

fertilizers based on strain 634 and mineral nitrogen at a dose of 60 kilograms of nitrogen per hectare on soybeans revealed a tendency to increase yield when inoculated with nitrugin. The highest yield - 2.82 t/ha (on average over 2 years) was formed by the Leader-10 variety.

Keywords: soybean, varieties, inoculation, symbiotic nitrogen fixation.

DOI: 10.24411/2309-348X-2018-00002

УДК 633.12: 581.144.4: 581.132

ОСОБЕННОСТИ УСТЬИЧНОЙ ПРОВОДИМОСТИ МОЛЕКУЛ ВОДЫ ЛИСТЬЯМИ РАСТЕНИЙ ГРЕЧИХИ ПОСЕВНОЙ *FAGOPYRUM ESCULENTUM* MOENCH

А.В. АМЕЛИН, доктор сельскохозяйственных наук

А.Н. ФЕСЕНКО*, доктор биологических наук

В.В. ЗАЙКИН, Е.И. ЧЕКАЛИН, кандидаты сельскохозяйственных наук

ФГБОУ ВО «ОРЛОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ
Н.В. ПАРАХИНА»

* ФГБНУ «ФНЦ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»

*E-mail: amelin_100@mail.ru

*В условиях полевых и вегетационных опытов на интактных растениях изучены видовые особенности проявления устьичной проводимости воды листьями растений гречихи *Fagopyrum esculentum* Moench. Показано, что ее значение существенно зависит от фазы роста, расположения листьев на растении, дневного времени суток и условий окружающей среды. Наиболее активно диффузия молекул воды через устьица осуществляется в период массового цветения, образования и налива плодов в листьях верхних ярусов в послеобеденное время – с 13 до 16 часов. Засушливые условия отрицательно сказываются на состоянии процесса, а усиление инсоляции – положительно. Первое обусловлено необходимостью защиты растений от обезвоживания в сухую и жаркую погоду, а второе – созданием максимально благоприятных условий для реализации потенциальных возможностей фотосинтеза в условиях повышенной инсоляции. В результате сделано заключение, что устьичная проводимость листьев играет важную роль в водообмене растений *Fagopyrum esculentum* Moench, оказывая положительное влияние не только на интенсивность транспирации, но и фотосинтеза.*

Ключевые слова: вид, гречиха, онтогенез, ярусная изменчивость, устьичная проводимость, интенсивность транспирации.

Транспирация является важным и необходимым физиологическим процессом, защищающим растения от перегрева и обезвоживания в сухую и жаркую погоду, обеспечивая передвижение поглощённых корнями минеральных веществ из почвы вверх по растению [1, 2, 3]. Создание бездефицитного водного баланса является в данном случае одним из необходимых условий существования всех растений, особенно в условиях засухи. Но, на транспирационную активность листьев существенное влияние оказывает множество эндо- и экзогенных факторов. Одним из них является устьичная проводимость, которая выступает важным эндогенным регулятором водного обмена растений.

Поэтому весьма актуально знать у каждой сельскохозяйственной культуры, в том числе у влаго- и теплолюбивой гречихи, видовые особенности устьичной проводимости молекул водяного пара и ее связи с транспирацией, с целью определения эффективных путей их регулирования. Результатам изучения этих вопросов и посвящена данная статья.

Материалы и методика исследований

Исследования проводились в рамках тематического плана ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование» Орловского ГАУ им. Н.В. Парахина по совместной программе с селекционерами ФГБНУ «ФНИЦ ЗБК» в соответствии с тематическим заданием Министерства сельского хозяйства РФ.

Объектами исследований служили растения культурного вида гречихи (*Fagopyrum esculentum* Moench.), произраставшие в условиях вегетационного и полевого опытов. В поле экспериментальный материал высевался на делянках площадью 7,5 м² в 4-х кратной повторности, размещение делянок – рендомизированное. В вегетационных опытах выращивание растений осуществлялось в селекционной теплице методом почвенной культуры с использованием полимерных сосудов емкостью 5 кг сухой почвы. Влажность почвы поддерживалась на уровне 70% от полной ее влагоемкости. Уход за посевами и уборка выполнялись в соответствии с Методическими рекомендациями [4].

Оценка физиологического состояния листьев растений проводилась сотрудниками ЦКП с использованием современных научных приборов. Устьичная проводимость воды (УП_{H2O}), интенсивность транспирации (ИТ) и фотосинтеза (ИФ) определялись на интактных растениях в режиме реального времени с помощью портативного газоанализатора марки Li – 6400 ХТ по оригинальной методике американской фирмы Li – COR. Учеты осуществлялись во все основные фазы роста, с учетом ярусного расположения листьев, времени светового дня и погодных условий.

Метеоусловия вегетации растений гречихи существенно различались в годы исследований. Так, вегетационный период 2010 года характеризовался высоким температурным режимом и выраженным недостаточным количеством осадков. В этот год, за полный период вегетации растений осадков выпало всего лишь 120,8 мм, что было на 54,9% меньше, а среднемесячная температура воздуха на 5,5°С выше средне многолетних их значений.

В тоже время, погодные условия 2011 года не были экстремальными для роста и развития растений гречихи, хотя и несколько отличались от многолетних показаний. Сумма атмосферных осадков за вегетационный период равнялась 207,3 мм, что составляло 77,4% средне многолетнего значения, а среднемесячная температура воздуха в вегетационный период находилась на уровне 18,9°С при средне многолетней 16,5°С.

Наиболее благоприятным по погодным условиям для растений гречихи был 2012 год. За вегетационный период развития осадков выпало 239,5 мм или на 10,6% меньше средне многолетнего их количества. Среднемесячная температура за период вегетации составила 18,7°С, что на 2,1°С выше средне многолетнего значения.

Метеоусловия вегетационного периода 2013 года, в целом, хотя и были благоприятными для культуры (за период вегетации растений выпало 324 мм или на 3,4% больше средне многолетнего их количества), тем не менее, в отдельные фазы роста они носили выраженный экстремальный характер. К примеру, период генеративного развития растений, проходивший в июле и августе, характеризовался весьма ограниченным количеством выпавших осадков – их было зарегистрировано в среднем на 44,3% меньше многолетнего значения при средней температуре воздуха 18,9°С.

В 2014 году вегетационное развитие растений в значительной степени проходило в условиях повышенного увлажнения. Больше всего осадков отмечалось в третьей декаде мая – 64,4 мм, что превосходило средне многолетнее значение на 43,4 мм. Температура воздуха по среднемесячным показателям практически находилась в пределах средне многолетних данных.

Вегетационный период 2015 года так же характеризовался неравномерным распределением осадков и резким колебанием температуры воздуха. В конце мая выпало осадков в количестве 70% от средне многолетней нормы. Однако в последующие месяцы, когда отмечались налив и созревание плодов, развитие растений проходило в условиях недостающего количества влаги и высокой температуры.

Полученные экспериментальные данные обработаны с помощью современных компьютерных программ (Microsoft Excel 2007; Statsoft Inc.) и с учетом методических рекомендаций Б.А. Доспехова [5].

Результаты исследований и их обсуждение

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют, что у гречихи, как и других сельскохозяйственных культур [6, 7, 8, 9], устьичная проводимость H_2O листьев растений существенно зависит от метеорологических условий произрастания. Так, в 2010 году с ярко выраженным проявлением засухи на протяжении почти всего периода вегетации, ее значение составляло всего $0,241 \text{ mol } H_2O / m^2s$, что было в 1,9 раз меньше, по сравнению с менее экстремальными погодными условиями. Максимальная же величина отмечалась в 2011 году, более благополучном по увлажнению и температуре воздуха для теплолюбивой культуры гречихи. В этот год интенсивность проводимости молекул H_2O через устьица листьев достигало уровня $0,644 \text{ mol } H_2O / m^2s$ – это на 62,6% достоверно больше, чем в засушливом 2010 году (рис. 1).

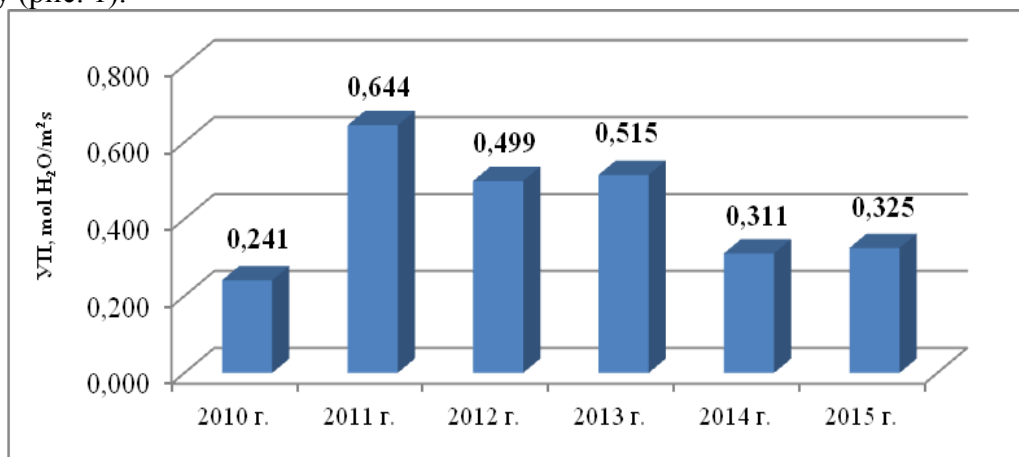


Рис. 1. Устьичная проводимость воды листьев у растений гречихи в разные годы исследований, фаза цветение + 10 дней

В онтогенезе наиболее значимо активность устьичной проводимости листьев проявлялась во время закладки и развития генеративных органов растений, когда резко усиливается спрос на ассимилянты и элементы минерального питания. В периоды массового цветения, образования и налива плодов (фазы «цветение + 10 дней» и «цветение +20 дней») значение устьичной проводимости листьев растений гречихи было в среднем на 12,4 и 19,5% больше, по сравнению с периодом вегетативного роста и массового созревания плодов (фаза «цветение +30 дней»), соответственно (рис. 2).

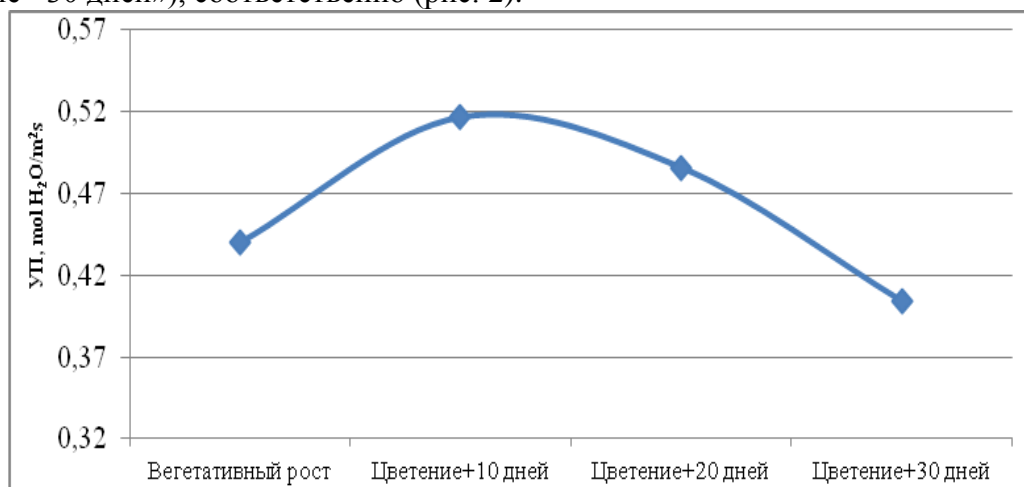


Рис. 2. Устьичная проводимость воды листьев у растений гречихи в разные фазы роста и периоды развития, среднее за 2013-2015 гг.

При этом, верхние листья, как самые молодые и физиологически активные, характеризовались более высокой интенсивностью пропускания молекул H_2O через устьица, а самую низкую имели нижние. По данным вегетационных опытов, в фазу плодообразования (цветение + 10 дней) превышение по устьичной проводимости верхних листьев над средними составляло 18,3%, а над нижними – 35,9% (рис. 3).

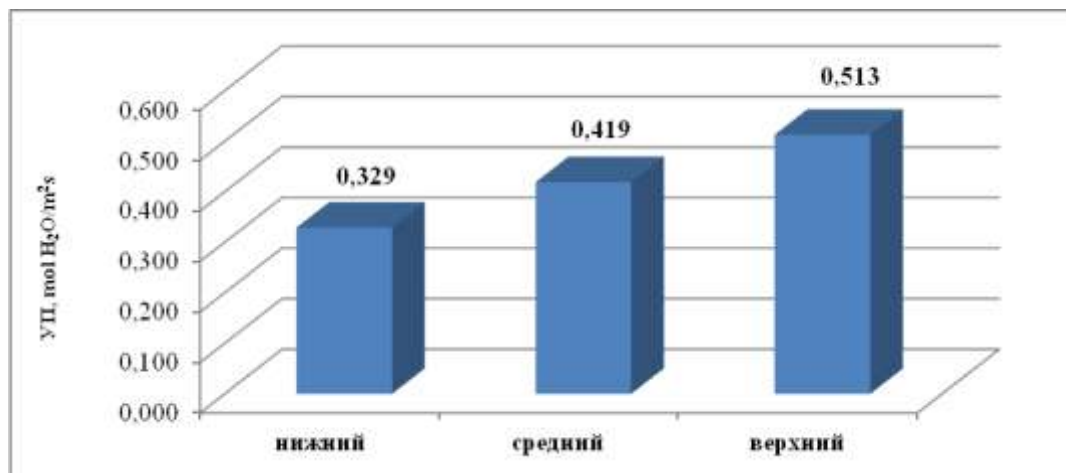


Рис. 3. Устьичная проводимость H_2O листьев гречихи в зависимости от ярусного их расположения, фаза цветение + 10 дней, вегетационный опыт 2013-2014 гг.

Схожую тенденцию по ярусной изменчивости устьичной проводимости листьев отмечают и другие исследователи [10].

Выявлено, что интенсивность диффузии молекул воды через устьица листьев растений гречихи существенно меняется и в течение светового дня. В годы исследований наиболее значимо она проявлялась в послеобеденное время – с 13 до 16 часов, когда температура воздуха достигала максимальных значений. В данный промежуток времени величина устьичной проводимости воды листьев растений составляла в среднем $0,455 \text{ mol } H_2O / m^2s$, что на 17,6 и 66,8% больше, чем в 7 часов утра и в 19 часов вечера, соответственно (рис. 4).

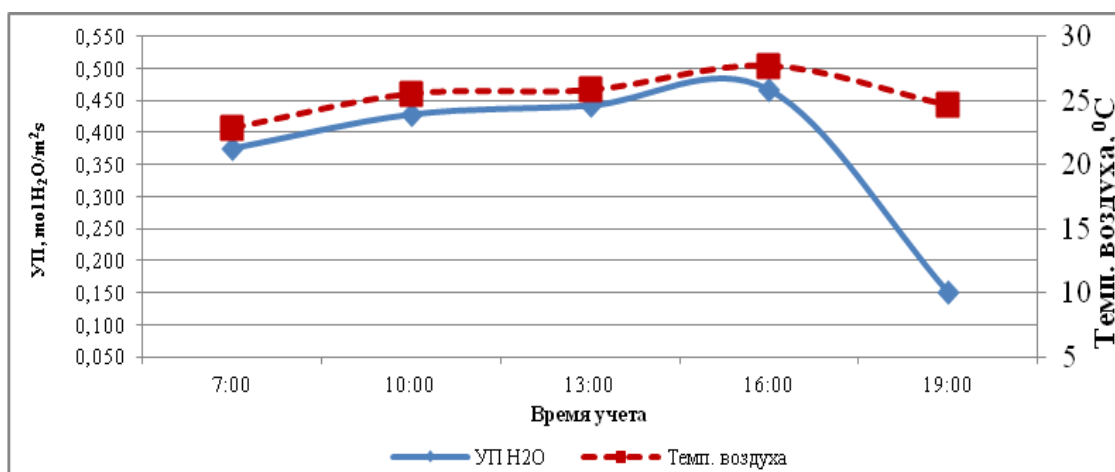


Рис. 4. Дневной ход устьичной проводимости воды у листьев растений гречихи и температуры воздуха, фаза цветение + 20 дней, вегетационный опыт 2014-2015 гг.

Повышенная интенсивность прохождения молекул воды через устьица листьев в послеобеденное время (с 13 до 16 часов), очевидно, вызвана необходимостью защиты растений от перегрева, на что указывают экспериментальные данные и по дневной активности транспирации листьев у гречихи [12].

Положительно влияло на устьичную проводимость молекул водяного пара листьями и инсоляция. Чем выше была освещенность листьев, тем активнее осуществлялась диффузия молекул воды через устьица, соответственно транспирация и фотосинтез. При увеличении освещенности с 700 до 1700 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ проводимость молекул воды через устьица возрастала на 5,8%, интенсивность транспирации – на 63,3%, а интенсивность фотосинтеза – на 49,2%. В данном случае причиной повышения устьичной проводимости, по-видимому, является не защита растений от стресса, а обеспечение максимально благоприятных условий для реализации потенциальных возможностей фотосинтеза в условиях повышенной инсоляции (рис. 5).

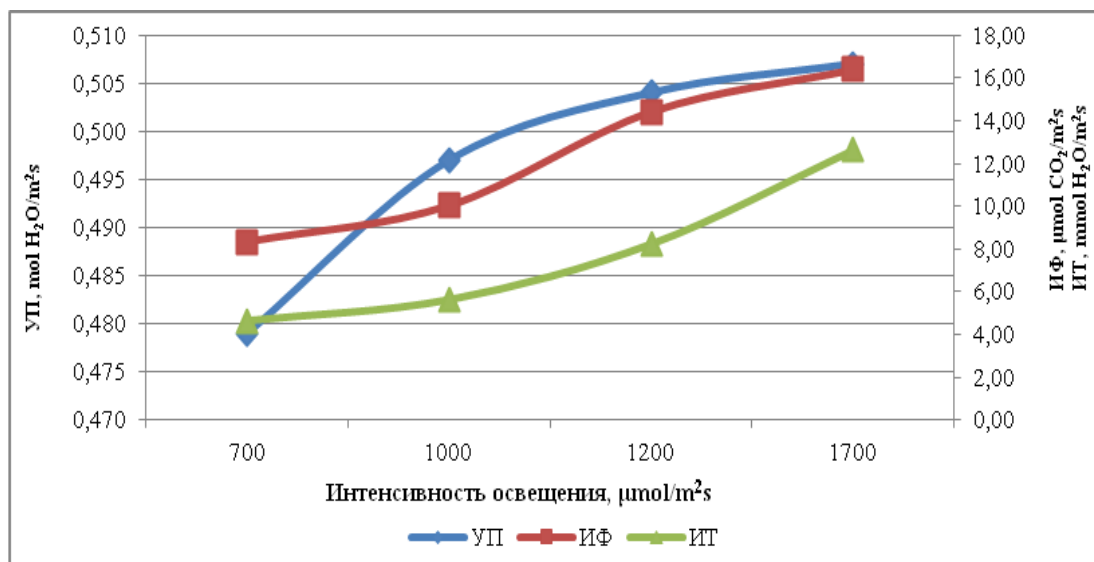


Рис. 5. Устьичная проводимость воды, интенсивность фотосинтеза и транспирации у листьев растений гречихи в зависимости от уровня освещенности, фаза цветения+20 дней, вегетационный опыт 2014-2015 гг.

Во многом схожие тенденции нами отмечались и в более ранних исследованиях [12, 13, 14]. Коэффициент корреляции между устьичной проводимостью, интенсивностью транспирации и интенсивностью фотосинтеза составлял 0,81 и 0,90 соответственно. Это еще раз подтверждает вывод о том, что устьичная проводимость у видов растений, в том числе и у *Fagopyrum esculentum* Moench, является важным регулятором водного и углеводного обменов веществ.

Заключение

Исследования свидетельствуют о том, что устьичная проводимость играет важную роль в водообмене растений гречихи, оказывая положительное влияние не только на интенсивность транспирации, но и фотосинтеза. Её величина у культурного вида *Fagopyrum esculentum* Moench существенно зависит от фазы роста, ярусного расположения листьев на растении, времени суток и погодных условий вегетации. Засушливые условия отрицательно сказываются на устьичной проводимости водяных паров, а усиление инсоляции – положительно. Первое обусловлено необходимостью защиты растений от обезвоживания в сухую и жаркую погоду, а второе – созданием максимально благоприятных условий для фотосинтеза в условиях повышенной инсоляции.

Литература

1. Лебедев С.И. Физиология растений // М.: Агропромиздат. – 1988. – 544 с.
2. Davies W.J., Wilkinson S., Loveys B. Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. // New Phytologist. – 2002. – № 153. – P. 449-460.
3. Fischer R.A., Rees D., Sayre K.D., Lu Z., Condon A.G., Larque-Saavedra A. Wheat yield progress is associated with higher stomatal conductance, higher photosynthetic rate and cooler canopies. // Crop Science. – 1998. – Vol. 38. – P. 1467-1475.

4. Ресурсосберегающая технология производства гречихи. Методические рекомендации. – Орел: ГНУ ВНИИЗБК, – 2009. – 40 с.
5. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) [Текст]: учебное пособие. 5-е изд., доп. и перераб. – М.: Агропромиздат, – 1985. – 351 с.
6. Доброхотов А.В., Максенкова И.Л., Козырева Л.В., Шандор Р. Модельная оценка пространственного распределения устьичной проводимости у кормовых трав. // Сельскохозяйственная биология. – 2017. – Т. 52. – № 3. – С. 446-453.
7. Damour G., Simonneau T., Cochard H., Urban L. An overview of models of stomatal conductance at leaf level. // Plant, Cell & Environment. – 2010. – 33. – P. 1419-1438.
8. Steduto P., Hsiao T.C., Raes D., Fereres E. AquaCrop – The FAO crop model to simulate yield response to water: I. Concepts and underlying principles. // Agronomy Journal. – 2009. – V. 101 (3) – P. 426-437.
9. Raes D., Steduto P., Hsiao T. C., Fereres E. AquaCrop the FAO crop model to simulate yield response to water: II. Main algorithms and software description. // Agronomy Journal. – 2009. – V. 101(3). – P. 438-447.
10. Савельева Е.М., Тараканов И.Г. К проблеме регуляции фотосинтеза и водного обмена у растений рапса (*Brassica napus* L.) в онтогенезе. // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2014. – № 4. – С. 36-51.
11. Кудоярова Г.Р., Веселов Д.С., Фаизов Р.Г., Веселова С.В., Иванов Е.А., Фархутдинов Р.Г. Реакция устьиц на изменение температуры и влажности воздуха у растений разных сортов пшеницы, районированных в контрастных климатических условиях // Физиология растений. – 2007. – Т. 54. – № 1. – С. 54-58.
12. Amelin A.V., Fesenko A.N., Chekalin E.I., Zaikin V.V. Variability of leaf transpiration intensity in cultivated common buckwheat *Fagopyrum esculentum* Moench. Depending on ontogenetic phase and environment conditions // The 13th International Symposium on Buckwheat. Section 6 Ecology and environment. – 2016. – P. 767-772.
13. Amelin A.V., Fesenko A.N., Chekalin E.I., Fesenko I.N., Zaikin V.V. Variability of photosynthesis intensity in cultivated common buckwheat *Fagopyrum esculentum* Moench. Depending on ontogenetic phase and environment conditions // The 13th International Symposium on Buckwheat. Section 6 Ecology and environment. – 2016. – P. 773-778.
14. Амелин А.В., Фесенко А.Н., Чекалин Е.И., Заикин В.В. Реакция фотосинтеза листьев сортов гречихи разных периодов селекции на изменение интенсивности света и концентрации CO₂ в воздухе // Вестник БГСХА. – 2017. – № 4. – С. 133-136.

FEATURES OF STOMATAL CONDUCTANCE OF WATER MOLECULES BY LEAVES OF PLANTS OF BUCKWHEAT *FAGOPYRUM ESCULENTUM* MOENCH.

A.V. Amelin, A.N. Fesenko*, V.V. Zaikin, E.I. Chekalin

FSBEE HE «OREL STATE AGRARIAN UNIVERSITY NAMED AFTER N.V. PARAKHIN»

*FSBSI «FEDERAL SCIENTIFIC CENTER OF LEGUMES AND GROAT CROPS»

Abstract: *Under the conditions of field and vegetation experiments on intact plants, the specific features of stomatal conductivity of water by leaves of *Fagopyrum esculentum* Moench were studied for the first time. It is shown that its value significantly depends on the growth phase, the location of leaves on the plant, daytime and environmental conditions. The most active diffusion of water molecules through the stomata is carried out in the period of mass flowering, formation and filling of fruits in the leaves of the upper tiers in the afternoon – from 13 to 16 hours. Dry conditions adversely affect the state of the process, and increased insolation, on the contrary, is positive. The first is due to the need to protect plants from dehydration in dry and hot weather, and the second – the creation of the most favorable conditions for the realization of the potential of photosynthesis in conditions of increased insolation. As a result, it was concluded that stomatal conductivity of leaves plays an important role in water exchange of buckwheat plants, having a positive effect not only on the intensity of transpiration, but also photosynthesis.*

Keywords: kind, buckwheat, ontogeny, tiered variability, day course, stomatal conductance, transpiration intensity.