

УДК 581.132:581.134:633.11“321”:546.77:632.112

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ И ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ РАСТЕНИЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ПРИМЕНЕНИИ МОЛИБДЕНОВОКИСЛОГО АММОНИЯ В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ

© 2020 г. И. И. Серегина^{1,*}, Н. Т. Ниловская²

¹ Российский государственный аграрный университет—МСХА им. К.А. Тимирязева
127550 Москва, ул. Тимирязевская, 49, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии им. Д.Н. Прянишникова
127550 Москва, ул. Прянишникова, 31, Россия

*E-mail: seregina.i@inbox.ru

Поступила в редакцию 04.10.2019 г.

После доработки 16.12.2019 г.

Принята к публикации 10.04.2020 г.

В модельных опытах с почвенной культурой изучены защитно-стимулирующие особенности влияния молибдена на фотосинтетическую активность и донорно-акцепторные отношения, складывающиеся в растениях пшеницы в течение вегетационного периода в зависимости от уровня азотного питания и условий водообеспечения. Проведена оценка вклада отдельных элементов в эффективность работы фотосинтетической поверхности растений пшеницы в оптимальных условиях водообеспечения и при окислительном стрессе, вызванном краткосрочной почвенной засухой.

Ключевые слова: яровая пшеница, молибден, предпосевная обработка, показатели фотосинтетической деятельности растений, донорно-акцепторные отношения растений, содержание хлорофилла.

DOI: 10.31857/S0002188120070091

ВВЕДЕНИЕ

Одним из аспектов биологизации земледелия является повышение роли биологического азота в результате активизации процессов поглощения и использования азота почвы при применении микроэлементов [1–3].

Многочисленными исследованиями, проведенными с различными культурами, установлена существенная роль молибдена в питании растений [4]. Основной физиолого-биохимической ролью молибдена в растениях является его участие в азотном обмене [5]. В зеленых тканях растений фермент локализован на внутренней мембране хлоропластов вместе с глутаминсинтетазой и глутаматсинтетазой [5, 6]. Показано, что молибден в наибольшем количестве находится в хлоропластах листьев и лейкопластах корней растений и в меньшем количестве — в митохондриях. Выявлено, что при использовании молибденовых удобрений увеличивается содержание хлорофиллов в листьях растений и интенсивность их фотосинтеза, особенно в засушливых условиях выращивания [7–9]. Это связывают с повышением устойчивости к разрушению белково-пигментно-

го комплекса, а также с увеличением содержания аскорбиновой кислоты, которая участвует в регенерации хлорофилла и бактериофилла из продуктов их фотоокисления [7–9]. Показано, что в условиях засухи молибден уменьшает дневную депрессию фотосинтеза, способствуя стабилизации дыхательного газообмена в результате усиления пентозофосфатного окисления, а также путем увеличения активности АТФ-азы, глутаматдегидрогеназы и глутаминсинтетазы [7, 9–11].

Исследованиями было выявлено, что основное значение молибдена определяется устранением вызванного дефицитом влаги нарушения обмена веществ, а также упрочнением структурных элементов клетки, в результате чего активизируются защитные реакции растительного организма. Однако механизмы действия молибдена на рост и развитие яровой пшеницы в течение вегетации при выращивании в условиях засухи изучены недостаточно и в связи с этим представляют большой научный интерес и практическую значимость.

Цель работы — изучение влияния молибдена на фотосинтетическую активность и донорно-ак-

цепторные отношения, складывающиеся в растениях яровой пшеницы в условиях оптимального водообеспечения и засухи в зависимости от уровня азотного питания.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проводили в почвенной культуре в вегетационном домике (опыт 1) кафедры агрономической и биологической химии и радиологии РГАУ—МСХА им. К.А. Тимирязева и в фитотронной установке (опыт 2) в лаборатории физиологии питания и продуктивности растений ВНИИ им. Д.Н. Прянишникова. Объектом исследования была яровая пшеница сорта Иволга, которая отличается низкой устойчивостью к засухе в критический период роста [12].

Закладку вегетационных опытов проводили по общепринятым методикам [13, 14]. Для этого растения пшеницы выращивали в сосудах Вагнера, вмещающих 5 кг сухой почвы. Для опыта использовали дерново-подзолистую среднесуглинистую почву со следующей агрохимической характеристикой: pH_{KCl} 6.7 (потенциометрическим методом в модификации ЦИНАО, ГОСТ 26483-91), H_r — 0.5 мг-экв./100 г почвы (по Каппену), S — 13.5 мг-экв./100 г почвы (по Каппену—Гильковичу, ГОСТ 27821-88), V — 96%, содержание гумуса — 1.8% (по Тюрину), легкогидролизуемого азота — 67 мг/кг почвы (по Тюрину—Кононовой). Обеспеченность подвижными формами фосфора и калия составила 27.8 и 28.0 мг/кг почвы соответственно (по методу Кирсанова в модификации ЦИНАО, ГОСТ 26207-91). Содержание подвижного молибдена составляло 0.28 мг/кг почвы (ГОСТ Р 50689-84, в вытяжке оксалатного буферного раствора).

Предпосевную обработку семян пшеницы при проведении вегетационного опыта осуществляли раствором молибденовокислого аммония $((NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O)$ из расчета 50 мг Мо/ц семян. Концентрация молибденовокислого аммония была выбрана на основании ранее проведенных лабораторных исследований. Контрольным был вариант без применения молибденовокислого аммония.

Уровни минерального питания создавали путем внесения химически чистых солей NH_4NO_3 , KH_2PO_4 и KCl . В опытах варьировали уровни азотного питания путем внесения следующих доз азота: N_1 — 50 мг N/кг почвы, N_2 — 150 мг N/кг почвы, N_3 — 300 мг N/кг почвы. Во всех вариантах фосфор и калий вносили из расчета каждого элемента по 300 мг/кг почвы.

Оптимальные условия водообеспечения создавали путем полива сосудов по массе до 60% полной влагоемкости (ПВ) в течение всего вегетационного периода. Для создания условий недостатка влаги в почве в критический период роста растений моделировали засуху “северного типа”, которая характерна для Нечерноземной зоны. Для этого прекращали полив растений на IV этапе органогенеза до наступления в почве влажности устойчивого завядания (40% ПВ), после чего возобновляли полив [15]. Продолжительность засухи составляла 7 сут. Повторность всех опытов четырехкратная.

Для оценки показателей фотосинтетической деятельности растений и донорно-акцепторных отношений растений в течение онтогенеза отбирали пробы в каждом варианте (1 сосуд). В вариантах, где растения выращивали при оптимальном водообеспечении, пробы растений отбирали в следующие фазы: выход в трубку (VI этап органогенеза), колошение (VIII этап), цветение (IX этап), молочная спелость (XI этап). В вариантах с недостаточным водообеспечением пробы растений отбирали до начала засухи (VI этап), после окончания засухи (VIII этап), в репарационный период, т.е. через 5 сут после окончания засухи (IX этап), в молочную спелость (XI этап). При этом определяли нарастание биомассы растений, площадь ассимиляционной поверхности отдельных органов растений пшеницы [16].

Для оценки фотосинтетической деятельности растений пшеницы рассчитывали фотосинтетические показатели [17]. Удельная поверхностная плотность листьев (УППЛ) определяется как отношение массы листьев к площади листьев (мг/см²). УППЛ показывает эффективность работы листьев в изучаемых условиях. Фотосинтетический потенциал (ФП) позволяет оценить величину и продолжительность работы листьев (м²/сут). ФП рассчитывали путем суммирования ежедневных показателей площади листьев за весь вегетационный период, интегрируя величину и длительность работы ассимиляционной поверхности. Продуктивная работа листьев (ПРЛ) определяется количеством массы зерна (г) в расчете на единицу ФП (г/м²/сут). Коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза ($K_{хоз}$) отражает долю биомассы зерна в общей биомассе надземной части растений (%).

Для характеристики донорно-акцепторных отношений, складывающихся в растениях в различных условиях выращивания, рассчитывали следующие показатели [17]: массу колоса, прихо-

дающуюся на единицу массы листьев в фазе цветения ($M_{\text{кол}}/M_{\text{листьев}}$); массу колоса, приходящуюся на единицу массы побега в фазе цветения ($M_{\text{кол}}/M_{\text{побега}}$); массу зерна, приходящуюся на единицу массы листьев в фазе цветения ($M_{\text{зерна}}/M_{\text{листьев}}$), площадь листьев в фазе цветения, приходящуюся на единицу массы колоса в фазе цветения ($S_{\text{листьев}}/M_{\text{колоса}}$).

Для оценки значения молибдена в формировании ростовых функций растений пшеницы сорта Иволга на ранних этапах онтогенеза растений в разных условиях водообеспечения при применении обработки семян молибденом была проведена серия краткосрочных лабораторных экспериментов. Эксперименты проводили в термостате, где дневная температура была равна 23°C, ночная — 18°C. Семена пшеницы обрабатывали перед посевом путем намачивания в растворах молибденовокислого аммония из расчета 0, 10, 30, 50, 100, 150 мг/ц семян. Контролем служили семена без обработки. Семена контрольного варианта и семена, предварительно обработанные растворами соли молибдена, высевали по 10 шт. на полоски фильтровальной бумаги, которые сворачивали в рулоны и помещали по 5 рулонов в стакан с дистиллированной водой или с раствором сахарозы (5 атм). Через 7 сут после посева оценивали всхожесть, линейные размеры и биомассу проростков и их корней.

Для изучения влияния различных доз молибденовокислого аммония при предпосевной обработке семян на содержание хлорофилла в листьях в зависимости от условий водообеспечения был проведен краткосрочный опыт с растениями пшеницы сорта Иволга в фитотронной установке, в которой контролировали температуру и освещение. Источником света служили лампы ДРИ-2000-6 (мощность 2 кВт), помещенные в водный экран с проточной водой для снятия инфракрасной радиации. Растения выращивали в сосудах емкостью 1 кг почвы. Для опыта использовали дерново-подзолистую среднесуглинистую почву (агрохимическая характеристика представлена выше). Перед посевом семена обрабатывали молибденовокислым аммонием из расчета 30 и 50 г/ц семян. В течение 14 сут растения поливали из расчета 60% ПВ. Затем в вариантах с засухой прекращали полив до наступления в почве влажности устойчивого завядания (40% ПВ). Продолжительность экспериментов составила 21 сут. Уровень азотного питания создавали из расчета 50 (N_1), 150 (N_2) и 300 (N_3) мг/кг почвы, уровни фосфора и калия — каждого элемента по 300 мг/кг почвы. После окончания эксперимента в листьях растений определяли содержание хлорофиллов a

и b , сумму хлорофиллов ($a + b$), а также соотношение хл. a : хл. b . Содержание пигментов определяли в вытяжке 100%-ного ацетона на спектрофотометре СФ-46 [18].

Повторность всех опытов семикратная. Результаты исследования обработаны однофакторным методом дисперсионного анализа [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основными показателями, которые позволяют оценить изменения роста и развития проростков растений, являются линейные размеры стеблей и листьев, скорость накопления биомассы [17]. Показано, что обработка семян молибденовокислым аммонием привела к увеличению длины проростков пшеницы по сравнению с контролем без обработки семян (табл. 1). Наибольший эффект от применения молибденовокислого аммония отмечен при использовании дозы 50 г/ц семян. При этом достоверно увеличивалась всхожесть семян, длина проростков и их корней, а также сухая масса проростков и корней. В этом же варианте отмечено увеличение доли корней в общей сухой массе проростков до 36%, против 30% в контрольном варианте (без молибдена). Это свидетельствовало о стимулирующем действии молибдена на рост и развитие корневой системы пшеницы на ранних этапах. Увеличение концентрации молибдена в 2 и 3 раза приводило к торможению ростовых реакций проростков, в результате чего снижалась не только всхожесть семян, но и линейные размеры, а также сухая масса проростков пшеницы.

Показано, что при прорастании семян пшеницы без обработки молибденом в условиях недостатка влаги происходило значительное замедление ростовых процессов по сравнению с оптимальным увлажнением. При этом показатели роста снижались в 1.5–2.0 раза. В вариантах с обработкой семян пшеницы молибденом степень торможения ростовых процессов снижалась. Наибольший эффект от обработки семян молибденом в условиях засухи, так же как и при оптимальном водообеспечении проростков, отмечен при использовании дозы 50 г/ц. При этом достоверно возросла длина проростков и корней и их сухая масса.

Для оценки эффективности изученных факторов на ранних этапах развития использовали относительные показатели устойчивости растений [19]. Оценка степени изменения длины и массы корня в начальные фазы развития (на 5–7 сут после посева) показывает отзывчивость изучаемого сорта зерновой культуры к факторам внешней

Таблица 1. Влияние молибдена на ростовые показатели проростков яровой пшеницы сорта Иволга в зависимости от условий водообеспечения (опыт с 7-суточными растениями)

Доза Мо, г/ц семян	Всхожесть, %	Длина, см		Сухая масса, г		
		проростков	корней	проростков	корней	всего проростка
Оптимальное водообеспечение						
0	90	11.5	7.8	3.7	1.6	5.3
10	90	12.3	8.9	3.9	1.6	5.5
30	90	13.7	9.0	4.0	1.8	5.8
50	95	15.7	9.5	4.4	2.5	6.9
100	80	12.8	6.6	3.3	1.3	4.6
150	70	12.4	4.8	2.4	1.1	3.5
<i>HCP</i> ₀₅	4	1.2	1.0	0.5	0.6	
Засуха						
0	90	4.7	4.6	2.3	1.5	3.8
10	90	4.7	3.8	2.7	1.5	4.2
30	90	5.8	4.5	3.9	1.6	5.5
50	95	6.7	5.7	4.7	1.9	6.6
100	80	5.7	4.4	3.7	1.4	5.1
150	70	4.4	3.3	2.7	1.0	3.7
<i>HCP</i> ₀₅	4	0.9	0.8	0.6	0.4	

Примечание. *HCP*₀₅ — наименьшая существенная разность для 5%-ного уровня значимости.

среды, в том числе к стрессовым. В качестве показателя уровня лабораторной эффективности применения обработок семян молибденом можно использовать индекс длины корня (**ИДК**) — отношение длины наибольшего корня к длине корня в контроле и корневой индекс (**КИ**) — отношение массы корня к массе надземной части растений. При проращивании семян на воде (т.е. при оптимальном водообеспечении) наибольшие показатели ИДК (1.22) и КИ (0.36) были получены в варианте, где семена перед посевом обрабатывали раствором молибденовокислого аммония в дозе 50 г/ц семян. В условиях засухи наибольший индекс длины корня (1.24) был получен так же как при оптимальном водообеспечении при дозе 50 г Мо/ц семян. Выявлено, что в данном варианте молибден наилучшим образом влиял на развитие корневой системы проростков, при этом улучшая процессы поглощения и транспорта элементов минерального питания и воды корнем, результатом чего явилось преобладание массы корневой системы над массой побега как при оптимальном водообеспечении, так и при недостатке влаги.

Таким образом, лабораторные исследования позволили выявить наиболее оптимальную дозу молибденовокислого аммония — 50 мг/ц семян, которую можно рекомендовать для применения в

качестве предпосевной обработки семян яровых зерновых культур при проращивании как при оптимальном водообеспечении, так и при недостаточном.

При оценке факторов, которые позволяют выявить потенциал продуктивности зерновых культур, следует учитывать влияние условий минерального питания и обеспеченности микроэлементами на активность фотосинтетического аппарата в течение вегетационного периода. Было установлено, что эффективность действия молибдена зависела от его дозы для обработки семян, уровня азотного питания и условий водообеспечения растений (табл. 2). Показано, что в оптимальных условиях водообеспечения в течение всего периода выращивания применение молибдена в дозе 30 г/ц семян не оказало положительного влияния на содержание хлорофилла в проростках пшеницы. Наблюдали снижение содержания суммы хлорофиллов ($a + b$) за счет уменьшения содержания и хлорофилла a , и хлорофилла b при всех уровнях азотного питания. С увеличением дозы азота содержание суммы хлорофилла ($a + b$) уменьшалось в большей степени за счет снижения содержания хлорофилла b .

Применение молибденовокислого аммония в дозе 50 г Мо/ц семян в этих же условиях оказыва-

ло положительное влияние на содержание зеленых пигментов в 3-недельных проростках пшеницы. Однако действие молибдена зависело от уровня азотного питания. Наибольшая эффективность молибдена была получена при низкой дозе азота (N_1). Величина суммы хлорофиллов ($a + b$) в этом варианте возросла на 15% (до 1.22 против контроля 0.78), за счет увеличения содержания хлорофилла a на 11, хлорофилла b — на 22%. Это привело к смещению соотношения хлорофилл a : хлорофилл b в сторону увеличения последнего в структуре хлорофиллового комплекса, что могло влиять на увеличение относительного числа фотосистем 2. С увеличением уровня азотного питания эффективность молибдена снижалась. При средней дозе азота (N_2) достоверного изменения содержания хлорофиллов в листьях пшеницы при применении молибдена не получено. Следует отметить, что при высокой дозе азота (N_3) применение молибдена в дозе 50 г/ц семян так же, как и при дозе 30 г/ц семян, способствовало снижению относительного содержания хлорофилла a и хлорофилла b , однако доля хлорофилла b в структуре хлорофиллового комплекса возрастала. В этих вариантах соотношение хлорофилл a : хлорофилл b увеличивалось до 1.96 по сравнению с контролем (1.53) в результате резкого уменьшения доли хлорофилла b почти в 2 раза. Это свидетельствовало о перестройке фотосинтетического аппарата листьев растений, в результате чего увеличивалась доля фотосистемы 1.

Оценка результатов, полученных в вариантах, где моделировали засуху в фазе кущения пшеницы, показала, что с увеличением уровня азотного питания в условиях засухи происходило постепенное снижение содержания суммы пигментов. При средней дозе азота (N_2) произошло уменьшение суммы хлорофиллов на 14%, при высокой дозе азота (N_3) уменьшение составило >40%. Снижение содержания суммы хлорофиллов произошло как за счет хлорофилла a , так и за счет хлорофилла b . При средней дозе азота снижение содержания хлорофилла a составило 16, хлорофилла b — 12.5%. При высокой дозе азота снижение содержания хлорофиллов составило 40 и 50% соответственно. Отмечено уменьшение соотношения хлорофилл a : хлорофилл b , что свидетельствовало об изменении структуры хлорофиллового комплекса.

При использовании обработки семян молибденом в условиях засухи наблюдали увеличение содержания пигментов во всех вариантах опытов по сравнению с контролем без применения молибдена. Следует отметить, что наибольший эффект

был получен при использовании дозы молибдена 50 г/ц семян. С увеличением уровня азотного питания эффективность применения молибдена возрастала. При этом достоверно увеличивалось содержание суммы хлорофиллов при всех уровнях азотного питания за счет увеличения содержания и хлорофилла a , и хлорофилла b . Например, содержание суммы хлорофиллов возрастало в 1.32–1.96 раза, содержание хлорофилла a — в 1.30–1.81 раза, хлорофилла b — в 1.36–2.25 раза. Также отмечены изменения соотношения хлорофилл a : хлорофилл b . Положительные изменения структуры хлорофиллового комплекса при применении молибдена получены на фоне средней дозы азота, что связано с повышением устойчивости белково-пигментного комплекса листового аппарата пшеницы в условиях воздействия окислительного стресса. На фоне низкого и высокого уровней азота в почве соотношение хлорофилл a : хлорофилл b снижалось в вариантах с применением молибдена, что было обусловлено увеличением доли хлорофилла b в структуре хлорофиллового комплекса по сравнению с хлорофиллом a . Это могло послужить причиной перестройки фотосинтетического аппарата растений пшеницы в результате преобладания фотосистемы 2.

Таким образом, можно сделать вывод, что эффективность действия молибдена на формирование фотосинтетического аппарата растений пшеницы как при оптимальном водообеспечении, так и в условиях воздействия окислительного стресса, вызванного засухой, зависела от дозы молибденовокислого аммония и уровня азотного питания. При оптимальном водообеспечении наибольшее действие молибдена на содержание хлорофилла было получено при дозе 50 г Мо/ц семян при низком уровне азота. В тех же условиях доза молибдена 30 г Мо/ц семян оказалась недостаточной для проявления положительного эффекта. Наилучшая структура хлорофиллового комплекса была получена на фоне высокого обеспечения растений азотом при обеих дозах молибдена. В условиях засухи наибольшее действие молибдена на содержание хлорофилла и структуру хлорофиллового комплекса проявлялось при среднем уровне азотного питания.

Известно, что фотосинтетическая деятельность растений в течение вегетационного периода определяет их биологическую продуктивность. Основным органом фотосинтеза является листовой аппарат растений, представляющий собой центр образования ассимилятов и метаболизма, а также донором ассимилятов для репродуктивных органов. При изучении влияния молибдена на рост и развитие растений представляет интерес

Таблица 2. Содержание хлорофиллов в листьях пшеницы в зависимости от дозы молибдена, уровня азотного питания и условий водообеспечения (опыт с 21-суточными растениями)

Условия питания		Содержание хлорофиллов, мг/г сырого вещества		Сумма хлорофиллов ($a + b$), мг/г сырого вещества	Соотношение хл. a : хл. b
доза азота, мг/кг почвы	доза молибдена, г/ц семян	a	b		
Оптимальное водообеспечение весь период вегетации					
50	0	0.69	0.37	1.06	1.86
	30	0.63	0.35	0.98	1.80
	50	0.77	0.45	1.22	1.71
HCP_{05}		0.04	0.06	—	—
150	0	0.76	0.39	1.15	1.95
	30	0.67	0.31	0.98	1.72
	50	0.79	0.42	1.21	1.88
HCP_{05}		0.09	0.06	—	—
300	0	0.78	0.51	1.29	1.53
	30	0.51	0.26	0.77	1.96
	50	0.55	0.28	0.83	1.96
HCP_{05}		0.04	0.06	—	—
Засуха в фазе кушения					
50	0	0.66	0.36	1.02	2.11
	30	0.71	0.38	1.09	1.87
	50	0.86	0.49	1.35	1.76
HCP_{05}		0.04	0.06	—	—
150	0	0.57	0.32	0.89	1.78
	30	0.88	0.38	1.26	2.32
	50	0.89	0.44	1.33	2.02
HCP_{05}		0.09	0.06	—	—
300	0	0.47	0.24	0.71	1.96
	30	0.58	0.38	0.96	1.53
	50	0.85	0.54	1.39	1.57
HCP_{05}		0.04	0.06	—	—

оценка суммарных показателей фотосинтетической деятельности ассимиляционного аппарата, а также изучение донорно-акцепторных отношений, складывающихся между колосом и ассимилирующим аппаратом в период формирования зерна.

В экспериментах показано, что молибден не оказывал существенного влияния на величину фотосинтетического потенциала (табл. 3). При этом обработка семян молибденом способствовала увеличению продуктивной работы листьев во всех вариантах. В то же время величина продуктивной работы листьев (ПРЛ) в значительной мере зависела от условий выращивания и уровня азотного питания. Например, при применении

молибдена на фоне низкой дозы азота увеличение показателя ПРЛ было в 1.4 раза, на фоне средней дозы азота — на 6%, на фоне высокой дозы азота — на 5–11%. Выявлено, что молибден способствовал увеличению эффективности работы листового аппарата, т.е. на единицу площади листьев создавалось большее количество зерна по сравнению с контрольным вариантом.

Удельная поверхностная плотность листьев (УППЛ) также позволяет оценить эффективность работы листового аппарата пшеницы в изученных условиях. Применение молибдена способствовало снижению показателя УППЛ и увеличению площади листьев, обслуживающих колос, при обоих уровнях азотного питания. Ве-

Таблица 3. Влияние молибдена на показатели фотосинтетической деятельности растений пшеницы сорта Иволга при оптимальном водообеспечении и засухе

Условия питания		Оптимальное водообеспечение					Засуха на VI этапе органогенеза				
доза азота, мг/кг почвы	пред-посевная обработка семян	ФП, м ² /сут	ПРЛ, г/м ² /сут	УППЛ, мг/см ²	$\frac{S_{\text{лист}}}{M_{\text{колос}}}$	$K_{\text{хоз}}, \%$	ФП, м ² /сут	ПРЛ, г/м ² /сут	УППЛ, мг/см ²	$\frac{S_{\text{лист}}^*}{M_{\text{колос}}}$	$K_{\text{хоз}}^*, \%$
Опыт в вегетационном домике											
50	H ₂ O	0.23	0.92	1.78	0.28	30	0.10	1.20	2.66	0.25	26
	Mo	0.24	1.29	1.46	0.30	38	0.07	1.71	2.43	0.26	23
300	H ₂ O	0.18	1.22	2.05	0.17	25	0.07	0.71	2.97	0.16	11
	Mo	0.23	1.35	1.89	0.31	33	0.08	1.75	1.67	0.36	23
HCP ₀₅		0.05	0.10	0.22	0.05	—	0.02	0.07	0.12	0.03	
Опыт в фитотронной установке											
150	H ₂ O	0.30	2.67	1.86	0.27	42	0.13	0.77	1.63	0.29	24
	Mo	0.31	2.84	1.74	0.30	48	0.12	1.09	1.61	0.30	22
300	H ₂ O	0.37	2.32	1.99	0.25	43	0.10	0.67	2.08	0.15	14
	Mo	0.38	2.44	1.80	0.29	45	0.15	2.12	1.80	0.34	36
HCP ₀₅		0.06	0.12	0.10	0.03	—	0.03	0.18	0.05	0.06	

Примечание. ФП — фотосинтетический потенциал, ПРЛ — продуктивная работа листьев, УППЛ — удельная поверхностная плотность листьев, $S_{\text{лист}} : M_{\text{колос}}$ — площадь листьев в фазе цветения, приходящаяся на единицу массы колоса в фазе цветения, $K_{\text{хоз}}$ — коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза.

роятно, это и определило увеличение аттрагирующей способности колоса пшеницы и рост урожайности растений при применении молибдена. Об этом свидетельствовало и увеличение коэффициента хозяйственной эффективности фотосинтеза ($K_{\text{хоз}}$) в обоих экспериментах.

Показано, что в вариантах без применения молибдена, где моделировали засуху в критический период роста растений, с увеличением уровня азотного питания снижались показатели фотосинтетической деятельности растений. Выявлено уменьшение фотосинтетического потенциала на 30%, продуктивной работы листьев — на 13–40% и площади листьев, обеспечивающих колос, на 10–40%, что свидетельствовало о снижении площади функционально активных листьев. Снижение площади активно функционирующей листовой поверхности в условиях засухи определяло уменьшение зерновой продуктивности растений пшеницы. В этих же условиях показано увеличение удельной поверхностной плотности листьев в фазе цветения, что обусловило ухудшение оттока ассимилятов в формирующиеся зерновки, в результате чего происходило снижение массы 1000 зерен. Уменьшение коэффициента хозяйственной эффективности фотосинтеза также показало резкое уменьшение активности ассимиляцион-

ной поверхности растений и в конечном итоге — ухудшение оттока ассимилятов в зерна, что препятствовало получению хорошего урожая зерна.

Показано, что эффективность молибдена в условиях засухи зависела от уровня азотного питания. При применении молибдена на фоне низкой (в вегетационном домике) и средней (в фитотроне) доз азота показано торможение ростовых процессов, что обусловило снижение фотопотенциала на 8 и 30% соответственно по сравнению с контрольным вариантом. На фоне высокой дозы азота выявлено положительное действие молибдена на ростовые процессы в этих же условиях. Показано возрастание величины фотосинтетического потенциала в 1.1 раза (в вегетационном домике) и в 1.5 раза (в фитотроне). Вероятно, что в условиях засухи для проявления наибольшей эффективности молибдена необходимо достаточно высокое обеспечение растений азотным питанием.

Выявлено, что после окончания засухи в репарационный период в вариантах с обработкой семян молибденом происходил прирост биомассы за счет отрастания боковых побегов, что является проявлением защитно-приспособительных механизмов, препятствующих отрицательному воздействию окислительного стресса, вызванного засухой. Это определило увеличение продуктив-

Таблица 4. Характер донорно-акцепторных отношений растений пшеницы сорта Иволга при применении молибдена в зависимости от уровня азота и условий водообеспечения

Условия питания		Оптимальное водообеспечение			Засуха в критический период роста растений		
доза азота, мг/кг почвы	предпосевная обработка семян	$\frac{M_{\text{колос}}}{M_{\text{лист}}}$	$\frac{M_{\text{колос}}}{M_{\text{побег}}}$	$\frac{M_{\text{зерно}}}{M_{\text{лист}}}$	$\frac{M_{\text{колос}}}{M_{\text{лист}}}$	$\frac{M_{\text{колос}}}{M_{\text{побег}}}$	$\frac{M_{\text{зерно}}}{M_{\text{лист}}}$
Опыт в вегетационном домике							
50	H ₂ O	0.33	0.33	0.20	0.18	1.76	2.16
	Mo	0.40	0.33	0.20	0.17	1.70	2.58
300	H ₂ O	0.23	0.30	0.21	0.23	1.60	1.72
	Mo	0.43	0.30	0.21	0.25	2.33	2.81
HCP ₀₅		0.05	0.03	0.05	0.03	0.02	0.15
Опыт в фитотронной установке							
150	H ₂ O	0.50	0.25	0.31	0.20	2.11	3.00
	Mo	0.48	0.24	0.31	0.21	2.20	3.29
300	H ₂ O	0.41	0.23	0.29	0.18	1.96	2.61
	Mo	0.40	0.23	0.33	0.22	2.77	2.79
HCP _{0.05}		0.04	0.05	0.01	0.03	0.03	0.09

Примечание. $M_{\text{колос}} : M_{\text{лист}}$ — масса колоса, приходящаяся на единицу массы листьев в фазе цветения, $M_{\text{колос}} : M_{\text{побег}}$ — масса колоса, приходящаяся на единицу массы побега в фазе цветения, $M_{\text{зерно}} : M_{\text{лист}}$ — масса зерна, приходящаяся на единицу массы листьев в фазе цветения, $S_{\text{лист}} : M_{\text{колос}}$ — площадь листьев в фазе цветения, приходящаяся на единицу массы колоса в фазе цветения.

ной работы листьев на фоне всех уровней азотного питания. Показано возрастание ПРЛ на фоне низкого (в вегетационном домике) и среднего (в фитотроне) уровней азота в 1.4 раза, на фоне высокого уровня азотного питания — в 2.5–3.2 раза. Кроме того, отмечено снижение удельной поверхностной плотности листьев на 2–9 и 14–44% соответственно. Оценка показателей ПРЛ и УППЛ показала, что на фоне низкого и среднего уровней азота произошли меньшие изменения этих показателей, что не позволило растениям сформировать достаточно активную ассимиляционную поверхность листьев. Об этом свидетельствовал показатель соотношения площади листьев на единицу массы колоса, который не изменился на достоверную величину. В то же время положительного изменения фотосинтетического потенциала и площади листьев, обслуживающей массу колоса, не произошло, хотя продуктивная работа листьев возросла, а УППЛ снизилась. Однако это не позволило растениям сформировать достаточную прибавку урожая зерна. Снижение коэффициента хозяйственной эффективности фотосинтеза свидетельствовало об ухудшении работы ассимиляционной поверхности и торможении процессов оттока ассимилатов в репродуктивные органы. В тех же условиях, но на фоне высокого обеспечения растений азотом отмечены

заметные изменения продуктивной работы листьев и удельной поверхностной плотности листьев, что определило большую эффективность работы листовой поверхности. Об этом свидетельствовало существенное увеличение коэффициента хозяйственной эффективности фотосинтеза — более чем в 2 раза.

Исследования, проведенные в условиях вегетационного домика и фитотронной установки, позволили изучить особенности формирования донорно-акцепторных отношений между колосом и листовой поверхностью в зависимости от уровня азотного питания и применения обработки семян молибденом при оптимальном водообеспечении и в условиях окислительного стресса, вызванного засухой (табл. 4).

Показано, что при оптимальном водообеспечении у пшеницы сорта Иволга с увеличением уровня азотного питания до 300 мг/кг почвы уменьшалось соотношение массы колоса к массе листьев на 18–39% и массе побега в фазе цветения — на 8–9%. Это свидетельствовало о возрастании массы листовой поверхности. При этом эффективность ее работы снижалась в результате недостаточной освещенности, что ограничивало получение высокого урожая зерна в условиях высокого

обеспечения растений азотом, и изменения массы зерна к массе листьев были недостоверными.

При оптимальном водообеспечении применение молибдена способствовало изменению отдельных показателей донорно-акцепторных отношений в растениях пшеницы. Выявлено увеличение отношения массы колоса к массе листьев в 1.2–1.8 раза, что можно охарактеризовать как улучшение структуры посева. В других вариантах, где применяли молибден для предпосевной обработки семян, не выявлено значительных изменений показателей донорно-акцепторных отношений.

Хорошая согласованность донорно-акцепторных отношений на уровне растения в условиях водного стресса является важным условием формирования урожая на уровне ценоза. Было установлено, что с помощью микроэлементов можно влиять на этот процесс с целью увеличения устойчивости растений и получения стабильных урожаев. Анализ полученных данных показал, что в условиях окислительного стресса, вызванного засухой в критический период роста пшеницы, в вариантах без молибдена с увеличением уровня азотного питания до 300 мг/кг возрастало отношение массы колоса к массе побега почти в 1.3 раза только в опыте, проведенном в вегетационном домике. Другие показатели снижались, что обусловило ухудшение структуры растений пшеницы и определило уменьшение зерновой продуктивности. В опыте, проведенном в фитотронной установке, при увеличении уровня азотного питания с N_2 до N_3 показано снижение всех показателей донорно-акцепторных отношений на 8–13%.

Использование молибдена позволило получить более гармоничную структуру растений по сравнению с вариантами без обработки семян. Было отмечено увеличение отношений массы колоса к массе стебля в фазе цветения и массы зерна к массе листьев. Изменения составили от 4 до 63% в зависимости от уровня азотного питания. Наиболее эффективное действие молибдена выявлено на фоне высокого уровня азотного питания. Это свидетельствовало об улучшении структуры посева и определяло рост урожая растений в данных вариантах, поскольку для высокопродуктивных посевов с хорошей структурой характерно повышение величины массы колоса и массы зерна, приходящееся на единицу массы листьев в фазе цветения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования были изучены защитно-стимулирующие особенности влияния молибдена на фотосинтетическую деятельность и донорно-акцепторные отношения,

складывавшиеся в растениях пшеницы в течение вегетационного периода в зависимости от уровня азотного питания и условий водообеспечения. Проведена оценка вклада отдельных элементов в эффективность работы фотосинтетической поверхности пшеницы в оптимальных условиях водообеспечения и при окислительном стрессе, вызванном краткосрочной почвенной засухой.

Выявлена оптимальная доза молибдена для обработки семян молибденовокислым аммонием, которая оказывала наилучшее влияние на ростовые функции проростков пшеницы и структуру хлорофиллового комплекса в зависимости от уровня азотного питания и водообеспечения растений на ранних этапах развития. В результате было установлено, что применение молибденовокислого аммония для предпосевной обработки семян при оптимальном водообеспечении оказывало положительное действие на содержание хлорофилла в листьях растений, что играло важную роль в регулировании фотосинтетической активности пшеницы. Эффективность молибдена зависела от дозы молибденовокислого аммония и уровня азотного питания. Наилучшая структура хлорофиллового комплекса была получена на фоне высокого обеспечения растений азотом.

Установлено положительное действие молибдена на фотосинтетическую деятельность растений пшеницы и донорно-акцепторные отношения. При этом показано увеличение эффективности работы листовой поверхности, а также улучшение структуры посева при всех уровнях азотного питания.

Выявлено, что применение предпосевной обработки семян молибденом повышает защитно-приспособительную устойчивость пшеницы к водному дефициту, снижая негативное действие окислительного стресса на формирование и активность фотосинтезирующего ассимиляционного аппарата растений. Важным условием получения максимального эффекта при применении молибдена оказалось высокое обеспечение растений азотом. В этих условиях применение молибдена существенно влияло на продолжительность работы ассимиляционной поверхности растений и обусловило усиление оттока ассимилятов в репродуктивные органы, что и определило получение более высокого урожая зерна в этих вариантах по сравнению с контролем. Стабилизация процессов формирования донорно-акцепторных отношений при применении молибдена в условиях засухи позволила растениям создать наилучшую структуру посева и определило увеличение массы колоса и массы зерна, приходящееся на единицу массы листьев в фазе цветения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Минеев В.Г., Дебрецени Б., Мазур Т.* Биологическое земледелие и минеральные удобрения. М.: Колос, 1993. 415 с.
2. *Чуянова Г.И.* Зависимость продуктивности кормовых культур от содержания молибдена в почве // Вестн. ОмскГАУ. 2016. № 1(21). С. 52–57.
3. *Васютин А.С., Филоненко В.А.* Биологизация земледелия и улучшение экологического состояния сельскохозяйственных угодий // Защита и карантин растений. 2013. № 9. С. 15–18.
4. *Лукин С.В., Селюкова С.В.* Агроэкологическая оценка микроэлементного состава растений сои // Достиж. науки и техники АПК. 2017. Т. 31. № 6. С. 34–36.
5. *Пейве Я.В.* Биохимия молибдена // Биологическая роль молибдена. М.: Наука, 1972. С. 7–24.
6. *Жизневская Г.Я.* Медь, молибден и железо в азотном обмене бобовых растений. М.: Наука, 1972. 335 с.
7. *Школьник М.Я.* Микроэлементы в жизни растений. Л.: Наука, 1974. 324 с.
8. *Петербургский А.В., Антонова З.Г., Николов Б.* Физиологическая роль меди и молибдена в развитии бобовых культур // Биологическая роль молибдена. М.: Наука, 1972. С. 40–55.
9. *Журовская В.Я.* Необходимость молибдена для растений и применение его в растениеводстве // Макро- и микроэлементы в минеральном питании растений. Рига: Зинатне, 1972. С. 135–152.
10. *Тома С.И.* Микроэлементы как фактор оптимизации питания растений // Микроэлементы в обмене веществ и продуктивности растений. Киев: Наукова думка, 1984. С. 5–7.
11. *Штефурц А.А., Чернат В.И., Салчева Г.С., Зафиров И.С.* Влияние молибдена на дыхание растений в условиях переменной влажности почвы // Изв. АН Молдовы. Биол. и хим. науки. 1991. № 5. С. 6–12.
12. *Коновалов Ю.Б.* Руководство по выращиванию яровой пшеницы сорта Иволга. М.: МСХА, 1997. 35 с.
13. *Волбуева В.Ф., Серегина И.И.* Вегетационный метод исследований (Методика почвенных и агрохимических исследований. Раздел “Агрохимические методы исследований”). М.: РГАУ–МСХА им. К.А. Тимирязева, 2010. 116 с.
14. *Кобзаренко В.И., Волбуева В.Ф., Серегина И.И., Ромодина Л.В.* Агрохимические методы исследований. М.: РГАУ–МСХА им. К.А. Тимирязева, 2015. 308 с.
15. *Альтергот В.Ф., Мордкович С.С., Игнатъев Л.А.* Принципы оценки засухо- и жароустойчивости растений // Методы оценки устойчивости к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос, 1976. С. 16–17.
16. *Ниловская Н.Т., Остапенко Н.В.* Методические указания по проведению морфофизиологического контроля за состоянием зерновых культур. М.: Наука, 1999. 24 с.
17. *Серегина И.И.* Влияние условий азотного питания, водообеспеченности и применения селена на фотосинтетическую активность растений яровой пшеницы разных сортов // Агрохимия. 2011. № 7. С. 17–25.
18. *Третьяков Н.Н., Паничкин Л.А., Кондратьев М.Н.* Практикум по физиологии растений. 4-е изд. перераб. и доп. М.: КолосС, 2003. 288 с.
19. *Серегина И.И.* Цинк, селен и регуляторы роста в агроценозе. Монография. М.: Изд-во Проспект, 2017. 265 с.

Photosynthetic Activity and Donor-Acceptor Relations of Spring Wheat Plants in the Application of Molybdenum-Acid Ammonium in Drought Conditions

I. I. Seregina^{a,*} and N. T. Nilovskaia^b

^a Russian State Agrarian University—Moscow Timiryazev Agricultural Academy
ul. Timiryazevskaya 49, Moscow 127550, Russia

^b Pryanishnikov Research Institute of Agricultural Chemistry
ul. Pryanishnikova 31, Moscow 127550, Russia

*E-mail: seregina.i@inbox.ru

In model experiments with soil culture, the protective-stimulating features of the influence of molybdenum on photosynthetic activity and donor-acceptor relations that develop in wheat plants during the growing season depending on the level of nitrogen nutrition and water supply conditions are studied. The contribution of individual elements to the efficiency of the photosynthetic surface of wheat plants under optimal water supply conditions and under oxidative stress caused by short-term soil drought is estimated.

Key words: spring wheat, molybdenum, pre-sowing treatment, indicators of photosynthetic activity of plants, donor-acceptor relations of plants, chlorophyll content.