

**УСТЫЧНАЯ ПРОВОДИМОСТЬ И ТРАНСПИРАЦИОННЫЙ  
КОЭФФИЦИЕНТ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ СОИ ПРИ  
КОМПЛЕКСНОМ СТРЕССЕ**

**Харчук Олег, Кириллов Александр, Клейман Эмиль, Скурту Георгий,  
Баштовая Светлана, Платовский Николай, Кистол Марчела**

*Институт генетики, физиологии и защиты растений*

**Резюме**

S-au studiat modificările conductivității stomatale (CS), temperaturii frunzelor, coeficientului de transpirație (CT) a frunzelor și productivității semincere a plantelor de soia în condiții de stres complex (deficit de apă, temperatură înaltă, conținut sporit de bicarbonat în sol etc.). S-a constatat că conținutul sporit de bicarbonat în sol pe fondal de umiditate suficientă condiționează tendința de reducere a CS și CT frunzelor (cu o creștere a diferenței de temperatură “frunze - aer”). În condiții de stres complex (secetă pe fondal salinizat) diminuează CS și CT frunzelor, suprafața foliară și productivitatea

seminceră a plantelor. Eficiența utilizării apei (EUA) de către plantele de soia determinată prin raportul dintre masa uscată și transpirația plantelor întregi este aproape de raportul dintre respirația și transpirația frunzelor; EUA calculată prin raportul dintre fotosinteză și transpirația frunzelor este mult mai mare.

*Cuvinte cheie:* soia, conductivitatea stomatelor, eficiența utilizării apei, stres complex, productivitatea seminceră

*Depus la redacție* 14 mai 2019

*Adresa pentru corespondență:* Harciuc Oleg, Institutul de Genetică, Fiziologie și Protecție a Plantelor al Academiei de Științe a Moldovei, str. Pădurii, 20, MD-2002 Chișinău, Republica Moldova, e-mail: kharchuk.biology@mail.ru

### Введение

Территория Республики Молдова характеризуется засухами и повышенными температурами [2], повышенной минерализацией поверхностных и подземных вод [23], повышенной щелочностью почвенного раствора, где доминирует бикарбонат-анион [23, 24], что оказывает существенное влияние на рост и развитие растений.

Среди ключевых свойств устьиц отмечаются реакция на температуру [10] и уровень влагообеспеченности растений. При высоких температурах устьичная проводимость (УП), а не фотосинтез, коррелирует с урожаем [9]. При недостатке влаги, «чтобы увеличить производство биомассы, нужно больше воды для транспирации» [10]. Величина накопления сухой массы растением прямо пропорциональна нормализованной транспирации [17]. Транспирационный коэффициент (ТК,  $кг\ H_2O/г\ сухой\ массы$ , отношение количества транспирированной воды к продукции сухого вещества) является первичным показателем эффективности использования воды растением [18]. Обратная величина ТК, отношение количества биомассы к массе транспирированной воды, является показателем эффективности транспирации. На уровне ценоза эффективность использования воды (ЭИВ) определяется как отношение количества произведенного сухого вещества ( $g$ ) к количеству использованной (затраченной) воды ( $kg$ ), при этом в количество использованной воды входят осадки и изменение влагозапасов почвы [11]; этот термин (ЭИВ) также называют «продуктивность воды» [34]. Чистую транспирацию целых растений сложно измерить, поэтому часто используют параметры на уровне листа. Например, определяют характеристическую (intrinsic,  $i$ ) эффективность использования воды (ЭИВ<sub>*i*</sub>) за короткие временные периоды, как отношение «мгновенной» или дневной  $CO_2$ -ассимиляции (общая ассимиляция  $CO_2$  минус дыхание) к весу транспирированной воды [13]. А. Blum (2009) в проблеме эффективного использования воды выделяет максимизацию доли транспирации растений в расходе почвенной влаги [1]. Установлено, что ЭИВ<sub>*i*</sub> листьев сои, определенная по отношению величины фотосинтеза к транспирации уменьшается с увеличением устьичной проводимости [30, 32]. Оценка ЭИВ<sub>*i*</sub> листа по отношению фотосинтеза к транспирации примерно в 20 раз больше, чем ЭИВ на уровне ценоза [28]. Показано, что увеличение отношения фотосинтеза к транспирации на уровне листа при уменьшении устьичной проводимости листьев растений сои является

кажущимся увеличением продуктивности воды по причине, одновременного с уменьшением устьичной проводимости (УП) листьев, уменьшения листовой поверхности (ЛП) растений [25], что уменьшает фотосинтетический потенциал. Эффективное использование воды на уровне ценоза считается более важным для урожая, чем ЭИВ<sub>1</sub> листа [25, 14]. Признаком щелочного засоления (более вредного по сравнению с засолением нейтральными солями) является повышение щелочности как почвенного раствора, так и тканей растений [5]. На засоленных, черноземно-луговых солонцевато-солончаковых почвах Республики Молдова, рН почвенного раствора превышает 8 даже после проведения мелиоративных мероприятий [21]. С ростом рН продуктивность растений сои уменьшается [12; 25]. Исследования по действию на растения щелочного засоления в основном проводятся при высоких рН (8,2÷10,6) за счет добавки к бикарбонату натрия соли Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> [4, 5, 16]); что типично лишь для малой доли почвенных угодий Республики Молдова. В условиях более слабого засоления, при повышенном содержании в почве преимущественно бикарбонатного аниона, водный статус растений сои, включая ТК листьев, изучен недостаточно. Известно, что на водный статус растений существенно влияют и другие факторы среды (освещенность, температура, влажность воздуха и др.). Однако, при всей актуальности проблемы многие фундаментальные физиологические вопросы эффективности использования воды растениями остаются нерешенными.

В настоящей статье поставлена задача изучить изменения устьичной проводимости, температуры листа, транспирационного коэффициента и семенной продуктивности растений сои при комплексном стрессе (водном, температурном, повышенном содержании бикарбоната в почве, сухости воздуха и др.).

### Материалы и методы

Исследования проводили на растениях сои сорт Амелина, выращенных в сосудах объемом 10 л (3 растения на сосуд) в контролируемых условиях вегетационного комплекса Института генетики, физиологии и защиты растений. Схема эксперимента включала следующие варианты: 1) контроль – растения, выращенные в оптимальных условиях (незасоленная почва, 70% ПВ); 2) растения, выращенные на засоленной почве при влагообеспеченности 70% ПВ; 3) растения, подверженные комплексному стрессу (засоление + повторяющаяся засуха: в фазе первого тройчатого листа и в фазе цветения- формирования бобов). Засоление моделировали внесением при набивке сосудов бикарбоната натрия, 0,15% к весу почвы. Характеристика почвы дана в табл. 1. Содержание гумуса – 2,06-2,08%. Основные показатели обеспеченности почвы элементами минерального питания (мг/100 г почвы): нитрификационная способность, N-NO<sub>3</sub> – 1,46-1,48; мобильный фосфор, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> – 1,00-1,01; обменный калий, K<sub>2</sub>O – 2,12-2,15. Как следует из табл. 1, внесение бикарбоната натрия (0,15% от сухой массы почвы) повысило щелочность почвенного раствора, до рН 8,0.

Круглосуточный мониторинг параметров газообмена растений сои осуществляли в алгоритме работы монитора фотосинтеза и транспирации РТМ-48А («Bio Instruments SRL», Республика Молдова), ранее описанного в [19]. Устьичную проводимость листьев определяли фитомонитором РТМ-48А с температурными датчиками LT-LC [30]. Измерения параметров газообмена

проводили в типичные летние дни, 68-70 дней после сева (в конце периода второй засухи), в фазе R2 (полное цветение) по общепринятой классификации фаз развития сои [3].

Таблица 1. Химический состав почвы в сосудах вегетационного опыта.

Вариант	Карбонаты, %	рН	Обменные катионы, мг/100 г почвы		
			Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Σ
незасоленная почва (контроль)	2,52	7,2	19,2	2,8	22,0
+0,15% бикарбоната натрия	2,65	8,0	17,4	2,0	19,4

Индекс хлорофилла определяли хлорофиллометром SPAD-502 [8]. Листовую поверхность растений (ЛП) определяли неdestructивно, по линейным параметрам центральной листовой пластинки тройчатого листа сои, суммированием площадей всех настоящих (тройчатых) листьев [27]. После созревания семян проводили уборку и учет продуктивности растений. Семенную продуктивность на единицу листовой поверхности (СПЛП) определяли делением массы семян при уборке на величину ЛП [31].

В круглосуточной динамике с интервалом 15 минут были измерены такие показатели: полный фотосинтез ( $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сек}^{-1}$ ), ассимиляция  $\text{CO}_2$  (полный фотосинтез минус дыхание, ( $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ сек}^{-1}$ ), транспирация ( $\text{мг H}_2\text{O м}^{-2} \text{ сек}^{-1}$ ), устьичная проводимость ( $\text{мм сек}^{-1}$ ), температура листа и др. Газообмен измеряли на зрелых тройчатых листьях растений сои. В связи с ростом температуры воздуха в дневной динамике наиболее стрессовым по сумме двух факторов (температуры воздуха и относительной влажности воздуха) является послеобеденный период [28]. В настоящей работе мы изучали величины устьичной проводимости, температуры листа и ТК листьев преимущественно с 15 до 17 часов. Достоверность учета влияния температуры листа увеличена нами за счет устранения случайных помех (типа облаков): для каждой временной точки в отдельности (в течение 3 часов через 15 минут) вычисляли разность температур листа между вариантами, и статистическую обработку проводили по выборке вычисленных разностей.

**Статистический анализ данных.** Повторность определений – 3<sup>х</sup>-кратная для ЛП и семенной продуктивности, 4х-кратная для показателей водного статуса. Провели дисперсионный анализ полученных параметров по наименьшей средней разности (НСР) для разных уровней значимости: [22].

### Результаты и обсуждение

В таблице 2 приведены результаты определений относительного содержания воды (ОСВ) в листьях растений сои сорт Амелина в вегетационном опыте 2018 года в контрольном варианте (70% без засоления), а также на фоне повышенного содержания бикарбоната натрия в почве (при двух уровнях влагообеспеченности: 70% ПВ и повторная засуха 40% ПВ). ОСВ определяли при окончании (35 и 72 дней после сева, ДПС) каждого из двух периодов засухи.

При влажности 70% ПВ повышенное содержание бикарбоната в почве к фазам R2-R3 увеличило величину ОСВ. Подобное влияние бикарбоната наблюдали и ранее [29]. В период первой засухи (фазы V1-V2) влияние недостатка влаги

на величину ОСВ листьев растений сои было меньше в сравнение с повторной засухой (фазы R2-R3). Различный водный статус растений сои на изучаемых вариантах повлиял на величину листовой поверхности (ЛП) растений (Табл. 3).

**Таблица 2.** Влияние повышенного содержания бикарбоната натрия в почве и уровня влагообеспеченности на относительное содержание воды в листьях сои (2018, сорт Амелина).

Вариант	ОСВ, % от насыщения	
	35 ДПС (18 июня)	72 ДПС (25 июля)
70% незасоленный (контроль)	92,3 ± 1,1	77,9 ± 0,5
70% бикарбонат	89,3 ± 1,2	82,5 ± 0,8
40% бикарбонат	78,3 ± 0,8	50,8 ± 0,1

Первая засуха (в фазах V1-V2) не оказала достоверного влияния на величину ЛП растений сои, что соответствует достаточно высоким значениям ОСВ листьев (78÷92%, табл. 2). На фоне повышенного содержания бикарбоната в почве вторая засуха (в фазах R2-R3) существенно снизила ЛП растений сои, при этом учет прироста ЛП за 9 дней изучаемого периода (63→72 ДПС) повышает достоверность различий между вариантами опыта.

**Таблица 3.** Влияние повышенного содержания бикарбоната натрия в почве и уровня влагообеспеченности на ЛП растений сои (2018, сорт Амелина).

Вариант	ЛП, $\text{дм}^2$		Прирост за 9 дней $\Delta$ (ЛП), $\text{дм}^2$
	63 ДПС (16 июля)	72 ДПС (25 июля)	
70% незасоленный (контроль)	2,52 ± 0,15	4,58 ± 0,79	2,06 ± 0,73
70% бикарбонат	3,34 ± 0,34	5,21 ± 0,24	1,87 ± 0,25
40% бикарбонат	3,47 ± 0,32	3,87 ± 0,32	0,40 ± 0,06

В Таблице 4 приводятся результаты, характеризующие изменения  $\text{CO}_2$ -ассимиляции ( $A_n$ ), транспирации (Т), устьичной проводимости (УП) и разности температур «лист-воздух» ( $\Delta$ ) под влиянием повышенного содержания бикарбоната в почве. На фоне бикарбоната УП и Т ниже: 4,7±1,5 против 11,6±2,3 мм/сек. и 25,3±3,6 против 41,8±6,3 мг  $\text{H}_2\text{O}$   $\text{м}^{-2}$   $\text{сек}^{-1}$  соответственно; при этом  $A_n$  несколько повышается, с 11,4±2,0 до 15,4±2,5  $\mu\text{моль CO}_2$   $\text{м}^{-2}$   $\text{сек}^{-1}$ , а при комплексном стрессе происходит резкое снижение параметров всех этих показателей.

Важным фактором транспирации является относительная влажность воздуха (выражаемая величиной дефицита давления водяных паров, ДДП,  $\text{кПа}$ ). Дневная динамика этого параметра приведена на Рис.1. В разные дни величина ДДП может существенно отличаться. Для одинакового временного периода, с 15 до 18 часов, в два последовательных дня ДДП составляло: 1,98±0,02  $\text{кПа}$  (21.07.2018) и 2,50±0,03  $\text{кПа}$  (22.07.2018). Для листьев растений контрольного варианта (70% ПВ, без засоления) средняя величина ТК одинакова при измерении в оба последовательных дня, однако при большем ДДП (22.07.2018) ТК более стабилен, при более высоком транспирационном охлаждении листа, чем при меньшем ДДП (21.07.2018).

Таблица 4. Влияние повышенного содержания бикарбоната в почве и комплексного стресса на величину  $CO_2$ -ассимиляции ( $A_n$ ), транспирации (Т), устьичной проводимости (УП) и разности температур «лист-воздух» ( $\Delta$ ) для листьев растений сои (2018, сорт Амелина).

Дата	$A_n, \mu\text{моль } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ сек}^{-1}$	$T, \text{мг } H_2O \text{ м}^{-2} \text{ сек}^{-1}$	УП, $\text{мм сек}^{-1}$	$\Delta, ^\circ\text{C}$
<b>70% незасоленный контроль</b>				
21.07.	8,7±2,7	33,1±3,9	10,4±2,0	-0,85±0,35
22.07.	11,4±2,0	41,8±6,3	11,6±2,3	-2,39±0,35
<b>70% бикарбонат</b>				
22.07.	15,4±2,5	25,3±3,6	4,7±1,5	-1,86±0,24
<b>40% бикарбонат</b>				
20.07.	1,6±0,3	4,9±1,0	0,4±0,1	3,33±0,55
21.07.	2,4±0,2	3,4±0,9	0,3±0,1	2,09±0,55

Установлено, что, относительно контрольного варианта (29,24°C) температура листа при повышенном содержании бикарбоната была выше на 0,74±0,23 °C, а величина ТК существенно ниже, 41±5 против 88±4  $\text{г } H_2O/\text{г } CO_2$ .

В табл. 5 представлены физиологические параметры на уровне листа в послеполуденные часы (15-17 часов, 820±150  $\mu\text{моль квантов ФАР} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$ , температура воздуха 30,1±0,1°C).

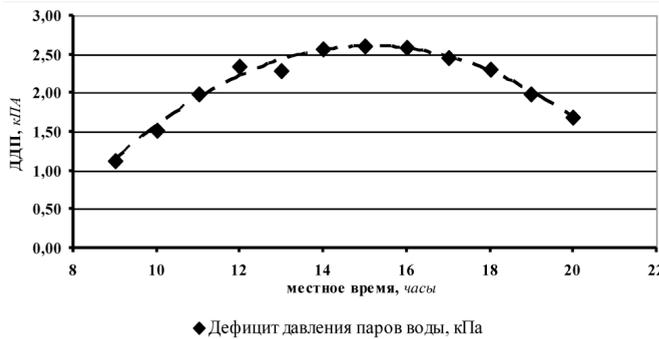


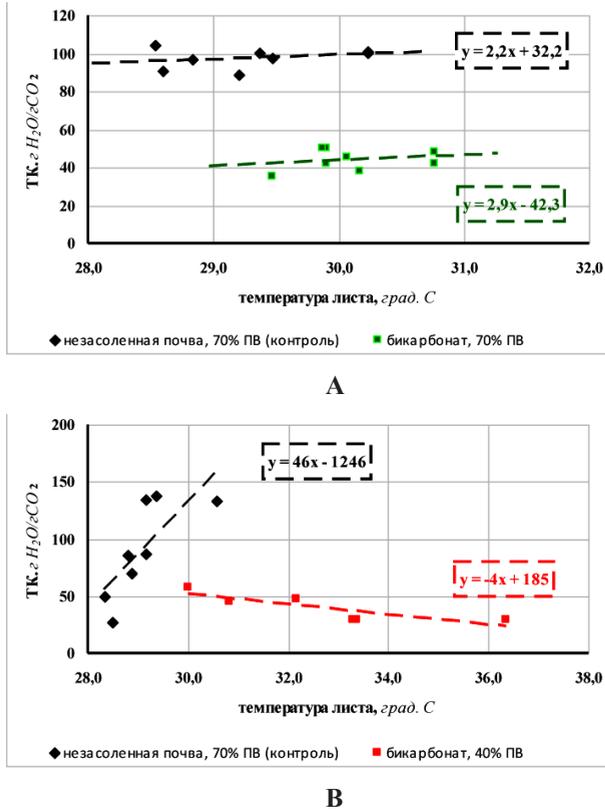
Рисунок 1. Дневная динамика дефицита давления паров воды (ДДП, 22.07.2018).

Таблица 5. Влияние повышенного содержания бикарбоната в почве и комплексного стресса на послеполуденные величины устьичной проводимости (УП), разности температур «лист-воздух» ( $\Delta t$ ), транспирационного коэффициента (ТК) листьев и компонент ТК (нетто-фотосинтеза,  $A_n$ ) и транспирации (Т) (2018, сорт Амелина).

вариант	УП, $\text{мм сек}^{-1}$	$\Delta t, ^\circ\text{C}$	$A_n, \mu\text{моль } CO_2 \text{ м}^{-2} \text{ сек}^{-1}$	$T, \mu\text{моль } H_2O \text{ м}^{-2} \text{ сек}^{-1}$	ТК, $\text{мг } H_2O/\text{мг } CO_2$
70% ПВ, пресный (контроль)	10,6 ± 1,0	-1,7 ± 0,8	9,8 ± 1,6	36,7 ± 5,0	88 ± 4
бикарбонат 70%	4,7 ± 1,5	-1,8 ± 0,4	15,4 ± 2,5	25,3 ± 3,6	41 ± 5
40% ПВ, бикарбонат	0,3 ± 0,1	2,2 ± 0,9	2,4 ± 0,2	3,3 ± 1,0	39 ± 14

При повышенном содержании бикарбоната натрия в почве кажущееся тождество транспирационных коэффициентов при разной (70 и 40% ПВ)

влагообеспеченности растений сои вызвано разной динамикой физиологических параметров (Рис. 2а и 2б).



**Рисунок 2. Температурная зависимость транспирационного коэффициента листьев сои при комплексном стрессе (сорт Амелина, 15-18 часов): (А) повышенное содержание бикарбоната в почве (ДДП 2,50±0,03 κПа); (Б) почвенная засуха на фоне повышенного содержания бикарбоната в почве (ДДП 1,98±0,02 κПа).**

Устьичная проводимость является ключевым показателем для ТК листа и семенной продуктивности растений при солевом и комплексном стрессе. При повышенном содержании бикарбоната натрия в почве ТК и УП снижаются на обоих фонах влагообеспеченности (как при 70%, так и при 40% ПВ), однако за счет разных механизмов: при 40% ПВ – при преимущественном снижении УП и Т (и меньшем снижении  $A_n$ ) на фоне типичного для засухи перегрева листа; при 70% ПВ – без перегрева листа и без снижения (даже при некотором увеличении)  $A_n$  при значительно меньшем (на порядок) снижении УП и Т (по сравнению с засухой). При 40% ПВ сильно уменьшается прирост ЛП (табл. 3), что является основным фактором снижения урожая. В 2017 г., при недостатке влаги (40% ПВ) на фоне повышенного содержания бикарбоната, ЛП целого растения (96 ДПС) уменьшилась, по сравнению с 70% ПВ, с  $11,4 \pm 0,6$  до  $4,7 \pm 0,2$  дм<sup>2</sup>/растение, что привело к снижению семенной продуктивности с  $6,05 \pm 0,19$  до  $4,37 \pm 0,25$  г/растение (табл. 7).

Увеличение отношения фотосинтеза к транспирации на уровне листа при уменьшении устьичной проводимости листьев растений сои является кажущимся увеличением продуктивности воды [25]. В световой период суток листья растений сои в поле в среднем характеризуются ЭИВ<sub>i</sub> 10 мг CO<sub>2</sub>/г H<sub>2</sub>O [6]. При непрерывном (днем и ночью), в течение нескольких суток, мониторинге

растений сои произрастающих в сосудах мы наблюдали еще более высокую эффективность транспирации на уровне листа (суточная ЭИВ<sub>l</sub>  $18 \pm 3 \text{ г } CO_2 / \text{кг } H_2O$ ) [28]. Эти величины многократно превышают значение в  $2,5 \text{ г/кг } H_2O$  для ЭИВ целых растений сои (вычисленную нами на основании опубликованных Liu *et al.* [7] данных по сухой массе и транспирации целых растений).

На Рис. 2 показана зависимость транспирационного коэффициента от температуры листа (в послеполуденные часы). Известно, что при оптимальной влагообеспеченности увеличение температуры листа с  $35$  до  $40^\circ C$  снижает ассимиляцию  $CO_2$  (по нетто-фотосинтезу) на единицу транспирированной воды на  $14\%$  на каждый градус повышения температуры [26].

Из Рис. 2 следует, что при повышенном содержании бикарбоната в почве ТК ниже. Однако (при снижении УП и увеличении разности температур «лист - воздух»), это кажущееся улучшение эффективности транспирации, что доказывается снижением семенной продуктивности на единицу листовой поверхности растений: в 2017 г.  $0,527 \pm 0,016$  против  $0,611 \pm 0,010 \text{ г/дм}^2$  в контроле (табл.7). Анализ данных литературы и собственных результатов показывает несоответствие величин ЭИВ на уровне листа и целого растения (а также ценоза). Liu *et al.* (2005) привели данные по транспирации целых растений сои и динамике их веса в онтогенезе [7], на основании которых мы смогли оценить эффективность использования воды (ЭИВ) растениями:  $2,5 \text{ г сухой массы/кг воды}$ . Эта величина полностью совпадает с оценкой ЭИВ<sub>l</sub> на уровне листьев сои как отношения величины дыхания к транспирации ( $2,5 \text{ г/кг воды}$ ); при этом отношение фотосинтеза к транспирации почти на порядок выше [28]. При той же интенсивности фотосинтеза, как у Liu *et al.* [7] суточная ЭИВ<sub>l</sub> на уровне листа равна  $18 \pm 3 \text{ г } CO_2 / \text{кг } H_2O$  [28], что говорит о необходимости новых критериев оценки ЭИВ на уровне листа [28].

В табл. 6 приведены данные по величине индекса хлорофилла (ИХ) в листьях растений сои в динамике вегетационного периода.

**Таблица 6. Влияние повышенного содержания бикарбоната в почве и комплексного стресса на величину индекса хлорофилла (2017, сорт Амелина).**

вариант	Индекс хлорофилла, отн. ед.	
	72 ДПС	90 ДПС
пресный контроль 70%	$0,161 \pm 0,002$	$0,143 \pm 0,004$
повышенное содержание бикарбоната 70%	$0,182 \pm 0,003$	$0,122 \pm 0,004$
бикарбонатная засуха 40%	$0,203 \pm 0,003$	$0,185 \pm 0,004$

Имеются экспериментальные доказательства роста урожая новых сортов (по сравнению со старыми) за счет удлинения периода накопления сухого веса растений [15]. Эти данные [15] поясняют снижение индекса хлорофилла во второй половине сезона (несмотря на достаточно высокий уровень скорости роста листьев (табл.3 и 7), что мы наблюдали при повышенном содержании бикарбоната натрия в почве при влагообеспеченности 70% ПВ. Повышение ИХ при водном стрессе (40% ПВ), положительное само по себе (повышает ЭИВ на уровне листа), перекрывается сильным отрицательным эффектом - торможением роста листьев (табл.3 и 7), что в итоге (несмотря на повышение ЭИВ и семенной продуктивности листовой поверхности, СПЛП) приводит к

снижению продуктивности на уровне растения (*семенная продуктивность*) и ценоза (*урожай*). В целом, для повышенного содержания бикарбоната в почве существенными показателями являются: при 70% ПВ - УП и ИХ, а при 40% ПВ (водный стресс) – ЛП (торможение роста) и УП (закрывание устьиц).

В табл. 7 приведены данные по величине ЛП и семенной продуктивности растений сои. Представляет интерес усредненная по целому растению величина СПЛП (по [31]).

**Таблица 7. Влияние повышенного содержания бикарбоната в почве и комплексного стресса на показатели продуктивности растений сои с. Амелина.**

вариант	Семена, г/растение	ЛП (96 ДПС), дм <sup>2</sup>	СПЛП, г/дм <sup>2</sup>
<b>70% ПВ, незасоленный (контроль)</b>	<b>6,42 ± 0,55</b>	<b>9,66 ± 0,63</b>	<b>0,61 ± 0,01</b>
<b>Бикарбонат, 70% ПВ</b>	<b>6,05 ± 0,19</b>	<b>11,38 ± 0,58</b>	<b>0,53 ± 0,03</b>
<b>бикарбонат, 40% ПВ</b>	<b>4,37 ± 0,25</b>	<b>4,66 ± 0,22</b>	<b>0,76 ± 0,12</b>

Согласно данным таблиц 6 и 7, СПЛП коррелирует с индексом хлорофилла (90 ДПС). Этот результат соответствует литературным данным о росте урожая сои за счет удлинения периода накопления растениями сухого веса [15].

Ранее нами установлена причина противоречий традиционной оценки эффективности использования воды растением по измерениям на уровне листа: увеличение отношения фотосинтеза к транспирации на уровне листа при уменьшении устьичной проводимости листьев растений сои является кажущимся увеличением продуктивности воды по причине одновременного с уменьшением устьичной проводимости (УП) листьев, уменьшения листовой поверхности (ЛП) растений [25] - это уменьшает фотосинтетический потенциал, семенную продуктивность растений и урожай

На основании изложенных данных сделан концептуальный вывод, что эффективность использования воды (ЭИВ) растениями определяется устьичной проводимостью и газообменом листьев: прежде всего транспирацией (H<sub>2</sub>O-газообмен) и дыханием (CO<sub>2</sub>-газообмен), а также сезонной динамикой фотосинтетического потенциала и семенной продуктивности растений, с ориентацией на ЭИВ выше уровня, достигнутого в Европе [33].

### Выводы

1. При повышенном содержании бикарбоната в почве на фоне влагообеспеченности 70% ПВ устьичная проводимость (УП) и транспирационный коэффициент (ТК) листьев имеют тенденцию к снижению, на фоне увеличения разности температур «лист-воздух».

2. При комплексном стрессе (засуха на фоне засоления) снижается УП и ТК листьев, площадь листовой поверхности и семенная продуктивность растений, хотя на единицу листовой поверхности семенная продуктивность может повышаться.

3. Эффективность использования воды растениями сои, определенная по отношению сухого веса к транспирации целых растений, близка к величине ЭИВ<sub>1</sub> листьев, рассчитанной по отношению величины дыхания к транспирации; ЭИВ<sub>1</sub> листа по отношению фотосинтеза к транспирации существенно выше.

## Список литературы

1. Blum A., Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research*, 2009, Volume 112, Issues 2–3, pp. 119-123
2. Constantinov T. Distribuirea în timp a precipitațiilor diurne în Republica Moldova. Seceta și căile fiziologo-biochimice de atenuare a consecințelor ei asupra plantelor de cultură (Materialele Simpozionului al II-lea), Chișinău, Moldova 23 iunie 1999, 1999, p. 4-14.
3. Fehr, W.R. and Caviness, C.E. Stages of Soybean Development. Iowa State University of Science and Technology, Ames, 1977, Special Report, 80, 12 p.
4. Fu J., Liu Z., Li Z., Wang Y., Yang K. Alleviation of the effects of saline-alkaline stress on maize seedlings by regulation of active oxygen metabolism by *Trichoderma asperellum*. *PLoS ONE*, 2017, 12(6): e0179617. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179617>
5. Gao Z., Han J., Mu C., Lin J., Li X., Lin L., Sun S. Effects of Saline and Alkaline Stresses on Growth and Physiological Changes in Oat (*Avena sativa* L.) Seedlings. *Not Bot Horti Agrobo*, 2014, 42(2):357-362.
6. Huber S.C., Rogers H.H., Mowry F.L. Effects of Water Stress on Photosynthesis and Carbon Partitioning in Soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) Plants Grown in the Field at different CO<sub>2</sub> levels. *Plant Physiol.*, 1984, 76, 244-249.
7. Liu F., Andersen M.N., Jacobsen S.-E., Jensen C.R., 2005. Stomatal control and water use efficiency of soybean (*Glycine max* L. Merr.) during progressive soil drying. *Environmental and Experimental Botany* 54, 33–40
8. Loh F.C.W., Grabosky J.C. and N.L.Bassuk. Using the SPAD 502 meter to assess chlorophyll and nitrogen content of Benjamin Fig and Cottonwood leaves. *HortTechnology* 2002, 12, 682-686.
9. Lu Z., Rercy R.G., Qualset C.O. and E. Zaiger. Stomatal conductance predicts yields in irrigated Pima cotton and bread wheat grown at high temperatures. *Journal of Experimental Botany*, 1998. Vol. 49, pp. 453-460.
10. Lu Z.M., Zeiger E. Selection for high yields and heat resistance in Pima cotton has caused genetically determined changes in stomatal conductance. *Physiologia Plantarum*, 1994, 92, 273-278.
11. Passiora J.B. Grain Yield, Harvest Index, and Water Use of Wheat //The Journal of the Australian Institute of Agricultural Science. 1977, Vol. 43, Nos. 3-4, PP. 117-120.
12. Rogovska N. P., Blackmer A. M., Mallarino A. P. Relationships between Soybean Yield, Soil pH, and Soil Carbonate Concentration. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 2007, 71 (4):1251-1256
13. Sinclair T.R., Tanner C.B., Bennett J.M. Water-Use Efficiency in Crop Production //BioScience. 1984. Vol. 34, No. 1, P. 36-40.
14. Sinclair T.R. Effective Water Use Required for Improving Crop Growth Rather Than Transpiration Efficiency. 2018. *Front. Plant Sci.* 9: art.1442 (8 p.)
15. Specht J.E., Hume D.J., Kumudini S.V. Soybean Yield Potential – A Genetic and Physiological Perspective. *Crop Sci.*, 1999, 39, 1560-1570.
16. Wang Q.Z., Liu Q., Gao Y.N., Liu X. Review on the mechanisms of the response to salinity-alkalinity stress in plants. 2017, DOI: 10.5846/stxb201605160941 ([https://www.researchgate.net/publication/319775045\\_Review\\_on\\_the\\_mechanisms\\_of\\_the\\_response\\_to\\_salinity-alkalinity\\_stress\\_in\\_plants](https://www.researchgate.net/publication/319775045_Review_on_the_mechanisms_of_the_response_to_salinity-alkalinity_stress_in_plants), время обращения 03.04.2019)
17. de Wit, C. T. (1958). Transpiration and crop yield. Verslag Landbouwk Onderz 64.6. Wageningen: Institute for Biological & Chemical Research.
18. de Wit C.T. and T.H. Alberda. Transpiration coefficient and transpiration rate of three grain species in growth chambers. JAARB. I.B.S (*Mededeling 156 van het I.B.S.*). 1961, 73-81.
19. Балаур Н.С., Воронцов В.А., Клейман Э.И., Тон Ю.Д. Новая технология мониторинга CO<sub>2</sub>-обмена у растений //Физиология растений. 2009, т. 56, №3, С. 466-470.
20. Владимир П.М., Ропот Б.М., Волощук М.Д., Яковлев В.М. Мелиорация и освоение малопродуктивных почв. В: Почвы Молдавии (ред. А.Ф.Урсу и др.) Т. 3, 1986, «Штинца», Кишинев, стр. 232-303
21. Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев, «Наукова думка», 1973, 590 стр.

22. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 307 с.
23. Почвы Молдавии (ред. А.Ф.Урсу и др.), т.1, 1984, изд-во «Штиинца», 352 стр.
24. Филипчук В.Ф., Ю.Г. Розлога. Экологическое состояние черноземов Чулукук-Солонецкой возвышенности. В сб.: Academician Eugene Fiodorov – 130 years: Collection of Scientific Articles / Международная экологическая ассоциация хранителей реки „Есо-TIRAS”, Образовательный фонд им. Л.С. Берга. – Bender: Eco-TIRAS, ELAN POLIGRAF” SRL, 2010, стр. 84-88.
25. Харчук О.А. О критерии и перспективах Голубой революции //Евразийский Союз Ученых. 2017 – 5 (38), ч.1, стр. 5-9.
26. Харчук О.А., Воронцов В.А., Клейман Э.И. К вопросу о дыхании листьев растений сои при разной влагообеспеченности и высокой температуре. В: Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий: материалы докладов на VII съезде общества физиологов растений России Нижний Новгород. 2011, часть II, 726-727.
27. Харчук О.А., Кириллов А.Ф. Недеструктивное определение листовой поверхности растений сои в сезонной динамике. Евразийский Союз Ученых. 2019, № 2(59), ч. 3, 33-36.
28. Харчук О.А., Кириллов А.Ф., Будах А.Б. Эффективность использования воды листьями растений сои: традиции и новые критерии. Евразийский Союз Ученых. 2018, 11 (56), ч. 1, стр. 34-42
29. Харчук О.А., Кириллов А.Ф., Болотин О.А., Бригидина Т.Ю., Клейман Э.И., Беззубов И.Н., Баитовая С.И., Козьмик Р.А., Тома С.И. Слабое засоление как фактор усиления теплового стресса. В: Известия Академии Наук Молдовы. Науки о жизни. 2008, № 1 (304), с. 67-75
30. Харчук О.А., Кириллов А.Ф., Козьмик Р.А., Кириллова Э.Н., Баитовая С.И., Кинтя П.К., Тома С.И. Особенности водного статуса и реализации продуктивности растений сои при разных уровнях влагообеспеченности. / Материалы IX Международного симпозиума «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». Том II. Москва. Российский Университет дружбы народов. 2011с. 177-181.
31. Харчук О.А., Кириллов А.Ф., Тома С.И., Будах А.Б., Баитовая С.И., Козьмик Р.А. Исследование некоторых параметров водного статуса растений сои в связи с их засухоустойчивостью и продуктивностью при разной влагообеспеченности. Известия Академии Наук Молдовы. Науки о жизни. 2005, 2(297), 34-42.
32. Bunce J., 2016. Variation among soybean Cultivars in mesophyll Conductance and Leaf Water Use Efficiency. Plants 2016, 5, 44, 1-9
33. Marković M., Josipović M., Ravlić M., Josipović A., Zebec V. Deficit irrigation of soybean (*Glycine max.* (L.) Merr.) based on monitoring of soil moisture, in sub-humid area of Eastern Croatia. Romanian Agricultural Research, 2016, No. 33, p. 1-8.
34. Zwart S.J., Bastiaanssen W.J.M. Review of measured crop productivity values for irrigated wheat, rice, cotton and maize. Agricultural Water Management, 2004, 69, 115-133.