсивно протекала у растений с удобренных вариантов. При этом в первоначальный период вегетации, начиная с выхода растений в трубку (2/VII) и до цветения (16/VII), наиболее высокой она была у растений с удобренного навозом варианта.

Т а б л и ц а 1

Ассимиляция яровой пшеницы за вегетационный период в мг за 1 час на 100 кв. см поверхности листьев (среднее за день)

Вариант	2/VII	9/VII	16/VII	25/VII	5/VIII
Контроль	1,72	1,74	2,24	1,58	— 0,41
№ ₆₀ Р ₆₀ К ₃₀	2,10	2,12	3,08	2,78	0,06
Навоз 40 т	2,44	2,74	3,28	2,83	0,07

Затем разница в ассимиляции у растений с удобренных вариантов уменьшается и к моменту начала налива зерна (25/VII) протекает с одинаковой интенсивностью. Так, у растений с удобренного НРК варианта средний прирост сухого вещества за час на 100 кв. см поверхности листьев 25/VII равнялся 2,78 мг, а у растений по варианту с навозом он выражался величиной в 2,83 мг, т. е. был больше всего на 0,05 мг. По всем вариантам опыта по мере развития растений ассимиляция у них постепенно возрастает, достигая наибольшей напряженности в период полного цветения. Затем этот процесс постепенно затухает и к фазе молочной спелости почти прекращается. В нашем опыте процесс ассимиляции почти прекратился 5/VIII, когда зерно находилось в начале молочной спелости. У контрольных растений ассимиляция прекратилась несколько раньше, чем у растений с удобренных вариантов.

Далее представляет известный интерес ход ассимиляции у растений в течение дня по различным вариантам. Для этой цели воспользуемся данными по ассимиляции у растений в период выхода в трубку, когда они имели уже хорошо сформированный листовой аппарат (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Ассимиляция яровой пшеницы 2 июля в мг за 1 час на 100 кв. см поверхности листьев

Вариант	6—9 ч.	9—13 ч.	13—17 ч.	Среднее за день
Контроль	1,10	2,92	0,97	1,72
№ ₆₀ Р ₆₀ К ₃₀	1,70	3,20	1,30	2,10
Навоз 40 т	1,97	3,95	1,30	2,44

Учитывая, что процесс ассимиляции у растений в значительной степени определяется метеорологическими факторами, уместным будет несколько остановиться на погодных условиях дня взятия образцов. Влажность почвы и относительная влажность воздуха были вполне благоприятными, так как за два дня до взятия растительных проб выпали осадки и хорошо увлажнили почву на большую глубину, но средняя суточная температура воздуха была на $2,1^{\circ}$ ниже средней многолетней за этот же период времени. Температура воздуха к восходу солнца упала до $3-4^{\circ}$, а к 6 часам утра она поднялась до $6,5^{\circ}$. Затем температура воздуха быстро стала возрастать, достигнув к 13 часам $21,7^{\circ}$, близкой к средней многолетней месячной в 13 часов дня. К вечеру температура стала снижаться и к 17 часам упала до $14,5^{\circ}$.

В утренние часы наблюдалась сильная роса. День был безоблачный. Таким образом, из всех метеорологических факторов, определяющих жизненные процессы, протекающие в растениях, ниже нормы была температура воздуха, особенно в ранние утренние часы. Вообще следует отметить, что температура воздуха в первые две декады июля была значительно ниже средней многолетней для этого периода времени. Особенно сильное понижение среднесуточной температуры наблюдалось во вторую декаду июля, когда она упала до $14,2^{\circ}$ вместо средней многолетней $17,5$, т. е. была ниже на $3,3^{\circ}$. В некоторые дни первых двух декад июля, как, например, 9 и 16 числа, температура воздуха к восходу солнца снижалась до $1-2^{\circ}$. В результате резкого снижения температур во вторую декаду июля во многих колхозах области погубило значительное количество посевов кукурузы и овощей.

Переходя к анализу данных табл. 2, надо отметить, что резкое понижение температуры в утренние часы наиболее сильно сказалось на ходе ассимиляции у контрольных растений. У них наблюдались и более резкие колебания в ходе накопления вещества в разное время дня. В утренние и послеполуденные часы фотосинтез у контрольных растений протекал медленнее, чем у растений с удобренных вариантов. У растений с контрольного варианта наиболее интенсивное накопление вещества обнаружилось только в предполуденные часы. За эти часы они смогли накопить значительное количество ассимилятов, что при вычислении среднего прироста за день привело к довольно высоким цифрам по сравнению с утренними и вечерними часами. Иная картина в ходе фотосинтеза наблюдалась в течение дня у растений с удобренных вариантов. Ход ассими-

милляции у этих растений был более равномерным с максимумом в дневные часы, совпадающим с максимумом солнечной радиации. Заметной разницы в интенсивности ассимиляции у растений с удобренных вариантов не наблюдалось, но уровень ее по сравнению с контрольными растениями был более высоким.

Второй срок исследований процесса фотосинтеза совпал с резким понижением среднесуточных температур и со значительной облачностью в утренние часы. В связи с этим весьма интересно проследить, как сказались резкое снижение утренних температур и большая облачность на дневной ход ассимиляции (табл. 3).

Таблица 3

Ассимиляция яровой пшеницы 9 июля в мг за 1 час на 100 кв. см поверхности листьев

В а р и а н т	6—9 ч.	9—13 ч.	13—17 ч.	Среднее за день
Контроль	—1,37	3,22	2,60	1,74
№ ₆₀ Р ₆₀ К ₃₀	—3,20	4,67	3,55	2,12
Навоз 40 т	—3,43	5,97	4,12	2,74

Резкое снижение утренних температур воздуха (до 1—2°) и сплошная облачность в предполуденные часы вызвали у растений всех вариантов большую потерю вещества. Причем у растений с удобренных вариантов наблюдалась более сильная депрессия ассимиляции, чем у контрольных, что, по-видимому, связано с величиной их листовой поверхности. Если мы обратимся к данным, характеризующим листовую поверхность растений с различных вариантов, то убедимся, что, действительно, имеет место зависимость между потерей сухого вещества у растений и их листовой поверхностью (табл. 4).

Это сопоставление показывает, что большей площади листьев у растений с удобренных вариантов соответствует и более высокая трата ими сухого вещества в утренние часы при пониженной температуре и сплошной облачности.

С очищением к 10 часам утра неба от облачности и резким повышением температуры воздуха, растения всех вариантов опыта начали усиленно фотосинтезировать. Начавшись в предполуденные часы, ассимиляция у растений всех вариантов до

Таблица 4

Общая площадь листьев в кв. дм на 1 кв. м и ассимиляция в мг за 1 час в утренние часы (6—9 ч.) 9 июля

В а р и а н т	Ассимиляция	Общая площадь листьев
Контроль	—1,37	176,97
N ₆₀ P ₆₀ K ₃₀	—3,20	210,09
Навоз 40 т	—3,43	289,15

конца дня оставалась на высоком уровне. Однако у растений с удобренных вариантов процесс накопления вещества протекал более интенсивно, чем у контрольных. При этом наблюдалась прямая зависимость между интенсивностью ассимиляции и величиной листовой поверхности. Большей листовой поверхности у растений с удобренных вариантов соответствовало и более высокое накопление вещества. Небезынтересно также проследить за ходом ассимиляции у растений в период наибольшей ее напряженности. Данные эти приводятся в табл. 5.

Таблица 5

Ассимиляция яровой пшеницы 16 июля в мг за 1 час на 100 кв. см поверхности листьев

В а р и а н т	6—9 ч.	9—13 ч.	13—17 ч.	Среднее за день
Контроль	—1,00	4,52	2,40	2,24
N ₆₀ P ₆₀ K ₃₀	0,00	5,47	3,00	3,08
Навоз 40 т	—0,23	4,82	4,37	3,28

В ходе дневной ассимиляции 16 июня имеется некоторая аналогия с предыдущим периодом.

В ранние утренние часы у растений всех вариантов наблюдается не только полное отсутствие ассимиляции, но даже и некоторая потеря сухого вещества, особенно это заметно выражено у контрольных растений. Отсутствие ассимиляции в утренние часы у растений с удобренных вариантов и заметная трата сухого вещества в эти часы у контрольных явились, как и 9 июля, результатом пониженных температур воздуха в

утренние часы. При этом следует заметить, что понижение утренних температур воздуха хотя и привело к прекращению ассимиляции у растений с удобренных вариантов, но не вызвало у них потери вещества, как это было 9 июля, когда низкие температуры сопровождалась сплошной облачностью.

С повышением температуры воздуха интенсивность ассимиляции у растений всех вариантов опыта стала возрастать, достигнув максимума в полуденные часы, когда метеорологические факторы получили наибольшее напряжение. Причем особой разницы в ходе ассимиляции в эти часы у контрольных растений и у растений с удобренных вариантов не наблюдалось, тем не менее следует отметить некоторое преимущество в этом отношении у растений со второго варианта, которые были удобрены НРК. Во вторую половину дня процесс ассимиляции у растений всех вариантов постепенно затухает, но не с одинаковой скоростью. Наиболее резко выражено снижение уровня фотосинтеза у контрольных растений, несколько слабее оно у растений, удобренных НРК, и совсем незначительное уменьшение фотосинтеза наблюдается у растений, получивших навозное удобрение.

Таким образом, растения с удобренных вариантов обнаружили повышенную способность к ассимиляции не только при благоприятном сочетании всех метеорологических элементов, но и при пониженных температурах воздуха и почвы.

В третью декаду июля температурный фактор вошел в норму, ночные и среднесуточные температуры воздуха в это время не имели большого отклонения от средних многолетних. Среднесуточная температура воздуха была даже несколько выше (на $0,3^{\circ}$) среднесуточной многолетней. В связи с этим важно проследить за ходом ассимиляции у растений в очередной срок взятия образцов (табл. 6).

Таблица 6

**Ассимиляция яровой пшеницы 25 июля в мг за 1 час
на 100 кв. см поверхности листьев**

В а р и а н т	6—9 ч.	9—13 ч.	13—17 ч.	Среднее за день
Контроль	0,77	2,67	1,10	1,58
Н ₂₀ К ₂₀	2,90	3,52	1,95	2,78
Навоз 40 т	1,87	4,02	2,35	2,83

Растения находились в состоянии начала образования зерна, цветение только что закончилось. Температура воздуха к восходу солнца была около 7—8°, а к шести часам, к моменту взятия первых проб, поднялась до 10—11°. Затем температура быстро стала подниматься, достигнув к 13 часам 26,5°. К вечерним часам началось постепенное ее понижение и к 17 часам она упала до 16,5°. День был ясным с солнечным сиянием в течение всего периода наблюдений. Влажность почвы и относительная влажность воздуха были достаточными для нормального функционирования растительного организма в этот период вегетации.

Несмотря на благоприятные метеорологические условия, у растений всех вариантов намечается тенденция к затуханию ассимиляции. У контрольных растений она выражена довольно ясно, а у растений с удобренных вариантов только намечается. У них средний дневной прирост вещества остается сравнительно высоким, главным образом, за счет более равномерного хода ассимиляции в течение всего дня, начиная с утренних часов и кончая вечерними. Если же обратиться к отдельным периодам дня, то нетрудно заметить, что у растений с удобренных вариантов 25 июля в полуденные и послеполуденные часы фотосинтез протекал в полтора раза слабее, чем в предыдущие два периода (9 и 16 июля), что хорошо видно из табл. 7.

Таблица 7

Ассимиляция яровой пшеницы в полуденные и послеполуденные часы, в мг за 1 час на 100 кв. см поверхности листьев

Календарные сроки взятия образцов	N ₁₀ P ₁₀ K ₃₀			Навоз 40 т.		
	9—13 ч.	13—17 ч.	среднее за два периода	9—13 ч.	13—17 ч.	среднее за два периода
9 июля	4,67	3,55	4,11	5,97	4,12	5,01
16 июля	5,47	3,00	4,24	4,82	4,37	4,59
25 июля	3,52	1,95	2,74	4,02	2,35	3,18

Более заметное снижение ассимиляции 25 июля обнаруживается у растений с обоих вариантов в послеполуденные часы (с 13—17 ч.) что, по-видимому, связано с уменьшением солнечной радиации, так как долгота дня к этому времени несколько сократилась по сравнению с предыдущими сроками.

5 августа, когда растения вступили в фазу молочной спелости зерна, была взята последняя проба. К этому времени у растений всех вариантов имело место массовое отмирание листьев. Зелеными оставались только верхние листья и то с признаками пожелтения. В первых числах августа прошли дожди, среднесуточная температура воздуха находилась в пределах нормы для этого срока и колебалась от 15,5 до 18,2°. В течение дня наблюдалась переменная облачность, но без дождя. Время солнечного сияния было достаточным, особенно в полуденные часы.

Таблица 8

**Ассимиляция яровой пшеницы 5 августа в мг за 1 час
100 кв. см поверхности листьев**

В а р и а н т	6—9 ч.	9—13 ч.	13—17 ч.	Среднее за день
Контроль	—1,44	0,18	—0,24	—0,41
N ₁₀ P ₁₀ K ₃₀	—2,11	1,21	0,54	0,06
Навоз 40 т	—2,48	1,57	0,49	0,07

Фотосинтетическая способность листьев у контрольных растений, как показывает табл. 8, была почти утрачена, только в предполуденные и полуденные часы проявляется незначительный прирост вещества. В среднем за день отток из листьев ассимилятов у них оказался выше ассимиляции. Можно считать, что к этому сроку они полностью прекратили новообразование ассимилятов. У растений с обоих удобренных вариантов фотосинтетическая способность листьев хотя еще полностью и не утрачена, но находится уже на пределе. Средний дневной прирост вещества у них очень незначительный. В эту фазу роста у растений всех вариантов наблюдался усиленный отток пластических веществ из листьев в наливавшийся колос, что можно видеть из табл. 9.

Данные табл. 9 показывают, что вес зерна и абсолютный вес зерен за неделю (с 29/VII по 5/VIII) по всем вариантам увеличились в несколько раз, особенно значительным это увеличение (в 4—4,5 раза) обнаруживается на первом и втором вариантах, на которых 29 июля процесс образования зерна только начался. Затем прирост веса зерна и абсолютного веса 1000 зерен постепенно затухают и к 26 августа, к моменту восковой спелости, совершенно прекращаются.

Т а б л и ц а 9

Динамика образования зерна и прироста абсолютного веса 1000 зерен

Варианты	29.VII		5.VIII		10.VIII		15.VIII		20.VIII		26.VIII	
	вес зерна с 1 кв. м в г	абсол. вес 1000 зерен в г	вес зерна с 1 кв. м в г	абсол. вес 1000 зерен в г	вес зерна с 1 кв. м в г	абсол. вес 1000 зерен в г	вес зерна с 1 кв. м в г	абсол. вес 1000 зерен в г	вес зерна с 1 кв. м в г	абсол. вес 1000 зерен в г	вес зерна с 1 кв. м в г	абсол. вес 1000 зерен в г
Контроль	19,75	3,76	78,95	12,00	136,00	21,90	178,0	25,30	199,0	31,94	215,0	35,70
N _{с0} P ₆₀ K ₃₀	32,00	7,34	142,95	17,24	206,0	26,50	262,0	31,76	312,0	37,50	336,0	39,50
Навоз 40 т.	63,00	8,80	147,8	16,74	234,0	22,50	295,0	30,22	343,0	38,10	360,0	39,00

Учитывая, что обеспеченность растения водой (понимая под этим все источники снабжения водой всего растения в целом) в конечном счете определяет все его жизненные функции и, в частности, накопление органического вещества, осуществляемое в процессе ассимиляции, весьма интересным будет сопоставить ассимиляцию с содержанием воды в листьях (табл. 10).

Таблица 10

Содержание воды в листьях в процентах от сухого веса и ассимиляция за 1 час в мг на 100 кв. см поверхности листьев в разные сроки (среднее за день)

Варианты	2/VII		9/VII		16/VII		25/VII		5/VIII	
	содержание воды	ассимиляция	содержание воды	ассимиляция	содержание воды	ассимиляция	содержание воды	ассимиляция	содержание воды	ассимиляция
Контроль	278,3	1,72	244,4	1,74	238,8	2,24	225,0	1,58	168,7	-0,41
$N_{60}P_{60}K_{30}$	271,1	2,10	242,5	2,12	238,9	3,08	213,9	2,78	176,2	0,06
Навоз 40 т.	270,2	2,44	246,1	2,74	242,4	3,28	215,5	2,83	172,6	0,07

При рассмотрении табл. 10 нетрудно заметить, что большой разницы в содержании воды в листьях по вариантам во все сроки не наблюдается. Какой-либо зависимости между обводненностью листьев и их способностью к ассимиляции не обнаруживается. Так, наиболее высокое содержание воды в листьях по всем вариантам наблюдалось в первые два срока — 2 и 9 июля, а наиболее интенсивная фотосинтетическая их деятельность проявилась 16 июля, когда содержание воды в листьях, хотя и ненамного, но все же снизилось. В первые четыре срока наблюдений содержание воды в листьях по вариантам оставалось сравнительно высоким и не падало ниже 214%. Только 5 августа, когда растения находились в фазе наступления молочной спелости, произошло заметное снижение воды в листьях, достигнув 168,7—176,2% по отдельным вариантам. Если мы обратимся к данным обводненности листьев в отдельные периоды дня, то и здесь не обнаружим прямой связи между содержанием воды в листьях и ассимиляцией (табл. 11).

Т а б л и ц а 11

Содержание воды в листьях в процентах от сухого вещества и ассимиляция за 1 час
в мг на 100 кв. см поверхности листьев в разные периоды дня

Вариант	Ча-сы	2 VII		9 VII		16 VII		27/VII		5 VIII	
		содер- жание воды	асси- мля- ция	содер- жание воды	асси- мля- ция	содер- жание воды	асси- мля- ция	содер- жание воды	асси- мля- ция	содер- жание воды	асси- мля- ция
Контроль	6-9	298,1	1,10	263,0	-1,37	268,6	-1,00	256,4	0,77	185,4	-1,44
	9-13	273,0	2,92	243,9	3,22	223,6	4,52	201,9	2,67	144,2	0,18
N ₆₀ P ₆₀ K ₃₀	6-9	299,6	1,70	260,3	-3,20	257,7	0,00	244,0	2,90	191,3	-2,11
	9-13	262,6	3,20	245,6	4,67	226,0	5,47	192,0	3,52	151,1	1,21
H воз 40 т.	6-9	232,8	1,97	267,4	3,43	263,5	-0,23	241,1	1,87	188,4	-2,48
	9-13	261,3	3,95	245,8	5,97	226,7	4,82	178,1	4,02	149,3	1,57

Наиболее высокое содержание воды в листьях по всем вариантам наблюдается в утренние часы (с 6 до 9), а максимальное накопление вещества обнаруживается в предполуденные и полуденные часы, когда влажность листьев значительно снижается, но при этом находится, по-видимому, в пределах, обеспечивающих нормальное функционирование растительного организма. Таким образом, мы можем отметить, что в 1957 г. растения всех вариантов на протяжении всего вегетационного периода были в достаточной мере обеспечены водой и не страдали от ее недостатка. Да и вообще в условиях Иркутской области не так часто бывают случаи, когда бы вода выступала основным ограничивающим фактором урожайности.

Как можно было наблюдать из приводимых выше материалов, в 1957 году из всех метеорологических факторов, обуславливающих нормальное функционирование растительных организмов, наиболее заметное влияние на ход ассимиляции оказывала температура воздуха и солнечная инсоляция. При этом оба эти фактора действовали на растения всех вариантов в одном направлении. При благоприятном их сочетании фотосинтетическая деятельность листьев усиливалась и, наоборот, когда температура воздуха и солнечная инсоляция значительно отклонялись от нормы, ассимиляция замедлялась или же совершенно прекращалась. Причем следует отметить, что резкое снижение температуры воздуха в утренние часы наиболее заметно влияло на ассимиляционную деятельность листьев контрольных растений. Растения с удобренных вариантов лучше противостояли низким температурам в ясную погоду и, наоборот, больше теряли сухого вещества по сравнению с контрольными растениями, когда низкие утренние температуры сочетались со сплошной облачностью. В этих случаях растениям, имеющим наибольшую поверхность листьев при отсутствии ассимиляции, приходится больше расходовать пластических веществ для поддержания жизненных процессов в организме.

Из тех же данных мы видели, что у растений с удобренных вариантов на протяжении всего периода вегетации ассимиляция удерживалась на более высоком уровне, чем у контрольных. При этом действие удобрений проявилось в двух направлениях. С одной стороны, они увеличивали прирост вещества на единицу поверхности листьев, а с другой — способствовали увеличению самой листовой поверхности у растений (табл. 12)

Площадь поверхности листьев за вегетационный период
в кв дм на 1 кв. м посева

Вариант	26, VI	4, VII	11, VII	18 VII	25/VII	5/VIII
Контроль	219,03	191,75	176,97	130,85	93,64	41,17
N ₁₀ P ₄₀ K ₃₀	251,20	218,46	210,09	203,45	143,00	86,24
Навоз 40 т	347,83	302,57	289,15	268,05	187,42	101,12

Из табл. 12 видно, что у растений с удобренных вариантов листовая поверхность значительно больше, чем у контрольных, особенно в этом отношении выделяются растения по навозному удобрению. Разница в листовой поверхности у растений начинает проявляться с фазы кущения и остается до конца вегетации. Площадь поверхности листьев, достигнув максимума в период выхода растений в трубку, постепенно уменьшается и к концу вегетации становится незначительной. У контрольных растений листовая поверхность к концу вегетации сократилась до 41,17 кв. дм, у растений по NPK — до 86,24, а по навозному удобрению — до 101,12 кв. дм.

Таким образом, удобрения обеспечивали увеличение прироста вещества на единицу площади не только за счет повышения уровня ассимиляции, но и посредством увеличения площади поверхности листьев.

Наряду с изучением фотосинтеза проводились определения содержания в листьях хлорофилла. Приступая к изучению динамики его образования в листьях яровой пшеницы, мы ставили задачу проследить, какое влияние оказывают удобрения не только на работу фотосинтетического аппарата, но и на образование хлорофилла как одного из активных факторов ассимиляции углекислоты. Свои исследования мы начали 15 июня, когда растения только начинали куститься, и закончили 5 августа, в начале фазы молочной спелости зерна.

Таким образом, наши исследования по динамике хлорофилла охватывали почти весь период вегетации растений.

Изучение динамики образования хлорофилла в листьях пшеницы показало, что его количество в пределах каждого варианта остается более или менее постоянным, без значительных колебаний (табл. 13).

Образование хлорофилла в листьях яровой пшеницы
в процентах на сухое вещество

Вариант	15/VI	26/VI	4/VII	11/VII	18/VII	25/VII	5/VIII
Контроль	1,38	1,44	1,36	1,47	1,44	1,55	1,13
N ₆₀ P ₆₀ K ₃₀	1,44	1,55	1,49	1,76	1,68	2,10	1,32
Навоз 40 т.	1,49	1,78	1,45	1,96	1,72	2,04	1,52

В листьях растений с контрольного варианта количество хлорофилла в течение вегетации колебалось в пределах от 1,36 до 1,55% и только в конце вегетации, когда растения приняли желтый оттенок, его количество упало до 1,13%. В листьях с удобренных вариантов количество хлорофилла было более высоким. По NPK его содержание изменялось от 1,44 до 2,10%, а по навозу содержание хлорофилла колебалось от 1,49 до 2,04%, без резкого снижения к моменту молочной спелости зерна. Большие различия в содержании хлорофилла по вариантам в последний срок взятия проб являются результатом неодинакового состояния листьев. У контрольных растений они к этому времени имели уже желтоватый оттенок, у растений по NPK — светло-зеленый, а у растений по навозному удобрению листья оставались еще зелеными и более жизнеспособными.

Таким образом, как бы устанавливается прямая зависимость между содержанием хлорофилла в листьях и их фотосинтетической деятельностью. Более высокому содержанию хлорофилла в листьях соответствует и более интенсивная ассимиляция. Однако отсюда еще не следует, что более высокий уровень ассимиляции у растений с удобренных вариантов является результатом повышенного содержания в их листьях хлорофилла. Работами Вильштеттера и Штоля (цитировано по Костычеву С. П., 1933), а также и другими исследователями установлено, что прямой зависимости между содержанием в листьях хлорофилла и интенсивностью ассимиляции не существует. «Листья как богатые, так и бедные хлорофиллом, при благоприятных внешних условиях и на ярком свете совершают приблизительно одну и ту же работу; другими словами, на каждую молекулу хлорофилла приходится гораздо более продуктивное использование энергии в том случае, когда лист бе-

ден зеленым пигментом» (С. П. Костычев. Физиология растений, часть 1, Ленсельхозгиз, 1933).

Многочисленные определения соотношения между количеством хлорофилла и производимой листом работой (Вильштеттер и Штоль) показывают, что фотосинтез зависит не только от хлорофилла, но и от других веществ, находящихся в пластидах. Хлорофилл является только одним из нескольких активных факторов ассимиляции углекислоты. Считается более чем вероятным участие в акте фотосинтеза бесцветной «стромы» хлоропластов, содержащей в себе разнообразные вещества и ферменты. Согласно этой теории можно допустить, что удобрения способствуют образованию этих активных веществ и ферментов, участвующих в фотосинтезе. Конечным результатом нашего исследования явился учет урожая. Урожайные данные приводятся в табл. 14.

Т а б л и ц а 14

Урожай зерна пшеницы

В а р и а н т	Урожай в ц с 1 га	Прибавка урожая от удобрения	
		в ц с га	в %
Контроль	19,8	—	100
N ₆₀ P ₆₀ K ₃₀	32,3	12,5	163
Навоз 40 т.	35,7	15,9	180
P ₆₀ K ₃₀	25,5	5,7	129

Несмотря на неблагоприятные температурные условия и июньскую засуху, получили высокий урожай пшеницы. С контрольного варианта было снято по 19,8 ц с гектара. Внесение удобрений как минеральных, так и органических оказалось весьма эффективным. Так, от N₆₀P₆₀K₃₀ урожай повысился по сравнению с контролем на 12,5 ц, или на 63%, а от навоза еще больше. По варианту с навозом прибавка урожая достигала 15,9 ц с гектара. Сравнительно ниже она получилась по фосфорно-калийному удобрению. Здесь прибавка зерна равнялась всего 5,7 ц с гектара и была в два с лишним раза ниже, чем по N₆₀P₆₀K₃₀. Как и в предыдущие годы первое место по эффективности занимает азот. За счет 60 кг азота урожай зерна повысился на 6,8 ц с гектара. Высокая эффективность навоза также в значительной мере связана с содержанием в нем азота.

Определение структуры урожая показало, что растения по удобренным вариантам были более продуктивными (табл. 15).

Т а б л и ц а 15

Влияние удобрений на структуру урожая

Варианты	Количество колосоносных стеблей на 1 кв. м	Длина стебля в см	Длина колоса в см	Количество колосков в колосе	Количество зерна в колосе	Биологический урожай в ц 1 Га	Абсолютный вес 1000 зерен в г	Натура зерна (вес 1 литра зерна в г)
Контроль	436	78,1	5,1	9,3	19,1	21,5	35,7	197,4
№ ₆₀ Р ₆₀ К ₃₀	468	81,5	5,6	9,8	22,8	33,6	39,5	200,6
Навоз 40 т	480	84,5	5,9	9,7	23,6	36,0	39,0	200,2
Р ₆₀ К ₃₀	452	79,3	5,2	9,5	20,6	26,9	40,1	201,4

По всем удобренным вариантам, особенно с азотом и навозом, на единице площади имелось значительно больше колосоносных стеблей.

Удобрения оказали существенное влияние на длину стебля и колоса, а также на количество колосков в колосе и на число зерен в нем. Абсолютный вес зерен и натура зерна с удобренных вариантов были по сравнению с контролем на 3—4 г выше.

Выводы

1. Минеральные и органические удобрения, ускоряя фотосинтез, способствуют большему накоплению органического вещества растениями. Причем повышенный уровень ассимиляции у растений с удобренных вариантов проявляется с раннего периода вегетации и сохраняется до формирования зерна. Наибольшей напряженности ассимиляция достигает в период массового цветения растений.

2. В течение дня процесс ассимиляции у растений протекает неодинаково. Наиболее интенсивное накопление вещества наблюдается в предполуденные и полуденные часы, в момент наибольшего напряжения всех метеорологических факторов.

В утренние и послеполуденные часы фотосинтетическая деятельность листьев значительно снижается.

3. Резкое понижение утренних температур (до 1—3°) не только снижает уровень ассимиляции, но и приводит к непроизводительной трате накопленного ранее растениями органического вещества. Особенно заметно это проявляется у контрольных растений. Удобрения повышают устойчивость растений против неблагоприятного воздействия на них низких температур. Сочетание низких утренних температур со сплошной облачностью резко повышает потери вещества. При этом максимальных размеров они достигают у растений с удобренных вариантов, у которых была наиболее мощной листовая поверхность.

4. К моменту наступления молочной спелости зерна процесс ассимиляции почти заканчивается и с этого периода начинается усиленный отток пластических веществ из листьев в наливающийся колос.

5. На обводненность листьев в период наблюдений удобрения существенного влияния не оказали. Содержание воды в листьях по всем вариантам было вполне достаточным для обеспечения нормального течения жизненных процессов у растений.

6. Минеральные и органические удобрения не только увеличивали прирост вещества на единицу поверхности листьев, но и способствовали увеличению самой листовой поверхности. Таким образом, удобрения обеспечивали увеличение прироста вещества на единицу площади не только за счет повышения уровня ассимиляции, но и посредством увеличения площади поверхности листьев.

7. Количество хлорофилла в листьях в течение вегетации в пределах каждого варианта оставалось более или менее постоянным, но по отдельным вариантам имелись значительные колебания. В листьях с удобренных вариантов количество хлорофилла было более высоким.

8. Все виды удобрения резко повысили урожай яровой пшеницы. Наиболее высоким он получился по навозному удобрению. Здесь он повысился по сравнению с контролем на 15,9 ц с гектара, или на 80%. По НК прибавка урожая была ниже и равнялась 12,5 ц с гектара. Абсолютный вес и натура зерна с удобренных вариантов оказались по сравнению с контролем на 3—4 г выше.