

## Научная статья

УДК 635.655: 581.132

<https://doi.org/10.24412/2949-2211-2023-1-2-71-80>**ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ЛИСТЬЕВ У РАСТЕНИЙ СОИ И ГОРОХА ПОСЕВНОГО В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОГО РАЙОНА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ****Александр Васильевич Амелин, Евгений Иванович Чекалин, Валерий Васильевич Заикин**ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование», Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина, г. Орёл, Орловская область, Россия, [amelin\\_100@mail.ru](mailto:amelin_100@mail.ru)

**Аннотация.** Фотосинтез – является главным фактором продукционного процесса культурных растений, поэтому, изучение видовых особенностей проявления его активности имеет важное и теоретическое, и практическое значение для сельскохозяйственных культур. Результаты многолетних (2010–2021гг) полевых исследований показали, что растения сои и гороха посевного обладают во многом схожими характеристиками фотосинтетической и транспирационной активности листьев. Всем присуща сильная зависимость фотосинтетической деятельности от погодных условий вегетации. Наиболее высокая её активность отмечается в условиях с оптимальным обеспечением влаги, температурой воздуха и хорошей освещённостью. В онтогенезе фотоактивность листьев вначале возрастёт, а затем падает: к переходу растений к генеративному развитию интенсивность фотосинтеза листьев возрастает в среднем на 19%, а к фазе восковой спелости снижается в среднем на 52%. При этом наиболее активно фотосинтезируют верхние листья: значения их электронно-транспортной цепи, квантового выхода флуоресценции хлорофилла и интенсивности фотосинтеза выше, чем у листьев средних ярусов растений в среднем на 30,2...30,3...10,6%, а нижних – на 77,3...75,9...65,0%, соответственно. При схожих свойствах функционирования фотосинтетической системы у растений проявляются и выраженные видовые различия. В частности, культура соя, в сравнении с горохом посевным, отличается более повышенной активностью световой и темновой фазы фотосинтеза, а также эффективностью использования испаряемой воды листьями на фотосинтез и продукционный процесс. Заключено, что выявленные отличия сои по фотосинтетической активности листьев обусловлены тем, что в её семенах, по сравнению с горохом посевным, содержится на 16,5 и 18,1% больше белка и жира, на образование которых требуются высокие энергетические затраты. Соя обладает и высокой азотфиксирующей способностью, на что также используется большое количество преобразованной в результате фотосинтеза солнечной энергии.

**Ключевые слова:** видовые различия, соя, горох посевной, фотосинтетическая активность, квантовый выход, электронно-транспортная цепь, интенсивность фотосинтеза, интенсивность транспирации, эффективность использования воды.

**Для цитирования:** Амелин А. В., Чекалин Е. И., Заикин В. В. Видовые особенности фотосинтетической активности листьев у растений сои и гороха посевного в условиях Центрально-Черноземного района Российской Федерации // Агронаука. 2023. Том 1. № 2. С. 71–80. <https://doi.org/10.24412/2949-2211-2023-1-2-71-80>.

## Original article

**SPECIES PECULIARITIES OF PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY IN SOYBEAN AND PEA LEAVES IN THE CONDITIONS OF THE CENTRAL BLACK EARTH REGION OF THE RUSSIAN FEDERATION****Aleksandr V. Amelin, Evgenij I. Chekalin, Valerij V. Zaikin**

Center for Collective Use "Plant Genetic Resources and Their Use,"

N. V. Parakhin Oryol State Agrarian University, Oryol, Oryol region, Russia, [amelin\\_100@mail.ru](mailto:amelin_100@mail.ru)

**Abstract.** Photosynthesis is the key factor in the production process of cultivated plants. Therefore, studying the species peculiarities of its activity is of significant theoretical and practical importance for agricultural crops. The results of long-term (2010–2021) field studies show that soybean and pea plants have very similar characteristics of the photosynthetic and transpiration activity of leaves. All plants are characterized by a strong dependence of photosynthesis on the weather conditions in the vegetation

© Амелин А. В., Чекалин Е. И., Заикин В. В., 2023

period. Its highest activity is found in the conditions with optimal moisture, air temperature and good illumination. During the ontogenesis process, the photoactivity of leaves first increases and then decreases: when plants proceed to reproductive growth, the intensity of leaf photosynthesis increases by an average of 19%, while it decreases by an average of 52% by the phase of wax ripeness. At the same time, the upper leaves photosynthesize most actively: the values of their electron transport chain, quantum yield of chlorophyll fluorescence and photosynthesis intensity are higher than those of the leaves from the middle tiers of plants by an average of 30.2 ... 30.3 ... 10.6%, and those of the lower ones – by 77.3 ... 75.9 ... 65.0%, respectively. With similar performance properties of the photosynthetic system, plants are also characterized by pronounced species differences. In particular, the soybean culture demonstrates a higher activity of the light and dark phases of photosynthesis as well as higher efficiency of using evaporated water by leaves for photosynthesis and the production process as compared with peas. It is concluded that the revealed differences of soybeans in the photosynthetic activity of leaves are due to the fact that, as compared with peas, their seeds contain 16.5 and 18.1% more protein and fat that require high energy for their generation. Soybeans also have a high nitrogen-fixing capacity, which also requires a large amount of solar energy converted through photosynthesis.

**Keywords:** species differences, soybean, pea, photosynthetic activity, quantum yield, electron transport chain, photosynthesis intensity, transpiration intensity, water use efficiency.

**For citation:** Amelin AV, Chekalin EI, Zaikin VV. Vidovye osobennosti fotosinteticheskoi aktivnosti list'ev u rastenii soi i gorokha posevnogo v usloviyakh Tsentral'no-Chernozemnogo regiona Rossii [Species peculiarities of photosynthetic activity in soybean and pea leaves in the conditions of the central Black Earth region of the Russian Federation]. *Agronauka. – Agrosience*. 2023; 1; 2 : 71–80. (in Russ.). <https://doi.org/10.24412/2949-2211-2023-1-2-71-80>.

### Введение

С момента открытия и до настоящего времени, фотосинтез является одним из важных объектов научных исследований, связанных с изучением его роли в жизнедеятельности различных видов растений [1, 2, 3, 4]. Основная их цель – повышение продуктивности сельскохозяйственных культур за счет эффективного использования фотосинтезом растений восполняемых энергетических ресурсов солнца [5].

Экспериментально доказано, что основными фотосинтетическими органами растений являются листья [6]. У кормовых бобов их вклад в фотосистеме растения может достигать 92...94% [7], у яровой пшеницы – 82% [8], у растений гороха посевного – 86% [9, 10].

При этом, потенциальная фотоассимиляционная их способность, как правило, существенно превышает фактическую в производственных условиях [11], так как многие показатели фотосинтеза растений зависят и подчиняются сезонным и суточным ритмам [12, 13], на которые значительно влияют внешние условия [14].

С учётом этого, нами были проведены специальные многолетние полевые исследования на культурах сои и гороха посевного, с целью выявить видовую специфику проявления активности реакций световой и темновой фаз фотосинтеза и установить характер их связи с продукционным процессом растений. Результатам данных исследований и посвящена данная статья.

### Материал и методы исследований

Исследования осуществлялись в рамках тематического плана Центра коллективного пользования «Генетические ресурсы растений и их использование» ФГБОУ ВО Орловского ГАУ по совместным программам с ФНБНУ ФНЦ зернобобовых и крупяных культур.

Объектами основных исследований являлись 21 сорт сои и 20 сортов гороха посевного, созданных и районированных в разных регионах России.

В полевых условиях опытный материал выращивали на делянках площадью 10 м<sup>2</sup> в четырёхкратной повторности по сортообразцу. Размещение делянок – рендомизированное.

Оценка опытного материала проводилась по показателям: квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ), активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ), интенсивность фотосинтеза (ИФ), интенсивность транспирации (ИТ), устьичная проводимость (УП). Регистрация индукции флуоресценции хлорофилла осуществлялась на интактных растениях с использованием портативной системы измерения Mini-PAM по методу W. Bilger с соавторами [15]. Интенсивность фотосинтеза, транспирации и устьичную проводимость листьев так же определяли на интактных растениях (5...7 по сорту) в режиме реального времени с помощью портативного газоанализатора GF – 3000 FL немецкой фирмы Waltz. При этом учитывали: фазу

роста, ярус листьев, время суток, влажность, температуру воздуха и интенсивность солнечного освещения. Измерения значений ИФ проводили на листьях верхнего (3...4 сверху), среднего (1-й плодоносящий узел) и нижнего ярусов при 8 разных режимах освещения в рабочей камере прибора: 300, 500, 800, 1000, 1300, 1500, 1700, 2000 мкмоль (квантов)/м<sup>2</sup>с.

Погодные условия в годы исследований были разными. Vegetационный период 2010, 2018 годов характеризовался проявлением засухи – высокими температурами воздуха и ограниченным количеством осадков. Наиболее благоприятными для вегетации растений были 2012 и 2013 годы. Vegetационные периоды 2014–2017, 2019–2021 годов характеризовались неравномерным распределением осадков и резким колебанием температуры воздуха.

Полученные экспериментальные данные обработаны с помощью компьютерных программ и с учётом методических рекомендаций Б.А. Доспехова [16].

### Результаты исследований и их обсуждение

Результаты исследований показали, что у культуры сои, также, как и у гороха посевного, более высокая активность реакций фотосинтеза отмечается у листьев верхних ярусов растений (третьего сверху): квантовый выход флуоресценции хлорофилла, активность их электронно-транспортной цепи и интенсивность фотосинтеза были выше, по сравнению с листьями первого плодоносящего узла в среднем на 33,1...47,3 и 41,1%, а у нижерасположенных – на 83,0...83,1 и 78,5%, соответственно. При этом, у гороха посевного активность реакций фотосинтеза верхних листьев была ниже, чем у сои: по величине КФВХ – в среднем на 7,4%, по ЭТЦ – на 6,1%, а по ИФ – на 5,5%. Тогда как по фотоактивности нижних листьев, наоборот, отмечалось значимое превосходство над соей: в среднем на 38,6...43,4 и 15,6%, соответственно (таблица 1)

**Таблица 1 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла, активность электронно-транспортной цепи и интенсивность фотосинтеза листьев разных ярусов у растений сои и гороха посевного в фазу плодообразования, в среднем за 2017–2020 годы**

Показатель	Расположение листа на растении			
	3–4-й сверху	1-й продуктивный узел снизу	вегетат. сфера – 5-й снизу	в среднем по ярусам
Горох посевной				
КФВХ, отн. ед.	0,263	0,233	0,076	0,191
ЭТЦ, отн. ед.	111,7	98,2	35,5	81,8
ИФ, мкмоль/м <sup>2</sup> с	10.50	8.81	4.04	7.78
Соя				
КФВХ, отн. ед.	0,284	0,149	0,048	0,160,3
ЭТЦ, отн. ед.	119,0	62,7	20,1	67,3
ИФ, мкмоль/м <sup>2</sup> с	11.11	7.53	3.41	7.45

Данное преимущество гороха посевного, по-видимому, обусловлено формированием у растений существенно меньшей по размеру листовой поверхности (в среднем в 2...3 раза у листочковых и в 4...5 раз у безлисточковых морфотипов) и, как следствие, значимо лучшей светопропускной способностью их агроценоза [17].

Установлено, что у обоих видов растений наибольшая фотоактивность верхних листьев проявляется в период формирования и массового налива семян. Но, у сои она выше, чем у гороха посевного: по КФВХ в среднем на 18,7%, по ЭТЦ – на 12,5% (рисунок 1).

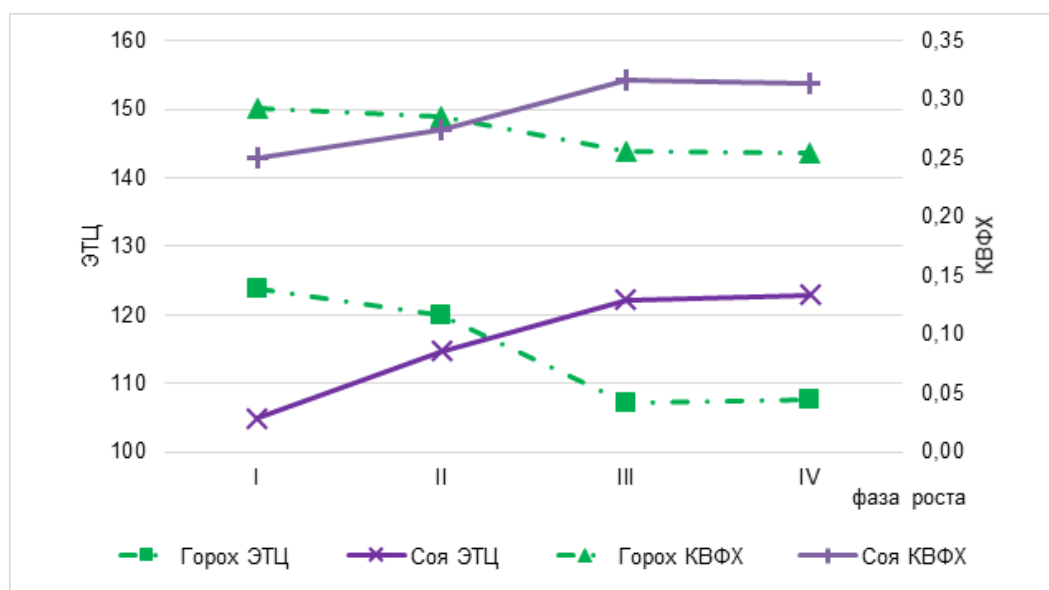
Схожие изменения отмечались и по ас-

симилиации CO<sub>2</sub>: её интенсивность до образования у растений плоского боба вначале возрастала, а затем к фазе зелёной спелости бобов резко снижалась [18]. Увеличение составляло: у сои 36,0%, у гороха посевного – 19,9%, а снижение – 21,4 и 43,2%, соответственно. Превосходство сои над горохом посевным в фазу плоского боба составляло за годы исследований в среднем 4,6% (ИФ у гороха – 12,92 мкмоль/м<sup>2</sup>с, у сои – 13,55 мкмоль/м<sup>2</sup>с).

Подобная динамика активности фотосинтеза в онтогенезе культурных видов растений отмечается и многими другими исследователями, которые связывают её с

соответствующими изменениями донорно-акцепторных отношений между органами растений – резким возрастанием на

листья плодовой нагрузки при переходе к генеративному развитию [19, 20, 21].



Примечание. Фазы роста: горох: I – 9–10 наст листьев, II – цветение, III – плоский боб, IV – зелёная спелость бобов; соя: I – ветвление, II – цветение, III – плоский боб, IV – зелёная спелость бобов

**Рисунок 1 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ) листьев в онтогенезе растений гороха посевного и сои, в среднем за 2017–2020 годы исследований**

В течении дня активность световых реакций фотосинтеза листьев изменялась по-разному: квантовый выход флуоресценции хлорофилла листьев растений отмечался высоким лишь в утренние (8:00) и в предвечерние (18:00) часы, а в остальное время (с 10:00 до 16:00 часов) он был небольшим. В тоже время активность электронно-транспортной цепи листьев находилась у растений на высоком уровне более продолжительное время: у сои с 10 и до 16:00 часов, а у гороха посевного – с 8 и до 10 часов, то есть не только в утреннее и вечернее, но и в дневное время. При этом соя и в данном случае по активности реакций фотосинтеза существенно превосходила горох посевной как в отдельные часы, так и в среднем за день: по КВФХ на 32,8%, по ЭТЦ – на 26,9%, по ИФ – на 10,3% (таблица 2).

Данные видовые различия особенно становятся выразительными при учёте всей листовой поверхности растений, которая формируется у сои в 2–5 раз больше, чем у гороха посевного листочкового и безлисточкового типа. Из-за этого, фотосинтетические возможности растений сои значительно превышают растения гороха посевного не

только по валовому поглощению и усвоению энергии квантов солнца, но и ассимиляции молекул  $\text{CO}_2$  из воздуха. По нашему мнению, это обусловлено тем, что в семенах сои, по сравнению с горохом посевным, намного больше синтезируется энергоёмких соединений белка (в среднем на 16,5%) и жира (в среднем на 18,1%). К тому же она является более эффективной азотфиксирующей культурой [22], на что затрачивается большое количество преобразованной в результате фотосинтеза солнечной энергии [23]. Несомненно, данные факты следует учитывать не только в технологии возделывания культур по регионам, но и в селекции.

У растений сои ассимиляция  $\text{CO}_2$  листьями наиболее динамично проходила в послеобеденное время (с 14:00 до 16:00), когда очень активно светит солнце и отмечается высокая температура воздуха, тогда как у гороха посевного только в дообеденные часы (с 8:00 до 11:00), а затем она резко снижалась, что тесно было сопряжено с активностью ЭТЦ. Вследствие этого величина ИФ листьев сои в 9:00 была на 7,3% меньше, а в 15:00 на 43,4% больше, по сравнению с горохом посевным.

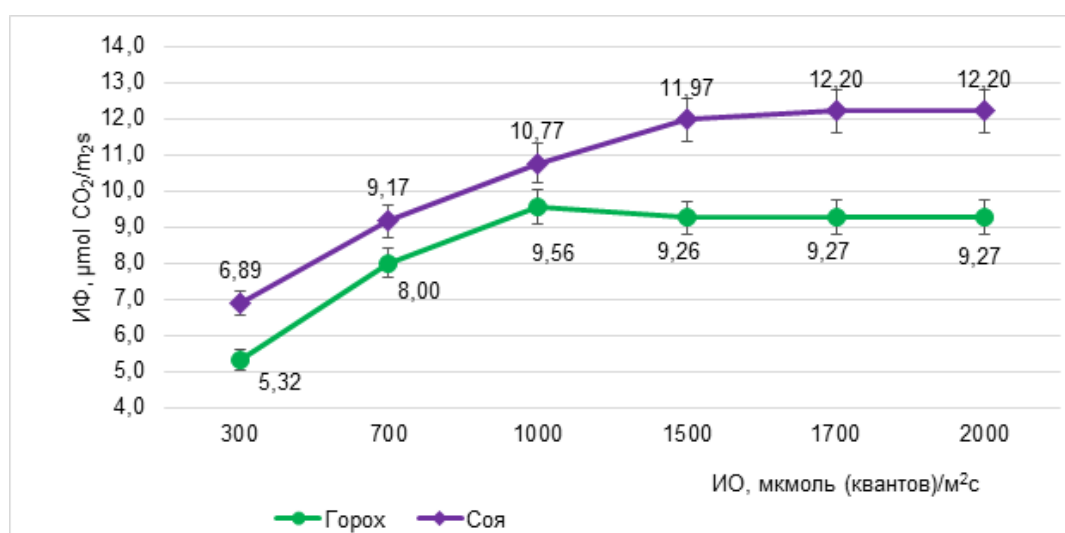
**Таблица 2 – Дневная динамика квантового выхода флуоресценции хлорофилла, активности электронно-транспортной цепи и интенсивности фотосинтеза листьев у растений сои и гороха посевного в фазу плодообразования, в среднем за 2017–2020 годы**

Показатель	Время суток по московскому времени						В среднем за день
	8	10	12	14	16	18	
Горох посевной							
КФВХ, отн. ед.	0,217	0,178	0,093	0,156	0,198	0,261	0,184
ЭТЦ, отн. ед.	93,6	111,7	64,0	78,7	83,0	78,3	84,9
ИФ, мкмоль/м <sup>2</sup> с	7,89	10,73	9,95	7,02	6,05	5,81	7,91
Соя							
КФВХ, отн. ед.	0,372	0,283	0,188	0,186	0,233	0,380	0,274
ЭТЦ, отн. ед.	109,3	118,6	126,3	127,5	122,1	98,7	117,1
ИФ, мкмоль/м <sup>2</sup> с	8,12	9,94	7,92	9,12	10,69	7,12	8,82

Исследователями показано, что в полевых условиях в течение дня растения подвержены динамическому изменению интенсивности освещения и температуры воздуха, которые достигают максимальных значений в полуденное время, что приводит к спаду фотоактивности [24]. Однако, светолюбивые виды растений, к которым относится и соя, обычно обладают более высокой общей фенотипической пластичностью, в том числе и показателей фотосинтеза, чем теневыносливые [25, 26].

В известной степени это подтверждают и результаты наших модельных опытов с различными режимами освещения, соглас-

но которым у более тепло- и светолюбивой культуры сои с повышением инсоляции почти в такой же степени растёт и интенсивность фотосинтеза листьев, а её стабилизация (выход на плато) наступает, когда освещённость листьев достигает уровня 1700 мкмоль (квантов)/м<sup>2</sup>с. В тоже время у гороха посевного рост интенсивности фотосинтеза листьев приостанавливается уже при инсоляции в 1000 мкмоль (квантов)/м<sup>2</sup>с. В результате соя по ИФ листьев при освещённости 1500 мкмоль (квантов)/м<sup>2</sup>с превосходила горох посевной в среднем на 22,7%, а при 1700 мкмоль (квантов)/м<sup>2</sup>с – на 24,1% (рисунок 2).



**Рисунок 2 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев у растений сои и гороха посевного в зависимости от интенсивности освещения (ИО) в фазу плоского боба, в среднем за 2017–2020 годы**

При этом, значение квантового выхода флуоресценции хлорофилла с повышением интенсивности света от 300 до 2000 мкмоль (квантов)/м<sup>2</sup>с у растений резко убывало (у сои на 79,6%, а у гороха посевного – на 76,5%), а

активность электронно-транспортной цепи, наоборот, заметно возрастала (в среднем на 43,7 и 43,3%, соответственно) при достижении освещённости 1000...1500 мкмоль (квантов)/м<sup>2</sup>с (таблица 3).

**Таблица 3 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ) листьев у растений сои и гороха посевного в зависимости от интенсивности освещения в фазу плоского боба, в среднем за 2017–2020 годы**

Показатель	Интенсивность освещения, мкмоль (квантов)/м <sup>2</sup> с					
	300	700	1000	1500	2000	в среднем
Горох посевной						
КВФХ, отн. ед.	0,541	0,336	0,257	0,190	0,127	0,290
ЭТЦ, отн. ед.	68,0	103,7	108,7	119,9	101,3	100,3
Соя обыкновенная						
КВФХ, отн. ед.	0,534	0,371	0,284	0,168	0,109	0,293
ЭТЦ, отн. ед.	67,0	108,9	119,0	105,1	96,4	99,3

Данные такого характера указывают на то, что усиление инсоляции положительно сказывается, прежде всего, на проявлении ИФ и, в определённой степени, активности ЭТЦ, тогда как на квантовый выход флуоресценции хлорофилла она действует негативно. Видимо из-за того, что чрезмерная световая энергия, поглощаемая растениями в условиях высокой освещённости, обычно приводит к более раннему и сильному фотингибированию [27].

Из эндогенных факторов на интенсивность фотосинтеза культурных видов растений существенное влияние оказывала транспирация листьев. Коэффициент корреляции между данными показателями был положительным и варьировал в онтогенезе: у сои от 0,85 до 0,97, а у гороха посевного – от 0,85 до 0,95. Тесная связь между данными физиологическими процессами естественна, так как транспирация защищает надземные органы растений от перегрева и обезвоживания, обеспечивая поступление и передвижение к ним элементов питания и воды посредством работы устьичного аппарата. То есть, устьичная проводимость листьев является важным механизмом регулирования и обеспечения эффективности процессов транспирации и фотосинтеза и, в следствие этого, значимо может влиять на интенсивность роста растений и формирование конечного урожая [28, 29].

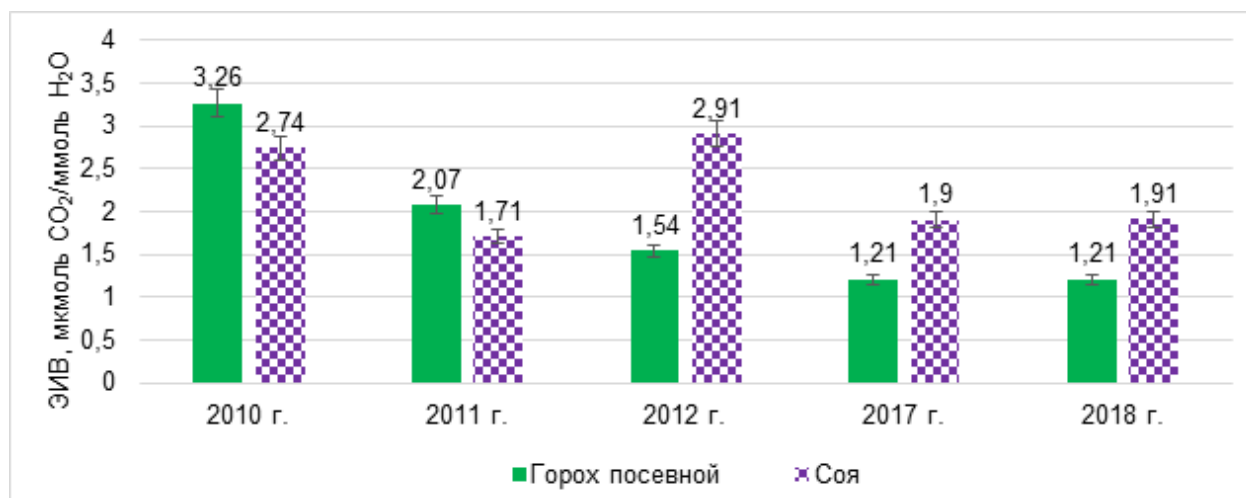
По нашим экспериментальным данным, у растений вида *Glycine max* (L.) Merr. коэффициент корреляции между устьичной проводимостью, транспирационной и фотосинтетической активностью листьев составлял в вегетационных опытах +0,78 и +0,63 соответственно, а в полевых условиях его значение по фазам роста варьировало от 0,48 до 0,62. У гороха посевного значение данного показателя между устьичной проводимо-

стью и интенсивностью транспирации листьев в фазу плоского боба было равно +0,65 ( $P \leq 0,05$ )

Поэтому, представляется весьма актуальным проводить учёт устьичной проводимости листьев культурных растений, чтобы эффективно влиять не только на их транспирационную и фотосинтетическую активность, но и, в целом, на продукционный процесс [29].

В зависимости от погодных условий вегетации интенсивность транспирации листьев изменялась у растений сои от 3,94 до 7,31 ммоль Н<sub>2</sub>О/м<sup>2</sup>с, а у гороха посевного – от 2,69 до 13,06 ммоль Н<sub>2</sub>О/м<sup>2</sup>с. В среднем за годы исследований (2010–2018) её величина составляла у сои 5,38 ммоль Н<sub>2</sub>О/м<sup>2</sup>с, а у гороха посевного – 7,06 ммоль Н<sub>2</sub>О/м<sup>2</sup>с, то есть была на 23,8% меньше. Иными словами, у культуры сои высокая активность фотосинтеза листьев достигается при меньшей интенсивности транспирации, что имеет важное значение для энергосбережения растений, так как на транспирацию воды может уходить до 60...70% преобразованной энергии солнца [30].

В результате, эффективность использования воды листьями у растений сои была в годы исследований в среднем на 16,4% выше, чем у гороха посевного. Однако данное преимущество проявлялось лишь в благоприятных условиях вегетации, а при их ухудшении оно быстро терялось. Так, в 2012, 2017 и 2018 годах, когда не наблюдалось выраженного дефицита влаги в фазу плодообразования, ЭИВ у растений сои была в среднем на 41,1% выше, по сравнению с горохом посевным. В тоже время в засушливых условиях вегетации 2010 и 2011 годов, её значение было в среднем на 16,5% меньше, чем у гороха посевного (рисунок 3).



**Рисунок 3 – Эффективность использования воды (ЭИВ) листьями зернобобовых культур в фазу плодообразования в разные годы исследований**

Это может быть связано с тем, что растения сои, из-за формирования большей в 3...5 раз площади листьев, в засушливых условиях значительно больше испаряют влагу и меньше используют её на фотосинтез. Поэтому, создание сортов культуры менее облиственных, несомненно, будет способствовать повышению эффективности использования воды растениями и, как следствие, активности фотосинтеза и урожайности, что может мало повлиять на их устойчивость к засухе [31].

Таким образом, полученные экспериментальные данные позволяют сделать следующие **выводы**:

1. Фотосинтетическая и транспирационная активность листьев растений сои и гороха посевного находятся в сильной зависимости от условий вегетации. Наиболее высокая фотоактивность листьев отмечается в условиях с оптимальным обеспечением влаги и температурой воздуха, тогда как в неблагоприятных метеоусловиях вегетации она снижается в среднем на 34%.

2. В онтогенезе фотоактивность листьев растений сои и гороха посевного вначале возрастёт, а затем падает: к переходу растений к генеративному развитию интенсивность фотосинтеза листьев возрастает в среднем на 19%, а к фазе восковой спелости снижается в среднем на 52%.

3. Наиболее интенсивно фотосинтезируют у растений сои и гороха посевно-

го верхние листья: активность электронно-транспортной цепи, квантовых выход и интенсивность их фотосинтеза выше, чем у листьев средних ярусов растений в среднем на 30,2...30,3...10,6%, а нижних – на 77,3...75,9...65,0%, соответственно.

4. При схожих свойствах функционирования фотосинтетической системы растений, проявляются и определённые видовые различия: растения сои, в сравнении с горохом посевным, отличаются более повышенной активностью и световой, и темновой фазы фотосинтеза, а также эффективностью использования испаряемой воды листьями на обеспечение высокого уровня фотосинтеза и продукционного процесса.

5. Преимущества сои над горохом посевным по фотоактивности листьев проявляются, прежде всего, в послеобеденное время (15:00) на уровне верхних ярусов растений в период массового налива и начало созревания семян.

6. Видовые различия по фотоактивности листьев особенно становятся значимыми, если учитывать всю листовую поверхность растений, которая формируется у сои в 2...5 раз больше, чем у гороха посевного листочкового и безлисточкового типов. В связи с этим она значительно превосходит горох посевной не только по валовому поглощению и усвоению энергии квантов солнца, но и ассимиляции листьями растений молекул СО<sub>2</sub> из воздуха.

## Список источников

1. Тимирязев К. А. Избранные сочинения Т. 1. Москва : Государственное издание сельскохозяйственной литературы, 1957. 274 с.
2. Ничипорович А. А. Энергетическая эффективность фотосинтеза и продуктивность растений. Пушино: НЦ БИ АН СССР, 1979. 37 с.
3. Мокроносков А. Т. Фотосинтез и продукционный процесс // Физиология растений на службе продовольственной программы СССР. М.: Знание, 1988. №2. С. 3–18.
4. Ort D. R., Merchant S. S., Alric J., Barkan A., et al. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand // PNAS. 2015. V. 112. No 28. P. 8529–8536. <https://doi.org/10.1073/pnas.1424031112>.
5. Carmo-Silva E., Andralojc P. J., Scales J. C., et al. Phenotyping of field-grown wheat in the UK highlights contribution of light response of photosynthesis and flag leaf longevity to grain yield // Journal of Experimental Botany. 2017. Vol. 68. No. 13 P. 3473–3486. <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/jxb/erx169>.
6. Byrne M.E. Shoot meristem function and leaf polarity: The role of class III HD-SIP genes // PLOS Genetics. 2006. DOI : <http://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020089>.
7. Koscielniak J., Filek W., Skoczowski A. Photosynthetic activity of leaves, pods and stem internodes of field bean (*Vicia faba* L. var. minor) in various phases of pods development. Bull. Poll. Acad. sci., 1988. V.36, no 10, P. 243–251.
8. Кумаков В. А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции // Физиология фотосинтеза : сборник статей / под ред. А. А. Ничипоровича. Москва: Наука, 1982. С. 283.
9. Амелин А. В., Лаханов А. П., Яковлев В. Л. Фотовосстановительная активность хлорофиллсодержащих органов у растений гороха с разным морфогенотипом // Биологический и экономический потенциал зернобобовых, крупяных культур и пути его реализации : материалы международной научной конференции (Орел, 15 – 16 октября 1997 г.). Орел : ВНИИЗБК. 1999. С. 80–84.
10. Амелин А. В. Физиологические аспекты создания высокопродуктивных сортов гороха усатого типа // Вестник РАСХН. 1998. № 1. С. 54–56.
11. Murchie E. H. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research / E.H. Murchie, M. Pinto, P. Horton // New Phytologist. 2009. No 181. P. 532–552. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02705.x>.
12. Кашулин П. А., Калачёв Н. В. Суточные ритмы фотосинтеза и холодоустойчивость растений // Вестник Кольского научного центра РАН, 2015. №. 1 (20). С. 85–91.
13. Варушкина А. М., Луговская Н. П., Максимов А. Ю. Рост и продуктивность картофеля (*Solanum tuberosum* L.) в условиях светокультуры // Вестник Пермского федерального исследовательского центра. 2019. № 2. С. 37–46. <https://doi.org/10.7242/2658-705X/2019.2.4>
14. Ortiz-Lopez A., Nie G. Y., Ort D. R., Baker N. E. The involvement of the photoinhibition of photosystem II and impaired membrane energization in the reduced quantum yield of carbon assimilation in chilled maize // Planta. 1990. V. 181. P. 78–84.
15. Bilger W., Schreiber U., Bock M. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. Oecologia, 1995. 102(4). P. 425–432.
16. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
17. Чекалин Е. И., Амелин А. В. Общие и частные особенности фотосинтеза растений у зерновых, зернобобовых и крупяных культур // Вавиловские чтения – 2020 : сборник статей Международной научно-практической конференции, посвящённой 100-летию открытия закона гомологических рядов и 133-летию со дня рождения академика Н.И. Вавилова. Саратов : Амирит, 2020. С. 268–275.
18. Интенсивность фотосинтеза листьев у сортов сои в зависимости от фазы роста и ярусного расположения / А. В. Амелин, Е. И. Чекалин, В. В. Заикин [и др.] // Зернобобовые и крупяные культуры. 2017. № 4 (24). С. 53–58.
19. Курсанов А. Л. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и доноро-акцепторные отношения у растений // Физиология растений : сборник статей. 1984. Т. 31, Вып. 3. С. 597–595.
20. Мокроносков А. Т. Доноро-акцепторные отношения в онтогенезе растений // Физиология фотосинтеза : сборник статей. Москва : Наука, 1982. С. 235.
21. Pepler S., Gooding M. J., Ford K. E., Ellis R. H. A temporal limit to the association between flag leaf life extension by fungicides and wheat yields // European Journal of Agronomy. 2005. Vol. 22. Is. 4. P. 363–373. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2004.06.002>
22. Тихонович И. А., Проворов Н. А. Генетика симбиотической азотфиксации с основами селекции. Санкт-Петербург: Наука, 1998. – 194 с.
23. Кретович В. Л. Усвоение и метаболизм азота у растений. Москва : Наука, 1987. 485 с.
24. Тарчевский И. А. Основы фотосинтеза. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1971. 294 с.
25. Gommers C. M., Visser E. J., St Onge K. R., et al. Shade tolerance: when growing tall is not an option // Trends PlantSci. 2013. Vol. 18. P. 65–71.
26. Portsmouth A., Niinemets Ü. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients



in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance // *Functional Ecology*. 2007. V. 21. P. 61–77. DOI : doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01208.x.

27. Long S. P., Humphries S., Falkowski P. G. Photoinhibition of photosynthesis in nature // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1994. Vol. 45. P. 633–662. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.45.060194.003221>

28. Li F., Cohen S., Naor A., Shaozong K., Erez A. Studies of canopy structure and water use of apple trees on three rootstocks // *Agricultural Water Management*. 2002. Vol. 55. P. 1–14. [https://doi.org/10.1016/S0378-3774\(01\)00184-6](https://doi.org/10.1016/S0378-3774(01)00184-6).

29. Atkinson C. J., Policarpo M., Webster A. D., Kingswell G. Drought tolerance of clonal *Malus* determined from measurements of stomatal conductance and leaf water potential // *Tree Physiology*. 2000. 20. P. 557–563.

30. Слейчер Р. Водный режим растений. Москва : Мир, 1970. 367 с.

31. Поиск источников засухоустойчивости среди новой коллекции сои (*Glycine max*) в условиях юго-востока Казахстана / Р.С. Ержебаева, С.В. Дидоренко, М.С. Кудайбергенов [и др.] // *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2019. №3 (31). С. 63–73.

### References

1. Timiryazev KA. *Izbrannye sochineniya [Selected Essays]* Vol. 1. Moscow : Gosudarstvennoe izdanie sel'skokhozyaistvennoi literatury, 1957. 274 p. (in Russ.)

2. Nichiporovich AA. *Energeticheskaya effektivnost' fotosinteza i produktivnost' rastenii [Energy efficiency of photosynthesis and plant productivity]*. Pushchino : NCZ BI AN SSSR. 1979. 37 p. (in Russ.).

3. Mокроносов АТ. Фотосинтез и продукционный процесс // *Физиология растений на службе продовольственной программы* SSSR. Moscow : Znanie, 1988. No 2. P. 3–18. (in Russ.).

4. Ort DR, Merchant SS, Alric J, Barkan A., et al. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand / *PNAS*. – 2015. – V. 112. – №. 28. – P. 8529–8536. <http://doi.org/10.1073/pnas.1424031112>.

5. Carmo-Silva E, Andralojc PJ, Scales JC, et al. Phenotyping of field-grown wheat in the UK highlights contribution of light response of photosynthesis and flag leaf longevity to grain yield. *Journal of Experimental Botany*, 2017, Vol. 68, No. 13, P. 3473–3486. DOI : <http://doi.org/10.1093/jxb/erx169>

6. Byrne ME. Shoot meristem function and leaf polarity: The role of class III HD-SIP genes. *PLOS Genetics*, 2006. DOI : <http://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020089>.

7. Koscielniak J, Filek W, Skoczowski A. Photosynthetic activity of leaves, pods and stem internodes of field bean (*Vicia faba* L. var. minor) in various phases of pods development. *Bull. Poll. Acad. sci.*, 1988, V.36, No 10, P. 243–251.

8. Kumakov VA. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции [Photosynthetic activity of plants in the aspect of selection]. *Физиология фотосинтеза : сборник статей, под ред. А. А. Ничипоревича [Physiology of photosynthesis : collection of articles, Nichiporovich AA (Eds.)]*. Moscow : Nauka, 1982, P. 283. (in Russ.).

9. Amelin AV, Lakhanov AP, Yakovlev VL. Фотовосстановительная активность хлорофиллсодержащих органов у растений горошка с разным морфогенотипом [Photoreduction activity of chlorophyll-containing organs in pea plants with different morphogenotype]. *Биологический и экономический потенциал зернобобовых, крупяных культур и пути его реализации : материалы международно научной конференции (Орел, 15 – 16 октябрь 1997 г.) [Biological and economic potential of leguminous, cereal crops and ways of its implementation: materials of the international scientific conference (Orel, 15 - October 16, 1997)]*. Orel: VNIIZBK, 1997. P. 80–84. (in Russ.).

10. Amelin AV. Физиологические аспекты создания высокопродуктивных сортов горошка усатого типа [Physiological aspects of the creation of highly productive varieties of mustachioed peas]. *Vestnik of Russian Agriculture Science. – Bulletin of the Russian Academy of Agricultural Sciences*, 1998 ; 1 : 54–56. (in Russ.).

11. Murchie EH, Pinto M., Horton P. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research. *New Phytologist*, 2009 ; 181 : 532–552. DOI : <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02705.x>

12. Kashulin PA, Kalachev NV. Суточные ритмы фотосинтеза и холодоустойчивости растений [Diurnal rhythms of photosynthesis and cold resistance of plants]. *Vestnik Kolskogo nauchnogo tsentra RAN. – Bulletin of the Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2015 ; 1 (20) : 85–91. (in Russ.).

13. Varushkina AM, Lugovskaya NP, Maksimov AYu. Рост и продуктивность картофеля (*Solanum tuberosum* L.) в условиях светокультуры [Growth and productivity of potatoes (*Solanum tuberosum* L.) under light culture] // *Vestnik Permskogo federal'nogo issledovatel'skogo tsentra. – Bulletin of the Perm Federal Research Center*, 2019 ; 2 : S. 37–46. (in Russ.). <https://doi.org/10.7242/2658-705X/2019.2.4>

14. Ortiz-Lopez A, Nie GY, Ort DR, Baker NE. The involvement of the photoinhibition of photosystem II and impaired membrane energization in the reduced quantum yield of carbon assimilation in chilled maize. *Planta*, 1990. V. 181. P. 78–84.

15. Bilger W, Schreiber U, Bock M. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of

nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia*, 1995 ; 102 : 425–32.

16. Dospikhov BA. Metodika polevogo opyta [Field experiment methodology], Moscow : Agropromizdat, 1985, 351 p. (in Russ.).

17. Chekalin EI, Amelin AV. Obshchie i chastnye osobennosti fotosinteza rastenii u zernovykh, zernobobovykh i krupyanykh kul'tur [General and particular features of plant photosynthesis in cereals, leguminous and cereal crops]. *Vavilovskie chteniya – 2020 : Sbornik statei Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 100-letiyu otkrytiya zakona gomologicheskikh ryadov i 133-letiyu so dnya rozhdeniya akademika N.I. Vavilova* [Vavilov Readings – 2020: Collection of articles of the International scientific and practical conference dedicated to the 100th anniversary of the discovery of the law of homological series and 133- anniversary of Academician N.I. Vavilov]. Saratov: Amirit, P. 268–275. (in Russ.).

18. Amelin AV, Chekalin EI, Zaikin VV, et al. Intensivnost' fotosinteza list'ev u sortov soi v zavisimosti ot fazy rosta i yarusnogo raspolozheniya [Intensity of leaf photosynthesis in soybean varieties depending on the growth phase and layer arrangement]. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury. – Legumes and grain crops*, 2017 ; 4 (24) : 53–58. (in Russ.).

19. Kursanov AL. Endogennaya regulyatsiya transporta assilyatov i donoro-aktseptornye otnosheniya u rastenii [Endogenous regulation of assimilate transport and donor-acceptor relationships in plants]. *Fiziologiya rastenii : sbornik statei* [Plant Physiology: collection of articles]. 1984. Vol. 31. Issue 3. P. 597–595. (in Russ.).

20. Mokronosov AT. Donoro-aktseptornye otnosheniya v ontogeneze rastenii [Donor-acceptor relationships in plant ontogenesis]. *Fiziologiya fotosinteza : sbornik statei* [Physiology of photosynthesis: collection of articles]. Moscow : Nauka, 1982. P. 235. (in Russ.).

21. Pepler S, Gooding MJ, Ford KE, Ellis RH. A temporal limit to the association between flag leaf life extension by fungicides and wheat yields. *European Journal of Agronomy*, 2005. Vol. 22, Issue 4. P. 363–373. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2004.06.002>

22. Tikhonovich IA, Provorov NA. *Genetika simbioticheskoi azotfiksatsii s osnovami seleksii* [Genetics of symbiotic nitrogen fixation with the basics of selection]. Saint-Petersburg : Nauka, 1998. 194 p. (in Russ.).

23. Kretovich VL. Usvoenie i metabolizm azota u rastenii [Assimilation and metabolism of nitrogen in plants]. Moscow : Nauka, 1987. 485 p. (in Russ.).

24. Tarchevskii IA. Osnovy fotosinteza [Fundamentals of photosynthesis]. Kazan' : Izdatel'stvo Kazanskogo universiteta, 1971. 294 p. (in Russ.).

25. Gommers CM, Visser EJ, St Onge KR, et al. Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends PlantSci*, 2013. Vol. 18. P. 65–71.

26. Portsmouth A, Niinemets Ü. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional Ecology*, 2007. Vol. 21. P. 61–77. DOI : [doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01208.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01208.x).

27. Long SP, Humphries S, Falkowski PG. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1994. Vol. 45. P. 633–662. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.45.060194.003221>

28. Li F, Cohen S, Naor A, Shaozong K, Erez A. Studies of canopy structure and water use of apple trees on three rootstocks. *Agricultural Water Management*, 2002. Vol. 55. P. 1–14. [https://doi.org/10.1016/S0378-3774\(01\)00184-6](https://doi.org/10.1016/S0378-3774(01)00184-6).

29. Atkinson CJ, Policarpo M, Webster AD, Kingswell G. Drought tolerance of clonal Malus determined from measurements of stomatal conductance and leaf water potential. *Tree Physiology*, 2000. 20. P. 557–563.

30. Sleicher R. *Vodnyi rezhim rastenii* [Water regime of plants]. Moscow : Mir, 1970. 367 p. (in Russ.).

31. Erzhebaeva RS, Didorenko SV, Kudaibergenov MS, et al. Poisk istochnikov zasukhoustoichivosti sredi novoi kolleksii soi (*Glycine max*) v usloviyakh yugo-vostoka Kazakhstana [Search for sources of drought resistance among a new collection of soybeans (*Glycine max*) in the conditions of the southeast of Kazakhstan] / R.S. Erzhebaeva, S.V. Didorenko, M.S. Kudaibergenov, [i dr.] // *Zernobobovye i krupyanye kul'tury. – Legumes and grain crops*, 2019 ; 3 (31) : 63–73. (in Russ.).

#### Информация об авторах

А.В. Амелин – д-р с.-х. наук, профессор;  
Е.И. Чекалин – канд. с.-х. наук, доцент;  
В.В. Заикин – канд. с.-х. наук

#### Information about the authors

A.V. Amelin – Cand. Agr. Sci., Associate Professor;  
E.I. Checkalin – Cand. Agr. Sci., Associate Professor;  
V.V. Zaikin – Cand. Agr. Sci.

**Статья поступила в редакцию 03.03.2023;  
одобрена после рецензирования 03.05.2023;  
принята к публикации 15.05.2023**

**The article was submitted 03.03.2023;  
approved after reviewing 03.05.2023;  
accepted for publication 15.05.2023**