

УДК 633.21 : 577.355 (292.485) (477.5)

Л. Д. Орлова

Полтавський педагогічний університет ім. В. Г. Короленка

ІНТЕНСИВНІСТЬ ФОТОСИНТЕЗУ ЛУЧНИХ РОСЛИН ЛІВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Вивчено інтенсивність фотосинтезу у представників 20 родин відділу Magnoliophyta (Angiospermae). З'ясовано, що види дводольної флори мають вищий показник порівняно з однодольними (на 10,0 %). Наведено середні значення з межами коливання від 3,6 до 39,3 мг CO_2/dm^2 год. Досліджено види класифіковано за здатністю до асиміляції CO_2 . Встановлено залежність показника від біоморфи та гігроформ. Кореневищні види мають його на рівні достатніх і високих значень. Показано динаміку значень упродовж онтогенезу та вплив на них погодних умов.

Л. Д. Орлова

Полтавский государственный педагогический университет им. В. Г. Короленко

ІНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ ЛІВОБЕРЕЖНОЇ ЛЕСОСТЕПИ УКРАЇНИ

Изучена интенсивность фотосинтеза у представителей 20 семейств отдела Magnoliophyta (Angiospermae). Выяснено, что виды двудольной флоры имеют более высокий показатель по сравнению с однодольными (на 10,0 %). Приведены средние значения с пределами колебаний от 3,6 до 39,3 мг CO_2/dm^2 год. Исследованные виды классифицированы по способности к ассимиляции CO_2 . Установлена зависимость показателя от биоморфы и гигроморф. Подчеркнуто, что корневищные виды имеют его на уровне достаточных и высоких значений. Показано динамику значений на протяжении онтогенеза и влияние на них погодных условий.

L. D. Orlova

V. G. Korolenko Poltava State Pedagogical University

PHOTOSYNTHESIS INTENSITY OF POIC PLANTS OF LEFT BANK UKRAINE'S FOREST-STEPPE

The intensity of photosynthesis is studied in species of 20 families of Magnoliophyta (Angiospermae). It is revealed that in general, dicotyledons have a higher rate in comparison with the monocotyledonous plant by 10.0 %. The average values with limits from 3.6 to 39.3 mg CO_2/dm^2 per year are given. The studied species are classified by the ability to assimilate CO_2 . The rate dependence on a biomorph and hygromorph is determined. It is stressed that rhizome species have sufficient and high values of that rate. The dynamics of values during ontogenesis and impact of weather conditions on them are shown.

Вступ

Лучні фітоценози – основні природні угіддя, які служать кормовою базою для тваринництва. Вони відрізняються переважанням багаторічних трав'янистих рослин, що зростають у різних умовах зволоженості, освітленості, температурного режиму та багатства ґрунтів [5]. Ці представники флори мають неоднакову продуктивність, по-

ширення та, відповідно, роль в утворенні лучних травостоїв. Основним процесом, який визначає на 90 % утворення сухої речовини та врожайність зелених рослин, у тому числі лучних, є фотосинтез [7; 12]. На цю функцію рослин впливає багато факторів як екзо-, так і ендогенних. Серед головних потрібно відмітити умови зростання, систематичне положення виду, вік.

Вплив зовнішніх і внутрішніх умов на процес асиміляції CO_2 вивчений досить різнопланово. Але у більшості випадків об'єкти дослідження – культурні представники при вирощуванні їх у відкритому та закритому ґрунті, а дикорослим рослинам приділялось менше уваги. Багато авторів визначали особливості інтенсивності фотосинтезу у представників Роасае. Зокрема, К. Я. Біль та І. Р. Фоміна встановили взаємозв'язок між фотосинтетичним вуглецевим (карбоновим) метаболізмом і фотосинтетичною активністю хлоропластів на прикладі *Zea mays* L. [4]. Досить велика кількість досліджень присвячена фотосинтезу різних видів і сортів *Triticum* L.: впливу фосфорного живлення [22], температурного стресу [24], параметрів фотосинтетичного апарату та зерновій продуктивності, впливу температурного стресу [19; 20], проведено аналіз внутрішніх чинників міжгенотипової варіабельності фотосинтезу [21] тощо. З'ясовано залежність між CO_2 -газообміном і факторами середовища у *Cucumis sativus* L. [11; 14]. Доведено супряженість змін фотосинтезу, водного та теплового режимів різних видів культурних рослин залежно від факторів зовнішнього середовища [9; 17]. Проведено вивчення залежності концентрації CO_2 у різних представників флори від факторів середовища [23]. Цікаві дослідження здійснені Г. С. Горбуною, яка детально проаналізувала зміни фотосинтезу та інших фізіологічних процесів деяких культурних рослин в онтогенезі за дії різних факторів [8].

Основні дослідження щодо встановлення різних показників фотосинтезу у дикорослих лучних представників проведені ще за часів Радянського Союзу. Серед них класичними можуть бути результати робіт Л. М. Алексеєнко щодо з'ясування продуктивності лучної флори залежно від умов середовища [1]. У її монографії узагальнено результати дослідження продуктивності фотосинтезу деяких важливих лучних рослин як у природних рослинних угрупованнях, так і в агроценозах. Детально аналізується режим інтенсивності освітлення, температури, вологості, родючості ґрунту, структура травостою та їх вплив на площу листя у рослин і угрупованнях як провідних факторів продукційного процесу та врожайності рослин. Отримані матеріали дозволили автору послідувати загальне накопичення органічної речовини в процесі життєдіяльності рослинних ценозів.

В. Л. Морозов і Г. А. Белая встановили екологічні особливості далекосхідного великотрав'я [15]. Методами експериментальної екології охарактеризовано водний режим, фотосинтез та інші аспекти продукційної активності рослин. Ретельно досліджено продуктивність і біоенергетику видів при просторово-часовій мінливості природних умов на Камчатці та Сахаліні. Пояснено особливості феноменального росту та високої продуктивності великотравних ценозів з урахуванням їх біологічних і екологічних властивостей.

Л. М. Лук'янова, Т. Н. Локтева, Т. М. Буличова виявили особливості газообміну та пігментної системи рослин Кольської Субарктики [13]. З'ясовано сезонні та добові зміни, світлову та температурну залежність фотосинтезу та пігментної системи рослин і питань дихання. Проведено ботаніко-географічний аналіз асиміляційної активності рослин. Фундаментальним було вивчення фізіології та біохімії багаторічних трав'янистих рослин на Півночі [25]. Саме у цій праці проведено кількісний аналіз росту рослин, динаміки накопичення біомаси, наростання площі листя упродовж онтоге-

незу. На основі такого вивчення з'ясовано основні складові продукційного процесу рослин: фотосинтетична діяльність, розподіл і використання продуктів фотосинтезу тощо. Проведено оцінку потенційних можливостей фотосинтетичного апарату багаторічних трав'янистих рослин, аналіз донорно-акцепторних відносин між органами, що виробляють і споживають асиміляти.

Відомості про фотосинтез лучних видів природної флори Лівобережного Лісостепу України в останні роки практично відсутні. Саме тому основною метою наших досліджень було з'ясувати інтенсивність фотосинтезу лучних рослин регіону.

Матеріал і методи досліджень

Інтенсивність фотосинтезу досліджували у представників 20 родин лучної флори. Усі вони входили до відділу Magnoliophyta (Angiospermae). Серед них 16 родин належали до класу Magnoliopsida (Dycotyledones), 4 – до класу Liliopsida (Monocotyledones). Інтенсивність фотосинтезу досліджували методом асиміляційної колби за Л. А. Івановим і Н. Л. Коссовичем [6]. Асиміляція CO_2 здійснювалася у природних умовах, а встановлення її кількості – в лабораторії шляхом титрування. Математична обробка результатів проводилася методом варіаційної статистики за Б. О. Доспеховим [9].

Результати та їх обговорення

Фотосинтетичний газообмін досить складно вивчити через слабко з'ясовані взаємозв'язки між фотосинтезом, диханням, мінеральним живленням та іншими процесами, які відбуваються в рослинах, і факторами зовнішнього середовища. Також цілком зрозуміло, що без знання фотосинтетичних характеристик окремих видів як у природі, так і в агроценозах неможливо зрозуміти сутність продукційного процесу і тим самим оптимізувати життєдіяльність рослин [25].

Висока продуктивність і врожайність рослин у першу чергу залежить від інтенсивності фотосинтезу на одиницю площі листя в середньому упродовж вегетаційного періоду.

Д. А. Алієв [2] проаналізував роботи попередників з цього питання. Він з'ясував, що перші дослідники не спостерігали прямої залежності між інтенсивністю поглинання вуглекислого газу та продуктивністю рослин. У пізніших працях автори експериментально довели наявність паралелізму між інтенсивністю фотосинтезу та накопиченням врожаю. Зокрема, він наводить результати класичних досліджень В. Н. Любименка, у працях якого показано, що спостерігається збільшення накопичення сухої речовини при штучному видаленні частини листків, і це пов'язано з підвищенням енергії фотосинтезу, яка, у свою чергу, викликала збільшення швидкості відтоку асимілятів для їх кращого використання на ростові процеси.

З'ясування показників інтенсивності фотосинтезу потребує визначення абсолютних величин і меж їх коливань. Дані, отримані різними авторами, показують, що інтенсивність засвоєння вуглекислого газу змінюється в досить широкому діапазоні залежно від різних факторів. У природних умовах при нормальній концентрації CO_2 у повітрі у період найбільшої активності трав'янистих сільськогосподарських рослин цей показник складає $20\text{--}30 \text{ мг}\cdot\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{год}$. [2]. В. Г. Сидоренко досліджував природні лучні травостої, поліпшені шляхом підсівання високопродуктивних видів флори, та лучні агроценози. Він установив, що інтенсивність фотосинтезу вища в едифікаторів мозаїчного агроценозу і в одновидових агроценозах багаторічних трав, ніж у змішаних травостоях [18]. Л. М. Алексєєнко наводить показники інших авторів на рівні 20--

40 мг·CO₂/дм² · год. у фазі бутонізації лучних трав [1]. В. Л. Морозов і Г. А. Белая для високорослих домінантів наводять його в межах 22–40 мг·CO₂/дм² · год. [15]. Також є відомості щодо інтенсивності асиміляції CO₂ представників Poaceae. Вона складає від 5–8 до 16–33 мг·CO₂/дм² · год. залежно від виду рослин [24]. Л. М. Лук'янова зі співавторами дає ці показники в інтервалі 0,5–10,0 мг·CO₂/дм² · год. [13].

Вивчення інтенсивності фотосинтезу у представників лучних травостоїв у дослідженому регіоні показало, що межі показника досить широкі. Інтервал коливань складає 3,6–39,3 мг·CO₂/дм² · год. Раніше наведені нами результати вивчення фізіологічних показників у *Echium vulgare* L. перебувають на рівні вказаних цифр [16].

Середнє значення інтенсивності фотосинтезу вивчених лучних рослин – 13,8 ± 5,34 мг·CO₂/дм² · год. Менша інтенсивність виявилася у представників таких родів: *Cirsium* Mill., *Fragaria* L., *Stachis* L., *Ranunculus* L., *Veronica* L., *Potentilla* L., *Rumex* L., *Melandrium* Roehl., *Polygonum* L., *Fritillaria* L. На іншому кінці варіаційного ряду були представники родів *Trifolium* L., *Lamium* L., *Leucanthemum* Mill., *Urtica* L., *Echium* L., *Symphytum* L., *Verbascum* L. Середні показники більшості видів Poaceae були менші вказаного середнього значення. Подібні результати виявились і в інших авторів [25].

На рівні родин, родів і видів найчастіше трапляється інтенсивність асиміляції вуглекислого газу в межах 11–20 мг·CO₂/дм² · год. (відповідно 60,0, 46,2 та 48,7 %). Значення менше 10,0 мг·CO₂/дм² · год. траплялися у 20–26 % вивчених представників, а понад 20,0 мг·CO₂/дм² · год. – у 4–11 % (рис. 1).

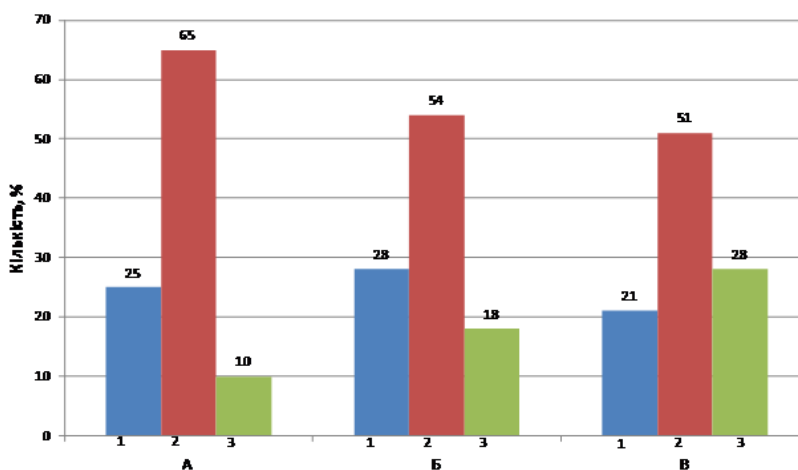


Рис. 1. Частота трапляння середніх показників інтенсивності фотосинтезу лучних представників Лівобережного Лісостепу України за родинами (А), родами (Б), видами (Б): 1 – 1–10, 2 – 11–20, 3 – понад 21 мг CO₂/дм²·год.

Д. А. Алієв [2] наводить загальноприйнятну градацію значень інтенсивності фотосинтезу. Величини в 2–7 мг·CO₂/дм² · год. – низький показник, 10–15 – середній, 15–25 – достатній, 25–40 – високий. Також автор вказує максимальні значення за даними різних досліджень на рівні 80–100 і навіть 200 мг·CO₂/дм² · год. при різних методах вивчення. Виходячи з наведеної класифікації, можна вважати, що інтенсивність асиміляції CO₂ вивчених лучних представників в основному середня та достатня.

Аналіз отриманих результатів відповідно до систематичного положення досліджених видів рослин показав, що в цілому представники класу Magnoliopsida (Dycotyledones) мають вищу інтенсивність фотосинтезу порівняно з класом Liliopsida (Monocotyledones) приблизно на 10 %. Серед видів дводольної флори високі показники

мали Fabaceae, Urticaceae, Boraginaceae та деякі інші. Меншими вони були у Caryophyllaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Polygonaceae. Решта родин мали цей показник на рівні середніх значень. У вивчених однодольних тільки Liliaceae мали показник на рівні низьких значень, у решти він був у межах середніх і достатніх цифр.

У цілому, за господарськими групами рослин на луках [5], показник у цифровому відношенні в низхідному порядку мав такий вигляд: Fabaceae > Poaceae > Sueraceae. Види групи різнотрав'я мали його в середньому $13,1 \pm 5,3 \text{ мг} \cdot \text{CO}_2 / \text{дм}^2 \cdot \text{год}$.

Максимальні та мінімальні значення інтенсивності фотосинтезу упродовж онтогенезу також відрізняються великою варіабельністю. Менше $10 \text{ мг} \cdot \text{CO}_2 / \text{дм}^2 \cdot \text{год}$ ці значення були у представників 15 родів, $10\text{--}20 \text{ мг} \cdot \text{CO}_2 / \text{дм}^2 \cdot \text{год}$ – у 13, а понад $20 \text{ мг} \cdot \text{CO}_2 / \text{дм}^2 \cdot \text{год}$ – у 11.

Порівняння вивченого показника у лучних рослин за біоморфами, за О. Л. Бельгардом [5], показало, що однорічні лучні види мали його на рівні середніх і достатніх величин. Цей факт, очевидно, дозволяє їм швидко накопичити органічні речовини для того, щоб витримати конкуренцію з багаторічними рослинами, які в лучних травостоях переважають. Багаторічні представники проявляли здатність до асиміляції CO_2 в широких межах від низької до високої. Причому кореневищні види мали інтенсивність фотосинтезу в основному достатню та високу. На нашу думку, це можна пояснити кращими можливостями при весняному відростанні та прискороному формуванні вегетативних і генеративних органів за рахунок запасу поживних речовин у підземних видозмінах пагона. Така їх властивість, мабуть, і дозволяє перемагати в конкуренції з іншими багаторічними видами.

Аналіз активності асиміляції CO_2 вивчених рослин відповідно до їх відношення до вологи (гігморфи) виявив, що вивчені гігрофіти та типові ксерофіти мали показник в основному достатній і високий, що дозволяло їм накопичувати досить велику масу надземних органів. Мезофітні види з перехідними формами володіли різними значеннями показника від низьких до високих, що певною мірою може пояснити їх роль у формуванні лучних ценозів.

Динаміка інтенсивності асиміляції CO_2 мала таку тенденцію з деякими відхиленнями: на початку вегетації показник низький, у подальшому до фази колосіння – бутонізації – початку квітування спостерігається його збільшення. Після квітування та при масовому плодоношенні виявляється його поступовий спад і дуже низький – у кінці вегетації.

Таку картину можна показати на прикладі *Elytrigia repens* (L.) Nevsi (рис. 2). На графіку спостерігається одновершинна крива залежності показника від фази онтогенезу. Максимальні значення виявляються у період виходу в трубку – колосіння. На початку вегетації й у кінці показник низький, перебуває приблизно на одному рівні. У багатьох Asteraceae, Labiatae, Brassicaceae, Rosaceae та інших виявляється подібна тенденція.

Досить суттєві корективи можуть вносити зміни метеофакторів, тип ґрунту тощо. На прикладі багатьох видів можна побачити зменшення показника при формуванні основної частини вегетативних і генеративних органів при підвищенні температури до $+35\text{...}+37 \text{ }^\circ\text{C}$ та тривалій відсутності опадів. Такі погодні умови часто спостерігаються у кінці травня – червні на більшій частині Лівобережжя в останні роки. Згодом, при зниженні температури та дошовій погоді, спостерігається поступове збільшення показника у період квітування та плодоношення.



Рис. 2. Динаміка інтенсивності фотосинтезу *Elytrigia repens* L. на вивчених луках

Висновки

Інтенсивність фотосинтезу лучної флори – важливий і дуже мінливий показник життєдіяльності рослин, який залежить від багатьох факторів, у першу чергу від систематичного положення, фази онтогенезу, зовнішніх умов. Середні значення показника були у дводольних рослин $14,0 \pm 5,8$ мг·CO₂/дм² · год., у однодольних – $12,8 \pm 3,7$ мг·CO₂/дм² · год. Найбільше представників видів, родів, родин мали значення в межах 10–20 мг·CO₂/дм² · год., тобто вони проявляють в основному середню та достатню здатність до асиміляції CO₂. Для представників родин Fabaceae, Urticaceae, Boraginaceae характерні максимальні показники, мінімальні значення були в родинях Caryophyllaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Polygonaceae. Динаміка інтенсивності фотосинтезу упродовж онтогенезу показала його зростання до переходу в генеративний стан із наступним зниженням. Великі корективи в цю тенденцію вносять умови зростання рослин, зокрема вологість і зміни температури навколишнього середовища.

Бібліографічні посилання

1. Алексеев Л. Н. Продуктивность луговых растений в зависимости от условий среды. – Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1967. – 168 с.
2. Алиев Д. А. Фотосинтетическая деятельность, минеральное питание и продуктивность растений. – Баку : Элм, 1974. – 335 с.
3. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока Украины. – К., 1950. – 264 с.
4. Билль К. Я. Взаимосвязь углеродного метаболизма и фотосинтетической активности хлоропластов в листьях кукурузы / К. Я. Билль, И. Р. Фомина // Физиология и биохимия культ. растений. – 1985. – Т. 17, № 2. – С. 118–122.
5. Боговін А. В. Трав'янисті біогеоценози, їх поліпшення та раціональне використання / А. В. Боговін, І. Т. Слюсар, М. К. Царенко. – К. : Аграрна наука, 2005. – 360 с.
6. Вікторов Д. П. Практикум по физиологии растений. – Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 1991. – 174 с.
7. Гуляев Б. И. Фотосинтез и продуктивность растений: проблемы, достижения, перспективы исследований // Физиология и биохимия культ. растений. – 1996. – Т. 28, № 1–2. – С. 15–35.
8. Горбунова Г. С. Изменения фотосинтеза и некоторых других физиологических процессов в онтогенезе растений в связи с различными условиями среды: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1953. – 18 с.
9. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследования). – М. : Колос, 1979. – 416 с.

10. **Карманов В. Г.** Сопряженные изменения фотосинтеза водного и теплового режимов растений в зависимости от факторов внешней среды / В. Г. Карманов, Г. А. Одуманова-Дунаева, В. Е. Соловьев // Ботан. журн. – 1981. – Т. 66, № 4. – С. 502–514.
11. **Кособрюхов А. А.** Влияние периодического повышения концентрации углекислоты в атмосфере на CO_2 -газообмен и содержание углеводов в листьях огурцов // Вестник Башкирского ун-та. – 2001. – № 2 (1). – С. 47–49.
12. **Кочубей С. М.** Физико-химические процессы фотосинтеза: история исследований и современное состояние // Физиология и биохимия культ. растений. – 1996. – Т. 28, № 1–2. – С. 73–88.
13. **Лукьянова Л. М.** Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики / Л. М. Лукьянова, Т. Н. Локтева, Т. М. Бульчова. – Апатиты : АН СССР, 1986. – 127 с.
14. **Марковская Е. Ф.** Зависимость CO_2 -газообмена огурца от факторов среды на ранних этапах онтогенеза / Е. Ф. Марковская, В. К. Курец // Физиология и биохимия культ. растений. – 1986. – Т. 18, № 2. – С. 186–192.
15. **Морозов В. Л.** Экология дальневосточного крупнотравья / В. Л. Морозов, Г. А. Белая. – М. : Наука, 1988. – 255 с.
16. **Орлова Л. Д.** Фізіологічні особливості синяка звичайного (*Echium vulgare* L.) / Л. Д. Орлова, Т. С. Двірна / Сучасні проблеми біології, екології та хімії. Матер. міжнар. конф., присвяченої 20-річчю біологічного факультету ЗНУ. – Запоріжжя, 2007. – С. 73–76.
17. **Регуляція** фотосинтезу і продуктивність рослин: фізіологічні та екологічні аспекти / Т. М. Шадчина, Б. І. Гуляев, Д. А. Кірізій и др. – К. : Фітосоціоцентр, 2006. – 384 с.
18. **Сидоренко В. Г.** Эколого-ценотические факторы повышения фотосинтетической и биологической продуктивности луговых фитоценозов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – Ботаника. – Д., 1980. – 26 с.
19. **Стасик О. О.** Влияние высокотемпературного стресса на водный режим, фотосинтез и фотодыхание в листьях проростков разных по засухоустойчивости сортов озимой пшеницы / О. О. Стасик, И. А. Григорюк // Физиология и биохимия культ. растений. – 2000. – Т. 32, № 3. – С. 171–178.
20. **Стасик О. О.** Параметри фотосинтетичного апарату та зернова продуктивність видів і сортів ярої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т. 39, № 3. – С. 200–206.
21. **Стасик О. О.** Аналіз внутрішніх чинників міжгенотипної варіабельності інтенсивності фотосинтезу в роді *Triticum* L. за даними газометричних досліджень // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т. 39, № 6. – С. 488–495.
22. **Стахів М. П.** Вплив рівня фосфорного живлення на фотосинтетичний апарат і продуктивність рослин озимої пшениці / М. П. Стахів, В. В. Швартау, Д. А. Кірізій // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т. 39, № 6. – С. 514–521.
23. **Тітаренко Т. Є.** Вплив затоплення ґрунту на CO_2 -газообмін, транспірацію, вміст пластидних пігментів і флуоресценцію хлорофілу у плодкових рослин / Т. Є. Тітаренко, Д. А. Кірізій, О. І. Китаїв // Физиология и биохимия культ. растений. – 2001. – Т. 33, № 3. – С. 268–274.
24. **Феоктістов П. О.** Інтенсивність фотосинтезу проростків озимої м'якої та твердої пшениці за дії високої температури / П. О. Феоктістов, Д. А. Кірізій, І. П. Григорюк // Физиология и биохимия культ. растений. – 2005. – Т. 37, № 4. – С. 292–298.
25. **Физиология** и биохимия многолетних растений на Севере. – Л. : Наука, 1982. – 142 с.

Надійшла до редколегії 22.01.2010