

В. ДУШЕЧКИН

ЧИСТАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА У РАЗНЫХ ФОРМ КРАСНОГО КЛЕВЕРА

Чистая продуктивность фотосинтеза (ф. ч. пр.), или нетто ассимиляция — NAR (Net Assimilation Rate) — у зарубежных авторов, представляет собою, как известно, величину прироста абсолютно сухой органической массы растения за единицу времени в расчете на единицу площади листьев. Эта величина является разностью между количеством органического вещества, созданного листьями в процессе фотосинтеза, и количеством вещества, израсходованного за этот же период времени в процессах жизнедеятельности на дыхание всем организмом растения, также в расчете на единицу площади листьев.

В настоящее время хорошо известно, что между фотосинтезом и урожаем существует сложная связь. Урожай — это итог фотосинтетической деятельности растений и находящихся в тесной взаимной связи с нею всех других физиологических процессов, характер и динамика которых зависит от специфических свойств видов и разновидностей (сортов) и условий внешней среды.

Чистая продуктивность фотосинтеза наряду с площадью листьев и длительностью вегетационного периода является важнейшей величиной, от которой зависит общий урожай органической массы растений (Иванов, 1941).

Изменения чистой продуктивности фотосинтеза под влиянием внешних условий в значительной мере соответствуют изменениям в интенсивности фотосинтеза, однако это соответствие нередко нарушается в связи с тем, что факторы среды оказывают различное воздействие на процесс фотосинтеза и на процесс дыхания.

Летом при благоприятных температурных условиях и длинном дне показатели чистой продуктивности фотосинтеза более высокие, чем при пониженных температурах весной и осенью (Watson, 1947a). Снижение интенсивности освещения, естественно, приводит к падению показателей. Действие света различного качества на чистую продуктивность фотосинтеза еще недостаточно изучено, по-видимому, на красном свете она выше, чем на синем, который вызывает усиление дыхания (Воскресенская, 1955). Засуха в период вегетации значительно снижает продуктивность фотосинтеза (Бегишев, 1953; Добрунов, 1959; Павлов и Устенко, 1959; Петинев, 1959; Устенко и Гайдуков, 1959; Устенко, 1962). Однако данные многих авторов позволяют заключить, что при постоянной пониженной влажности почвы чистая продуктивность фотосинтеза, как и показатели его интенсивности (Оканенко, Починок, 1959), может сохраняться на таком же высоком уровне, как и в условиях хорошего увлажнения.

Влияние уровня плодородия почвы на чистую продуктивность фотосинтеза не всегда удается обнаружить (Базырина, Чесноков, 1931, 1934), а если оно и имеет место, то не оказывает такого влияния на урожай, как различия в листовой площади, возникающие при разном плодородии почвы (Watson, 1947б; Ничипорович, 1955, 1956, 1959; Дорохов, 1957). Действие минеральных удобрений на продуктивность фотосинтеза проявляется сильнее, если они вносятся в подкормках во время вегетации. Большое значение имеет соотношение листовой поверхности и общей массы растения. Чем меньше это отношение, тем ниже показатели чистой продуктивности фотосинтеза. Поэтому у многолетних растений, особенно у древесных, чистая продуктивность фотосинтеза обычно ниже, чем у однолетних.

Несмотря на большую лабильность процессов фотосинтеза и дыхания, многие исследователи получили данные, показывающие, что у многих видов растений, в том числе у большинства используемых в культуре, показатели чистой продуктивности фотосинтеза, также как и интенсивности его, в более или менее благоприятных условиях среды не имеют устойчивых, сколько-нибудь существенных различий и колеблются вокруг близких для всех этих видов величин. Этот вопрос длительное время подвергался широкому обсуждению (Костычев, 1925, 1937; Иванов, 1936, 1941; Катунский, 1941; Бриллиант, 1949; Ничипорович, 1955, 1956; Boysen, Jensen, 1932; Heath, Gregory, 1936, 1950; Verduin, 1953; Watson, 1947а, б, 1958; Schwarze, 1958; Schwanitz, 1960).

Попытки использовать показатели интенсивности фотосинтеза и чистой продуктивности фотосинтеза в селекции для отбора высокопродуктивных растений и создания сортов с повышенной урожайностью не дали положительных результатов.

Некоторые исследователи, однако, продолжают категорически возражать против тенденции нивелировать различия в чистой продуктивности фотосинтеза у разных видов и разновидностей. Одни обосновывают свои возражения результатами опытов с древесными растениями и указывают на специфичность фотосинтетической и дыхательной функций не только у разных родов растений, но и у близких видов одного какого-либо рода (Коссович, 1959), другие считают, что у растений в процессе приспособления к новым условиям среды в течение ряда поколений могут изменяться оптические свойства листьев и их способность использовать на фотосинтез лучистую энергию, в связи с чем изменяется интенсивность и продуктивность фотосинтеза и урожайность (Шахов, 1959).

По-видимому, некоторые зарубежные специалисты также не считают окончательно решенным вопрос о сходстве продуктивности фотосинтеза у различных растений; они считают целесообразным продолжать сравнительные исследования с разными по урожайности сортами (Schwarze, 1958; Schultz, 1963).

При наличии указанных точек зрения представляло интерес сравнить по чистой продуктивности фотосинтеза разные формы красного клевера. При этом мог быть получен дополнительный материал по столь длительно дискутируемому вопросу на примере многолетних растений, которые значительно реже, чем однолетние, использовались в соответствующих исследованиях.

Для опытов были взяты культурные и дикорастущие формы клевера из весьма отдаленных друг от друга географических районов, а также из различных по экологическим условиям местообитаний в пределах одного района. Многие из этих форм резко отличаются друг от друга по биологическим свойствам и урожайности. По внешнему впечатлению от наблюдений в посевах и питомниках казалось, что большая разница

между формами, особенно в темпах роста в конце лета и осенью, определяется различиями в продуктивности фотосинтеза.

При изучении приростов урожая органической массы в травостоях клевера нам не удавалось отметить какие-либо существенные различия между формами в темпе накопления урожая, которые могли бы быть связаны со специфическими различиями в их фотосинтетической активности; приросты урожая определялись в основном размерами листовой площади (Душечкин, 1958, 1962).

Поскольку показатели чистой продуктивности фотосинтеза, получаемые в посевах, обычно не могут быть использованы для точного сравнения, так как листья в травостоях начинают скоро затенять друг друга и при различном темпе нарастания листовой площади у разных форм бывают освещены неодинаково, параллельно с изучением продуктивности фотосинтеза в посевах в течение ряда лет проводились соответствующие вегетационные опыты, в которых определяли чистую продуктивность фотосинтеза в условиях одинаковой освещенности листьев у сравниваемых растений.

В первых опытах, результаты которых сообщены ранее (Душечкин, 1958), летом в условиях естественного освещения были получены близкие показатели чистой продуктивности фотосинтеза у двух пар культурных сортов клевера разного происхождения.¹

В последующие годы мы расширили набор форм клевера для опытов и варьировали условия освещения, температуры и почвенного питания.

Формы клевера, использованные в опытах

Культурные:

1. 'Белоцерковский 3306' — южный раннеспелый (двуукосный) клевер из Украинской ССР. В условиях Эстонии характеризуется более интенсивным ростом до конца осени, вследствие чего плохо готовится к зиме и слабо зимостоек.

2. 'Йыгева 433' — раннеспелый селекционный сорт, выведенный из местных стародавних клеверов. Сильнее, чем предыдущий сорт, реагирует на сокращение длины дня, поэтому в конце лета растет медленнее и заблаговременно готовится к зиме.

3. 'Йыгева 205' — районированный в Эстонии селекционный сорт позднеспелого (одноукосного) клевера. По темпу роста молодых растений близок к сорту 'Йыгева 433', но отличается от него более медленным развитием.

4. Тетраплоидный клевер JoTPA₁ — получен из Финляндии. Отличается от местных диплоидных культурных сортов более толстыми стеблями, крупными листьями и цветочными головками. По темпу развития и урожаю в условиях Таллина близок к сорту 'Йыгева 205'.

Дикорастущие:

5. Местный дикорастущий — очень рано цветущая форма с лежащим кустом, тонкими стеблями и узкими листьями. Сильно реагирует на сокращение длины дня, что выражается в резком замедлении роста и в меньшей мере развитии.

¹ Следует отметить, что в одном из опытов, результаты которых опубликованы в упомянутой статье, были получены очень низкие показатели чистой продуктивности фотосинтеза — 16—18 мг абсолютно сухого вещества на 1 дм² листьев в сутки, что в три раза меньше, чем мы получали в это время года в дальнейшем. Причиной было то, что растения были пересажены незадолго перед опытом и корни их не успели к периоду проведения опыта восстановить свою функцию. Этот методический недостаток, устраненный в дальнейшем, не отразился на общих выводах статьи.

6. Печорский дикорастущий — происходит из центральных районов Коми АССР. В опытах использованы семена, полученные от Хибинской опытной станции Всесоюзного института растениеводства, где этот клевер репродуцируется с 1936 г. Цветет на пять—семь дней раньше раннеспелых культурных. Очень резко реагирует на сокращение длины дня, сильно замедляя темп роста и развития, вследствие чего способен хорошо расти лишь при длинном дне. В условиях Таллина уже с середины лета растет очень медленно, осенью же почти прекращает рост.

7. Дикорастущий из южных районов Коми АССР. По свойствам приближается к Печорскому дикорастущему, но цветет на несколько дней позже, имеет более длинные стебли и не столь резко реагирует на сокращение длины дня.

Методика опытов

Растения клевера выращивались для опытов по одному в цветочных вазонах, вмещавших около 2 кг почвы, удобренной во всех вариантах, за исключением вариантов с пониженным почвенным питанием фосфором и калием. Чистая продуктивность фотосинтеза определялась у растений в возрасте двух-трех месяцев, когда они находились в фазе кущения или только к концу опыта начинали образовывать стебли. В этих фазах клевер имеет лишь прикорневые листья, причем они не затеняют друг друга и одинаково освещены.

Для каждого варианта выращивалось от 10 до 20 растений. Перед началом опыта в каждом из вариантов подбирали пары растений, сходных по величине, числу и размерам листьев, и составляли из них две группы. Растения одной группы (от 5 до 10 штук) использовали для учетов в начале опыта, другой — в конце его. Площадь листьев в начале и в конце опыта определялась по формуле эллипса на основании измерений длины и ширины среднего и одного из боковых листочков (парные боковые листочки у листьев клевера одинаковы по величине). Имея таблицу площадей эллипса с разными размерами его осей, можно при измерениях сразу записывать площадь листочков. Ошибка при таком методе, даже для верхних стеблевых листьев, листочки которых имеют яйцевидную форму, если измерять ширину листочка на середине его длины, не превышает, по нашим данным, 5—6%. У молодых же растений в фазе кущения листочки имеют форму, очень близкую к эллипсу.

Периоды, в течение которых определялась чистая продуктивность фотосинтеза, были различными: от 6 до 26 дней. Если опыт проводился летом, когда площадь листьев быстро нарастает, и длился более 15 дней, то для точного определения «средней» площади листьев за период опыта проводилось дополнительное измерение в середине опыта.

При учетах урожая органической массы в начале и в конце опытов, наряду с надземными частями растений, полностью учитывалась вся масса корней, для чего они тщательно отмывались от почвы.

Следует отметить, что корни растений в опытах далеко не использовали всего объема почвы в вазонах и рост их происходил беспрепятственно. Надземные части также росли не хуже, чем в полевых питомниках. Это обстоятельство необходимо отметить, так как при использовании корнями всего объема вазона или вегетационного сосуда рост растений сильно задерживается и может совсем прекратиться, тогда показатели чистой продуктивности фотосинтеза снижаются.

Чистая продуктивность фотосинтеза в тех опытах, где площадь листьев измерялась дважды, вычислялась по формуле:

$$\text{Ф. ч. пр.} = \frac{B_2 - B_1}{\frac{L_1 + L_2}{2} T}$$

В случае, если проводили три измерения площади листьев, «средняя» работавшая в течение опыта площадь листьев определялась графически (Ничипорович, 1955).

Для того, чтобы выяснить хотя бы ориентировочно, в какой мере соотношения показателей чистой продуктивности фотосинтеза, получаемые у разных форм и в разных вариантах опытов, могут характеризовать вообще соотношения в интенсивности фотосинтеза, в некоторых опытах определяли интенсивность дыхания целых растений (с корнями) в расчете на единицу их веса и на единицу площади листьев. Для этого использовали часть подопытных растений при завершающем учете органической массы сразу после извлечения их из почвы. Температура, при которой определяли дыхание, была близка к той, при которой они росли. Корни отмывались водой, имеющей такую же температуру. Дыхание определяли в колбах по методу Бойсен-Иенсена в течение 1,5—2 часов. В колбах помещалось по одному-два растения. Параллельно делали два определения. Опыты проводились около полудня.

Результаты опытов и их обсуждение

Основные данные, полученные в опытах, приведены в четырех таблицах. Табл. 1 и 2 содержат результаты определений чистой продуктивности фотосинтеза при различных условиях освещения и температуры; табл. 3 — данные, полученные при варьировании условий корневого питания и влажности почвы, а в табл. 4 приведены результаты определений интенсивности дыхания.

Сравнивая показатели чистой продуктивности фотосинтеза, полученные для разных форм клевера, можно видеть, что они весьма сходны в пределах всех отдельных вариантов опытов. В большинстве случаев расхождения между показателями не превышают 10% и лишь в одном опыте различие составляет около 20% (опыт 6).

Очевидно и интенсивность фотосинтеза у форм клевера в каждом из вариантов опытов была одинаковой, так как полученные для трех опытов показатели интенсивности дыхания в расчете на единицу площади листьев у сравниваемых форм оказались очень сходными (табл. 4).

Из опытов, таким образом, следует, что при всех имевшихся вариантах освещения, температуры и почвенного питания не возникало различий в фотосинтетической активности листьев даже между весьма отдаленными по географическому происхождению формами клевера.

Вместе с тем урожай органической массы на одно растение различался в ряде опытов весьма значительно, в полтора-два и даже три раза (табл. 2, опыт 2, вариант с 12-часовым днем, опыты 4 и 5; табл. 3, опыт 8), что объясняется неодинаковой реакцией форм на длину дня, от которой зависит характер ростовых процессов и использование ассимилятов. Это явление было отмечено нами ранее (Душечкин, 1958).

Интересны и некоторые другие результаты опытов.

Обращают на себя внимание одинаковые показатели продуктивности фотосинтеза в условиях естественного дня при его длительности в 16—17 часов и при 12-часовом дне (табл. 2, опыты 2 и 7). По-видимому, искусственное сокращение длины дня укрыванием растений фотопериодическими камерами с 19 до 7 часов, т. е. лишение их света в ранние утренние и поздние вечерние часы, когда фотосинтез идет слабо, не вызывало значительного снижения в накоплении органического вещества. Весьма возможно, что небольшие потери могли компенсироваться несколько более высоким уровнем фотосинтеза сразу после открытия камер, вследствие более полного оттока ассимилятов в течение длинной и темной ночи. Если бы искусственно сокращенному дню соответствовали имеющие место в естественных условиях при коротком дне пониженные температура и освещенность в утренние и вечерние часы, то про-

Таблица 1

Чистая продуктивность фотосинтеза при разных условиях освещения
(опыт проводился с 16/VII по 11/VIII, среднесуточная t° за этот период — 16°C)

№ опыта	Формы клевера	Длительность суточного освещения	В среднем на одно растение			Ф. ч. пр., мг/дм ² в сутки
			V_2 , мг	$V_2 - V_1$, мг	Л «средняя», см ²	
I	'Белоцерковский'	24 часа	995	925	71	50
	'Йыгева 433'		1505	1445	110	51
	'Йыгева 205'		1418	1370	106	50
	Печорский дикорастущий		1573	1523	120	49
	'Белоцерковский'	Естественный день	967	927	70	51
	'Йыгева 433'		984	928	78	46
	'Йыгева 205'		1028	978	81	46
	Печорский дикорастущий		939	889	73	47
	'Белоцерковский'	12 часов	1086	1025	66	60
	'Йыгева 433'		1225	1166	70	65
	'Йыгева 205'		1129	1069	60	62
	Печорский дикорастущий		1159	1109	65	65

Примечание.

Круглосуточный день в опыте создавался путем досвечивания люминесцентными лампами с 19 до 7 часов. На 1 м² площади стеллажа имелось 20 люминесцентных ламп ДС по 30 вт. Лампы находились на расстоянии 10—15 см над растениями, при этом освещенность составляла около 12 тысяч лк. На день рамы с лампами отодвигались и не затеняли растений.

Короткий день создавали, укрывая растения с 19 до 7 часов фотопериодическими камерами.

От посева в начале июня до 10 июля растения всех вариантов росли на естественном дне.

дуктивность фотосинтеза при 12-часовом дне была бы, очевидно, ниже, чем при 16—17 часовом.

Следует здесь отметить, что более низкие показатели, полученные в опыте I (табл. 1) в условиях 24-часового освещения и естественного дня по сравнению с 12-часовым днем обусловлены тем, что растения в первых двух вариантах находились на ослабленном естественном освещении под густой сеткой павильона.

Сходство продуктивности фотосинтеза в первых двух вариантах опыта I, по-видимому, объясняется тем, что при освещении в ночные часы люминесцентными лампами, находящимися вблизи растений, несмотря на вполне благоприятные для фотосинтеза условия освещения (12 тыс. лк), вследствие нагрева от ламп сильно повышалась интенсивность дыхания и возрастал расход ассимилятов. Ростовые же процессы и развитие проходили на 24-часовом дне интенсивнее и имели другой характер, чем на естественном дне, что у всех сортов, за исключением 'Белоцерковского', который слабо кустился, привело к увеличению площади листьев и урожая. Растения на непрерывном дне были значительно выше, чем на естественном, и у всех сортов образовались стебли.

Таблица 2

Чистая продуктивность фотосинтеза при разных условиях освещения и температуры

№ опытов	Формы клевера	Время проведения опытов	Средняя температура за период опыта, °С	Длительность суточного освещения	В среднем на одно растение			Ф, ч, пр., мг/дм ² в сутки
					В ₂ , мг	В ₂ -В ₁ , мг	Л «средняя», см ²	
2	'Иыгева 205'	2/VII—8/VIII	18,5	Естеств. день	757	337	81	69
	Дикорастущий из Коми АССР	" "	"	" "	648	263	63	70
	'Иыгева 205'	" "	"	12 часов	783	263	83	73
	Дикорастущий из Коми АССР	" "	"	" "	252	107	26	69
3	'Иыгева 205'	26/VII—6/VIII	15	Естеств. день	520	287	43	61
	Тетраплоид JoTPA ₁	" "	"	" "	500	288	42	62
4	'Иыгева 205'	28/VII—7/VIII	16	Естеств. день	1487	850	135	63
	Местный дикорастущий	" "	"	" "	1048	648	101	64
5	'Иыгева 205'	3/X—24/X	8	Естеств. день	1214	496	83	28
	Местный дикорастущий	" "	"	" "	714	250	52	23
6	'Иыгева 205'	30/I—19/II	22	24 часа	680	573	64	45
	Местный дикорастущий	" "	"	" "	721	570	66	43
7	'Иыгева 205'	1/VII—20/VII	16,5	24 часа	525	457	24	100
	'Иыгева 205'	" "	"	Естеств. день	569	510	41	65
	'Иыгева 205'	" "	"	12 часов	478	434	34	67

Примечание.

Опыт 6 проведен зимой на окне в комнате при круглосуточном досвечивании лампами накаливания — 2 лампы по 500 вт на 1 м² стеллажа на высоте 60—70 см над растениями. Освещенность здесь даже в дневные часы не превышала 6 тыс. лк.

В первом варианте опыта 7 растения освещали лампой накаливания 500 вт на высоте 60—70 см с 19 до 7 часов.

При других условиях освещения в ночные часы в опыте 7 (табл. 2) у сорта 'Иыгева 205' на непрерывном освещении продуктивность фотосинтеза была значительно выше — 100 мг, чем на естественном дне — 65 мг.

Обращают на себя внимание довольно высокие показатели — 43—45 мг в опыте 6 (табл. 2), где растения росли зимой при слабом непре-

Таблица 3

Чистая продуктивность фотосинтеза при разном плодородии и влажности почвы

№ опытов	Формы клевера	Время проведения опытов	Средняя температура за период опыта, °С	Варианты плодородия и влажности почвы	В среднем на одно растение			Ф. ч. пр., мг/дм ² в сутки
					В ₂ , мг	В ₂ —В ₁ , мг	Л «средняя», см ²	
8	'Иыгева 205'	28/VII—7/VIII	16	Плодородная + РК	1487	850	135	63
	Местный дикорастущий	„ „	„	Плодородная + РК	1018	648	101	64
	'Иыгева 205'	„ „	„	Бедная	245	127	21	61
	Местный дикорастущий	„ „	„	Бедная	138	80	12	67
9	'Иыгева 205'	1/VII—20/VII	17	Плодородная + РК + навозная жижа	645	584	47	66
	'Иыгева 205'	„ „	„	Плодородная + РК	569	510	41	65
	'Иыгева 205'	„ „	„	Бедная	288	253	20	67
10	'Иыгева 205'	12/VII—19/VII	21	Плодородная, 80% влажности	1350	935	145	92
	'Иыгева 205'	„ „	„	Плодородная, 40% влажности	498	285	48	85
	'Иыгева 205'	„ „	„	Бедная, 80% влажности	453	257	40	92

ривном освещении (менее 6 тыс. лк) и высоких температурах. Слабое освещение здесь компенсировалось его непрерывностью. В литературе же имеются указания, что клевер очень требователен к интенсивности освещения и 10 тыс. лк являются для него уже нижним порогом освещенности (Алексеев и др., 1959).

Почти одинаковые показатели чистой продуктивности фотосинтеза при различном плодородии и влажности почвы, полученные в наших опытах, связаны с тем, что растения приспособились к постоянному режиму плодородия и влажности и привели строение и размеры своих органов, а также все жизненные процессы в определенное взаимное соответствие, которое обеспечивало одинаково высокий уровень фотосинтетической работы листьев. Данное соответствие отражается прежде всего в структуре урожая: на бедной почве доля корней в общем урожае всегда бывает несколько выше, чем на плодородной.

Растениям было бы биологически невыгодно при недостатке элементов минерального питания или влаги иметь слишком большую площадь листьев и не быть в состоянии поддерживать их работу на высоком уровне.

Таблица 4

Интенсивность дыхания
(1 мг CO₂ в час, t° 19—20°C)

№ опытов	Формы клевера	Варианты условий в опыте	На 1 г сухого веса	На 1 дм ² листьев
2	'Йыгева 205' Дикорастущий из Коми АССР	Естественный день	3,3	2,4
		" "	3,3	2,7
	'Йыгева 205' Дикорастущий из Коми АССР	Короткий день (12 ч)	3,9	2,5
		" "	3,8	2,7
3	'Йыгева 205' Тетраплоид JoTPA ₁	Естественный день	4,0	3,4
		" "	4,0	3,5
8	'Йыгева 205' Местный дикорастущий	Плодородная почва	5,0	2,5
		" "	4,7	2,6
	'Йыгева 205' Местный дикорастущий	Бедная почва	3,6	2,6
		" "	3,6	2,7

На это соответствие в строении растений и увеличении процентов корней при низком уровне почвенного питания указывали уже давно Е. Базырина и В. Чесноков (1934).

Интересно, что дыхание у растений на плодородной почве в расчете на единицу веса было выше, чем на бедной (табл. 4, опыт 8), что связано, очевидно, с различной жизнедеятельностью и неодинаковой структурой. На плодородной почве у растений 'Йыгева 205' корни составляли 25, у местного дикорастущего — 27, а на бедной почве — соответственно 34 и 41% от общего сухого веса. В расчете же на единицу площади листьев показатели дыхания были на плодородной и бедной почвах очень сходными.

На основании опытов можно в некоторой мере охарактеризовать зависимость чистой продуктивности фотосинтеза от температурных условий при естественном освещении. Различным температурам соответствовали следующие показатели: 21° — 85—92 мг, 18—19° — 69—70 мг, 16—17° — 63—68 мг, 8—9° — 28—28 мг.

Определение веса одного квадратного дециметра абсолютно сухих листьев у разных форм показало, что этот вес был почти одинаковым, если только листья брали одновременно. Например, у столь резко отличающихся по морфологическим и другим признакам форм, как культурный клевер 'Йыгева 205' и местный дикорастущий, сухой вес 1 дм² листьев в конце опытов составлял: в опыте 8 (летом) на плодородной почве у 'Йыгева 205' — 247 мг, у дикорастущего — 254 мг, на бедной почве — соответственно 273 и 282 мг; в опыте 5 (осенью) — 377 и 364 мг; в опыте 7 (зимой на окне при слабом освещении) — 208—210 мг. Этот вес совпал и в опыте 3 у молодых растений тетраплоидного клевера — 310 мг и диплоидного — 311 мг. По вариантам опытов вес единицы площади листьев изменялся значительно, но при этом соответственно у всех форм.

В заключение необходимо отметить, что в некоторых других наших опытах показатели чистой продуктивности фотосинтеза значительно различались как у растений разных форм клевера, так и в пределах одной формы. Указанные различия, превышавшие нередко 25%, имели место в тех случаях, когда листья сравниваемых растений были неодинаково освещены или различались по возрасту и физиологическому состоянию вследствие различного возраста растений. Например, у растений, имевших развитые, но еще не цветущие стебли, показатели чистой продуктивности фотосинтеза были выше, чем у растений в фазе кушения с большим числом прикорневых листьев. В этом случае листья на стеблях были лучше освещены, так как меньше затеняли друг друга, чем многочисленные прикорневые листья. Кроме того, высокие показатели у растений со стеблями связаны с наличием стеблей и лучшей освещенностью черешков листьев и прилистников, поверхность которых не принималась во внимание при определении чистой продуктивности фотосинтеза, хотя покровные ткани стеблей, черешки и прилистники клевера содержат хлорофилл и участвуют в фотосинтезе.

В условиях Таллина в октябре и ноябре различия в фотосинтезе между отдельными формами клевера определенно имеются, так как у некоторых из них, например у Печорского дикорастущего, начинается пожелтение и отмирание развитых листьев в связи с более ранним вступлением в период покоя. Возможно, что пониженные показатели у местного дикорастущего клевера по сравнению с сортом 'Йыгева 205' в опыте 5 (табл. 2) получены по той же причине.

Сильное снижение продуктивности фотосинтеза отмечалось также у растений, которые длительное время росли в вазонах, причем их корневая система полностью заполняла объем вазона, в результате чего ухудшались условия почвенного питания. Растения начинали расти очень медленно.

Естественно, конечно, что продуктивность фотосинтеза у растений раннеспелых форм после цветения, когда начинается созревание семян, снижается по сравнению с продуктивностью у позднеспелых форм, которые в это время имеют еще молодые, активно работающие листья.

Из результатов наших опытов, представленных в данной статье, отнюдь не следует делать вывод об отсутствии различий между формами клевера по их фотосинтетической деятельности в посевах. Травостой форм, неодинаковых по биологическим свойствам, нередко сильно различаются по динамике формирования и по структуре; глубина корневых систем и мощность их развития также бывает разная. Поэтому в посевах разных форм клевера могут иметь место значительные различия как в интенсивности и продуктивности фотосинтеза, так и в конечном результате фотосинтетической деятельности посева — урожае.

Выводы

Определялись показатели чистой продуктивности фотосинтеза (NAR) у культурных и дикорастущих форм красного клевера (*Trifolium pratense* L.) в фазе кушения в условиях одинаковой освещенности листьев, при этом учитывались приросты общей органической массы, включая и массу корней.

Опыты проводились в условиях естественного дня летом и осенью, на искусственно сокращенном (12-часовом) дне летом, на круглосуточном дне (при дополнительном освещении в ночные часы) и при различном плодородии и влажности почвы.

Показатели чистой продуктивности фотосинтеза у всех сравниваемых форм, даже у очень отдаленных по географическому происхождению, по вариантам опытов, получены очень сходные. Не было также сколько-нибудь существенных различий и между показателями у растений, выросших на плодородной и бедной почве.

В отдельных опытах в июле и августе определяли интенсивность дыхания в расчете на единицу веса растений и на единицу площади листьев. Различий между формами клевера и по интенсивности дыхания не обнаружено. На плодородной почве дыхание в расчете на сухой вес растений было выше, чем на бедной, но при расчете на единицу площади листьев интенсивность дыхания была одинаковой.

Из результатов опытов следует вывод, что листья у культурных и дикорастущих форм клевера даже у весьма отдаленных по географическому происхождению и сильно различающихся по биологическим свойствам, сходно реагируют на условия освещения и температуры при изменении этих условий в широком диапазоне, вследствие чего различий между формами в интенсивности и в продуктивности фотосинтеза не возникает.

При неодинаковых режимах корневого питания, если эти режимы устойчивы, растения способны, как это уже отмечалось в литературе, приводить жизненные процессы во взаимное соответствие, обеспечивающее одинаковую продуктивность фотосинтеза независимо от плодородия и влажности почвы. Это соответствие функций проявляется в строении растений — на бедной питательными элементами почве корней по отношению к общей массе растений бывает больше, чем на плодородной почве. Также устойчиво держатся одинаковые показатели продуктивности фотосинтеза и при выращивании растений на почве с различной влажностью при постоянных ее режимах.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. М., Васильева И. М., Старцева А. В., 1959. Физиология обмена веществ красного клевера. (Изд. АН СССР.) М.
- Базырина Е. Н., Чесноков В. А., 1931. Влияние минеральных удобрений на фотосинтез. Изв. АН СССР, сер. 7, 10.
- Базырина Е. Н., Чесноков В. А., 1934. Углеродный баланс как метод изучения воздушного питания растений. Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 63, 1.
- Бегишев А. Н., 1953. Работа листьев разных сельскохозяйственных растений в полевых условиях. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 8, 1.
- Бриллиант В. А., 1949. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений (Изд. АН СССР.)
- Воскресенская Н. П., 1955. О влиянии спектрального состава света на интенсивность фотосинтеза. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 10.
- Добрунов Л. Г., 1959. Продуктивность фотосинтеза различных растений в связи с условиями возделывания. В сб.: Проблемы фотосинтеза. (Изд. АН СССР.) М.
- Дорохов Л. М., 1957. Минеральное питание как фактор повышения продуктивности фотосинтеза и урожая сельскохозяйственных культур. Тр. Кишиневск. с.-х. ин-та, 13.
- Душечкин В. И., 1958. Накопление урожая сухого вещества и использование пластических веществ разными сортами красного клевера в год посева. Изв. АН ЭССР. Сер. биол., 7, 3.
- Душечкин В. И., 1962. Продуктивность фотосинтеза в травостоях красного клевера. Тр. Ин-та эксперим. биол. АН ЭССР, 2.
- Иванов Л. А., 1936. Физиология растений. Гослестехиздат.
- Иванов Л. А., 1941. Фотосинтез и урожай. Сб. работ по физиол. растений памяти К. А. Тимирязева. (Изд. АН СССР.) М.
- Катунский В. М., 1941. Интенсивность фотосинтеза как основной показатель углеродного питания растений. Сб. работ по физиол. растений памяти К. А. Тимирязева. (Изд. АН СССР.) М.

- Коссович Н. Л., 1959. О фотосинтезе и дыхании различных видов некоторых родов древесных растений и о соотношении этих процессов, как показателей роста и урожайности. В сб.: Проблемы фотосинтеза. (Изд. АН СССР.) М.
- Костычев С. П., 1925. Накопление живой материи на земле. Л.
- Костычев С. П., 1937. Физиология растений. Сельхозиздат.
- Ничипорович А. А., 1955. Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). (Изд. АН СССР.) М.
- Ничипорович А. А., 1956. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. Тимирязевские чтения, 15. (Изд. АН СССР.) М.
- Ничипорович А. А., 1959. Фотосинтез и вопросы повышения продуктивности растений. В сб.: Проблемы фотосинтеза. (Изд. АН СССР.) М.
- Оканенко А. С., Починок Х. Н., 1959. Влияние различного водного режима на интенсивность фотосинтеза. В сб.: Проблемы фотосинтеза. (Изд. АН СССР.) М.
- Павлов А. В., Устенко Г. П., 1959. Влияние температуры и влажности почвы на продуктивность фотосинтеза и урожай картофеля в условиях Сталинградской области. В сб.: Проблемы фотосинтеза. (Изд. АН СССР.) М.
- Петин Н. С., 1959. Водный режим и продуктивность фотосинтеза кукурузы как целого организма. В сб.: Проблемы фотосинтеза. (Изд. АН СССР.) М.
- Устенко Г. П., 1962. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах — основа формирования высоких урожаев. Автореферат дисс. на соискание ученой степени докт. биол. наук. Волгоград.
- Устенко Г. П., Гайдуков Г. Ф., 1959. Формирование и работа фотосинтетического аппарата кукурузы в посевах. В сб.: Проблемы фотосинтеза. (Изд. АН СССР.) М.
- Шахов А. А., 1959. Фотосинтез у растений в крайних условиях существования. В сб.: Проблемы фотосинтеза. (Изд. АН СССР.) М.
- Boysen Jensen P., 1932. Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena.
- Heath O. V. S., Gregory F. G., 1938. The constancy of the mean Net Assimilation Rate and its ecological importance. Ann. Bot., 2, 3.
- Gregory F. G. (Цит. Long R.), 1950. Production and utilization of chemicals. Nature, 166.
- Schultz G., 1963. Über die Bedeutung des Assimilationsvermögens als züchterisches Merkmal. Züchter, 33, 3.
- Schwanitz F., 1960. Das Ertragsproblem in entwicklungsphysiologischer Sicht. Züchter, 30, 2.
- Schwarze P., 1958. Stoffproduktion und Pflanzenzüchtung. Handbuch der Pflanzenzüchtung, 2. Aufl., Bd. 1.
- Verduin J., 1953. A table of photosynthetic rates under optimal, near-natural conditions. Amer. J. Bot., 40, 9.
- Watson D. J., 1947a. Comparative physiological studies on the growth of field crops. Ann. Bot. N. S., 11, 41.
- Watson D. J., 1947b. Comparative physiological studies on the growth of field crops. Ann. Bot. N. S., 11, 44.
- Watson D. J., 1952. The physiological basis of variation in yield. Advances Agron., 4.
- Watson D. J., 1958. Biological productivity of Britain. Nature, 181, 4602.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
11/XI 1964

V. DUSETSKIN

NETOASSIMILATSIOONI TASE RISTIKU (*TRIFOLIUM PRATENSE* L.) ERI VORMIDEL

Resüme

Katseliselt uuriti netoassimilatsiooni (NAR — Net Assimilation Rate) võrsumisfaasis olevate ristikutaimede (*Trifolium pratense* L.) lehtedes. Omavahel võrreldi metsikuid ja kultuurvorme, kusjuures netoassimilatsiooni taseme hindamiseks jälgiti orgaanilise aine juurdekasvu kogu taimes, kaasa arvatud juured.

Netoassimilatsioon määrati loodusliku päevapikkuse, lühendatud fotoperioodi (12 t.) ja ööpäevase pideva valgustuse tingimustes arenenud taimedel, mis peale erineva fotoperioodi olid kasvatatud ka erineval agrofoonil ja erinevates mullaniiskustingimustes.

Kõikide taimevormide ja katsevariantide puhul oli netoassimilatsioon enam-vähem ühesuurune ega sõltunud ka taimevormide geograafilisest päritolust. Samuti ei erinenud netoassimilatsioon oluliselt neil taimedel, mis olid kasvanud erineva viljakusega muldadel.

Hingamise intensiivsuse poolest (arvestatud nii kuivkaalu kui ka lehe pinnaühiku kohta) erinesid ristiku mitmesugused vormid üksteisest vähe. Kuid viljakal mullal kasvanud taimedel oli hingamise intensiivsus, arvestatud kuivkaalu kohta, suurem kui väheviljakal mullal kasvanutel, kuna lehe pinnaühiku kohta arvestatuna erinevused puudusid.

Katsed näitasid, et ristiku erineva geograafilise päritoluga ja tunduvalt erinevate bioloogiliste omadustega metsikud ja kultuurvormid reageerivad valguse ja temperatuuri laias diapasoonis toimuvatele muutustele sarnaselt, mille tõttu eri vormide fotosünteesi intensiivsus ja produktiivsus omavahel ei erine.

Meie katsed kinnitavad kirjanduses avaldatud andmeid selle kohta, et taimed on eri juurtootumisrežiimide puhul võimelised oma eluprotsesse ümber korraldama selliselt, et fotosünteesi produktiivsus lõppkokkuvõttes ei sõltu mulla viljakusest ega niiskusest. See funktsioonide kooskõlastatus avaldub ka taime ehituses: väheviljakal mullal kasvanud taimedel on juurte ja taime üldmassi suhe suurem kui viljakal pinnasel kasvanud taimedel. Fotosünteesi produktiivsus on ühesuurune ka taimede kasvatamisel erinevatel, kuid muutumatute niiskusrežiimidega (80 ja 40%) muldadel.

*Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut*

Saabus toimetusse
11. XI 1964

V. DUSHETCHKIN

THE NET ASSIMILATION RATE OF THE VARIOUS FORMS OF RED CLOVER (*TRIFOLIUM PRATENSE* L.)

Summary

In the paper some data concerning the net assimilation rate (NAR) of the cultured and wild forms of red clover in the phase of tillering have been presented. For this purpose the increase in the amount of organic matter in whole plants, including roots, has been determined.

The experiments were carried out under different day-length conditions (the natural day-length of summer and autumn, 12-hour short day in summer, 24-hour day with artificial illumination at night) and in different levels of soil fertility and moisture.

There were no differences in the value of NAR between all the compared forms of red clover despite their origin and different degrees of soil fertility. There were no differences either in the intensity of respiration (calculated per unit of leaf area as well as of dry matter) between all varieties of clover. The respiration intensity on the fertile soil calculated per unit of dry matter was more considerable than on the poor one, but calculated per unit of leaf area it was the same in both cases.

The results obtained in this investigation have led us to the conclusion that leaves of different red clover varieties have similar responses to various light and temperature conditions; on this account plants of these varieties had the same intensity and productivity of photosynthesis.

On the grounds of our experiments the confirmation has been obtained that the plants growing under different conditions of root nutrition are able to change their metabolism in such way that the NAR is not dependent upon soil fertility and moisture.

This functional conformity is manifested also in plant structure; on poor soils, the proportion of roots to the total vegetative mass of plants is larger than on fertile ones.

The different forms of red clover have the same NAR when growing under different, but at the same time, constant soil and moisture conditions.

*Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,
Institute of Experimental Biology*

Received
Nov. 11th, 1964