

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БАШКИРСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

В.К. ТРАПЕЗНИКОВ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ
ЛОКАЛЬНОГО
ПРИМЕНЕНИЯ
УДОБРЕНИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1983

Трапезников В. К. Физиологические основы локального применения удобрений. М.: Наука, 1983.

В книге обобщены результаты исследований по физиологическому и агрохимическому обоснованию локального применения основного минерального удобрения. Рассматриваются вопросы влияния способов внесения удобрений на распределение и миграцию элементов питания в почве, показатели ее биологической активности. Показано, что взаимодействие части корневой системы растения с очагом высокой концентрации ионов приводит к глубоким изменениям в росте и развитии растений, потреблении элементов питания, транспорте ассимилятов и отложении запасных веществ. Представлены данные о положительном действии локального способа внесения удобрения на устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды, величину и качество урожая сельскохозяйственных культур. Обсуждаются возможные механизмы действия очага высокой концентрации ионов на физиологическое состояние растения как единой целостной системы.

Табл. 70, ил. 30, библиогр. 357 назв.

Ответственный редактор
доктор биологических наук
А. Н. ПАВЛОВ

ВВЕДЕНИЕ

В современных условиях одним из основных резервов увеличения урожайности сельскохозяйственных культур является применение минеральных удобрений, а одним из путей повышения их эффективности — более рациональные способы внесения. Интерес ученых и специалистов к проблеме способов внесения удобрения под различные сельскохозяйственные культуры возрастает с каждым годом. Важность данного вопроса подчеркнута в материалах XXVI съезда КПСС, где говорится о необходимости более широкого внедрения способов локального внесения удобрений.

Практическая значимость локального применения основного минерального удобрения убедительно доказана многими исследованиями и практикой растениеводства. При локальном внесении удобрения размещается в почве в виде узких или широких лент, очага или сплошного экрана. В результате этого в небольшом объеме почвы формируется очаг высокого содержания питательных веществ. Гетерогенность в распределении ионов — характерная особенность и отличие данных способов от равномерного перемешивания удобрений с почвой или иным питательным субстратом. Важным моментом является также то, что в контакт с очагом входит лишь часть корневой системы растения.

Физиологические аспекты взаимодействия части корневой системы растения с очагом высокой концентрации ионов, его влияние на микрофлору, биологическую активность почвы изучены крайне недостаточно и до настоящего времени. Поэтому при объяснении положительного действия локальных способов на продукционный процесс допускается неоправданное упрощение. Принимается во внимание лишь количественная сторона процесса корневого питания.

Развивавшиеся в 30-х годах Д. А. Сабининым и его сотрудниками физиологические подходы к данной проблеме оказались в значительной мере забытыми. В определенной степени это связано с тем, что за последние десятилетия физиологи растений, занимавшиеся вопросами корневого питания, почти не обращались к данной проблеме. В результате возник большой разрыв в практическом использовании технологии локального применения основного удобрения и его физиологическим обоснованием. Поэтому одной из задач, поставленных автором при написании работы, было привлечь внимание фитофизиологов и вызвать интерес к углубленному изучению данного вопроса.

г. Автор пытался на основании литературных данных и собствен-

ных исследований нарисовать картину полифункционального действия очага высокой концентрации ионов на формирование и жизнедеятельность отдельных органов и всего растения как единую целостную систему. В книге развиваются представления относительно интегративной роли корней высокосолевого статуса в отпавлении основных физиологических функций. Большое место отводится роли физиологической дифференциации корней в пределах корневой системы растения в поглощении ионов, синтетической деятельности и отложении запасных веществ. Обсуждаются вопросы распределения, миграции элементов питания в почве при различных способах применения удобрения, а также их влияние на состав и численность микрофлоры, показатели биологической активности почвы.

В работе обобщены данные относительно влияния локально внесения основного минерального удобрения на урожай сельскохозяйственных культур и его качество, обсуждаются вопросы, которые, по мнению автора, подлежат первоочередному изучению.

Раздел «Биологическая активность почвы» написан совместно с Ф. Х. Хазиевым и Р. К. Андресон, «Электрофизиологические процессы при адаптивной дифференциации высокосолевых и низкосолевых корней» — с И. Ю. Усмановым и Э. Г. Фаттахудиновым.

Многие вопросы, обсуждаемые в работе, далеки от полного решения, и при их изложении трудно было избежать недостатков. Поэтому все критические замечания и пожелания будут с признательностью приняты автором и учтены в последующем.

На всех этапах изучения данного вопроса автору оказывал постоянное внимание и помощь его учитель — чл.-корр. АН Казахской ССР Л. Г. Добрунов. Автор очень признателен сотрудникам лаборатории физиологии устойчивости и питания растений Института биологии Башкирского филиала АН СССР, без упорного и добросовестного труда которых невозможно было бы появление данной книги.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ПОЧВЫ

В 80-х годах прошлого столетия работами профессора агрономии Харьковского университета А. Е. Зайкевича было доказано преимущество рядкового внесения суперфосфата под сахарную свеклу по сравнению с разбросным его применением. Более высокая эффективность «местного» размещения удобрения объяснялась тем, что оно размещалось в сфере деятельности корней растения и находилось как бы в «сгущенном состоянии». Экспериментами тех лет было также показано, что высокие дозы удобрения, помещенного в один рядок с семенами, оказывают отрицательное действие. Возникла мысль о необходимости разделения прорастающих семян от рядка удобрений прослойкой почвы.

В конечном итоге идея совместного размещения семян растений и небольших, «стартовых», доз удобрений достаточно легко и быстро нашла должное экспериментальное обоснование во многих работах и широкое практическое применение. Благодаря созданию специальных сеялок данный способ стал общепринятым агротехническим приемом.

Еще короче был путь от разработки до широкого внедрения в практику другого способа локального применения небольших доз минеральных удобрений — прикорневой подкормки озимых. Зародился он на Украине (Бузницкий, 1974). Вместо разбросного внесения туков весной с помощью авиации или наземной техники удобрения заделываются поперек или по диагонали рядков растений на глубину 4—5 см. Чаще всего для этого используются азотные удобрения (Попов, 1980; Данько, 1980). В годы с недостаточным увлажнением прикорневое внесение мочевины повышает урожай озимых более чем на 6% по сравнению с поверхностным по мерзло-талой почве. Кроме того, прикорневая подкормка дает возможность продлить срок проведения данной работы на 15—20 дней без снижения урожая (Данько, 1980). В тех случаях, когда провести ранневесеннюю подкормку не представляется возможным, следует проводить ее прикорневым способом. На почвах с низкой обеспеченностью растений фосфором и невысокой активностью микрофлоры почвы в начале весны хорошие результаты дает прикорневое внесение гранулированного суперфосфата. Высокая отзывчивость озимой ржи на прикорневое внесение фосфора проявляется, например, в северо-восточных районах Башкирии (Шиленко, Ахметшин, 1980).

Значительно сложнее и длительнее оказался путь разработки способов локального применения основного минерального удобрения. Активный поиск продолжается и в настоящее время. Повышенный интерес исследователей к этому вопросу наблюдается в последние годы полтора-два десятилетия. На примере многих культурных растений в самых разнообразных почвенно-климатических условиях показана более высокая эффективность локального внесения повышенных доз удобрений по сравнению с разбросным их использованием (Манасян, 1960; Булаев, Клецкина 1962—1963; Вильдфлуш, Солдатенков 1971; Кук, 1975; Каликинский, 1977, Cook et al., 1956; Boyd et al., 1968).

В последние годы сделаны попытки обобщения и оценки накопленного материала (Гилис, 1975; Синягин, 1975; Трапезников и др., 1977; Булаев, 1981).

Существует ряд требований, обуславливающих рациональное использование удобрений. К их числу относятся, в частности, следующие: 1) равномерное распределение удобрений по площади поля; 2) сокращение срока от внесения удобрения до начала его использования растениями; 3) ограничение степени перемешивания удобрения с почвой; 4) оптимальная глубина заделки относительно корневой системы растения. По мнению ряда исследователей, традиционное разбросное внесение удобрений не отвечает многим из этих требований. Неравномерность распределения туков по поверхности поля при использовании наземной техники и самолетов общеизвестна. Она ведет к пестроте посевов и в большинстве случаев к недобору урожая (Соколов, 1947; Федоровский, 1979; Минеев, 1975; Креффт, 1979). Эффективность туков при разбросном способе внесения существенно снижается из-за несовершенства их заделки с помощью плуга или культиватора. В первом случае значительная часть удобрения заделывается слишком глубоко и поздно становится доступной растениям (Гилис, 1975; Булаев, 1976). При заделке плугом с предплужником до 90% удобрений располагается в нижнем 8—9-сантиметровом слое почвы. При вспашке плугом без предплужника удобрения распределяются почти по всему пахотному слою, но на глубине до 11 см их количество не превышает 3% (Медведев, 1980). Однако по данному вопросу нет однозначного мнения. Имеется очень много факторов, свидетельствующих о том, что в условиях недостаточного увлажнения основная масса удобрений должна располагаться в нижних более влажных слоях почвы (Соколов, 1947; Daigger, Sander, 1976).

В качестве отрицательного момента разбросного применения удобрений рассматривается и сильное перемешивание их с почвой, способствующее переходу части элементов питания в недоступное растениям состояние. В первую очередь это относится к фосфору (Прянишников, 1952). При равномерном перемешивании удобрения с почвой усиливается также необменное поглощение ионов калия и аммония (Соколов, 1947; Минеев,

1975). В почвах, бедных подвижными формами калия, более 50% внесенного калия удобрений переходит в труднодоступное состояние. Это обуславливает низкий коэффициент использования калийных удобрений — не более 40% внесенной дозы калия за два года действия (Кореньков, Борисова, 1980).

Локальное применение удобрений сводит к минимуму их контакт с почвой, что способствует более длительному сохранению элементов питания в доступной для растений форме (Сабинин, 1934; Коржуев, 1935; Соколов, 1947; Вилдфлуш, Минич и др., 1971; Гилис, 1975).

Большая продолжительность пребывания удобрений в тесном контакте с почвой до начала их использования растениями также может выступать в качестве фактора иммобилизации части питательных веществ. О повышении эффективности фосфорных удобрений в результате уменьшения срока их взаимодействия с почвой сообщается в ряде работ (Гулякин, Коровкина, 1958; Булаев, 1974а; Гилис, 1975). На значительной части территории нашей страны этот период при внесении удобрения под зяблевую вспашку составляет 8—9 мес. В определенных условиях весеннее внесение оказывается предпочтительнее осеннего под картофель (Магницкий и др., 1965), яровую пшеницу (Хритонов, 1969). Сокращение периода взаимодействия фосфорных удобрений со 152—170 до 14 дней повышало урожай хлопка-сырца (Рахматджанов и др., 1971). При этом локальное внесение удобрений оказалось более эффективным, чем смешивание их с почвой при набивке сосудов. Отмечается, что чем сильнее почва фиксирует фосфор, тем выше эффект от локального размещения удобрений по сравнению с внесением вразброс (Barber, 1977).

Из всех способов заделки туков при разбросном их внесении наименее совершенным и в то же время широко распространенным в практике является заделка с помощью культиватора. В этом случае более половины питательных веществ располагается в верхнем 0—5-сантиметровом слое почвы, характеризующемся крайне неустойчивым увлажнением (Минеев, 1975; Медведев, 1980). К тому же при подобном размещении удобрения существенно повышается вероятность больших потерь питательных веществ за счет водной и ветровой эрозии почвы.

Локальному способу внесения основного минерального удобрения не свойственны многие из перечисленных недостатков, которые характерны для технологии разбросного применения. Открывается возможность для более равномерного распределения туков по горизонтали, регуляции глубины заделки их в соответствии с требованиями возделываемых культур, особенностями развития корневой системы растений, физико-химических свойств почв и влагообеспеченности растений в течение вегетации. В то же время все виды локального внесения основного удобрения (узкими или широкими лентами, сплошным

экраном, гнездами) приводят к четко выраженной гетерогенности в распределении питательных веществ в почве. Образование очага высокой концентрации ионов в небольшом объеме почвы — их отличительная особенность.

Таким образом, характер распределения питательных веществ в почве при всех применяемых в настоящее время способах внесения минеральных удобрений выступает в качестве важнейшего параметра, определяющего их эффективность.

Динамика содержания и распределения форм азота, фосфора и калия в почве

Характер распределения питательных веществ в почве определяется многими факторами. Большую роль в миграции играют свойства самих ионов, соотношение видов поглотительной способности почв. Общие закономерности и разный характер передвижения азота, фосфора и калия из общего очага выявлены работами Е. В. Бобко с сотрудниками еще в 30-е годы. Было показано, что наибольшей лабильностью обладает нитратный азот, значительно меньшей — аммонийный азот и калий. Незначительная миграция отмечалась у фосфора. Однако исследователи неоднократно возвращались к изучению вопросов распределения ионов в связи с локальным применением удобрений. В лабораторных опытах было показано, что за счет диффузии фосфорная кислота на средневыщелоченном черноземе за 125 суток передвигалась от места внесения удобрения на 7—8 см (Гилис, 1975). Под влиянием гравитационных вод проникновение $N-NH_4$ отмечалось до глубины 30 см, часть нитратов вымывалась из слоя почвы 40 см, а фосфор обнаруживался на глубине 35—40 см. Близкие условия, смоделированные в опыте, могут иметь место лишь при орошении и большом количестве осадков в течение вегетации. В связи с этим указывалось на необходимость пересмотра вопроса о миграции фосфатов по профилю почвы в районах достаточного увлажнения (Шконде, 1960).

Детальное изучение распределения ионов при локальном внесении удобрения проведено в краткосрочных лизиметрических и микрополевых опытах В. Е. Булаевым с сотрудниками (1976, 1977). Через три недели после закладки опытов основное количество фосфора суперфосфата сосредоточивалось в радиусе 2—3 см от места внесения, часть его мигрировала на расстояние 5—6 см. На миграцию фосфора оказывает влияние и форма азотного удобрения, внесенного в общий очаг: отмечалось некоторое увеличение подвижности P_2O_5 под влиянием сульфата аммония. Противоположное действие оказывает мочевины, что связывается с подщелачиванием среды продуктами ее гидролиза. Последнее нашло подтверждение и в опытах с ^{32}P (Булаева, 1975). Высокое содержание ионов калия отмечалось в месте расположения ленты удобрения, однако часть его фиксирова-

лась на расстоянии 6—7 см от очага как в горизонтальном, так и вертикальном направлении. Наблюдалась довольно значительная миграция из очага ионов аммония. Причем зона высокой концентрации NH_4 была более обширной в случае внесения сернокислого аммония, чем мочевины.

При изучении распределения и миграции ионов исследователи чаще всего использовали смеси простых удобрений. Однако и в экспериментах со сложными удобрениями (нитрофоска) были получены сходные результаты (Вильдфлуш и др., 1971). Но в данном исследовании образцы почвы брали с интервалами в 5 см, что не позволило дать детальную характеристику микрораспределения ионов.

В задачу наших работ входило изучение влияния способа внесения удобрения не только на распределение питательных веществ в почве, но и на характер протекающих биологических процессов. При этом особый интерес представлял тот небольшой объем почвы, где располагается лента удобрения.

При сравнительном изучении характера распределения и миграции питательных веществ удобрений в почве, внесенных вразброс и локально, обычные методы отбора образцов не пригодны. Чтобы дать характеристику очагу — месту расположения ленты удобрения, необходим послойный отбор образцов.

В микрополевых опытах с яровой пшеницей нитрофоску состава 12 : 12 : 12 в дозе 60 кг/га вносили лентами шириной 2 см в середину 15-сантиметровых междурядий. Ленту удобрения размещали на глубине 10 см. Для этих целей использовали специально изготовленный шаблон. Разбросное внесение удобрения осуществляли путем перемешивания его со слоем 0—10 см. Семена пшеницы заделывали на глубину 5 см. Образцы почвы отбирали в виде монолитов сечением 2×2 см специальными совочками по схеме (рис. 1). В восьмой образец входил слой почвы, расположенный выше и ниже ленты удобрения на 1 см.

Опыты проводили на тяжелосуглинистом выщелоченном черноземе лесостепи Башкирии при естественном увлажнении. Агрохимическая характеристика пахотного слоя была следующей: гумус (по Тюрину) — 7—9%, валовые формы азота и фосфора соответственно 0,40—0,44 и 0,18—0,20%, подвижный фосфор и калий (по Чирикову) соответственно 5,0—8,0 и 10—15 мг на 100 г почвы, рН солевой вытяжки — 5,5—6,0.

В образцах почвы определяли рН солевой вытяжки, содержание нитратного (по Грандваль—Ляжу) и аммонийного азота (колориметрически с реактивом Несслера), щелочногидролизующий азот (по Корнфильду), водорастворимый гумус (по Тюрину), подвижные P_2O_5 и K_2O (по Чирикову). Наряду с этим проводили количественный учет микроорганизмов (Теппер и др., 1972), накопления свободных аминокислот на целлюлозном полотно (Мишустин, Петрова, 1966), определение активности сахаразы, уреазы (Галстян, 1974) и фосфатазы (Хазиев, 1976).

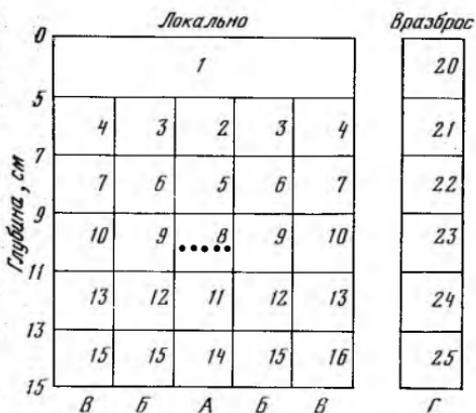
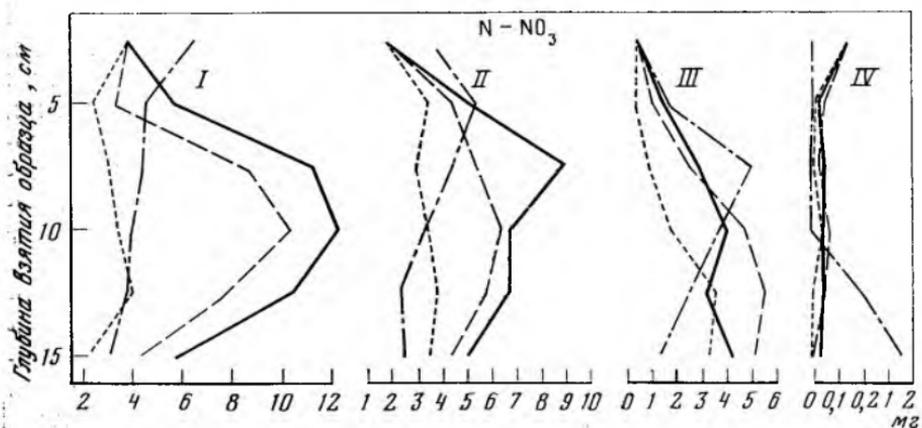
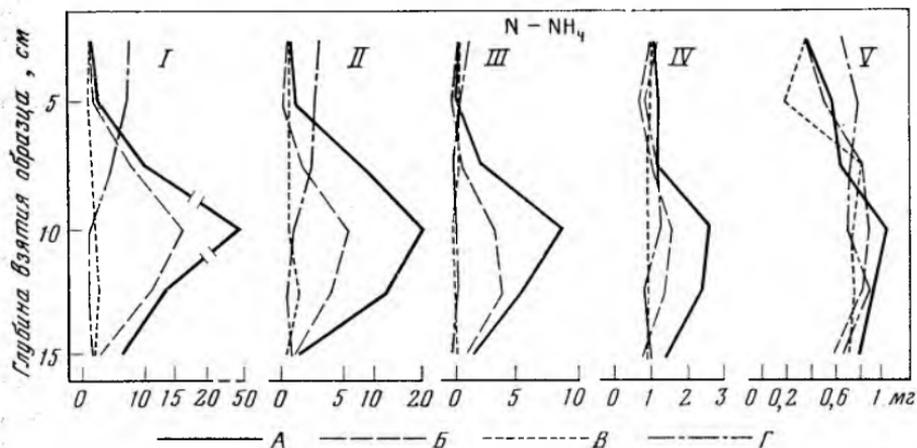


Рис. 1. Схема отбора образцов почвы

Точками обозначено положение ленты нитрофоски. А, Б, В, Г — серии образцов, расположенных на одной вертикали

Рис. 2. Динамика содержания и распределения форм азота, мг на 100 г почвы

I — всходы, II — кушение, III — трубкавание, IV — колошение, V — молочновосковая спелость. А, Б, В, Г — см. на рис. 1



Отбор образцов почвы проводили 4—5 раз за вегетацию в основные фазы развития растений. Поскольку эксперименты проводили в течение ряда лет, встречалось самое разнообразное сочетание гидротермических условий в период вегетации растений.

Распределение форм азота. Наблюдения показали, что при принятом нами размещении лент удобрения и рядков семян отдельные зародышевые корни яровой пшеницы достигают места его расположения к моменту появления полных всходов. В этот период, т. е. через 2—3 недели после закладки опытов, содержание в ленте (8-й образец) составляет более 50 мг N—NH₄ и более 10 мг N—NO₃ на 100 г почвы. Количество подвижного фосфора и калия нередко превышало соответственно 110 и 80 мг.

Миграция N—NH₄ в течение вегетации выражена слабо в горизонтальной плоскости и несколько сильнее — в вертикальной (рис. 2). Повышенное содержание ионов аммония в месте расположения ленты удобрения и соседних участках почвы сохраняется до молочно-восковой спелости зерна. В опытах на дерново-подзолистой среднеподзоленной легкосуглинистой почве с локальным внесением смеси аммиачной селитры, двойного суперфосфата и хлористого калия зона повышенного содержания аммония сохранялась почти до уборки озимой пшеницы (Каликинский, Тверезовская, 1976).

Как и следовало ожидать, основное количество аммония при разбросном внесении нитрофоски в начальный период сосредоточивалось в верхнем 0—10-сантиметровом слое почвы. Повышенное содержание аммония отмечается в слое 0—5 см, и в условиях засухи он может оказаться недоступным для растений. К тому же возрастает вероятность газообразных потерь азота за счет денитрификации.

В отличие от аммония четко выраженный очаг высокого содержания NO₃ сохраняется после внесения удобрения лишь в течение первых 3—4 недель. Значительная подвижность нитратов обуславливает быструю миграцию как в горизонтальном, так и вертикальном направлении от места расположения ленты нитрофоски. Решающую роль в этом играют направленность преобладающего тока воды и диффузионные процессы. При разбросном внесении удобрения в целом отмечается более равномерное распределение нитратов в почве. Но и в этом случае может наблюдаться их концентрирование в ограниченном объеме почвы. Так, в условиях острой засухи 1975 г., когда преобладал восходящий ток воды, в отдельные периоды в верхнем 0—5-сантиметровом слое почвы накапливалось до 6—10 мг NO₃ на 100 г почвы. Низкая влажность этого слоя почвы, незначительное количество в нем функционально активных корней, естественно, делают эту форму азота малодоступной.

Направленность преобладающего тока воды может приводить к смещению зоны повышенного содержания нитратов от места расположения ленты удобрения. На рис. 2 зафиксирован период, когда эта зона располагалась выше ленты нитрофоски. Своеобразное концентрирование нитратов, по-видимому кратковременное, может происходить не только в верхних слоях почвы при преобладании восходящего тока воды, но и в более глубоких слоях при нисходящем токе влаги. Последнее достаточно четко проявилось в одном из опытов в период трубоквания и колошения пшеницы. В фазе трубоквания повышенное содержание нитратов при ленточном внесении нитрофоски также сместилось в более глубокие слои и располагалось ниже 10 см.

Щелочной гидролиз позволяет определить суммарное количество ряда форм азотистых соединений почвы: аммонийного азота, азота аминокислот и частично моноаминокислот. Было показано (Трапезников и др., 1977), что распределение и миграция азота, определяемого по Корнфильду, сходны с распределением и миграцией аммония. Наибольшее содержание его наблюдается в месте расположения ленты нитрофоски и соседних с ней участках почвы при локальном способе и некоторое повышение в слое 0—10 см — при разбросном внесении. К фазе колошения пшеницы количество щелочногидролизующего азота в изучавшемся 0—15-сантиметровом слое практически выравнивается при обоих способах применения удобрения.

Из приведенных данных следует, что особенности миграции NO_3^- от места расположения ленты удобрения приводят к образованию зоны повышенного его содержания эллипсоидной формы. Последнее наиболее характерно для начальных этапов развития растений. Поскольку эта зона для нитратов более обширна, чем для ионов аммония, корни молодых растений в первую очередь встречаются с повышенным содержанием нитратной формы, а затем и аммонийной. Разрыв во времени, вероятно, невелик, и определяется он многими факторами, в том числе скоростью роста корней и распространения нитратов и, конечно, ее направленностью.

Распределение фосфора и калия. Изучение динамики распределения подвижного фосфора и обменного калия в условиях наших опытов в принципе не дало ничего неожиданного по сравнению с литературными данными. При обоих способах основное количество фосфора оставалось в том участке почвы, куда вносилось удобрение (рис. 3). Четко очерченная зона высокого его содержания в месте расположения ленты удобрения сохраняется до конца вегетации. Миграция фосфора выражена очень слабо. В начале вегетации пшеницы некоторое повышение его содержания отмечается в близлежащих с лентой участках почвы. С фазы трубоквания преобладающее количество доступного растениям элемента находилось в месте расположения ленты удобрения, т. е. в 1-сантиметровых слоях почвы выше и ниже ленты нитрофоски.

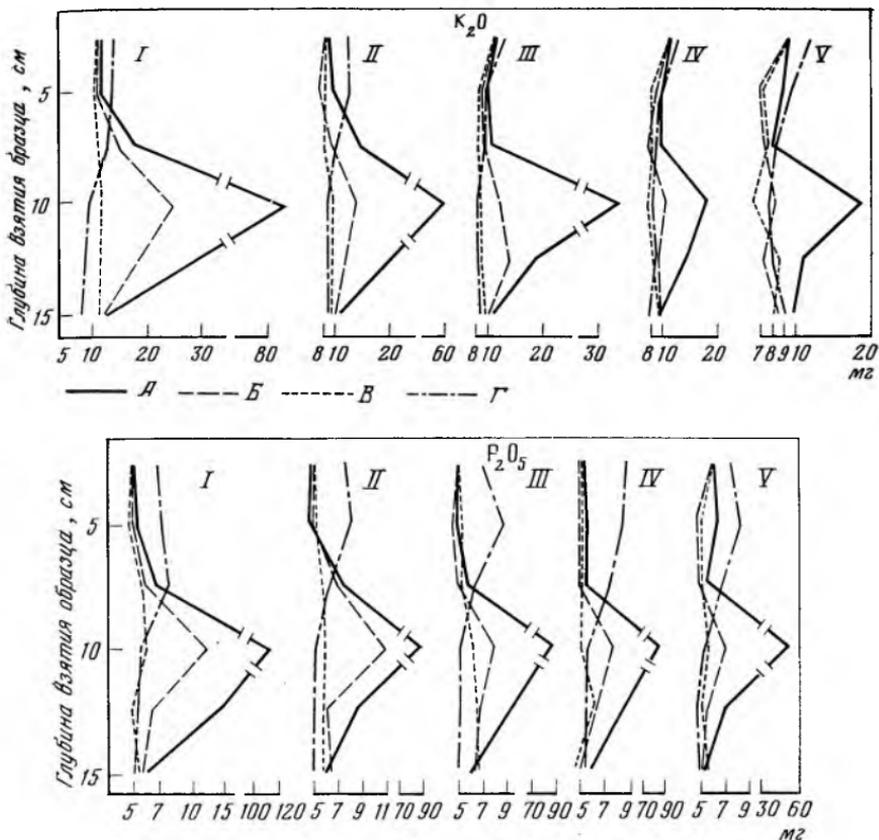


Рис. 3. Динамика содержания и распределения калия и фосфора, мг на 100 г почвы

Условные обозначения см. на рис. 1, 2

Различия в гидротермических условиях в течение вегетации оказывали слабое влияние на характер распределения данного элемента. Более контрастные результаты были получены по изменению абсолютных значений содержания подвижного фосфора в ленте. Так, в условиях острого дефицита влаги в 1975 г. количество P_2O_5 со 120 мг в фазе кушения пшеницы снизилось к началу молочно-восковой спелости зерна лишь на $\frac{1}{3}$ часть, а в более благоприятном по увлажнению 1976 г. — в 2 раза. Отмеченные различия были обусловлены не столько особенностями в миграции фосфора, сколько неодинаковой степенью его использования растениями и, возможно, микрофлорой.

Распределение калия в почве в зависимости от способа внесения нитрофоски имеет много общего с распределением фосфора (см. рис. 3). Разница лишь в том, что ионы калия мигрируют из ленты на несколько большее расстояние, чем ионы фосфора. Высокое содержание калия в очаге сохраняется до конца веге-

тации пшеницы, хотя и уменьшается по сравнению с первоначальным количеством примерно в 4 раза.

Сходные результаты по миграции и распределению элементов питания при внесении нитроаммофоски локальным способом были получены в экспериментах на дерново-подзолистой супесчаной почве (Медведев, 1980). Автором отмечается, что влажность почвы в месте расположения ленты удобрения в начале вегетации была выше (на 2,3—3,4%), а в конце — ниже (на 2,2—6,6%) по сравнению с неудобренной почвой на той же глубине.

Кислотность почвы. Сосредоточение значительного количества минеральных удобрений в ограниченном объеме почвы приводит к изменению рН среды. Характер изменения данного параметра почвы влияет на использование растениями элементов питания и их миграцию из очага. Установлено, что в щелочной среде вокруг ленты мочевины и монокальцийфосфата происходит осаждение фосфорной кислоты путем образования труднорастворимых фосфатов кальция и магния (Айсенс, Уолш, цит. по Булаеву, 1976).

Значительное подкисление среды отмечалось в опытах с локальным внесением сернокислого и азотнокислого аммония. В очаге удобрений и над ним исходная величина $pH_{вод}$ с 5,8—6,0 снижалась до 4,2—5,0. Мочевина и азотнокислый натрий, наоборот, подщелачивают почвенный раствор до рН 7,0 в очаге и несколько подкисляют его в верхних слоях почвы (Булаева, 1975).

Заметные изменения рН почвы происходят только в самих очагах удобрений или на 1—2 см выше их соответственно миграции аммонийного азота и фосфорной кислоты (Булаев, Булаева, 1977). Снижение $pH_{сол}$ на 0,1—0,4 в очаге отмечалось и при локальном внесении нитрофоски на выщелоченном черноземе (Трапезников и др., 1977). Повышение кислотности, по-видимому, обуславливается не только внесенным удобрением и особенностями миграции элементов питания, но и кислыми выделениями корней самих растений.

Соотношение элементов питания. При изучении миграции и распределения питательных веществ в почве в зависимости от способа внесения удобрения не всегда уделяется должное внимание изменению соотношения элементов. Наибольший интерес в этом плане представляет сам очаг, место расположения внесенного удобрения, ибо, как это будет показано выше, данный участок почвы является местом интенсивного разрастания корневой системы. Важность данного показателя вытекает и из того общеизвестного факта, что растения в своем онтогенетическом развитии характеризуются неодинаковой потребностью в питательных веществах и различной отзывчивостью на их наличие в среде.

По степени миграции ионы азота, калия и фосфора располагаются в следующем порядке: NO_3 , NH_4 , K_2O , P_2O_5 . Эти разли-

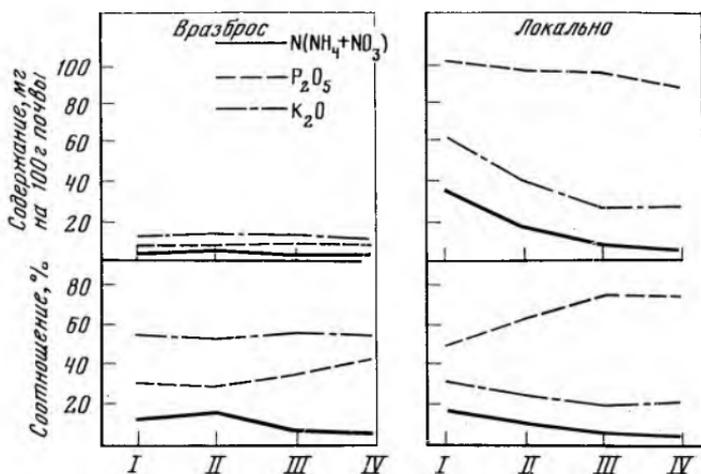


Рис. 4. Содержание (мг на 100 г почвы) и соотношение (%) подвижных форм элементов питания в месте расположения ленты нитрофоски (8 образцов) и соответствующем участке почвы при разбросном внесении

I — косение, II — гребкование, III — колошение, IV — молочно-восковая спелость

чия обуславливают специфическое соотношение доступных форм питательных веществ в месте расположения ленты удобрения (Трапезников и др., 1977). При равномерном распределении нитрофоски больших различий в соотношении элементов питания по слоям почвы не наблюдается. Оно остается достаточно стабильным в течение всего вегетационного периода (рис. 4). От общей суммы подвижных азота, фосфора и калия доля каждого из них составляет соответственно около 10, 30 и 60%. Во многом иная картина складывается в месте расположения ленты удобрения. В первую очередь это относится к фосфору. Характерным для очага признаком является высокое относительное содержание данного элемента. К концу вегетации на его долю приходится 75—80%. Всего несколько процентов падает на долю азота и 16—20% — на долю калия. Таким образом, в небольшом объеме почвы для части корневой системы растения создаются условия усиленного фосфорно-калийного питания.

Необычно высокое содержание питательных веществ в ограниченном объеме почвы, значительные изменения в их соотношении в течение вегетации создают специфические условия для хода биохимических процессов, протекающих в почве, а также минерального питания растений.

Биологическая активность почвы

В нашу задачу не входило подробное освещение многообразных и сложных аспектов взаимодействия микроорганизмов и высших растений. Эти вопросы освещены в большом числе

специальных работ (Красильников, 1958; Овчаров, 1958; Иванов, 1973; Петренко, 1974; и др.).

Известно, что сухая масса микроорганизмов на одном гектаре окультуренной почвы достигает 6—9 ц, а их поверхность — нескольких сотен гектаров (Мишустин, Черенков, 1976). Поэтому в определенных условиях микрофлора почвы может выступать в роли конкурента растениям за доступные формы питательных веществ (Кларксон, 1978; Най, Тинкер, 1980; Nagarajah et al., 1970). Прямая конкуренция наиболее вероятна при низких концентрациях элементов питания в среде. Ризосферные микроорганизмы, находящиеся на поверхности корня, «перехватывают» поступающие ионы (Кларксон, 1978). Барбером (Barber, 1968), например, показано, что в нестерильных питательных растворах с ионными концентрациями ниже 10 мкМ бактерии поглощают значительное количество фосфора и рубидия, ухудшая их усвоение растениями. Поэтому в стерильных условиях растения поглощают больше фосфора, чем в нестерильных. Возможно, с фактом конкуренции связано то, что применение минеральных удобрений более эффективно на почвах с низкой биологической активностью (Мишустин, 1976). Обсуждая возможные причины более высокой эффективности локального применения удобрений по сравнению с диффузным их распределением в почве, Д. А. Сабинин (1934) выдвинул тезис, что при создании очагов удобрений может ослабляться использование элементов питания микроорганизмами почвы. В то же время в литературе имеется много данных, свидетельствующих о положительном действии микрофлоры на поглощение ионов. Сообщается, что в присутствии микроорганизмов увеличивается количество железа, транспортируемого в побег проростков ячменя (Кларксон, 1978), стимулируется поглощение и передвижение марганца под влиянием какого-то вещества, выделяемого микроорганизмами (Barber, Lee, 1971/1972).

Микроорганизмы почвы и ризосферы являются продуцентами витаминов, ферментов, антибиотиков и других физиологически активных веществ, а корневая система растений способна их усваивать (Красильников, 1951; Самцевич, 1962; Овчаров, 1958; и др.). Реакция растений на эти вещества проявляется в самой разнообразной форме. Могут усиливаться рост и развитие растений, возрастать их продуктивность. Выделяемые, например, некоторыми микроорганизмами ауксины стимулируют рост корней (Libbert et al., 1966). Сообщается также о возможном действии продуктов жизнедеятельности микроорганизмов на проницаемость биомембран (Кларксон, 1978).

Несмотря на большое количество работ, посвященных локальному способу внесения основного минерального удобрения, в них практически отсутствуют данные о биологическом состоянии почв, от которого во многом зависит эффективность применения удобрений. Лишь в работе М. Б. Гилиса (1975) приводятся сведения о положительном действии очага удобрения на кор-

Таблица 1. Влияние способа внесения нитрофоски на численность микрофлоры, тыс. на 1 г почвы (среднее за три года)

| № образца | Способ внесения НФК | Бактерии, использующие органический азот (на МПА) | Спорообразующие бактерии | Бактерии, использующие минеральный азот (на КАА) | Аммонификаторы | Денитрификаторы | Фитопатогенные микроорганизмы | Нитрифицирующие бактерии |
|----------------------------------|---------------------|---|--------------------------|--|----------------|-----------------|-------------------------------|--------------------------|
| Трубкавание | | | | | | | | |
| 2 | Локально | 4250 | 199 | 14 493 | 162 962 | 1010 | 7,90 | 0,67 |
| 8 | » | 4853 | 131 | 13 366 | 33 250 | 332 | 6,80 | 2,73 |
| 10 | » | 868 | 185 | 16 608 | 3 312 | 335 | 11,45 | 0,65 |
| 14 | » | 1142 | 200 | 5 367 | 1 260 | 441 | 12,90 | 1,26 |
| 21 | Вразброс | 632 | 233 | 6 186 | 18 300 | 1716 | 4,15 | 0,32 |
| 23 | » | 567 | 142 | 9 660 | 5 737 | 209 | 4,65 | 1,49 |
| 25 | » | 689 | 213 | 8 125 | 40 986 | 333 | 4,70 | 2,24 |
| Колошение | | | | | | | | |
| 2 | Локально | 488 | 380 | 2 650 | 5 370 | 12 928 | 7,33 | 0,48 |
| 8 | » | 954 | 701 | 2 980 | 155 030 | 105 934 | 5,31 | 4,51 |
| 10 | » | 944 | 91 | 730 | 4 476 | 17 250 | 6,12 | 0,37 |
| 14 | » | 848 | 50 | 2 790 | 5 330 | 3 393 | 5,01 | 3,85 |
| 21 | Вразброс | 438 | 491 | 3 300 | 39 662 | 156 406 | 4,83 | 1,77 |
| 23 | » | 1600 | 96 | 3 080 | 5 290 | 3 994 | 6,65 | 0,49 |
| 25 | » | 1063 | 63 | 2 770 | 4 134 | 16 031 | 12,09 | 1,93 |
| Молочно-восковая спелость | | | | | | | | |
| 2 | Локально | 1434 | 87 | 1 564 | 402 500 | 40 250 | 2,02 | 0,71 |
| 8 | » | 1180 | 280 | 1 119 | 17 500 | 3 100 | 1,57 | 0,89 |
| 10 | » | 1041 | 65 | 1 342 | 16 405 | 17 800 | 2,76 | 0,71 |
| 14 | » | 837 | 126 | 598 | 4 687 | 17 900 | 1,16 | 0,07 |
| 21 | Вразброс | 709 | 163 | 40 006 | 46 830 | 5 425 | 1,38 | 0,08 |
| 23 | » | 966 | 255 | 13 438 | 87 600 | 3 175 | 0,92 | 0,29 |
| 25 | » | 1003 | 207 | 8 489 | 165 037 | 3 200 | 4,81 | 0,69 |

Примечание. Образец № 8 включает ленту НФК и по 1 см почвы выше и ниже ленты, № 2 — выше ленты на 3 см, № 10 — в сторону от ленты на 3 см, № 14 — ниже ленты на 3 см. При вразбросном внесении НФК образцы № 21, 23, 25 взяты соответственно с глубин 5-7, 9-11 и 13-15 см.

невую микрофлору растений. Учет численности проводился без разделения ее на отдельные физиологические группы. По аналогии с действием засоления почв на численность и видовой состав микрофлоры, находящейся в зависимости от концентрации и химического состава солей (Строгонов, 1962), вполне естественно было ожидать значительных различий и при неодинаковых способах внесения удобрения.

Результаты наших наблюдений показали, что независимо от стадии развития растений общая численность микроорганизмов в почве при локальном внесении удобрения выше, чем при разбросном. Если в почве с разбросным внесением нитрофоски наблюдается выравнивание численности отдельных физиологических групп микроорганизмов, то при локальном применении удобрения в очаге повышенного содержания ионов резко активизируется размножение микроорганизмов, осуществляющих минерализацию органического вещества (табл. 1).

Локальное внесение удобрений существенно повышает активность процессов аммонификации и нитрификации, на что указывают высокая численность аммонифицирующих и нитрифицирующих бактерий, увеличение содержания аммиачного и нитратного азота и высокий уровень ферментативной активности исследованной почвы.

Показателем интенсивности мобилизационных процессов в почве может служить количественное соотношение бактерий, усваивающих органический азот, и бактерий, требующих для своего развития азот минеральных соединений. Это соотношение (бактерии на МПА: бактерии на КАА) наиболее широко в варианте с локальным внесением удобрения, особенно в начале вегетационного периода, что является отражением значительной напряженности микробиологических процессов в месте расположения ленты нитрофоски.

Стимулирующее действие удобрений при локальном способе внесения на аэробные спорообразующие бактерии, деятельность которых связана с глубоким расщеплением органических азотсодержащих соединений в почве, было наиболее выражено в фазе колошения и молочно-восковой спелости, причем в исследованных образцах обнаруживались бациллы, характерные для почв с высокой степенью окультуренности (*Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis*). В этот же период отмечено увеличение численности денитрифицирующих бактерий, которые в условиях недостаточной аэрации почвы могут вызвать потери азота удобрений путем восстановления нитратов до молекулярного азота, что необходимо учитывать при внесении больших доз минеральных азотных удобрений.

Важная роль принадлежит микроорганизмам в трансформации соединений фосфора в почве. С помощью ферментов фосфорного обмена микроорганизмы расщепляют сложные фосфорорганические соединения с последующей мобилизацией фосфора — второго по значимости после азота элемента в питании

растений. Путем выделения химически активных продуктов метаболизма, главным образом органических кислот, микроорганизмы переводят нерастворимые фосфаты в почвенный раствор. Кроме того, дополнительное высвобождение биологически закрепленного в микробной клетке фосфора происходит после гибели и автолиза микроорганизмов. Существует также мнение, что микробные механизмы обеспечивают освобождение фосфора из фосфоритной муки или адсорбированного остаточного фосфора удобрений в большей степени, чем из трудногидролизуемых природных фосфатов (Хеймен, 1979). Это обстоятельство особенно важно, если учесть, что при локальном внесении удобрений происходит преимущественная аккумуляция фосфора в ограниченном объеме почвы.

Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о том, что эффективность удобрений связана не только с дополнительным обеспечением растения доступными элементами питания, но и с активизацией микробиологических процессов в почве. Характер влияния удобрений на почвенную микрофлору зависит не только от дозы и формы удобрений, но и от способа их внесения.

Изучение условий формирования и особенностей функционирования микробного ценоза в прикорневом очаге с высокой концентрацией ионов, возникающих при локальном внесении удобрений, будет способствовать более глубокому пониманию закономерностей взаимоотношения микроорганизмов и высших растений, что даст возможность регулировать биологическую активность почв с целью получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур.

Практически все биохимические превращения в почвах, связанные с ее плодородием, являются результатом действия накопленных и функционирующих в почве ферментов, а также и тех, которые постоянно выделяются почвенными микроорганизмами и корневой системой растений в процессе их метаболизма. В настоящее время показатели ферментативной активности почвы успешно вовлекаются при решении не только диагностико-индикационных вопросов почвоведения, но и вопросов питания растений, динамики питательных веществ в почве и оценки эффективности различных систем удобрений (Галстян, 1974; Чундерова, 1976; Хазиев, 1977; Ярошевич, 1968; Cervelli et al., 1978).

Как химически активные агенты удобрения оказывают большое влияние на ферментативные процессы в почве. Их действие на ферментативный потенциал почвы может быть прямым — через изменение состояния имеющихся в почве ферментов (ингибирование, разрушение, активация) и косвенным — путем изменения ферментативного пула за счет ингибирования или стимуляции жизнедеятельности почвенных организмов и растений, являющихся продуцентами ферментов (Хазиев, 1979). Влияние видов удобрений и их доз на активность тех или иных

Таблица 2

Содержание водорастворимого гумуса в почве при ленточном внесении нитрофоски, %⁻³ от сухой почвы

| № образца | Глубина, см | Фаза развития яровой пшеницы | | | |
|-----------|-------------|------------------------------|---------|-----------|---------------------|
| | | всходы | кущение | колошение | мол.-воск. спелость |
| 2 | 5—7 | 34,7 | 38,8 | 27,1 | 15,2 |
| 8 | 9—11 | 14,3 | 36,2 | 31,0 | 25,3 |
| 10 | 9—11 | 22,4 | 25,9 | 20,5 | 22,8 |
| 14 | 13—15 | 36,7 | 31,0 | 14,7 | 15,2 |

ферментов зависит от почвенных условий, характера растительности. При длительном применении высоких доз удобрений может иметь место снижение активности отдельных ферментов. Подобное наблюдается в отношении активности фосфатазы в случае применения повышенных доз фосфорных удобрений (Кудзин, Ярошевич, 1969; Хазиев, 1977).

В условиях четко выраженной гетерогенности в распределении питательных веществ при локальном применении удобрений можно было ожидать и неодинаковой по слоям почвы активности биохимических процессов образования физиологически активных соединений за счет распада почвенного органического вещества. Это предположение подтверждается, в частности, повышенным содержанием водорастворимого гумуса в месте расположения ленты нитрофоски (табл. 2), большим накоплением свободных аминокислот в почве (Трапезников и др., 1977). При этом наибольшее их содержание было также приурочено к очагу высокой концентрации ионов.

В наших опытах интересные закономерности выявлены в топографии ферментативной активности. При равномерном распределении удобрения в почве и за пределами очага высокого содержания ионов при ленточном внесении показатели ферментативной активности почвы были достаточно близкими (табл. 3). Это обуславливается практически одинаковым содержанием в почве подвижных форм элементов питания, близким уровнем численности микрофлоры и сравнительно равномерным распределением биомассы корней в условиях разбросного внесения и за пределами расположения ленты удобрения. Иная картина наблюдается в зоне высокой концентрации ионов. Для нее характерны пониженная активность фосфатазы или сохранение ее на уровне окружающих зон, что связано с высоким содержанием в очаге подвижного фосфора, подавляющего активность и численность фосформинерализующих микроорганизмов — основных продуцентов фосфатаз в почве. Известно также, что в подобных условиях по принципу обратной связи корни растений меньше продуцируют внеклеточных фосфатаз (Рат-

Таблица 3

Топография ферментативной активности почвы в зависимости от способа внесения нитрофоски
(среднее за три года)

| № образца | Сахароза, мг глюкозы на 1 г почвы | | | Фосфатаза, мг фенолфталена на 1 г почвы | | | Уреаза, мг NH ₃ на 1 г почвы | | |
|-----------|-----------------------------------|-----------|---------------------|---|-----------|---------------------|---|-----------|---------------------|
| | кущение | колошение | мол.-воск. спелость | кущение | колошение | мол.-воск. спелость | кущение | колошение | мол.-воск. спелость |
| | | | | | | | | | |
| Локально | | | | | | | | | |
| 2 | 19,0 | 21,7 | 16,9 | 5,9 | 6,5 | 4,1 | 0,60 | 0,65 | 0,68 |
| 8 | 30,3 | 27,7 | 20,0 | 6,2 | 4,3 | 3,6 | 0,77 | 0,70 | 0,69 |
| 10 | 20,3 | 24,0 | 20,1 | 7,8 | 6,8 | 6,7 | 0,73 | 0,78 | 0,68 |
| 14 | 25,3 | 24,3 | 21,0 | 6,5 | 6,0 | 6,8 | 0,90 | 0,80 | 0,64 |
| Вразброс | | | | | | | | | |
| 21 | 18,2 | 23,5 | 19,6 | 6,0 | 4,1 | 6,3 | 0,70 | 0,93 | 0,73 |
| 23 | 22,0 | 23,0 | 16,3 | 7,6 | 6,3 | 6,2 | 0,77 | 0,75 | 0,61 |
| 25 | 22,3 | 22,3 | 16,8 | 6,9 | 6,5 | 6,1 | 0,79 | 0,64 | 0,74 |

Примечание. Обозначения образцов см. в табл. 1.

нер, Самойлова, 1958), а имеющиеся фосфатазы подвергаются частичной инаktivации избытком минеральных фосфат-ионов. Содержание подвижного фосфора в зоне ленты удобрений было высоким — более 100 мг P_2O_5 , а там, где удобрения вносили вразброс, — 6—9 мг P_2O_5 на 100 г почвы.

Известно, что активность сахаразы в почве является важным показателем напряженности протекающих в ней метаболических процессов (Галстян, 1974). В связи с этим интерес представляло изучение влияния высокой концентрации ионов на топографию активности данного фермента при различных способах размещения удобрения в почве. Наблюдения показали, что во все сроки определения почва в месте расположения ленты нитрофоски характеризуется повышенной сахарозной активностью (см. табл. 3). Последнее может обуславливаться микробиологическим фактором, в частности, ростом численности целлюлозоразрушающих микроорганизмов, а также переходом в подвижное состояние части органического вещества почвы. Об этом свидетельствует некоторое повышение содержания в очаге водорастворимого гумуса и легкогидролизуемого органического азота. Последнее, вероятно, связано с повышенным количеством в очаге аммонийного азота, являющегося сильным растворителем почвенного гумуса. В процессе растворения органо-минерального комплекса почвы может высвобождаться и некоторая часть связанных ферментов. С другой стороны, увеличение количества подвижных органических веществ стимулирует новообразование и выделение ферментов микроорганизмами и корнями растений.

Известно, что уреазы входят в группу ферментов азотного обмена, осуществляющих последнюю стадию аммонификации азоторганических соединений с высвобождением аммиачного азота. Изучение топографии активности данного фермента в зависимости от способа внесения нитрофоски не дало таких контрастных различий, как это наблюдалось в отношении других показателей. Повышенная активность уреазы в зоне расположения ленты нитрофоски была определена лишь в начале вегетации растений пшеницы. Сходные результаты были получены и в отношении накопления свободных аминокислот на целлюлозных полотнах, закладываемых в почву. Так, в одном из опытов в фазу кущения пшеницы при внесении удобрения вразброс накопилось в расчете на лейцин 184, локально — 359 мкг аминокислот на полотне размером 20×25 см. При этом четко выделялись зоны повышенного содержания аминокислот, приуроченные к месту расположения ленты нитрофоски. В последующий период количество аминокислот находилось в меньшей зависимости от способа внесения удобрения. Постепенное сглаживание различий между очагом, местом расположения ленты нитрофоски, и соседними участками почвы происходит в течение вегетации практически по всем изучавшимся в опытах показателям. В меньшей степени это относится к содер-

жанию в очаге подвижных форм калия и особенно фосфора: их количество в месте расположения ленты нитрофоски остается высоким до созревания пшеницы.

Изменение напряженности большого числа показателей в очаге в течение вегетации растений оказывает существенное влияние на функциональное состояние корневой системы и целого растения (Трапезников и др., 1980а, б). Отмечающуюся многими исследователями высокую эффективность способов локального применения по сравнению с технологией разбросного их использования недостаточно объяснять лишь лучшей доступностью элементов питания, меньшей фиксацией их почвой. Отзывчивость растений на данный способ в значительной степени обусловлена изменениями в физиологическом состоянии самого растения, возникающими в результате взаимодействия части корневой системы с очагом высокой концентрации ионов, которому свойственны также большие изменения ряда показателей биологической активности почвы. Известно, в частности, что повышенное содержание гумуса оказывает стимулирующее действие на физиологические процессы в растениях (Кононова, 1963). Прямое и опосредованное влияние на первичные процессы поглощения ионов растениями оказывают микрофлора и продукты ее жизнедеятельности. Гетерогенность в распределении питательных веществ в почве, изменения топографии ряда показателей ее биологической активности являются причиной морфофизиологической дифференциации корневой системы в пределах одного растения. Последнее, как это будет показано в последующих разделах работы, оказывает существенное влияние на ряд ключевых функций растения и продукционный процесс в целом.

Глава II

ФОРМИРОВАНИЕ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

За последние десятилетия существенно расширились и углубились представления о жизнедеятельности корневой системы растения. Определенные успехи достигнуты в области изучения первичных механизмов усвоения ионов. Они нашли освещение как в книге Д. А. Сабинаина 1940 г. (см. Сабинаин, 1971), так и в сравнительно недавно вышедших в свет (Колосов, 1962; Салаев, 1969; Лишко, 1977; Кларксон, 1978; Epstein, 1972), рассматривающих данный процесс с позиций современных представлений о структуре и функции растительной клетки. Несомненные достижения и в области изучения роли корневой системы в круговороте веществ и координации деятельности целого растения; ее особое место в этих процессах обуславливается тем, что корень является «одним из наиболее активных в метаболическом отношении органов растения» (Курсанов, 1960, с. 21).

Несмотря на достигнутые успехи, и в настоящее время все еще остается много неясных вопросов и трудностей в познании такого сложного процесса, как корневое питание растений. Они встречаются на всех этапах: от механизмов абсорбции, радиального транспорта ионов в корни и поступления в элементы ксилемы до взаимодействия корневой системы с почвой. Не всегда удается однозначно согласовать данные структурного анализа тканей корня с той или иной функцией (Данилова, 1981).

П. Х. Най и П. Б. Тинкер (1980) отмечают, что взаимодействие корней с почвой изучено значительно хуже, чем взаимодействие побегов с атмосферой, так как система корни—почва не только сложна, но и слишком труднодоступна для непосредственных измерений. Представляется, что справедливость этих выводов в еще большей мере относится к случаю локального применения основного минерального удобрения, когда гетерогенность в распределении питательных веществ, биологической активности почвы выражена настолько сильно, что это создает особые условия во взаимодействии растения с почвой и усвоении питательных веществ.

Рост корневой системы и ее распределение в почве

Рост корневой системы. Корневая система растений эволюционно приспособлена к поиску и поглощению элементов питания, содержащихся в почве, как правило, в малых количествах. Проявлением данной приспособленности, по-видимому, является

ся и то, что поверхность корней значительно превосходит поверхность надземной части растения. Как показано Дитмером (Dittmer, 1937), у ржи она выше в 130 раз. Другое отличительное свойство данного органа растения в свое время отмечал К. А. Тимирязев (1957), говоря «о замечательной особенности корня развиваться преимущественно в тех частях почвы, где он встречает больше питательных веществ» (с. 550). По-видимому, фенотипическим проявлением данного признака является отмечающееся многими исследователями усиленное ветвление корней в зоне расположения ленты удобрения (Манасян, 1960; Трапезников, 1966; Омелянюк, 1974; Гилис, 1975; Cooke, 1954; Wiersum, 1957). На характере роста корневой системы в очаге высокого содержания ионов отражается состав удобрения. Показано, что при локальном внесении одного фосфорного удобрения густой мочки корней не образуется (Вильдфлуш, 1974; Булаева, 1975). В наибольшей степени это проявляется при совместном внесении азота и фосфора (Hackett, 1972).

При ленточном внесении нитрофоски в середину 15-сантиметровых междурядий на глубину 10 см отдельные зародышевые корни яровой пшеницы достигают очага к моменту появления полных всходов. Усиленное их ветвление (рис. 5) обеспечивает формирование большей поглощающей поверхности с начальных этапов развития растений. По-видимому, в этот период растения по локально внесенному удобрению образуют большую по массе корневую систему, чем при разбросном способе. Об этом свидетельствуют данные полевых опытов с твердой пшеницей Харьковская 46. На выщелоченном черноземе нитроаммофос в дозе $(NP)_{60}$ внесли под предпосевную культивацию и локально до посева. В среднем за два года сухая масса корней ста растений в первом случае составила 3,0, во втором — 3,9 г.

Однако значительное повышение концентрации питательных веществ в субстрате приводит к торможению роста прядей корней высокосолевого статуса. В одном из опытов растения яровой пшеницы выращивали в условиях изолированного питания на растворе Кнопа. Одна прядь корней во всех случаях находи-



Рис. 5. Ветвление зародышевого корня яровой пшеницы в месте расположения ленты нитрофоски

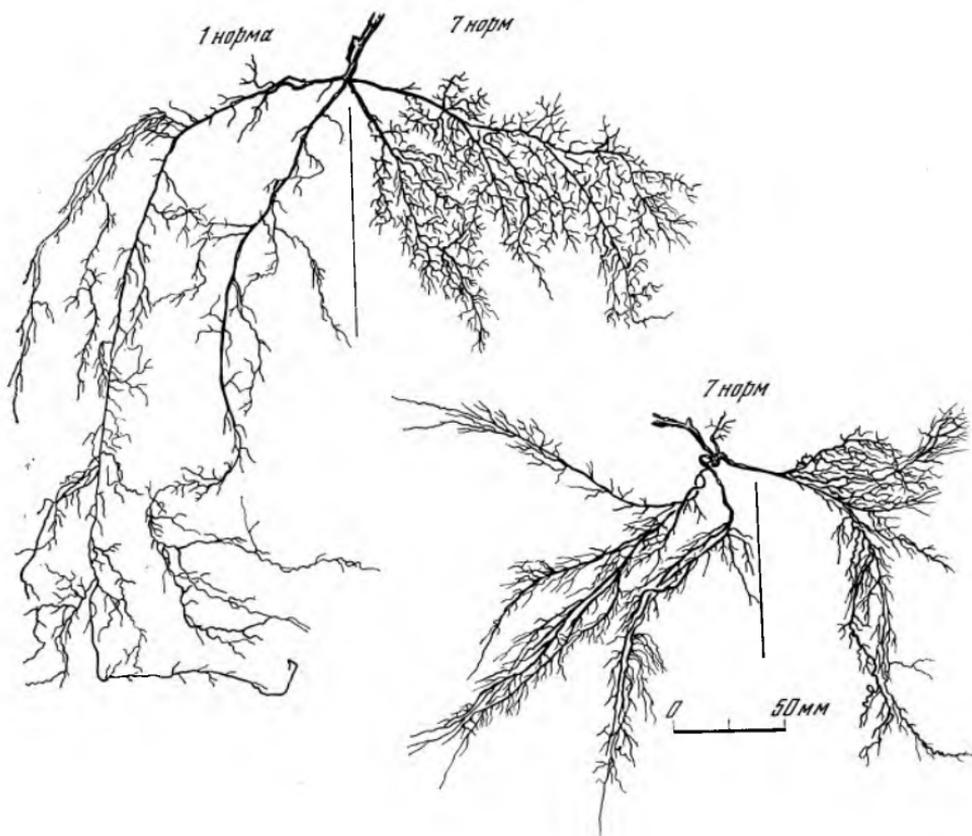


Рис. 6. Влияние возрастания концентрации раствора Кнопа на рост корней яровой пшеницы в условиях изолированного питания

лась при одинарной концентрации элементов, для другой создавался градиент от 3 до 10-кратной нормы. По мере повышения концентрации отмечается усиление ингибирующего действия на рост пряди корней высокосолевого статуса (рис. 6). При этом усиливается рост низкосолевых корней в длину при слабом их ветвлении.

Торможение роста в длину может иметь место и при высоком содержании питательных веществ в очаге в условиях почвенной культуры (рис. 7). В данном опыте растения яровой пшеницы Московская 35 выращивали методом изолированного питания в сосудах без дна при остром естественном дефиците влаги. Отрицательное действие высокой концентрации сказалось не только на росте высокосолевых корней, но и надземных органов. Та же доза нитрофоски, внесенная путем равномерного перемешивания со всем количеством почвы (около 8 кг), не вызвала угнетающего действия на рост и органобразование надземной части растения.

Рассмотрение крайних случаев действия очага высокого содержания питательных веществ на растения представляется интересным и важным по ряду обстоятельств. Во-первых, оно способствует более глубокому пониманию происходящих в корнях и целом растении физиологических изменений, возможных адаптационных перестроек, направленных на преодоление осмотического и токсического действия высоких концентраций солей. Во-вторых, это важно и в прикладном аспекте, особенно когда речь идет о локальном применении удобрения на растениях, не стойких к высокому содержанию ионов. Необходимо это иметь в виду и в случае острого дефицита влаги, что ведет к возрастанию концентрации ионов в очаге, а также при внесении больших доз удобрения. Так, при ленточном внесении нитрофоски в дозе 60—100 кг/га на глубину 12 см и в сторону от рядка семян на 7 см можно наблюдать гибель кончика корня (рис. 8). Однако образовавшиеся затем боковые корни входят в очаг и образуют густую сеть мелких корешков. По-видимому, этому предшествуют какие-то адаптационные перестройки, повышающие структурную и функциональную надежность клеток корня.

В настоящее время пока не представляется возможным дать однозначное объяснение факту интенсивного разрастания корней в очаге повышенного содержания элементов питания. П. Х. Най и П. Г. Тинкер (1980) по этому поводу пишут, что «биохимические и физиологические механизмы, вызывающие эту пролиферацию, недостаточно ясны. Пока не проведено даже строго сравнительного изучения этого процесса у различных видов» (с. 230). Бесспорно в данном случае то, что формирование густой сети мелких корешков в очаге возможно лишь при высокой митотической активности меристемы и репликации ДНК. Можно предполагать, что в основе реакции корней на высокую концентрацию элементов питания лежат механизмы, сходные с теми, которые вызывают своеобразную «вспышку митозов» в культуре тканей (Строгонов, Бутенко и др., 1973). Авторами было показано, что те концентрации NaCl, которые угнетают прирост массы ткани, могут стимулировать деление клеток и тормозить фазу растяжения.

Существенное влияние на характер роста корней оказывает вид удобрения. В обзоре Б. Г. Хвощевой (1974) приводятся сведения, что корни пшеницы в течение первых двух недель не проникали в место расположения ленты сульфата аммония, и лишь позднее в этом участке почвы формируется плотная масса корней. При ленточном внесении мочевины на начальных этапах онтогенеза наблюдалось кольцеобразное разрастание корней по периферии очага. Таким образом, исходя из особенностей миграции форм азота в почве и реакции растений на его высокое содержание, не исключается возможность временной недостаточности фосфора в случае его совместного внесения с высокими дозами азота (Булаев, Булаева, 1977).

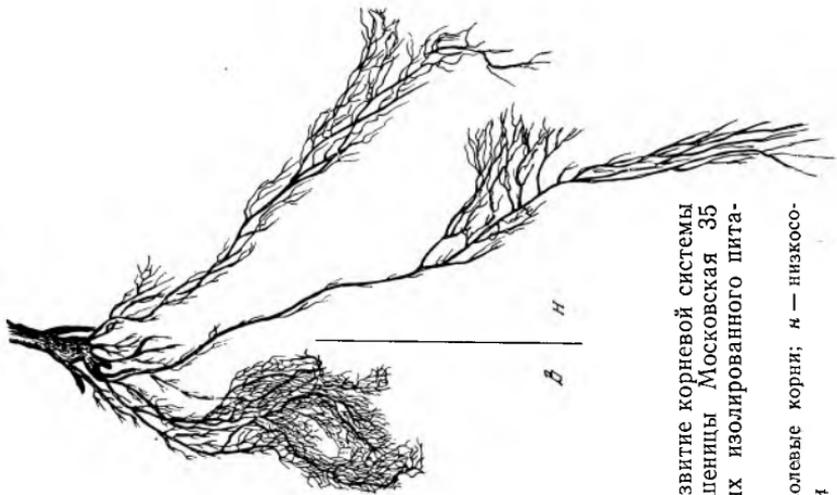


Рис. 7. Развитие корневой системы яровой пшеницы Московская 35 в условиях изолированного питания
 в — высокосолевые корни; н — низкосолевые корни

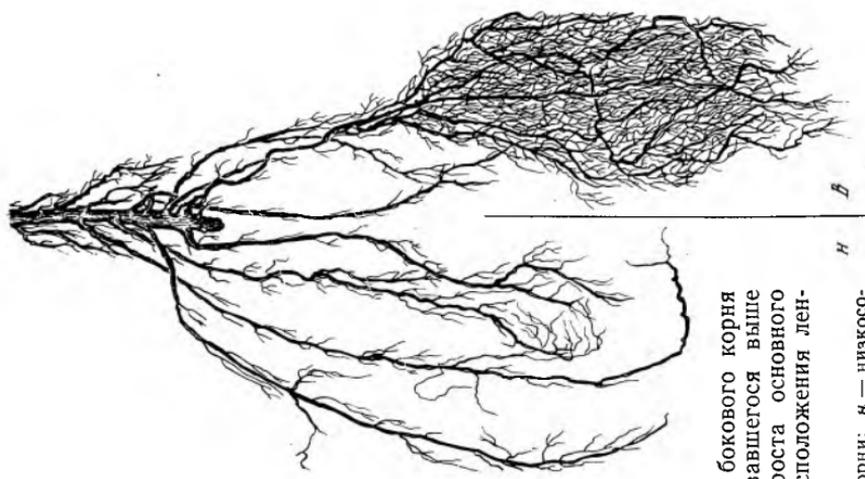


Рис. 8. Ветвление бокового корня кукурузы, образовавшегося выше погибшей точки роста основного корня, в месте расположения лент нитрофоски
 в — высокосолевые корни; н — низкосолевые корни

Распределение корней в почве. Образование густой сети мелких корешков в зоне повышенного содержания питательных веществ вносит определенные изменения в распределение массы корней в почве (Трапезников и др., 1977). В микрополевых опытах с сортом твердой пшеницы Харьковская 46 нитрофоску вносили путем перемешивания со слоем почвы 0—10 см и лентами в середину 15-сантиметровых междурядий на глубину 10 см. В молочно-восковую спелость зерна масса корней в слое почвы 0—30 см в обоих случаях была одинаковой, но различным было распределение по слоям почвы. При локальном внесении удобрения на слой почвы 8—11 см приходилось 16% от общего веса корней, при разбросном — всего лишь 9%. Сходные результаты были получены и на яровой пшенице Московская 35 (табл. 4). Прослеживается четкая приуроченность большей массы корней к месту расположения удобрения при обоих способах локального его размещения. В месте расположения ленты удобрения с координатами 8—12 см по высоте и 5 см по горизонтали в середине междурядия было сосредоточено 12% массы корней. В результате этого лента удобрения оказывается как бы заключенной в «капсулу» из мелких жизнедеятельных корешков. В целом способы локального внесения удобрений можно использовать в качестве средства активного управления распределением корневой системы растения в почве. Тем самым открываются дополнительные возможности в решении вопросов рационального использования как самих удобрений, так и запасов почвенной влаги и осадков, выпадающих в течение вегетации растений.

Формирование и роль типов корней у зерновых злаков. Известно, что корневая система хлебных злаков, в том числе и яровой пшеницы, состоит из зародышевых (первичных), колеоптильных и узловых (вторичных) корней. Роль зародышевых и узловых корней в формировании урожая изучена недостаточно (Колосов, 1962; Станков, 1964). Ошибочным является представление об отмирании зародышевых корней после образования узловых. Удаление зародышевых корней у ячменя в период образования узловых ведет к угнетению главного побега, уменьшению веса соломы и зерна. Удаление узловых корней тормозит рост боковых побегов (Красовская, 1925, 1927). В последующих работах автор приходит к выводу, что зародышевые и узловы корни одновременно принимают участие в обеспеченности питательными веществами и водой главного стебля и побегов кущения. Позднее И. И. Колосовым (1962) с помощью ^{32}P было четко установлено, что зародышевые и узловы корни транспортируют поглощенные питательные вещества во все побеги и органы растения пшеницы. Узел кущения, по-видимому, выполняет своеобразную роль коллектора.

Ряд исследователей отводят основную роль в формировании урожая деятельности первичных корней (Чижов, 1931; Красовская, 1947; и др.). Их значение особенно велико при недостаточном увлажнении. При нормальных условиях водоснабжения рас-

Таблица 4

Влияние способа внесения нитрофоски на распределение по слоям почвы массы корней яровой пшеницы Московская 35, %

| Глубина, см | Способ внесения | | | |
|-------------|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------|-----------------------------------|
| | перемешано со слоем 0—10 см | перемешано со слоем 0—25 см | лентой на глубину 10 см | сплошным экраном на глубину 25 см |
| 0—8 | 40,3 | 60,6 | 42,0 | 47,6 |
| 8—12 | 16,7 | 10,6 | 28,0 | 13,4 |
| 12—16 | 4,2 | 4,8 | 7,0 | 9,8 |
| 16—23 | 16,7 | 10,6 | 8,0 | 6,1 |
| 23—27 | 11,1 | 6,7 | 7,0 | 14,6 |
| 27—31 | 11,0 | 6,7 | 8,0 | 8,5 |

тений получение высокого урожая во многом определяется степенью развития и деятельностью узловых корней (Богданов, 1946). Своевременное развитие узловых корней обеспечивает более рациональное использование влаги, и средний по величине урожай формируется и в условиях засухи.

Представляется, что в наибольшей мере отвечает истине следующее заключение о роли видов корней в продукционном процессе: «...формирование надземных органов растения и его урожай зависит от степени развития и зародышевых и узловых корней» (Колосов, 1962, с. 175).

Локальное применение удобрений в наибольшей мере, чем разбросное, способствует развитию обоих типов корней. Об этом свидетельствуют наблюдения за ростом зародышевых корней, достигающих очага, а также приведенные в табл. 5 данные, показывающие положительное действие ленточного способа на формирование узловых корней (табл. 5). Эти результаты были получены в условиях крайне засушливого 1975 г. Способ локального внесения удобрений обеспечил ускоренное формирование вторичной корневой системы с начальных этапов развития яровой пшеницы, когда растения еще не испытывали острого дефицита влаги. Положительное действие его проявилось и в более поздние фазы развития.

Усиление роста корневой системы яровой пшеницы имеет особо важное значение еще и потому, что она характеризуется по сравнению с другими зерновыми злаками вообще более слабым развитием корней. По-видимому, в условиях 1975 г. стимулирующее действие локального способа на рост корней пшеницы сыграло важнейшую роль в формировании более высокого урожая. По сравнению с разбросным внесением он был выше у сорта Саратовская 36 и Харьковская 46 соответственно на 4,4 и 3,3 ц/га. При этом отмечалось более полное использование запасов влаги почвы. Общее количество воды в метровом слое к концу вегетации при разбросном внесении нитроаммофоса было меньшим, чем в варианте без удобрения, на 130, а при локальном — на

Таблица 5

Влияние способа внесения нитроаммофоса на число узловых корней яровой пшеницы (полевой опыт)

| Вариант опыта | Сафатовская 36 | | Харьковская 46 | |
|-----------------------------|-----------------------|-----------|-----------------------|-----------|
| | начало трубкования | колошение | начало трубкования | колошение |
| Без удобрения | 2,7 | 3,0 | 2,4 | 4,2 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 3,2 | 3,5 | 2,7 | 4,6 |
| (NP) ₆₀ локально | 4,9 | 7,5 | 5,3 | 9,0 |
| (NP) ₃₀ локально | 4,9 | 7,1 | 4,2 | 7,6 |

420 т/га. О более экономном расходовании ее растениями при локальном внесении удобрения сообщается в ряде других работ (Каликинский, 1977; Омельянюк, Воропин, 1980б).

Химический состав корней

В литературе не очень часто можно найти данные о влиянии локального внесения удобрения на массу корней растения и еще реже — сведения об их химическом составе. На начальных этапах работы мы анализировали всю корневую систему без деления ее на пряди высокосолевого и низкосолевого статусов. Даже при таком подходе обнаруживается существенное влияние способа внесения удобрения на содержание в корнях элементов питания, что является отражением различных условий для их поглощения и накопления растениями (табл. 6). На наш взгляд, важно, что при локальном способе большая масса корней в слое почвы 0—20 см (3,9 г на 100 растений против 3,0 г при разбросном способе) сочеталась с повышенным содержанием в них азота и фосфора как в относительных, так и абсолютных величинах. Изменялось и соотношение элементов питания: при локальном способе оно было уже. Из данных также следует, что ленточное размещение нитроаммофоса усиливает накопление в корнях и надземной части растения не только внесенных с удобрением элементов питания, но и калия почвы. Представляет интерес влияние способа внесения удобрения на распределение питательных веществ по органам растения. Общим для всех определявшихся макроэлементов было то, что при ленточном размещении нитроаммофоса в корнях накапливалось относительно и абсолютно большее их количество, чем при разбросном внесении.

Таким образом, в начальный период развития яровая пшеница при локальном применении удобрения формирует в слое почвы 0—20 см более мощную корневую систему с повышенным содержанием питательных веществ. Большой запас азотистых и фосфорных соединений, по-видимому, может иметь определенное значение как источник, используемый в последующих морфогенетических процессах и наливе зерна.

Таблица 6

Влияние способа внесения нитроаммофоса в дозе $(NP)_{60}$ на содержание элементов питания в корнях твердой пшеницы Харьковская 46 (фаза кушения, полевой опыт)

| Способ внесения | N | P ₂ O ₅ | K ₂ O | Способ внесения | N | P ₂ O ₅ | K ₂ O |
|--------------------|------|-------------------------------|------------------|--|-----|-------------------------------|------------------|
| Содержание, % | | | | Соотношение элементов | | | |
| Вразброс | 2,51 | 0,57 | 2,58 | Вразброс | 4,4 | 1 | 4,5 |
| Локально | 3,34 | 0,83 | 2,53 | Локально | 4,0 | 1 | 3,0 |
| мг на 100 растений | | | | Содержание в корнях, % от общего количества элементов в растении | | | |
| Вразброс | 48 | 11 | 49 | Вразброс | 4,3 | 5,2 | 7,6 |
| Локально | 101 | 25 | 76 | Локально | 7,7 | 8,8 | 10,5 |

Локальное применение удобрений вызывает деление корневой системы растения на пряди с высокосолевым и низкосолевым статусом. Поэтому суммарный подход к их изучению не отражает картины дифференциации в пределах корневой системы растения, которая возникает в условиях взаимодействия одной из прядей с очагом высокой концентрации ионов. Об этом, в частности, свидетельствуют результаты опытов с кукурузой, проведенных методом изолированного питания, когда одна часть корневой системы находилась в почве без удобрений, а другую выращивали при возрастающих дозах NPK (Moertens, 1978).

С целью изучения степени проявления дифференциации корневой системы растений нами была проведена серия опытов с использованием метода изолированного питания. В одном из лабораторных опытов выращивали картофель сорта Приекульский ранний и томаты Сибирский ранний. Клубни яровизировали, тронувшийся в рост глазок с частью мякоти клубня (2—3 г) размещали на кромке внутреннего сосуда. Нитрофоску из расчета по 0,3 и 0,6 г N, P₂O₅ и K₂O на 1 кг почвы с учетом ее веса в обоих сосудах вносили сплошным экраном на глубину 7 см между стенками сосудов. Соотношение объемов внутреннего и внешнего сосудов было 1 : 1. Распределение корней у картофеля между сосудами было спонтанным. С растениями томатов поступали следующим образом: обрезали кончик основного корня, затем оставшуюся его часть с боковыми корешками продольным разрезом (2—3 см) делили на две и помещали в сосуды с удобренной и неудобренной почвой. Растения выращивали при люминесцентном освещении. Учет массы и содержание в органах азота и фосфора проводили через месяц после закладки опыта.

Из данных табл. 7 следует, что внесение удобрения в малой дозе не оказало влияния на массу прядей корней у томатов, а у картофеля низкосолевым корни имели больший вес. Удвоенная

Таблица 7

Дифференциация корневой системы по содержанию элементов питания в условиях изолированного питания

| Культура | Часть растения | Масса, г/растение | Содержание | | | | | | Распределение, % | |
|---------------|-----------------|----------------------|------------|-------------------------------|-------------|-------------------------------|------------------------------------|------------|------------------|-------------------------------|
| | | | % | | мг/растение | | N P ₂ O ₅ | i масса | N | P ₂ O ₅ |
| | | | N | P ₂ O ₅ | N | P ₂ O ₅ | | | | |
| Одна доза NPK | | | | | | | | | | |
| Картофель | Надземная часть | 4,26 | 5,10 | 1,41 | 217,3 | 60,1 | 3,6 | 89,8 | 94,2 | 92,7 |
| | Корни: | | | | | | | | | |
| | низкосолевые | 0,28 | 3,93 | 0,63 | 11,1 | 1,8 | 6,2 | 5,9 | 4,7 | 2,7 |
| | высокосолевые | 0,20 | 4,83 | 1,47 | 9,8 | 3,0 | 3,3 | 4,3 | 4,1 | 4,6 |
| Две дозы NPK | | | | | | | | | | |
| Картофель | Надземная часть | 3,03 | 4,53 | 0,82 | 137,3 | 24,8 | 5,5 | 90,1 | 90,5 | 91,4 |
| | Корни: | | | | | | | | | |
| | низкосолевые | 0,27 | 3,60 | 0,47 | 9,7 | 1,3 | 7,6 | 8,0 | 6,4 | 4,7 |
| | высокосолевые | 0,06 | 7,30 | 1,65 | 4,8 | 1,1 | 4,4 | 1,9 | 3,1 | 3,9 |
| Одна доза NPK | | | | | | | | | | |
| Томаты | Надземная часть | 3,85 | 4,27 | 1,33 | 164,4 | 51,2 | 3,2 | 88,4 | 87,8 | 89,4 |
| | Корни: | | | | | | | | | |
| | низкосолевые | 0,24 | 3,83 | 0,56 | 9,4 | 1,4 | 6,8 | 5,6 | 5,0 | 2,4 |
| | высокосолевые | 0,26 | 5,25 | 1,82 | 13,6 | 4,7 | 2,9 | 6,0 | 7,2 | 8,2 |

доза оказала отрицательное влияние на массу как корней высокосолевого статуса, так и надземной части: она оказалась на четверть меньше по сравнению с одной дозой NPK. Пряди корней обеих культур существенно различались по содержанию в них азота и особенно фосфора. Содержание последнего в корнях высокосолевого статуса оказалось более чем в 2 раза выше низкосолевых. Эти корни характеризовались более узким отношением $N:P_2O_5$.

Интересной представляется реакция растений картофеля на увеличение дозы удобрения. Первое — это удвоение относительного содержания общего азота в корнях высокосолевого статуса по сравнению с низкосолевыми. Количество же фосфора осталось практически таким же, как и при одной дозе. Второе — усиление напряженности фактора для части корневой системы растения не сопровождалось увеличением содержания элементов питания в низкосолевых корнях и надземной части. Более того, оно оказалось даже несколько ниже, чем при одной дозе NPK. Данный вопрос представляет большой интерес и требует специального изучения. В связи с этим можно лишь высказать предположение, что в экстремальных условиях, создаваемых повышением концентрации питательных веществ для части корневой системы растения, в ней включаются или индуцируются какие-то механизмы, препятствующие распространению отрицательного действия фактора на все растение. Возможно, возникает своего рода «запрет» на транспорт ионов из тканей корня в проводящие элементы ксилемы. В отношении фосфора, например, известно, что будучи поглощенным, он не сразу и не полностью передается в ксилему (Трубецкова, Татаренко, 1972), а наибольшей инертностью в передаче вновь поглощаемого фосфора отличаются корни растений, все время развивавшиеся на полных питательных смесях (Туева, Керимов, 1979).

Различия в химическом составе корней разного солевого статуса отмечаются не только на начальных этапах онтогенеза. Они остаются значительными и в более поздние периоды развития растений. Об этом свидетельствуют результаты опыта с изолированным питанием картофеля, проведенного в сосудах без дна. Растения выращивали при естественном увлажнении до фазы бутонизации. В связи с острым недостатком влаги в дальнейшем проводили полив. Однако преодолеть некоторое отставание в росте растений при локальном внесении удобрения по сравнению с перемешиванием их со всем объемом почвы так и не удалось. И в данном случае наибольшие различия между высоко- и низкосолевыми корнями наблюдались по содержанию фосфора (табл. 8). Как и в лабораторном опыте, высокосолевые корни отличались более узким отношением $N:P_2O_5$. Несмотря на четко выраженную гетерогенность в химическом составе прядей корней при локальном применении удобрения, содержание азота и фосфора в клубнях было таким же, что и в случае равномерного перемешивания нитрофоски со всем объемом почвы. Таким об-

Таблица 8

Влияние способа внесения нитрофоски на содержание азота и фосфора в растенных картофеля

| Способ внесения | Часть растения | Масса, г/растение | Содержание | | | | N P ₂ O ₅ |
|---------------------|---|-----------------------|----------------------|-------------------------------|------------------------|-------------------------------|------------------------------------|
| | | | % | | мг/растение | | |
| | | | N | P ₂ O ₅ | N | P ₂ O ₅ | |
| Бутонизация | | | | | | | |
| Перемешано с почвой | Надземная часть | 16,16 | 4,79 | 1,03 | 774,0 | 166,4 | 4,6 |
| | Корни | 3,10 | 3,88 | 0,78 | 120,3 | 24,2 | 5,0 |
| Лентой | Надземная часть | 9,15 | 4,91 | 0,81 | 449,3 | 74,1 | 6,1 |
| | Корни: низкосолевые высокосолевые | 1,42 1,68 | 3,48 4,38 | 0,38 0,67 | 49,4 73,6 | 5,4 11,3 | 9,2 6,5 |
| Клубнеобразование | | | | | | | |
| Перемешано с почвой | Надземная часть | 37,40 | 3,41 | 0,62 | 1275,3 | 231,9 | 5,5 |
| | Клубни | 85,96 | 2,02 | 0,39 | 1736,4 | 335,2 | 5,2 |
| Лентой | Корни | 3,00 | 2,40 | 0,31 | 72,0 | 9,3 | 7,7 |
| | Надземная часть | 24,69 | 3,52 | 0,65 | 869,1 | 160,5 | 5,4 |
| | Клубни Корни: низкосолевые высокосолевые | 62,22 1,23 1,33 | 2,05 2,41 3,04 | 0,42 0,25 0,45 | 1275,5 29,6 40,4 | 261,3 3,1 6,0 | 4,9 9,6 6,8 |

разом, высокое содержание изучавшихся элементов питания в высокосолевого пряди корней не приводит к избыточному их накоплению в хозяйственно ценной части урожая, в данном случае в клубнях.

Сходные результаты по химической дифференциации прядей корней разного солевого статуса были получены и на кукурузе. В фазе выметывания метелки содержание азота и фосфора в корнях без удобрения составляло соответственно 1,50 и 0,16%, в высокосолевого — 1,75 и 0,36%. И в данном опыте отмечалось более значительное накопление в высокосолевого корнях фосфора, чем азота. По-видимому, эти различия в аккумуляции элементов питания должны находить отражение в функциональной активности прядей корней разного солевого статуса и жизнедеятельности целого растения. Для ответа на данные вопросы необходимо более углубленное изучение особенностей процессов поглощения, радиального транспорта ионов в корне, а также их локализации в тканях корней разного солевого статуса.

Поглощение ионов из растворов разных концентраций

Поглощение ионов обуславливается сложной системой взаимодействия растения с питательным субстратом и микрофлорой. Зависит оно и от физиологического состояния растения, протекающих в нем морфогенетических процессов, складывающихся в онтогенезе донор-акцепторных отношений между органами и тканями. Д. Кларксон (1978), обсуждая факторы, определяющие поглощение ионов высшими растениями, отмечает, «что скорость поглощения ионов определяется не только собственной «пропускной способностью» транспортной системы, но также и целым рядом довольно тонких влияний, в частности ростом и теми потребностями, которые он порождает. Этот последний вопрос изучен пока плохо, хотя мы располагаем данными, которые недвусмысленно свидетельствуют о том, что скорость поглощения ионов регулируется в довольно широких пределах в соответствии с обеспеченностью питательными веществами и со стадией развития растений» (с. 293). В качестве одного из факторов, определяющих поглощение ионов растениями, выступает ионная концентрация наружного раствора. Автор отмечает, что реакция транспортных процессов на изменения данного параметра интересна и с физиологической, и с экологической точки зрения. Для обсуждаемых в данной работе вопросов это имеет особое значение, ибо очаговое применение удобрений приводит к тому, что одна часть корневой системы растения функционирует при обычных или низких ионных концентрациях, другая — очень высоких, граничащих с экстремальными.

Обстоятельное изложение современных представлений о поглощении ионов корнем и переносе их в ксилему читатель найдет в ряде обзорных работ (Вахмистров, Мозель, 1973; Кларксон, 1978; Воробьев, 1980; Най, Тинкер, 1980; Данилова, 1981; Нод-

ges, 1973). В данном случае мы коснемся этих вопросов в той мере, в какой необходимо, чтобы составилось возможно определенное представление о влиянии концентрации ионов на процесс усвоения растениями элементов минерального питания и пробудил интерес исследователей к изучению особенностей взаимодействия прядей корней разного солевого статуса и роли такого взаимодействия в продукционном процессе.

Несмотря на большие успехи в области изучения транспорта ионов в корне, все еще нет единой трактовки фундаментальных процессов переноса ионов в ксилему корня растения, происходящего обычно против градиента концентрации (Най, Тинкер, 1980). Различают два принципиально возможных пути транспорта ионов: апопластный и симпластный. В первом случае движение ионов идет по свободному пространству, под которым понимается часть ткани, приходящаяся на клеточные оболочки и межклетники (на его долю приходится 4—6% объема корней). Внеклеточное пассивное передвижение ионов по свободному пространству прерывается на уровне эндодермы. Пояски Каспари оказываются непроницаемыми для воды и ионов солей. Для дальнейшего транспорта ионов в ксилему и побег, а также использования самими клетками корня они должны проникнуть через плазмолемму клеток. Перенос ионов по свободному пространству, или апопласту, осуществляется вследствие диффузии и конвекции, т. е. по концентрационному или электрохимическому градиенту.

Из работ по солестойкости растений известно, что в условиях засоления свободное пространство корня увеличивается в 5—6 раз (Строгонов, 1973). В результате под действием высоких концентраций солей возрастает роль пассивного транспорта ионов по апопласту (Ратнер, 1945; Удовенко, Семушина, 1970). По аналогии с действием засоления делается заключение о том, что повышение концентрации питательных веществ в среде также приводит к усилению апопластного радиального транспорта ионов. По данному вопросу Д. Б. Вахмистров (1971) пишет, что вопрос о его количественном вкладе в снабжение побега элементами минерального питания не может быть решен однозначно. В условиях повышенной транспирации при атмосферной засухе, высокой концентрации наружного раствора при местном внесении удобрений этот путь может играть существенную роль.

Параллельно с апопластным существует симпластный путь радиального транспорта ионов, который начинается с прохождения ими плазмолеммы клетки. Наличие плазмодесм между клетками обеспечивает радиальный транспорт ионов по симпласту до проводящих путей ксилемы.

В обычных условиях мембрана является мощным барьером для проникновения ионов. В свете современных представлений, перенос ионов через плазмолемму осуществляется с помощью ионных насосов, или ионноактивируемых АТФаз, и переносчиков ионов. Сам перенос может быть активным или пассивным. В пер-

вом случае передвижение ионов идет против градиента электрохимического потенциала, во втором — по градиенту. Гипотеза о переносчиках ионов (Epstein, Hagen, 1952) постулирует наличие двух типов механизмов поглощения ионов. Механизм I функционирует при низком диапазоне концентраций ионов в среде (для K^+ ниже 0,2 мМ), механизм II — при концентрациях 0,2 мМ и выше. До настоящего времени пока еще нет единого мнения относительно природы переносчиков и их локализации в клетке (Вахмистров, Мозель, 1973; Кларксон, 1978). Однако сам факт ускорения поглощения ионов при повышении их концентрации в питательной среде получил многократные подтверждения. По-видимому, можно предполагать, что в случае локального применения удобрений прядь корней высокосолевого статуса в течение какой-то части онтогенеза растения функционирует в режиме системы II. Если это соответствует действительности, то данная прядь корней должна вносить больший вклад в обеспечение растения ионами, чем низкосолевого. Следовательно, и по этому признаку должна иметь место четко выраженная дифференциация в пределах корневой системы одного растения.

Меньшая зависимость функционирования системы II от метаболизма, температуры, действия ингибиторов и слабо выраженная селективность, возможно, обеспечивают поглощение ионов из высококонцентрированных растворов с меньшими энергетическими затратами. Если это так, то в случае локального применения удобрений обеспечение потребности растения в ионах достигается менее дорогой ценой.

На основании ряда экспериментов предполагается (Кларксон, 1978), что высокая концентрация ионов изменяет свойства биологических мембран. В частности, падает электрическое сопротивление и возрастает ионная проводимость.

Контакт корня с почвой создается клеточной оболочкой ризодермы, ее наружными стенками, являющимися первым барьером в селективном поглощении ионов. Считается, что ризодерма несет основную нагрузку в поглощении ионов питательной среды (Вахмистров, 1967). Наличие большого числа диссоциирующих карбоксильных групп в целлюлозно-пектиновой оболочке обуславливает ее отрицательный заряд, регулирующий адсорбцию катионов и анионов. Представляется, что корни высокосолевого и низкосолевого статусов существенно различаются по структуре и химическому составу оболочек; это должно находить отражение в неодинаковом функционировании корней как органов поглощения ионов. В настоящее время признается, что под ионным контролем находится не только пассивная проницаемость клеточной оболочки и плазмолеммы, но и транспортная активность насосов (Воробьев, 1980).

Выше отмечалось, что в зоне расположения ленты удобрения наблюдается подкисление среды. Кислотность почвенного раствора влияет на поглощение некоторых катионов и форм азота,

усиливает $K^+—H^+$ -обмен через H^+ -насос (Полевой, Саламатова, 1980).

Изучение влияния концентрации ионов на их поглощение растениями при очаговом размещении удобрения представляет особый интерес, поскольку в ограниченном объеме почвы создается повышенная концентрация питательных веществ.

В литературе имеются противоречивые данные относительно действия концентрированных растворов на поглощающую функцию корня и обеспеченность растения элементами питания. Так, основываясь на особенностях функционирования транспортных систем клетки корня, делается вывод о необходимости применения умеренных и теоретически обоснованных доз калийных и нитратных удобрений (Вильямс и др., 1979; Brown et al., 1976). Л. Н. Воробьев (1980) отмечает, что скорость поглощения ионов максимальна не при высоких, а при низких дозах удобрений и снижается по мере накопления солей в клетке. Автор видит выход в дозированном минимальном внесении, например, калийных удобрений. Однако подобный подход к определению доз удобрений, основанный лишь на особенностях транспортных систем клетки, представляется, по меньшей мере, сомнительным. Едва ли при этом можно не учитывать многоуровневый характер регуляции минерального питания растения, его зависимость от физиологического состояния и факторов внешней среды.

В то же время в литературе имеется достаточно много фактов противоположного характера. Так, изучение широкого диапазона концентрации солей на томатах (от 5,2 до 84,0 мэкв/л) показало, что при низких концентрациях (5,2 и 21,0 мэкв/л) основным лимитирующим фактором роста и развития растений был недостаточный приток питательных веществ, при высоких (42 и 84 мэкв/л) — недостаточное снабжение растений водой. Интересные данные о влиянии концентрации на поглощение фосфора интактными растениями получены на ячмене. В условиях одинаковой транспирации и содержания фосфора в количестве 0,1 и 31 М/л суммарное поглощение и накопление элемента в корнях и надземной части во втором случае оказалось в 7—8 раз выше, чем в первом (Pussal, Shorrocks, 1959).

Скорость поглощения ионов корнями растений сильно зависит и от того, какая часть корневой системы или часть корня находится в контакте с субстратом, содержащим питательные вещества. При помещении небольшой части корня лука и KH_2PO_4 в почву, а остальной — в песок отмечалось усиление поглощения калия этой малой частью (Drew et al., 1969). Очаговое внесение удобрения в среднюю часть корневой системы растений ячменя усиливало рост корней в этой зоне (масса корней оказалась в 20 раз больше, чем в аналогичной зоне при равномерном внесении фосфора во всю корнеобитаемую среду) и поглощение ими ^{32}P . При очаговом размещении удобрения в каждом растении за 24 ч накопилось 38,3 и при равномерном внесении — 1,15 мкМ ^{32}P (Drew, Saker, 1974, 1975).

Результаты исследований ряда авторов свидетельствуют о принципиальной возможности обеспечения потребности растения в ионах небольшой частью корневой системы, если она находится в богатой питательными веществами почве или в среде с повышенной их концентрацией (Минина, 1935; Колосов, 1962; Мартенс — цит. по Гашону, 1976).

Угнетающее действие слишком высоких концентраций ионов на рост и развитие растений — давно установленный факт. Однако в настоящее время нередко работы, в которых ставится вопрос о вредном действии на растения сравнительно невысоких доз удобрений, порядка 90—120 кг действующего вещества НРК и несколько выше (Станков и др., 1975; Авдонин, 1978). Внесение высоких доз удобрений вызывает своеобразное «засоление» почвы, корневая система отзывается на это повышением сосущей силы и усилением поступления солей в растения. Однако повышение концентрации солей в почве для злаков до 10—12 атм ведет к подавлению включения азота в состав органических соединений, ингибирует ростовые процессы, снижает продуктивность растений (Станков и др., 1975). В целях рационального использования повышенных доз минеральных удобрений авторы предлагают такие приемы, как дробное внесение в течение вегетации и локальное применение удобрений.

Интерес исследователей к изучению действия повышенных концентраций ионов на жизнедеятельность растений в дальнейшем, по-видимому, будет возрастать. З. И. Журбицкий (1963) отмечает, что до сих пор еще недостаточно ясно, каким образом осуществляется влияние концентрации солей на растения. Сложность состоит в том, что в процессе роста и развития растения неодинаково отзываются на возрастание концентрации элементов питания в субстрате. По многочисленным данным, растения менее устойчивы к высоким ионным силам в начальный период развития. Последнее является основной причиной ограниченности доз удобрений в случае рядкового их внесения вместе с семенами.

Повышение интереса исследователей к данному разделу физиологии и агрохимии обуславливается возрастающими масштабами применения минеральных удобрений в растениеводстве и острой необходимостью увеличения эффективности их использования. Что касается технологии локального применения удобрений, то актуальность всестороннего изучения вопроса приобретает еще большее значение, чем в случае разбросного их внесения. Познавание сущности данного явления представляет большой теоретический интерес и может открыть новые возможности при разработке практических приемов регуляции жизнедеятельности растений как единой целостной системы.

Ксилемный транспорт ионов и аминокислот

Формирование состава ксилемного эксудата. Радиальный транспорт ионов завершается переходом их в элементы ксилемы. Механизм их поступления в транспортную систему пока остается неясным. В настоящее время существуют гипотезы о пассивном вытекании ионов из окружающей паренхимы в сосудистые элементы ксилемы и активной их секреции. Обе альтернативные гипотезы имеют своих сторонников и противников. Попытки использования электрохимических методов для определения характера выхода ионов в сосуды ксилемы корня также не дают однозначных результатов и оставляют вопрос открытым (Соловьев, 1978). Для обсуждаемого в работе вопроса наибольший интерес вызывает представление об участии в создании ксилемного эксудата самих сосудов на последних этапах их развития (Hultö, 1953; Данилова, Стамболцян, 1975; Данилова, 1981).

Ксилемные элементы, представляя собой крупные клетки с хорошо развитой центральной вакуолью, в результате разрыва тонопласта и образования перфораций на поперечных стенках вносят существенный вклад в формирование состава пасоки (Данилова, 1981). Вакуоль, являясь тупиковым компартментом клетки, в определенных условиях может накапливать значительные количества ионов и выполнять роль временного их хранителя. Наиболее ярко это проявляется при высокой насыщенности тканей солями. В этих условиях они перестают быть конкурентами за поглощенные ионы с сосудами ксилемы. Установлено, например, что у высокосолевых растений основная часть вновь поглощенных ионов транспортируется в побег, а у низкосолевых — в пасоку поступает незначительная доля ионов, преобладающее их количество накапливается в корне (Bowling, Weatherley, 1964). Для низкосолевых растений клещевины, выращенных на $\frac{1}{10}$ питательного раствора, это соотношение составляло 1 : 99.

Надо полагать, что клетки протоксилемы в этом отношении ничем не отличаются от других клеток корня. В связи с этим в случае локального применения удобрения, сопровождающегося образованием густой сети мелких корней высокосолевого статуса, роль трахеальных элементов в формировании ксилемного эксудата должна быть более существенной, чем при обычных условиях и диффузном распределении удобрения в почве. Данный механизм наибольшую значимость в формировании ксилемного эксудата, по-видимому, имеет на ранних этапах жизни растений, особенно таких, как яровая пшеница, характеризующаяся вообще слабым развитием корневой системы. Представляется, что сочетание повышенной поглощающей деятельности корней высокосолевого статуса с большим вкладом их трахеальных элементов в снабжение побега ионами во многом предопределяет интенсивный рост надземных органов на начальных этапах онтогенеза. Поскольку на этапе дифференциации «будущие членики сосудов по богатству цитоплазмы вполне могут конкурировать

с окружающими паренхимными клетками» (Данилова, 1981, с. 182), можно предположить, что в последующем своем развитии они вносят вклад и в формирование пула органических соединений пасоки.

Основным местом биосинтеза цитокининов является меристема корня. Интенсивное ветвление корней в зоне повышенной концентрации ионов ведет к образованию большого числа мест синтеза цитокининов. Отсюда возникают основания для того, чтобы данное воздействие на корневую систему рассматривать в качестве способа регуляции обеспеченности растения эндогенными цитокининами со всеми вытекающими последствиями, обусловленными полифункциональной ролью их в жизнедеятельности растения (Кулаева, 1973; Кефели, 1975; и др.).

При обсуждении некоторых аспектов формирования ксилемного эксудата, по-видимому, нельзя не затронуть вопрос о распределительной, регуляторной функции самой корневой системы в процессе определения состава пасоки. Было обращено внимание, что при изменении уровня минерального питания содержания элементов в корнях изменяется значительно сильнее, чем в надземных органах (Ратнер, 1950). Вывод о роли корневой системы как временного резервуара элементов питания, из которого они могут поступать в случае их недостатка во внешней среде, в дальнейшем нашел свое подтверждение и развитие (Вахмистров, 1966; Bowling, Weatherley, 1964). Для количественного выражения данного явления предложен коэффициент распределения, получаемый путем деления процентного содержания какого-либо элемента в надземной части растения или его органе на содержание в корнях (Вахмистров, 1966). Было установлено, что коэффициент распределения изменяется от уровня питания, соотношения в среде элементов, онтогенетического состояния растения. Данный подход, по-видимому, представляет особый интерес в случае локального применения удобрений. Изучение в онтогенезе позволит выявить роль корней различного солевого статуса в обеспечении побега элементами питания не только на начальных этапах развития, но и в период отложения запасных веществ.

Расчеты, сделанные на основании наших данных, свидетельствуют о том, что солевой статус корня существенно влияет на коэффициент распределения (табл. 9). У корней, находившихся в той части почвы, где сплошным экраном внесли нитрофоску, он был значительно ниже, чем у низкосолевых корней (почва без удобрения). Наиболее рельефно эти различия проявляются в отношении фосфора. Увеличение дозы удобрения сопровождается снижением коэффициента распределения у корней высокосолевого статуса примерно в 2 раза. У низкосолевых изменения оказались незначительными, особенно в отношении азота. Различия в коэффициенте распределения прядей корней разного солевого статуса сохраняются и на более поздних этапах развития растений (табл. 10). Таким образом, и с позиций данного подхо-

Таблица 9

Влияние очагового внесения удобрения на коэффициент распределения
в корнях различного солевого статуса

| Доза НРК | Статус корня | Картофель | | Томаты (бутонизация) | |
|----------|----------------|-----------|-------------------------------|----------------------|-------------------------------|
| | | N | P ₂ O ₅ | N | P ₂ O ₅ |
| 1 | Низкосолевого | 1,31 | 2,24 | 1,41 | 2,38 |
| | Высокосолевого | 1,06 | 0,96 | 0,81 | 0,73 |
| 2 | Низкосолевого | 1,26 | 1,74 | — | — |
| | Высокосолевого | 0,62 | 0,50 | — | — |

Таблица 10

Зависимость коэффициента распределения от солевого статуса
на поздних этапах развития растений

| Статус корня | Картофель (клубнеобразование) | | Кукуруза (выметывание метелки) | |
|----------------|-------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|
| | N | P ₂ O ₅ | N | P ₂ O ₅ |
| Низкосолевого | 1,86 | 1,68 | 1,62 | 2,56 |
| Высокосолевого | 1,71 | 0,83 | 1,39 | 1,14 |

да можно предполагать неодинаковый вклад прядей корней в формирование киселемного эксудата.

В связи с обсуждением вопроса о роли корней разного солевого статуса в обеспечении побега ионами необходимо остановиться на данных одного из опытов Н. З. Станкова (1964) с изолированным питанием кукурузы. Автор одну часть корней растений помещал в воду, другую — в раствор Кнопа. Был сделан вывод, что питательные вещества, поглощенные частью корневой системы, перераспределяются равномерно по всему растению. Результаты наших опытов свидетельствуют об обратном: четко выраженная гетерогенность в содержании питательных веществ в прядях корней разного солевого статуса прослеживается, по-видимому, в течение всего жизненного цикла растения.

Киселемный транспорт ионов. Около 60 лет назад Д. А. Сабининым был предложен метод оценки жизнедеятельности корневой системы, основанный на сборе и анализе пасоки. Его широкое использование в фитофизиологии позволило получить исключительной важности материал о поглощающей и синтетической деятельности корневой системы. Однако для изучения жизнедеятельности корневой системы при локальном применении удобрения данный метод привлекался в редких случаях (Трапезников, 1966; Трапезников и др., 1980).

Таблица 11

Влияние способа внесения нитрофоски на содержание элементов питания в пасоке кукурузы, мг в 10 мл

| Способ внесения | Объем пасоки, мл за 6 ч | Азот | | | | | Р ₂ О ₅ |
|---------------------|-------------------------------|-------|-----------------|-----------------|--------------|----------------|-------------------------------|
| | | общий | NO ₃ | NH ₄ | органический | | |
| | | | | | мг | % от общего | |
| Фаза 10—11 листьев | | | | | | | |
| Вразброс | 40,8 | 2,30 | 1,56 | 0,45 | 0,29 | 13 | 1,42 |
| Локально | 43,5 | 2,50 | 1,68 | 0,40 | 0,42 | 17 | 1,42 |
| Выметывание метелки | | | | | | | |
| Вразброс | 24,5 | 3,65 | 2,40 | 0,50 | 1,05 | 29 | 1,85 |
| Локально | 21,5 | 4,30 | 1,45 | 0,35 | 2,50 | 58 | 2,70 |
| Цветение початка | | | | | | | |
| Вразброс | 18,5 | 4,38 | 0,65 | 0,15 | 3,58 | 82 | 4,50 |
| Локально | 16,5 | 4,12 | 0,65 | 0,15 | 3,32 | 81 | 3,82 |
| Формирование зерна | | | | | | | |
| Вразброс | 4,3 | 3,42 | 0,70 | 0,12 | 2,60 | 76 | 1,66 |
| Локально | 3,7 | 2,80 | 0,70 | 0,11 | 1,99 | 71 | 1,50 |

В микрополевых опытах нитрофоску в дозе 60—100 кг/га вносили вразброс с последующей перекопкой почвы на глубину 25 см и локально в виде сплошной ленты шириной 2 см вдоль рядка семян на глубину 12 см и в сторону от рядка на 7 см. Сбор пасоки проводили с 6 до 12 ч. Биологическая повторность 10—12-кратная. Анализу подвергали объединенную пробу. Высевали гибрид кукурузы Буковинский 3. Результаты одного из опытов представлены в табл. 11. Из данных таблицы следует, что локальное применение нитрофоски оказывает неодинаковое действие на содержание в пасоке форм азота и общего фосфора в онтогенезе. Более высокое содержание их в пасоке наблюдается лишь в первую половину вегетации. С фазы цветения початка, а при хорошей влагообеспеченности растений несколько позже содержание питательных веществ в пасоке у растений при разбросном внесении удобрения оказывается более высоким, чем при локальном. Аналогичное наблюдается и в отношении объема подаваемой корнями пасоки и абсолютного количества азота и фосфора в расчете на растение (табл. 12).

Из данных химического состава пасоки интерес представляет положительное действие ленточного способа на содержание и

Таблица 12

Поступление элементов питания с пасокой у кукурузы, мг за 6 ч на одно растение

| Способ внесения | Азот | | | | P ₂ O ₅ |
|---------------------|-------|-----------------|-----------------|------|-------------------------------|
| | общий | NO ₃ | NH ₄ | орг. | |
| Фаза 10—11 листьев | | | | | |
| Вразброс | 9,38 | 6,36 | 1,84 | 1,18 | 5,79 |
| Локально | 10,88 | 7,31 | 1,74 | 1,83 | 6,18 |
| Выметывание метелки | | | | | |
| Вразброс | 8,94 | 5,15 | 1,23 | 2,57 | 4,53 |
| Локально | 9,25 | 3,12 | 0,75 | 5,38 | 5,81 |
| Цветение початка | | | | | |
| Вразброс | 8,10 | 1,20 | 0,28 | 6,62 | 8,33 |
| Локально | 6,80 | 1,07 | 0,25 | 5,48 | 6,30 |
| Формирование зерна | | | | | |
| Вразброс | 1,47 | 0,30 | 0,05 | 1,12 | 0,72 |
| Локально | 1,04 | 0,26 | 0,04 | 0,74 | 0,56 |

поступление органического азота, что является отражением более активной синтетической деятельности корневой системы.

Наличие циркадной ритмики в выделении корнями пасоки и ее химическом составе (Трубецкова, Жирнова, 1959; Мокроносов и др., 1959; Сытник и др., 1972) вызвало необходимость проведения дополнительных исследований. Пасоку собирали в течение 4—6 ч каждый раз с вновь срезанных растений. Из данных по содержанию в пасоке форм азота и общего фосфора можно сделать такой общий вывод: при локальном способе внесения удобрения в течение суток химический состав пасоки подвержен меньшим изменениям, чем при разбросном. Особенно наглядно это проявляется в отношении содержания органического азота (табл. 13).

Расчеты абсолютного поступления с пасокой изучавшихся элементов питания также свидетельствуют о более равномерном их транспорте в течение суток в условиях локального применения удобрений по сравнению с разбросным способом (табл. 14).

В принципе подтвердились данные о зависимости поступления питательных веществ с пасокой от способа внесения удобрения и онтогенетического состояния растения, полученные при сборе ее только в утренние часы. Определенное преимущество по количеству транспортируемых с ксилемным эксудатом питательных веществ при локальном внесении удобрения по сравне-

Таблица 13

Изменение содержания элементов питания в пасоке кукурузы
в течение суток, мг в 10 мл

| Способ внесения | Время суток, ч | Азот | | | | | P ₂ O ₅ | N общий P ₂ O ₅ |
|---------------------|----------------------|-------|-----------------|-----------------|--------------|----|-------------------------------|--|
| | | общий | NO ₂ | NH ₄ | органический | | | |
| | | | | | мг | % | | |
| Выметывание метелки | | | | | | | | |
| Вразброс | 0—6 | 4,75 | 2,05 | 0,65 | 2,05 | 43 | 1,80 | 2,6 |
| | 6—12 | 3,65 | 2,10 | 0,50 | 1,05 | 29 | 1,85 | 2,0 |
| | 12—18 | 2,25 | 1,60 | 0,40 | 0,25 | 11 | 1,50 | 1,5 |
| | 18—24 | 2,50 | 0,95 | 0,10 | 1,45 | 58 | 1,75 | 1,4 |
| Локально | 0—6 | 4,75 | 1,45 | 0,40 | 2,90 | 61 | 3,10 | 1,5 |
| | 6—12 | 4,30 | 1,45 | 0,35 | 2,50 | 58 | 2,70 | 1,6 |
| | 12—18 | 2,80 | 1,45 | 0,30 | 1,05 | 38 | 1,35 | 2,1 |
| | 18—24 | 3,40 | 1,60 | 0,34 | 1,46 | 43 | 1,65 | 2,1 |
| Цветение початка | | | | | | | | |
| Вразброс | 0—6 | 2,56 | 0,60 | 0,15 | 1,81 | 71 | 2,98 | 0,9 |
| | 6—12 | 4,38 | 0,65 | 0,15 | 3,58 | 82 | 4,50 | 1,0 |
| | 12—18 | 2,76 | 1,00 | 0,20 | 1,56 | 57 | 3,24 | 0,9 |
| | 18—24 | 1,36 | 0,80 | 0,20 | 0,36 | 26 | 1,96 | 0,7 |
| Локально | 0—6 | 2,42 | 0,70 | 0,15 | 1,57 | 65 | 2,78 | 0,9 |
| | 6—12 | 4,12 | 0,65 | 0,15 | 3,32 | 81 | 3,82 | 1,1 |
| | 12—18 | 2,88 | 0,65 | 0,15 | 2,08 | 72 | 3,44 | 0,8 |
| | 18—24 | 1,62 | 0,85 | 0,15 | 0,62 | 38 | 1,96 | 0,8 |

нию с разбросным отмечалось до фазы выметывания метелки, и его не было в период цветения початка (см. табл. 14).

Последнее нашло подтверждение в опытах следующего года, когда сбор пасоки в течение четырех часов, т. е. за сутки проводили шесть срезов растений. В данном случае были получены практически одинаковые результаты по транспорту форм азота на одно растение за сутки при обоих способах внесения нитрофоски. Лишь несколько больше (на 12%) поступало общего фосфора, когда удобрение было внесено локально. Из изложенного вытекает, что ленточное внесение удобрения оказывает положительное действие на транспорт ионов с кислым экссудатом лишь до определенного этапа развития растений кукурузы. В наших условиях этот период продолжается чаще всего до начала цветения початка. Однако более активная жизнедеятельность корневой системы в предшествующий период обеспечивает опережение в росте и развитии, накоплении биомассы надземными органами и элементов питания, тем самым обуславливая формирование более высокого урожая.

Неоднократно отмечалось, что преимущество локального применения удобрения под кукурузу более полно проявляется при хорошей влагообеспеченности растений с начальных фаз их развития. По-видимому, это связано с понижением концентрации

Таблица 14

Суточная ритмика поступления элементов питания с пасокой, мг на одно растение

| Способ внесения | Время суток, ч | Объем пасоки, мл | Азот | | | | P ₂ O ₅ |
|---------------------|----------------|------------------|-------|-----------------|-----------------|-------|-------------------------------|
| | | | общий | NO ₃ | NH ₄ | орг. | |
| Выметывание метелки | | | | | | | |
| Вразброс | 0—6 | 25,9 | 12,30 | 5,31 | 1,68 | 5,31 | 4,66 |
| | 6—12 | 24,5 | 8,94 | 5,15 | 1,23 | 2,57 | 4,53 |
| | 12—18 | 23,5 | 5,29 | 3,76 | 0,94 | 0,59 | 3,53 |
| | 18—24 | 15,7 | 3,93 | 1,49 | 0,15 | 2,28 | 2,75 |
| | За сутки | 89,6 | 30,46 | 15,71 | 4,00 | 10,75 | 15,47 |
| Локально | 0—6 | 17,8 | 8,46 | 2,58 | 0,71 | 5,16 | 5,52 |
| | 6—12 | 21,5 | 9,25 | 3,12 | 0,75 | 5,38 | 5,81 |
| | 12—18 | 24,1 | 6,75 | 3,49 | 0,72 | 2,53 | 3,25 |
| | 18—24 | 22,9 | 7,79 | 3,66 | 0,78 | 3,34 | 3,78 |
| | За сутки | 86,3 | 32,25 | 12,85 | 2,96 | 16,41 | 18,36 |
| Цветение початка | | | | | | | |
| Вразброс | 0—6 | 10,4 | 2,66 | 0,62 | 0,16 | 1,88 | 3,10 |
| | 6—12 | 18,5 | 8,10 | 1,20 | 0,28 | 6,62 | 8,33 |
| | 12—18 | 13,6 | 3,75 | 1,36 | 0,27 | 2,12 | 4,41 |
| | 18—24 | 14,1 | 1,92 | 1,13 | 0,28 | 0,51 | 2,76 |
| | За сутки | 56,6 | 16,43 | 4,31 | 0,99 | 11,13 | 18,60 |
| Локально | 0—6 | 11,0 | 2,66 | 0,77 | 0,17 | 1,73 | 3,06 |
| | 6—12 | 16,5 | 6,80 | 1,07 | 0,25 | 5,48 | 6,30 |
| | 12—18 | 16,8 | 4,69 | 1,06 | 0,24 | 3,39 | 5,61 |
| | 18—24 | 14,1 | 2,28 | 1,20 | 0,21 | 0,87 | 2,76 |
| | За сутки | 57,9 | 16,43 | 4,10 | 0,87 | 11,47 | 17,73 |

питательных веществ в очаге. Широкорядное размещение растений в посевах и внесение всей дозы удобрения с одной стороны рядка влечет за собой формирование очага с высокими ионными силами раствора почвы. В условиях засухи это может затруднять проникновение корней в очаг и задерживать поглощение питательных веществ. Данную особенность необходимо учитывать в практике растениеводства, тем более что кукуруза не относится к числу солестойких культур.

Срезание стебля приводит к изменению функционального состояния растения, поэтому сбор пасоки не должен продолжаться более 4—6 ч (Бекмухамедова, 1964; и др.). В то же время известно, что корневая система сохраняет способность к выделению пасоки в течение нескольких суток. С учетом данного свойства была поставлена задача: проверить, чем отличаются корневые системы растений, выращенных при разных способах внесения удобрения, при длительном сборе пасоки. Вопрос представляет интерес и в методическом отношении при изучении суточной ритмики жизнедеятельности корней: делать несколько срезов новых растений через определенные промежутки времени или вести

Таблица 15

Влияние продолжительности сбора пасоки на поступление азота и фосфора, мг/сут на одно растение

| Способ внесения | Объем пасоки, мл | Азот | | | | | P ₂ O ₅ |
|------------------------|------------------|-------|-----------------|-----------------|--------------|------|-------------------------------|
| | | общий | NO ₃ | NH ₄ | органический | | |
| | | | | | мг | % | |
| 6 срезаний в сутки | | | | | | | |
| Вразброс | 39,5 | 14,54 | 6,43 | 1,79 | 6,32 | 43,5 | 8,93 |
| Локально | 40,7 | 14,22 | 6,32 | 1,81 | 6,13 | 43,2 | 10,08 |
| Растения срезаны в 8 ч | | | | | | | |
| Первые сутки | | | | | | | |
| Вразброс | 46,2 | 22,76 | 4,91 | 2,93 | 15,70 | 69,0 | 10,43 |
| Локально | 48,4 | 24,28 | 4,24 | 1,52 | 18,82 | 76,4 | 13,73 |
| Вторые сутки | | | | | | | |
| Вразброс | 39,0 | 24,19 | 2,10 | 1,58 | 20,51 | 84,8 | 8,59 |
| Локально | 41,4 | 26,07 | 2,08 | 0,98 | 23,01 | 88,3 | 9,01 |
| Следующие 0,5 сут | | | | | | | |
| Вразброс | 16,5 | 9,50 | 0,51 | 0,36 | 8,63 | 90,8 | 4,23 |
| Локально | 17,5 | 11,04 | 0,50 | 0,32 | 10,21 | 92,7 | 3,78 |

наблюдения в течение суток за однажды декапитированными растениями.

Эксперимент проводился в течение двух лет. Его сущность состояла в том, что в первом случае в течение суток проводили 6 срезаний новых растений, продолжительность сбора пасоки составляла 4 ч. Анализ проводился отдельно по каждому сроку. Во втором случае использовали растения, срезанные в 8 ч. Сбор пасоки проводили через каждые 4 ч в течение 2,5 сут. Анализу подвергалась каждая порция пасоки. Результаты (табл. 15) представляют собой сумму отдельных определений. Опыт проводился, когда растения находились в фазе цветения початка. Выше отмечалось, что в этот период поступление азота и фосфора с пасокой при обоих способах внесения было практически одинаковым. Сходные результаты получены и в данном эксперименте, когда в течение суток проводили 6 срезаний растений, а продолжительность сбора пасоки составляла 4 ч. Во многом отличная картина имела место, когда учитывалось поступление данных элементов с пасокой с одних и тех же растений. Стабильное выделение ксилемного эксудата в течение 2 сут. в сочетании с повышенной концентрацией в нем общего азота, главным образом за счет органической фракции, обусловили больший (в 1,7 раза) транспорт азота, чем при 6-кратном срезании. В первые сутки возросло также поступление фосфора, особенно при локальном применении удобрения (в 1,3 раза).

По мере увеличения продолжительности сбора пасоки увеличивалась доля органического азота. В первую половину третьих суток он составлял более 90% от общего азота. В течение всего опыта некоторое преимущество по данному показателю сохранялось за корневой системой растений, выращенных при локальном применении нитрофоски. Общее увеличение в составе пасоки органического азота, по-видимому, связано с усилением распада белков в корнях. Из изложенного следует, что в зависимости от методических подходов к оценке жизнедеятельности корневой системы могут быть получены неодинаковые результаты при изучении суточной ритмики или оценки влияния на ее изменения какого-либо фактора.

Таким образом, наблюдения за транспортом азота и фосфора с пасокой кукурузы свидетельствуют о том, что локальное применение удобрения стимулирует данный процесс в начальные фазы развития. С переходом растений в генеративную фазу различия в поступлении с пасокой питательных веществ по вариантам опыта сглаживаются. На более поздних этапах некоторое преимущество имеют растения в условиях разбросного способа внесения. Онтогенетические различия в поступлении ионов, по-видимому, обуславливаются особенностями роста корневой системы и изменением соотношения элементов питания в очаге. Период активного формирования и роста корневой системы растений совпадает с интенсивным поглощением питательных веществ из очага высокого их содержания. К фазе цветения початка рост корневой системы завершается, не происходит новообразования функционально активных зон поглощения, что совпадает с изменением соотношения доступных форм элементов питания в пользу фосфора и калия. Преобладание данных элементов в составе почвенного раствора в месте расположения ленты нитрофоски должно оказывать старящее действие на самую активную ранее высокосолевою прядь корневой системы, вносящую основной вклад в обеспечение побега ионами. С ускоренным старением корней в месте расположения ленты удобрения, вероятно, связано также наблюдающееся снижение синтетической деятельности.

Ксилемный транспорт аминокислот. Наличие обширной литературы, посвященной синтетической деятельности корневой системы растения, освобождает нас от необходимости ее детального освещения. Следует лишь отметить, что составной частью ксилемного эксудата являются белки (Литвинов, 1927; Кретович и др., 1959), нуклеиновые кислоты (Казарян, 1969; Сытник и др., 1972), аминокислоты и амиды (Курсанов и др., 1954; Кулаева и др., 1957; Сытник и др., 1972). Нашло подтверждение предположение Д. А. Сабина (1971в) о том, что корни являются местом синтеза веществ с высокой физиологической активностью, относящихся к группе производных нуклеиновых кислот. Такими веществами оказались цитокинины.

Значительное число исследований в разное время было посвящено изучению влияния уровня минерального питания на транспорт аминокислот с ксилемным эксудатом в надземную часть растения (Бекмухамедова, 1961; Станков, 1964; Туева, 1966; Казарян, 1969; и др.). В последние годы показано различное влияние способов внесения основного минерального удобрения на синтетическую деятельность корневой системы и аминокислотный состав пасоки (Трапезников и др., 1980а, б).

Аминокислотный состав пасоки определяли на автоматическом анализаторе аминокислот ААА-881. Срезание побега кукурузы проводили в 6 ч., анализу подвергалась пасока, собранная в течение 4—6 ч. Всего было идентифицировано 23 аминокислоты. Такие аминокислоты, как цистеиновая, β -аланин, цитруллин и пролин, обнаруживались в следовых количествах. Не во всех случаях удавалось определить γ - и α -аминомасляные кислоты.

Содержание свободных аминокислот в пасоке в онтогенезе кукурузы находилось в соответствии с содержанием в ней органического азота, т. е. до фазы формирования зерна концентрация почти всех аминокислот при локальном внесении нитрофоски была выше, чем при разбросном способе (табл. 16). Из нейтральных аминокислот в наибольшей степени усиливалось поступление изолейцина, серина. Характерной особенностью действия очагового размещения удобрения в этот период было резкое повышение содержания в пасоке амидов и суммы всех аминокислот.

Значительное снижение содержания всех аминокислот в фазе выметывания и последующие сроки в 1978 г. было обусловлено резким похолоданием. Для региона Южного Урала значительные понижения температур в течение вегетационного периода — явление довольно частое. Поэтому изучение реакции растений на подобные отклонения представляет большой интерес. Из наших данных следует, что в этих условиях общее поступление аминокислот с пасокой в случае разбросного внесения удобрения снизилось в большей степени, чем при локальном способе (табл. 17). Некоторые аминокислоты обнаруживались лишь в следовых количествах. По-видимому, сохранение высокой метаболической активности корневой системы в подобных условиях является важным фактором для формирования высокой продуктивности растений. Из данных по влиянию способа внесения удобрения на синтетическую деятельность корневой системы кукурузы вытекает и другой вывод — более раннее угасание функции в случае локального применения удобрения. Естественно было предположить, что причиной этого служит более раннее старение той части корневой системы, которая находится в зоне расположения ленты удобрения. Недостаток азота и высокое содержание в очаге фосфора и калия — основной фактор, определяющий снижение поглощающей и синтетической деятельности высоколевой пряди корней.

Таблица 16

Содержание аминокислот в пасоке кукурузы при различных способах внесения нитрофоски, мг в 100 мл

| Аминокислота | 10-11 листьев | | Выметывание метелки | | Цветение початка | | Формирование зерна | |
|-----------------|---------------|--------|---------------------|--------|------------------|--------|--------------------|-------|
| | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| Треонин | 4,29 | 5,90 | 0,94 | 1,79 | 8,84 | 6,08 | 2,22 | 1,83 |
| Серин | 6,57 | 15,50 | 1,47 | 3,89 | 9,01 | 7,99 | 4,43 | 3,05 |
| Глицин | 0,24 | 0,32 | 0,05 | 0,12 | 0,17 | 0,30 | 0,39 | 0,21 |
| Аланин | 2,42 | 2,98 | 0,53 | 1,89 | 2,03 | 3,44 | 2,41 | 1,60 |
| Валин | 1,61 | 2,20 | 0,22 | 0,60 | 1,03 | 1,34 | 1,24 | 1,05 |
| Метионин | 0,22 | 0,26 | 0,07 | 0,19 | 0,41 | 0,49 | Сл. | Сл. |
| Изолейцин | 0,56 | 0,82 | 0,08 | 0,33 | 1,71 | 1,80 | 0,73 | 0,58 |
| Лейцин | 0,66 | 0,89 | 0,07 | 0,33 | 1,90 | 1,97 | 0,55 | 0,47 |
| γ-Аминомасляная | — | — | Сл. | Сл. | Сл. | 0,23 | 0,47 | 0,33 |
| α-Аминомасляная | 0,21 | — | Сл. | Сл. | — | Сл. | — | — |
| Аспарагиновая | 0,33 | 0,40 | 0,15 | 0,28 | 0,93 | 1,60 | 2,48 | 2,21 |
| Аспарагин | 26,69 | 50,21 | 7,40 | 11,89 | 38,41 | 42,01 | 9,75 | 5,89 |
| Глутаминовая | Сл. | Сл. | Сл. | Сл. | Сл. | Сл. | 1,44 | 1,15 |
| Глутамин | 17,42 | 175,01 | 28,94 | 109,61 | 89,77 | 187,51 | 23,85 | 14,64 |
| Тирозин | 0,18 | 0,18 | Сл. | 0,11 | 0,86 | 0,91 | 0,40 | 0,36 |
| Фенилаланин | 0,25 | 0,33 | Сл. | 0,10 | 0,41 | 0,53 | 0,10 | Сл. |
| Орнитин | 0,93 | 1,49 | 0,48 | 0,53 | 0,83 | 1,23 | 0,24 | 0,40 |
| Лизин | 6,58 | 6,72 | 2,94 | 2,84 | 8,22 | 10,25 | 1,96 | 1,64 |
| 1-Метилгистидин | — | — | 1,06 | 1,00 | 2,50 | 4,28 | Сл. | Сл. |
| Гистидин | 1,71 | 2,40 | 0,59 | 0,53 | 2,21 | 3,80 | 0,28 | 0,31 |
| Аргинин | 7,01 | 8,06 | 4,93 | 4,98 | 7,45 | 11,76 | 1,74 | 1,53 |
| Всего | 167,91 | 273,67 | 49,95 | 141,29 | 176,69 | 287,52 | 54,68 | 37,25 |

Примечание. 1 — взброс; 2 — локально.

Таким образом, гетерогенность в распределении питательных веществ в почве находит отражение в неодинаковой функциональной активности корней в пределах корневой системы одного растения. Тезис об онтогенетически более раннем старении корневой системы кукурузы в условиях очагового применения удобрения подтверждается данными, полученными в ходе изучения суточной ритмики поступления аминокислот с пасок (табл. 18). В опытах 1978 г. проводили 4-кратное срезание и сбор пасоки с одних и тех же растений в течение 6 ч, в 1979 г. — 6-кратное при продолжительности сбора 4 ч. Если в фазе выметывания метелки суммарное количество аминокислот и амидов, поступивших с пасок при разбросном внесении, было в 2 раза меньшим, чем при локальном, то к фазе цветения эти различия существенно сглаживались. Особенно четко это проявилось в условиях вегетационного периода 1979 г., характеризовавшегося недостаточным увлажнением. Спад в транспорте аминокислот с пасок в

Таблица 17

Поступление аминокислот с пасокой кукурузы, мг/растение за 6 ч

| Год | Аминокислоты | 10—11 листьев | | Выметывание метелки | | Цветение початка | | Формирование зерна | |
|------|-------------------|---------------|-------|---------------------|-------|------------------|-------|--------------------|------|
| | | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 3 |
| 1977 | Всего | — | — | 122,8 | 207,6 | 141,1 | 188,3 | 65,6 | 51,9 |
| | В том числе амиды | — | — | 84,1 | 165,6 | 84,4 | 131,2 | 43,4 | 28,6 |
| 1978 | Всего | 167,0 | 273,7 | 50,0 | 141,3 | 176,9 | 287,5 | 54,7 | 37,2 |
| | В том числе амиды | 133,5 | 225,2 | 36,3 | 121,5 | 128,2 | 229,5 | 33,6 | 20,5 |

Примечание. 1 — вразброс; 2 — локально.

Таблица 18

Поступление аминокислот, мг/растение за сутки

| Фаза развития | 1978 г. | | 1979 г. | |
|---------------------|----------|----------|----------|----------|
| | вразброс | локально | вразброс | локально |
| Выметывание метелки | 64,3 | 118,1 | 118,2 | 243,8 |
| Цветение початка | 55,5 | 81,9 | 46,2 | 56,2 |

период цветения по сравнению с предшествующим сроком определения оказался вообще более резким, но наиболее существенным (в 4 раза) он был в случае локального применения удобрения. Следовательно, сочетание данной технологии с ограниченностью запасов влаги в почве ускоряет старение корневой системы и угасание ее синтетической функции.

Суточная ритмика поступления свободных аминокислот. Наблюдения за динамикой выделения пасоки и поступления с ней аминокислот в течение суток проводили в фазе выметывания и цветения початка. Сбор пасоки с одних и тех же растений проводили в течение 4 ч. Показано, что характер данных процессов в меньшей мере зависит от способа внесения удобрения, и в большей — от онтогенетического состояния растения и гидротермических условий. Особенностью действия локального применения удобрений было то, что в преобладающем большинстве случаев в течение суток наблюдался более высокий уровень содержания аминокислот и амидов, чем при равномерном распределении удобрения в почве (рис. 9). В фазе выметывания метелки отмечалась четко выраженная полуденная депрессия в содержании всех видов аминокислот в условиях разбросного внесения удобрения. В период цветения початка суточная ритмика выде-

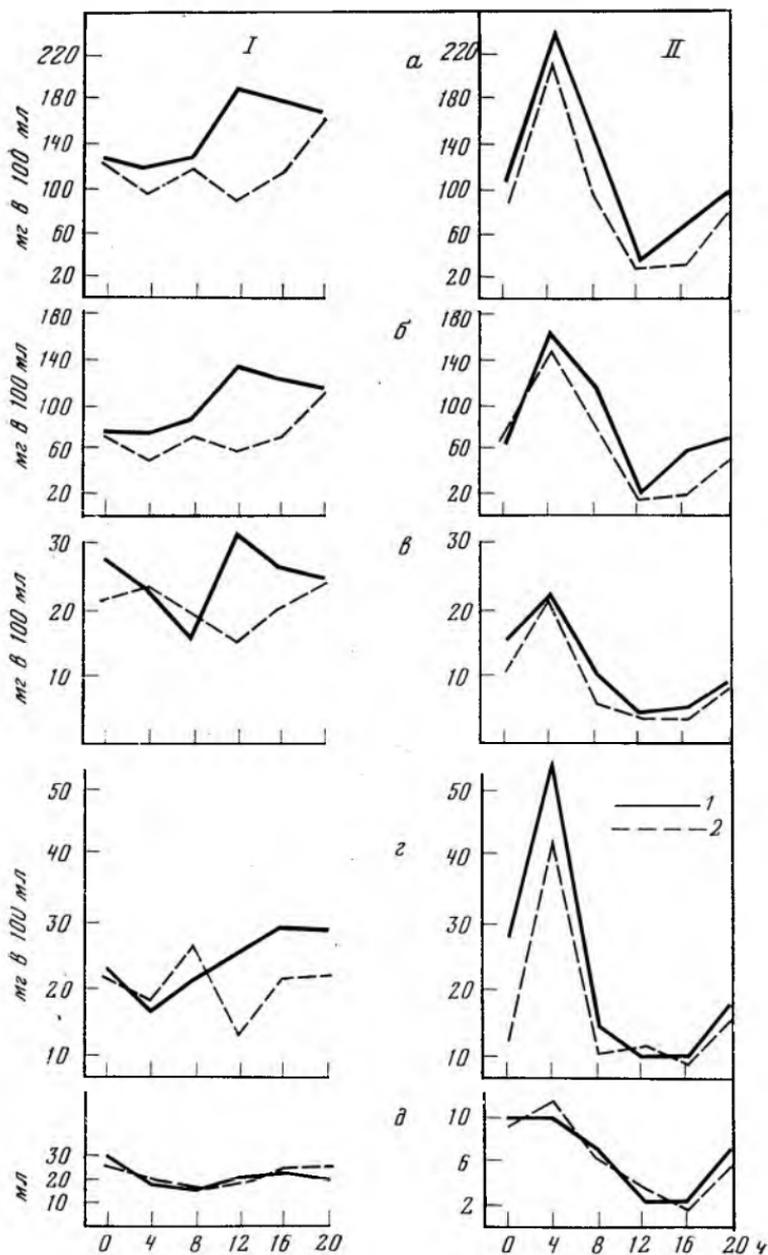


Рис. 9. Изменения содержания свободных аминокислот в пасоке кукурузы в течение суток, мг на 100 мл

I — выметывание метелки, *II* — цветение початка, *1* — локальное внесение, *2* — разбросное внесение; *а* — сумма аминокислот, *б* — амиды, *в* — нейтральные аминокислоты, *г* — основные аминокислоты, *д* — объем пасоки, мл на 1 растение

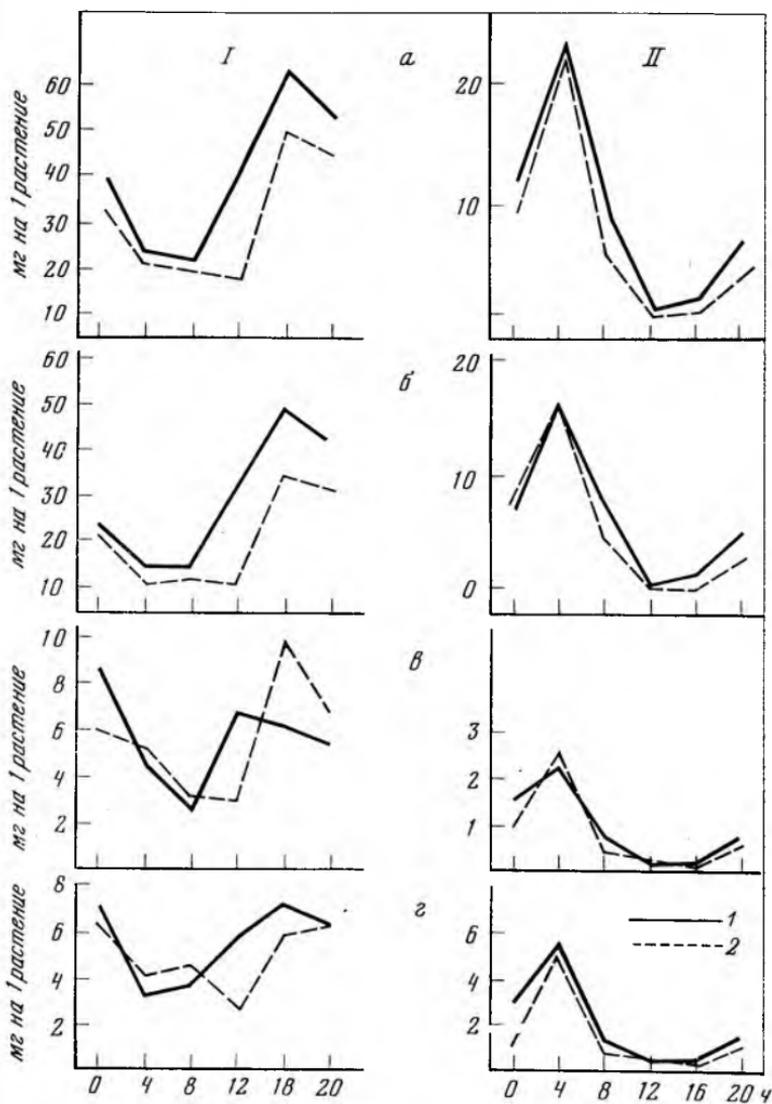


Рис. 10. Суточная ритмика поступления аминокислот с пасокой у кукурузы, мг на 1 растение

Условные обозначения см. на рис. 9

ления пасоки и содержания в ней свободных аминокислот носила более выраженный упорядоченный характер. Максимум выделения пасоки и количества аминокислот приходился на ночные часы, что согласуется с имеющимися литературными данными (Сытник и др., 1972; и др.). В том же плане изменялось в течение суток абсолютное поступление аминокислот в расчете на одно растение (рис. 10).

Данные по циркадной ритмике выделения пасоки и подаче аминокислот в побег свидетельствуют о том, что характер выра-

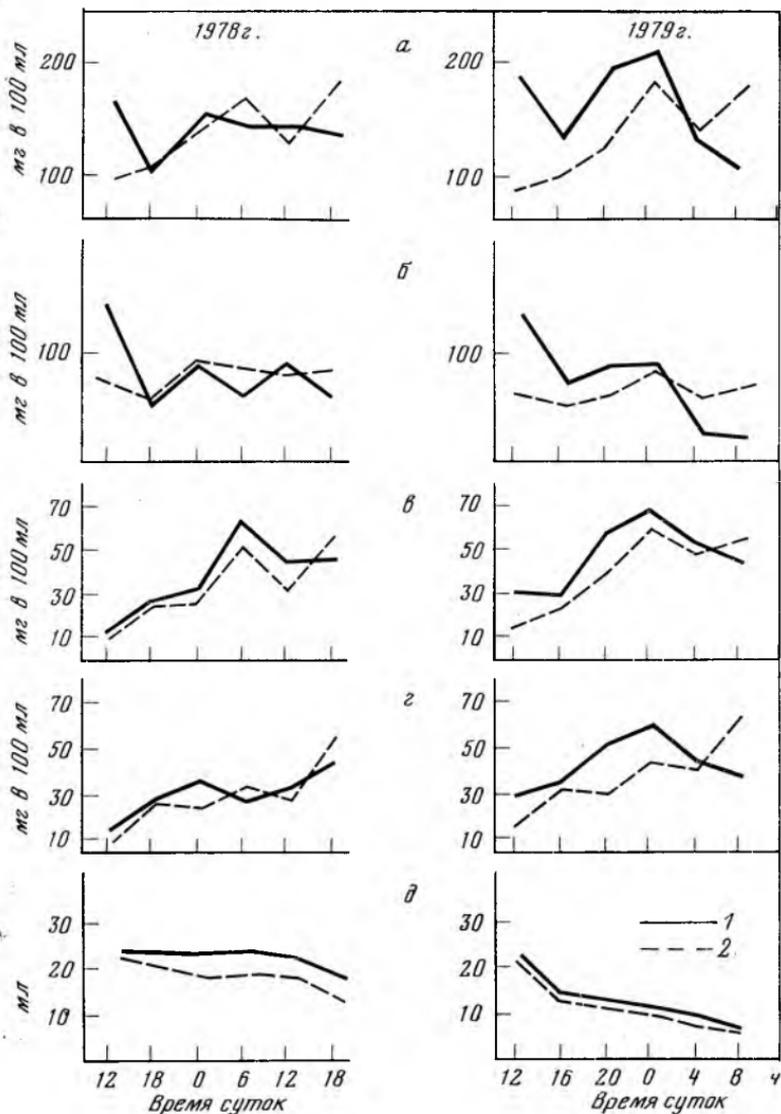


Рис. 11. Содержание свободных аминокислот в пасоке кукурузы при длительном ее сборе с одних и тех же растений, мг на 100 мл
Условные обозначения см. на рис. 9

женности данных процессов во многом определяется внешними условиями и фазой развития растения. Формирование початка—нового мощного аттрагирующего центра фотоассимилятов вносит большую упорядоченность в процесс их распределения в течение суток. Он становится более согласованным и зависимым от естественной смены дневного и ночного времени суток.

Локальное внесение удобрения на ранних фазах развития растений приводит к более равномерному в течение суток выделе-

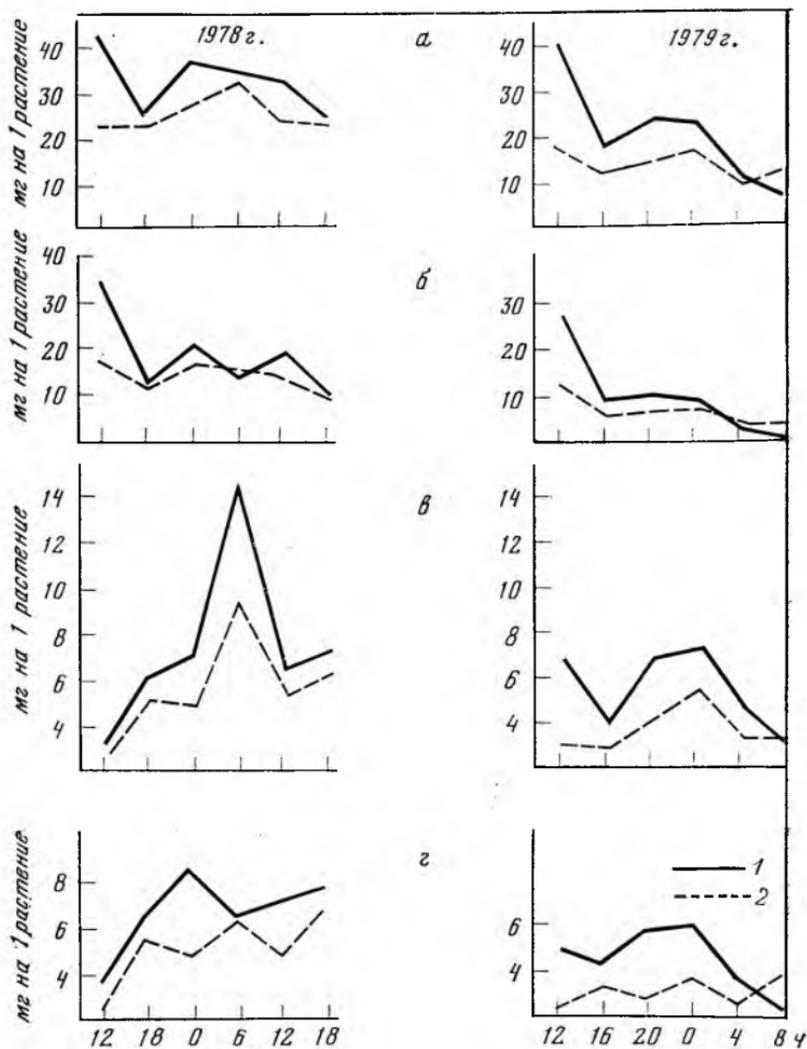


Рис. 12. Поступление свободных аминокислот с пасокой, мг на 1 растение
Условные обозначения см. на рис. 9

нию пасоки и подаче в надземную часть элементов питания и свободных аминокислот. С фазы цветения початка или формирования зерна циркадная ритмика деятельности корневой системы при обоих способах внесения удобрения становится одинаковой. Это обуславливается старением высокосолевого части корневой системы в связи с преобладанием в очаге доступных форм фосфора и калия. В результате по функциональной активности они как бы приближаются к низкосолевым корням.

Нередко можно встретить работы, где наблюдения за выделением пасоки и ее составом ведутся с однажды декапитированных растений в течение многих часов и даже суток. Подобные

наблюдения были проведены нами на кукурузе, выращенной при разных способах внесения удобрения. Они представляли интерес в связи с предполагаемой дифференциацией корней, определяемой их солевым статусом. Надземную часть растения срезали в 12 ч, сбор пасоки в общей сложности продолжался в течение 36 ч. Кукуруза находилась в фазе выметывания метелки. В оба года наблюдений во второй пробе пасоки отмечалось резкое падение содержания аминокислот (рис. 11). Затем наблюдался подъем, приходившийся на вечерние и ночные часы. Через сутки, а в 1979 г. даже раньше, содержание суммы нейтральных и основных аминокислот в пасоке в случае локального внесения нитрофоски оказалось ниже, чем при разбросном способе. Аналогичное в данном году, характеризовавшемся худшей обеспеченностью растений влагой по сравнению с 1978 г., наблюдалось и по поступлению с пасокой аминокислот в расчете на одно растение (рис. 12). Снижение их суммы происходило преимущественно за счет амидов.

Функциональная дифференциация корней при локальном применении удобрения

Наличие очага высокой концентрации ионов в небольшом объеме почвы при локальном применении удобрения и связанные с ним изменения в топографии биологической активности почвы должны находить отражение в функциональной дифференциации корней в пределах одного растения. Предположения подобного рода высказывались ранее (Журбицкий, 1963). Обращалось, в частности, внимание на характер поглощения корнями воды и питательных веществ. «Одно из преимуществ очагового внесения удобрений заключается в том, что в очаге создается концентрация удобрений, наиболее благоприятная для усвоения растениями питательных элементов и при этом не задерживается усвоение воды остальной частью корневой системы, не находящейся под влиянием повышенной концентрации почвенного раствора» (с. 87). Автор отмечает также, что оптимальная концентрация питательного раствора неодинакова не только для разных растений, но и для одного и того же растения в разные фазы развития, хотя до сих пор еще не ясно, каким образом осуществляется влияние концентрации солей на растения.

Вопрос о физиологической дифференциации корней при очаговом применении удобрений имеет более длительную историю. Учитывая принципиальную важность вопроса, автор решил привести большую выдержку из работы Е. Г. Мининой (1935), выполненной почти полвека тому назад: «Несмотря на то что корневые системы в небольшом количестве находятся в очагах с большим содержанием питательных веществ, развитие всего растения идет нормально, как и в том случае, когда весь объем корней находится в плодородной среде. Следовательно, небольшая часть корней может обеспечить потребность всего растения.

Это удовлетворение потребности происходит, как показали опыты, благодаря тому, что корни, находящиеся в очагах с питательными веществами, поглощают эти последние в несколько десятков раз выше, чем вся масса корней, находящихся в среде с малым содержанием питательных элементов. Следовательно, некоторой частью корней может быть произведена работа значительно большая, чем общей массой корней. Та рабочая нагрузка, которая выполняется всем объемом надземной массы, с успехом выполняется только частью ее. Здесь мы, очевидно, встречаемся с явлением перераспределения физиологических функций между соответствующими частями органов растения, мы имеем дело с явлением регуляции. Высказывая такую мысль в виде предположения, не останавливаясь на сущности этого, довольно трудного и не изученного физиологически явления» (с. 113).

О возможной дифференциации функций корней растений при данном способе применения удобрения говорится и в некоторых других работах. Однако нам не удалось обнаружить экспериментальных данных, подтверждающих это вполне логичное предположение.

Из работ по солеустойчивости растений известно, что высокие осмотические силы раствора затрудняют поступление воды в корни (Генкель, 1954; Строгонов, 1973; и др.). В связи с этим представляет большой интерес изучение особенностей поглощения корнями разного солевого статуса ионов и воды. В свое время было убедительно показано, что сопряженность двух важнейших функций определяется солевым статусом корневой системы (Ратнер, 1945). Участие потока воды в поглощении ионов может быть несущественным при низких концентрациях и играть решающую роль у высокосолевых растений.

При локальном применении удобрения корневая система находится в условиях своеобразной «солевой вилки». Изучение взаимодействия прядей между собой, их роли в поглощении и усвоении ионов растением, особенностей синтетической деятельности — вопросы, без познания которых нельзя выявить причины положительного действия локального способа на продукционный процесс. Но отсутствие необходимых методических подходов сдерживало проведение исследований в данном направлении. Возможно, то, что будет изложено в дальнейшем, позволит ближе подойти к изучению функциональной дифференциации корней в пределах корневой системы одного растения.

Жизнедеятельность корней разного солевого статуса. В качестве объекта исследования были взяты растения томатов. Пикированная рассада имела хорошо развитую корневую систему. Вегетационные опыты (почвенная культура) проводили методом изолированного питания. Нитрофоску в дозе 0,3 г/кг воздушно-сухой почвы вносили сплошным экраном лишь в одной половине сосуда. У растений перед посадкой в сосуды отрезали тонкую часть центрального корня, оставшуюся — делили равномерно вдоль и помещали в разные части сосуда. Растения выращивали

Таблица 19

Содержание элементов питания в пасоке томатов в зависимости от солевого статуса корней, мг/мл

| Статус пряди | Азот | | | | | P ₂ O ₅ | K ₂ O | Объем пасоки, мл |
|------------------|-------|-----------------|-----------------|--------------|-------------|-------------------------------|------------------|------------------|
| | общий | NO ₃ | NH ₄ | органический | | | | |
| | | | | мг | % от общего | | | |
| Цветение | | | | | | | | |
| Низкосолевой | 0,225 | 0,160 | 0,044 | 0,021 | 9,3 | 0,044 | 0,65 | 1,90 |
| Высокосолевой | 0,885 | 0,377 | 0,138 | 0,370 | 41,8 | 0,835 | 2,60 | 0,74 |
| Плодообразование | | | | | | | | |
| Низкосолевой | 0,199 | 0,096 | 0,025 | 0,078 | 39,2 | 0,150 | 1,10 | 1,50 |
| Высокосолевой | 0,850 | 0,450 | 0,148 | 0,252 | 29,6 | 0,580 | 2,23 | 1,31 |

при влажности 60% от полной полевой влагоемкости почвы (выщелоченный чернозем). Для облегчения сбора пасоки с каждой пряди корней за сутки до срезания побега продольный разрез увеличивали на 10—15 мм. Сбор пасоки проводили в течение шести утренних часов. Анализу подвергалась объединенная проба. Биологическая повторность — 8—10-кратная, аналитическая — 2—3-кратная. Из данных табл. 19 следует четкая зависимость содержания форм азота, общего фосфора и калия в пасоке от солевого статуса пряди корней. Особенно заметные различия в фазе цветения отмечались в содержании фосфора: в пасоке высокосолевых корней его концентрация оказалась почти в 20 раз выше, чем в пасоке низкосолевой пряди. Во второй срок таких контрастов не наблюдалось, но все же сохранилось почти 4-кратное преимущество. Пасока корней высокосолевого статуса характеризовалась более высоким содержанием всех форм азота и, что особенно важно, большим абсолютным количеством азота, вошедшего в состав органических соединений. Однако во второй срок определения доля органического азота в пасоке высокосолевой пряди оказалась более низкой, чем низкосолевой.

Хорошо выраженные различия в первый срок определения отмечались и в объеме пасоки, выделяемой разными прядями корней. Внесение удобрения снижало ее объем. В период плодообразования обе пряди не столь сильно различались по объему пасоки, что, вероятно, обусловлено уменьшением концентрации почвенного раствора в высокосолевой части сосуда.

В условиях данного опыта высокосолевые корни при меньшем объеме выделяемой пасоки вносили основной вклад в обеспечение побега азотом, фосфором и калием (табл. 20). В фазе цветения вклад высокосолевых корней по фосфору составил почти 90%. В период плодообразования с пасокой низкосолевых корней

Таблица 20

Поступление элементов питания с пасокой, мг/прядь

| Статус пряди | Азот | | | | P ₂ O ₅ | K ₂ O |
|------------------|-------|-----------------|-----------------|-------|-------------------------------|------------------|
| | общий | NO ₃ | NH ₄ | орг. | | |
| Цветение | | | | | | |
| Низкосолевой | 0,426 | 0,304 | 0,084 | 0,040 | 0,984 | 1,235 |
| Высокосолевой | 0,655 | 0,279 | 0,102 | 0,274 | 0,618 | 1,924 |
| Плодообразование | | | | | | |
| Низкосолевой | 0,299 | 0,144 | 0,038 | 0,117 | 0,225 | 1,650 |
| Высокосолевой | 1,114 | 0,589 | 0,191 | 0,331 | 0,759 | 2,921 |

Таблица 21

Вклад прядей в обеспечение побега ионами, %

| Статус пряди | Азот | | | | P ₂ O ₅ | K ₂ O |
|------------------|-------|-----------------|-----------------|------|-------------------------------|------------------|
| | общий | NO ₃ | NH ₄ | орг. | | |
| Цветение | | | | | | |
| Низкосолевой | 39 | 52 | 45 | 13 | 12 | 40 |
| Высокосолевой | 61 | 48 | 55 | 87 | 88 | 60 |
| Плодообразование | | | | | | |
| Низкосолевой | 21 | 20 | 16 | 26 | 23 | 36 |
| Высокосолевой | 79 | 81 | 84 | 74 | 77 | 64 |

поступала примерно лишь пятая часть всех форм азота, фосфора и калия (табл. 21).

Наряду со сравнительной оценкой функционального состояния прядей корней разного солевого статуса особый интерес представляет изучение роли каждой из них в процессе роста и развития растений. Имеющихся сведений пока недостаточно, чтобы сделать однозначное заключение. Из данных по химическому составу пасоки вытекает вывод, что к периоду образования плодов происходит некоторое снижение метаболической активности высокосолевых корней по сравнению с предшествующим сроком. Об этом, на наш взгляд, свидетельствует некоторое уменьшение содержания общего азота и фосфора (см. табл. 19), тенденция к возрастанию неорганического и уменьшению органического азота в пасоке высокосолевой пряди корней (см. табл. 20). В результате вклад пряди в обеспечение побега органическим азотом заметно снизился и возрос вдвое вклад низкосолевых корней.

Таблица 22

Кондуктометрический анализ пасоки томатов в фазе цветения

| Статус корня | Интервал времени сбора пасоки | | | | | | | | |
|-----------------|-------------------------------|------|------|---------|------|------|--------|------|------|
| | 8-14 ч | | | 14-20 ч | | | 20-8 ч | | |
| | Э | О | И | Э | О | И | Э | О | И |
| Низкосолевогой | 2,66 | 0,97 | 29,4 | 3,18 | 1,16 | 35,6 | 2,70 | 0,98 | 29,9 |
| Высокосолевогой | 5,47 | 1,99 | 63,3 | 5,82 | 2,12 | 67,7 | — | — | — |

Примечание. Э — электропроводность (мСм/см), О — осмотическое давление (бар), И — общее содержание ионов (мэкв).

Представляется, что отмеченные изменения связаны с ускоренным старением высокосолевогой пряди корней в силу изменения соотношения основных макроэлементов в очаге в пользу фосфора и калия, т. е. подобно тому как это происходит в случае ленточного внесения удобрения в почву. В определенной мере этому должны способствовать изменившиеся трофические связи между потребляющими и производящими органами. Появление плодов, на рост которых необходимы фотоассимиляты, существенно изменяет топографию их распределения. Уменьшение их притока может, по-видимому, также выступать в качестве фактора, способствующего угасанию функциональной активности высокосолевогой корней.

В целях более детальной характеристики разнокачественности пасоки прядей корней разного солевого статуса наряду с химическими методами сотрудниками лаборатории И. Ю. Усмановым и Э. Г. Фаттахутдиновым были использованы некоторые физические методы исследования, в частности высокочастотная кондуктометрия (мост переменного тока Р5010, обратимые электроды из нержавеющей стали с поверхностью в 1 см² и межэлектродным расстоянием 1 см). Эти данные использованы для приближенного расчета осмотического давления и общего содержания ионов (Блэк, 1973). Кондуктометрический анализ позволяет рассмотреть динамику общего содержания ионов в пасоке (табл. 22). Электропроводность пасоки высокосолевогой корней оказалась примерно в 2 раза выше, чем у низкосолевогой корней. Соответственно изменялось осмотическое давление и содержание ионов в пасоке высокосолевогой корней. Следует отметить, что все эти показатели не меняются существенно во времени. Таким образом, результаты, полученные при использовании физических методов исследования, подтверждают наличие существенных различий в составе пасоки высокосолевогой и низкосолевогой прядей корней, являющихся отражением их функциональной дифференциации. Представляется, что результаты опыта с изолированным питанием, свидетельствующие о функциональной дифференциации прядей корней при локальном внесении удобрения, не отражают всех возможных случаев. По-видимому, в условиях, когда

Таблица 23

Содержание свободных аминокислот в пасоке томатов, мг в 100 мл

| Аминокислота | Цветение | | Плодообразование | |
|-----------------|-------------------|--------------------|-------------------|--------------------|
| | низкосоле- вые | высокосоле- вые | низкосоле- вые | высокосоле- вые |
| Треонин | 0,48 | 0,95 | 0,92 | 1,49 |
| Серин | Сл. | 0,41 | 0,27 | 0,32 |
| Глицин | Сл. | Сл. | Сл. | Сл. |
| Аланин | Сл. | Сл. | Сл. | Сл. |
| Валин | 1,55 | 2,78 | 1,70 | 2,75 |
| Метионин | Сл. | Сл. | 0,90 | 1,72 |
| Изолейцин | 0,89 | 1,78 | 1,22 | 1,90 |
| Лейцин | 1,18 | 4,04 | 1,25 | 3,21 |
| γ-Аминомасляная | Сл. | 0,88 | 0,57 | 0,82 |
| Аспарагиновая | 0,27 | 0,67 | 0,43 | 0,60 |
| Аспарагин | 6,16 | 22,90 | 10,21 | 69,14 |
| Глутаминовая | Сл. | Сл. | Сл. | Сл. |
| Глутамин | 47,68 | 169,90 | 59,67 | 298,58 |
| Тирозин | 0,54 | 1,23 | 0,82 | 0,82 |
| Фенилаланин | Сл. | 0,74 | 0,46 | 0,66 |
| Лизин | 2,56 | 10,01 | 2,12 | 10,45 |
| 1-Метилгистидин | — | 3,55 | Сл. | 3,64 |
| Гистидин | 1,51 | 6,67 | 1,01 | 4,50 |
| Аргинин | 0,96 | 6,01 | 0,93 | 3,75 |
| В с е г о | 63,78 | 232,22 | 82,51 | 404,35 |

доза внесенного удобрения не является ингибирующей, высоко-солевая прядь корней вносит основной вклад в обеспечение побега ионами, а низкосолевая — водой, т. е. имеет место относительная их специализация. Совершенно иная картина может сложиться в случае внесения высоких доз удобрения. Все это требует специального и углубленного изучения.

Ксилемный транспорт аминокислот высокосолевыми и низкосолевыми корнями. Данные по содержанию свободных аминокислот также свидетельствуют о более напряженно протекающих превращениях поглощенного корнями азота. Существенные различия по концентрации аминокислот отмечались в оба срока определения (табл. 23). В период начала созревания плодов содержание суммы аминокислот в пасоке высокосолевых корней оказалось в 5 раз выше, чем низкосолевых. Подобная кратность различий отмечалась и в отношении транспортируемого с пасокой органического азота.

Если в опытах с кукурузой практически не наблюдалось различий в наборе аминокислот, т. е. он был одинаковым при обоих способах внесения, то при раздельном сборе пасоки на томатах выявились определенные расхождения и по данному показателю. Например, серин, фенилаланин и γ-аминомасляная кислоты в па-

соке низкосолевых корней в первый срок определения находились в следовых количествах. В то же время они в заметных количествах обнаруживались в пасоке высокосолевых корней.

Основной транспортной формой и в пасоке томатов были амиды, особенно глутамин. Корни высокосолевого статуса выделяли пасоку с содержанием аспарагина и глутамина в несколько раз большим, чем низкосолевые. Показателем высокой напряженности азотного метаболизма в данной пряди корней, по-видимому, является и количество в пасоке лизина и гистидина, содержащих в своей молекуле две аминокислотные группы. Концентрация лизина и гистидина в пасоке низкосолевых корней была в несколько раз ниже, чем высокосолевых.

Известно, что относительное содержание аминокислот в пасоке не может служить показателем участия прядей корней в обеспечении ими побега. Абсолютные показатели поступления аминокислот и амидов с ксилемным эксудатом прядей корней разного солевого статуса представлены в табл. 24. Они свидетельствуют о более высоком вкладе высокосолевых корней в общий транспорт аминокислот по сравнению с низкосолевыми.

В процессе проведения экспериментов по изучению физиологической дифференциации корней в связи со способами внесения удобрения была выявлена одна важная особенность. Состояла она в том, что после 6-часовой экспозиции прядь корней высокосолевого статуса практически прекращала выделение пасоки. В последующих исследованиях кинетике выделения пасоки в зависимости от солевого статуса корней должно быть уделено особое внимание, в противном случае можно получить искаженную информацию при длительных экспозициях сбора пасоки после срезания побегов.

Сделать какие-то определенные выводы о причинах данного явления не представляется возможным, поскольку вопрос о природе движущей силы плача растений до сих пор вообще остается дискуссионным. Представления об осмотической природе корневого давления не объясняют всей сложности процесса. Рядом исследований (Можаева, Пильщикова, 1972, 1978; Синицина и др., 1977) подтверждено представление о наличии неосмотической компоненты движущей силы плача — активного давления. Считается, что высокая лабильность механизма активного давления и способность к быстрым изменениям под влиянием внешних воздействий играют важную роль в адапционных перестройках корневой системы (Можаева, Пильщикова, 1979). Предполагается участие в создании корневого давления актомиозин-подобного белка, а также общих метаболических и энергетических механизмов, регулирующих транспорт воды через корневые системы (Жолкевич и др., 1979). При этом отводится важная роль структурной целостности живых клеток корня, в первую очередь их мембранам.

Отделенные от надземной части корни часто используются для изучения радиального транспорта ионов, воды и общей оцен-

Таблица 24

Содержание свободных аминокислот в пасоке томатов, мг на прядь корней

| Аминокислота | Цветение | | Плодообразование | |
|-----------------|--------------|--------------------|------------------|--------------------|
| | низкосолевые | высокосоле- вые | низкосолевые | высокосоле- вые |
| Треонин | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,02 |
| Серин | Сл. | Сл. | Сл. | Сл. |
| Глицин | Сл. | Сл. | Сл. | Сл. |
| Аланин | Сл. | Сл. | Сл. | Сл. |
| Валин | 0,03 | 0,02 | 0,03 | 0,04 |
| Метионин | Сл. | Сл. | 0,01 | 0,02 |
| Изолейцин | 0,02 | 0,01 | 0,02 | 0,02 |
| Лейцин | 0,02 | 0,03 | 0,02 | 0,04 |
| γ-Аминомасляная | Сл. | 0,01 | 0,01 | 0,01 |
| Аспарагиновая | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,01 |
| Аспарагин | 0,12 | 0,17 | 0,15 | 0,91 |
| Глутаминовая | Сл. | Сл. | Сл. | Сл. |
| Глутамин | 0,91 | 1,26 | 0,90 | 3,91 |
| Тирозин | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,01 |
| Фенилаланин | Сл. | 0,01 | 0,01 | 0,01 |
| Лизин | 0,05 | 0,07 | 0,03 | 0,14 |
| 1-Метилгистидин | Сл. | 0,03 | Сл. | 0,05 |
| Гистидин | 0,03 | 0,05 | 0,02 | 0,06 |
| Аргинин | 0,02 | 0,04 | 0,01 | 0,05 |
| Всего | 1,23 | 1,73 | 1,24 | 5,30 |

ки функционального состояния корневой системы. В то же время известно, что отделение побега искажает многие процессы, протекающие в корне (Вахмистров, Али-Заде, 1973). Сравнительное изучение суточного ритма движения ксилемного сока у интактных растений подсолнечника и выделения пасоки отдельными корнями показало, что декапитация вызывает резкое падение скорости подачи пасоки, сменяющееся затем кратковременным подъемом (Вахмистров и др., 1981), нормальный суточный ритм подачи воды отдельными корнями восстанавливается лишь через 1—1,5 сут после отделения побега и сохраняется таковым до гибели корня.

Наличие эндогенных механизмов, определяющих циркадную ритмику выделения пасоки (Штраусберг и др., 1979), действие на нее факторов внешней среды, из которых свет, воспринимаемый зелеными тканями пенька основания побега и самого корня (Штраусберг и др., 1976), играет доминирующую роль (Федоровская и др., 1977), — все это требует разработки новых методических подходов при изучении функционального состояния корневой системы вообще, а в случае очагового применения удобрения в особенности.

Как показали наши наблюдения, 4—6-кратное в течение суток срезание побегов у новых растений и наблюдения за однажды отделенными корнями кукурузы в течение суток дают неодинаковые результаты по поступлению с пасокой ионов и свободных аминокислот. В каком случае исследователь получит более достоверные сведения, характеризующие физиологическое состояние корневой системы, однозначно ответить не представляется возможным. В данном случае необходимо выяснить, что вносит больше помех при изучении циркадной ритмики деятельности корневой системы: наличие лаг-периода и колебания в выделении пасоки после срезания побега (Вахмистров и др., 1981) или непродолжительное (4—5 ч) сохранение отдельными корнями «нормального» физиологического состояния (Бекмухамедова, 1961). Выявленные нами в опытах с томатами различия в продолжительности выделения пасоки низкосолевыми и высокосолевыми корнями при раздельном ее сборе вносят дополнительные трудности. Если у пряди высокосолевого корня эксудация прекращается раньше и в том случае, когда она не отделена от пряди низкосолевого, то продолжительный сбор пасоки в случае локального применения удобрения теряет всякий смысл. Более достоверные результаты о деятельности корневой системы, по-видимому, можно получить лишь при непродолжительных экспозициях.

Относительно установленного нами явления можно высказать несколько предположений. Поскольку быстрое прекращение плача происходит лишь у пряди с высокосолевым статусом, по-видимому, первопричиной все же являются высокие осмотические силы почвенного раствора. Отсутствие притока фотоассимилятов, более быстрый их расход в процессе жизнедеятельности, в том числе и на поддержание гомеостаза внутренней среды в условиях повышенной концентрации ионов, также могут определять продолжительность эксудации. Одной из причин, возможно, является разрыв биоэлектрической связи не только с надземной частью растения, но и с низкосолевыми прядями корней, составлявших до срезания побега единую подсистему в целом растении. Вероятнее всего, данное явление обусловлено не одной какой-то из указанных или неизвестных нам причин, а есть результат совокупного действия нескольких факторов. Во всяком случае, оно свидетельствует о более жестко детерминированной зависимости плача высокосолевого корня от связи с надземной частью растения.

Электрофизиологические процессы при адаптивной дифференциации высокосолевого и низкосолевого корней

Литература по физиологии растений почти не содержит сведений о процессах развития относительно независимых адаптаций к условиям минерального питания у отдельных прядей корневых систем. Также недостаточно исследовались взаимодейст-

вия между прядями внутри корневых систем. Во многих работах (Манасян, 1960; Омелянюк, 1974; Гилис, 1975; Cook, 1954; Epstein, 1972) показана высокая фенотипическая изменчивость корней, что позволяет им активно разрастаться при контакте с очагом питательных веществ. Вовсе не изучались электрофизиологические аспекты дифференциации корней и их интеграции в целостную корневую систему при функционировании в гетерогенной корнеобитаемой среде.

Биофизические методы в настоящее время являются одним из информативных источников сведений о процессах минерального питания (Воробьев, 1980). В наших исследованиях электрофизиологический подход позволил осуществить прижизненное, мало травмирующее растение долгосрочное наблюдение за процессами приспособления растений к функционированию в условиях нетрадиционного пространственного расположения удобрений. Эти методы дали нам возможность наблюдать изменения физиологических процессов на разных уровнях организации растения: клеточном и на уровне целостного растения.

В наших опытах основными исследуемыми параметрами были: разность потенциалов между корневой шейкой и средой (экстраклеточное отведение биопотенциалов), электропроводность системы «корень — среда», а также трансмембранная разность потенциалов и сопротивление мембраны. Выбор этих показателей основывается на следующем. Экстраклеточное отведение потенциалов и сопротивления являются наименее травмирующим растение методом, что позволяет осуществлять непрерывную регистрацию биопотенциалов и сопротивления в течение любого необходимого времени. Однако транскорневые биопотенциалы и электропроводность — показатели интегральные, без дополнительных исследований их трудно согласовать со структурными и функциональными системами корня. Такие возможности предоставляет микроэлектродная техника. Полученные с ее помощью результаты структурно и функционально связаны с мембранами исследуемой клетки. Длительность непрерывного наблюдения ограничена жизнью травмированной микроэлектродом клетки, но остальные части корня не повреждаются, и исследования можно продолжать на соседних клетках, хотя возможность наблюдения всех переходов функционирования мембраны в процессе дифференциации отсутствует. Таким образом, экстраклеточное и внутриклеточное отведения электрофизиологических параметров взаимно компенсируют свойственные им недостатки.

Лабораторным аналогом локального внесения удобрений является метод изолированного питания прядей корней из двух ячеек, содержащих различающиеся между собой питательные среды. Сначала растения выращиваются на одинаковых низких концентрациях питательного раствора в обеих ячейках. Затем в одну из них вносятся питательные вещества, что имитирует контакт корневой системы с очагом высокой концентрации удобрений. Низкосолевыми корнями выращивались на 0,1 нормы смеси

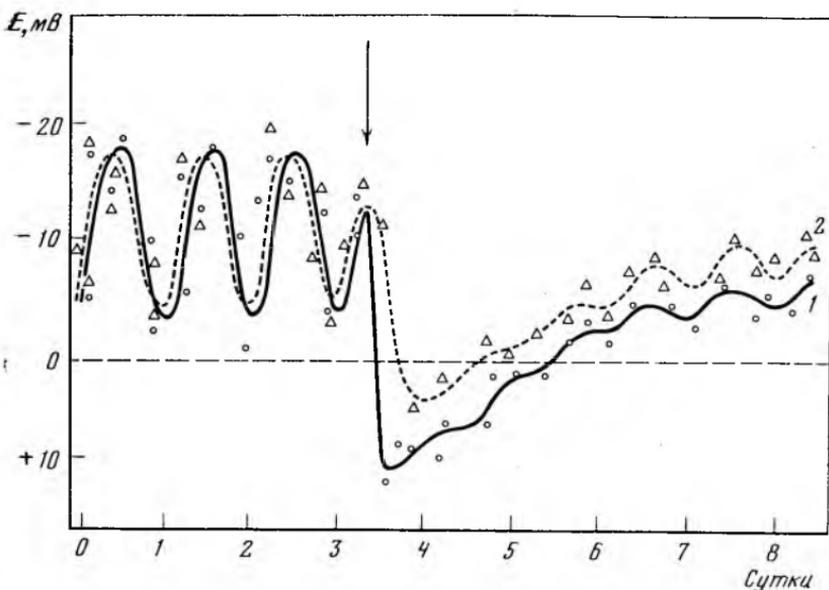


Рис. 13. Поверхностные потенциалы высокосолевой (1) и низкосолевой (2) прядей корней

Стрелкой отмечен момент внесения удобрений к высокосолевой пряди

Хогланда (Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М., 1973), высокосолевые — на 1, 3, 5, 7 или 9 нормах Хогланда. В обоих случаях среда содержала смесь микроэлементов по Хогланду. Растения кукурузы (гибрид Буковинский 3), пшеницы (Московская 35) и гороха (Уладовский) выращивали на вегетационной площадке при 14-часовом дне в непрерывно аэрируемых растворах. Биопотенциалы отводили стандартными хлорсеребряными электродами, использован усилитель рН-340, регистрация отведений осуществлялась на самописце КСП-4.

Изменения питательного раствора, окружающего высокосолевые корни, вызывают перестройку функционирования корней. Для параллельного наблюдения за индуцированными перестройками в высоко- и низкосолевых корнях осуществлялось экстраклеточное отведение разности потенциалов (рис. 13). Анализ динамики биопотенциалов позволяет рассмотреть несколько процессов.

До внесения высококонцентрированного питательного раствора наблюдались параллельные колебания биопотенциалов с периодом около суток. Циркадная ритмика биопотенциалов может быть приближенно описана эмпирической зависимостью:

$$Y = A \cdot \sin \left[\left(\pi \frac{X}{12} + C \right) \right] + D,$$

где A — амплитуда суточных изменений биопотенциалов, C и D — вертикальные и горизонтальные смещения кривой относи-

тельно оси времени. Колебания осуществляются практически синхронно, гиперполяризация, характеризующая повышение физиологической активности, наступает в дневные часы.

Внесение питательного раствора высокой концентрации вызывает деполяризационные процессы как в высокосолевых, так и в низкосолевых корнях. У высокосолевых корней происходит изменение концентрационного градиента между корнем и средой. Это явление многократно описано в литературе и формализуется в уравнениях Нернста и Гольдмана (Нобел, 1973). Деполяризация низкосолевого корня качественно повторяет картину, наблюдающуюся у высокосолевых корней, однако имеются особенности. Снижение уровня потенциала происходит несколько медленнее, и величина этого снижения не столь значительна. И в дальнейшем изменения биопотенциалов низкосолевых корней повторяют динамику потенциалов высокосолевых, но в ослабленном и более плавном виде. Через несколько часов после воздействия наблюдается тенденция к гиперполяризации биопотенциалов. В целом через 1—3 сут восстанавливается исходный уровень биопотенциалов, хотя для высокосолевых корней он ниже, чем у низкосолевых. Однако восстановление, по-видимому, является неполным. Восстановление циркадного ритма начинается через 2—3 сут после начала воздействия. Данный процесс связан прежде всего с установлением новых значений горизонтального смещения и амплитуды ритма. За время опыта амплитуда не достигала исходного уровня. В этом случае нет однозначного предположения о дальнейшей судьбе этого процесса. Либо амплитуда очень медленно восстанавливается до исходного уровня, либо мы наблюдаем выход амплитуды циркадного ритма на новый стационарный уровень.

Наиболее интересен сам факт быстрого вовлечения низкосолевого корня в реакцию на изменение раствора, омывающего высокосолевой корень.

Существующая литература указывает на наличие связи суммарных поверхностных потенциалов с большим числом физиологических процессов. Так делаются шаги по интерпретации биопотенциалов в терминах мембранных процессов (Коловский, 1980), флоэмного (Оприлов, Мичурин, 1973) и ксилемного транспорта (Коловский, 1980). Отмечена связь суммарных биопотенциалов с процессами минерального питания (Усманов, 1976, 1979). Биопотенциалы связываются с конкурентными процессами в фитоценозах (Коловский, 1980), действием фитогормонов (Полевой, Саламатова, 1980) и многими другими процессами. Такая редукция поверхностных потенциалов к большому числу физиологических процессов позволяет в некоторых случаях вообще отказаться от однозначной детерминации биопотенциалов и рассматривать их как интегральный показатель, характеризующий уровень и стационарность физиологического состояния и его частей (Воробьев, 1980). Под стационарностью здесь понимается отсутствие индуцированных переходных процессов в

каком-либо параметре, влияющем на динамику потенциалов. Такой подход применим для выявления временной структуры реакции растения на воздействие, а динамика биопотенциалов позволяет определить время, необходимое растению и его частям для перехода к стабильному функционированию в изменившихся условиях. Исследование параллельных изменений биопотенциалов у высокосолевых и низкосолевых корней облегчает понимание архитектоники переходных процессов.

Электропроводность корней и мембран корневых клеток является, по-видимому, одним из наиболее важных электрохимических показателей, используемых при исследовании минерального питания растений. Электропроводность системы «среда — корень» характеризует интенсивность переноса в ней ионов солей, что и связывает этот показатель с минеральным питанием. Он сильно зависит от состава омывающего корень раствора, о чем свидетельствуют быстрые изменения электропроводности мембран под влиянием различных солей (Лялин и др., 1977). В целом известна тенденция к повышению проводимости мембран при возрастании концентрации омывающего раствора. Это зарегистрировано экспериментально и проанализировано на основании уравнения Гольдмана, причем качественный состав солей сильно влияет на изменения проводимости мембран (Юрин и др., 1978).

Более медленные изменения электропроводности связаны с биосинтезом белка. В микроэлектродных опытах О. О. Лялина и И. С. Ахмедова (1978) подавление циклогексимином биосинтеза белка на 80 S-рибосомах вызывало экспоненциальное снижение электропроводности мембран корневых волосков. Это явление объяснялось тем, что прекращается включение в мембраны вновь синтезированных белков, являющихся, вероятно, каналами мембранной проницаемости. В то же время в мембране происходит процесс распада ранее встроенных каналов проницаемости. Вследствие этих процессов в мембране уменьшается общее число каналов, что ведет к снижению количества переносимых ионов, а следовательно, и электрической проводимости мембран.

Связь электропроводности с более длительными, чем биосинтез белка, процессами изучена слабо. Имеются сведения, что по электропроводности целых корней нельзя судить о соотношении в них тканей. На качественном уровне показано, что максимальная проводимость корня характерна для участков с наиболее интенсивным поглощением ионов (Anderson, Higinbotham, 1976). Использование другого электрического показателя — конденсаторной емкости — для оценки поверхности корней также показало низкую корреляцию этих явлений (Cloupek, 1977). Таким образом, электрические параметры — биопотенциал и электропроводность — целесообразнее использовать для оценки относительно быстро меняющихся процессов транспорта веществ и связанного с ним метаболизма.

В литературе по электропроводности рассматриваются короткие интервалы времени, в которые производятся воздействия и

наблюдаются переходные процессы. Мы не нашли работ, в которых рассматривается формирование электропроводности целых корней и клеток в зависимости от стационарных условий выращивания.

Сопротивление целых корней измеряли в цепи между корневой шейкой и соответствующим питательным раствором с использованием моста переменного тока Р5010. В шейке корня был зафиксирован игольчатый электрод из нержавеющей стали, в питательном растворе находился платиновый электрод. Общее регистрируемое сопротивление составляло несколько мОм, сопротивление питательного раствора не превышало единиц кОм. Измерения проводили в первые сутки — каждые два часа, в последующие — 4—6 раз в сутки. В каждом варианте использовалось шесть растений, т. е. каждая точка на рис. 14—16 — средняя из 6 измерений. На 10-е сутки во все растворы вносили циклогексимид в концентрации 2×10^{-5} М. Электропроводность определяли как величину, обратную сопротивлению.

Перевод растений с водопроводной воды, на которой они проращивались, на питательные среды вызывал изменения проводимости как высокосолевых, так и низкосолевых корней. Проводимость высокосолевых корней возрастала с повышением концентрации питательного раствора (рис. 14). Максимальное нарастание ее наблюдалось при концентрации 7 и 9 норм Хогланда. Если фоновую проводимость принять за единицу, то электропроводность в этих корнях возросла в 3,5—4,5 раза.

Проводимость корней разного солевого статуса изменялась с неодинаковой скоростью и максимальных значений достигала не в одно и то же время. На 3 нормах проводимость выходила на плато через 9 ч после внесения питательного раствора повышенной концентрации. На 7 нормах максимум достигался через 30 ч, на фоне 9 норм — на 3-и сутки. Средняя для данного опыта концентрация в 5 норм первоначально вызывала возрастание проводимости с максимумом через 9 ч, а затем — постепенное снижение, которое через 3—4 дня выходило на уровень проводимости при 1 и 3 нормах.

Когда окружающий раствор оставался стабильным, низкосолевые корни также меняли проницаемость тем сильнее, чем выше была концентрация наружного раствора высокосолевых корней того же растения. Однако это возрастание в максимальных значениях при 9 нормах Хогланда не превышало двукратного (рис. 15). Временные характеристики выхода на плато в целом такие же, как и у высокосолевых корней: чем выше концентрация и больше повышение уровня проводимости, тем дольше происходит выход на плато.

Ингибитор рибосомального синтеза белков, циклогексимид, в концентрации 2×10^{-5} М вызывал постепенное снижение электропроводности корней. Снижение проводимости происходит плавно, но в зависимости от концентрации питательного раствора не обнаруживается. Скорость снижения проводимости также не

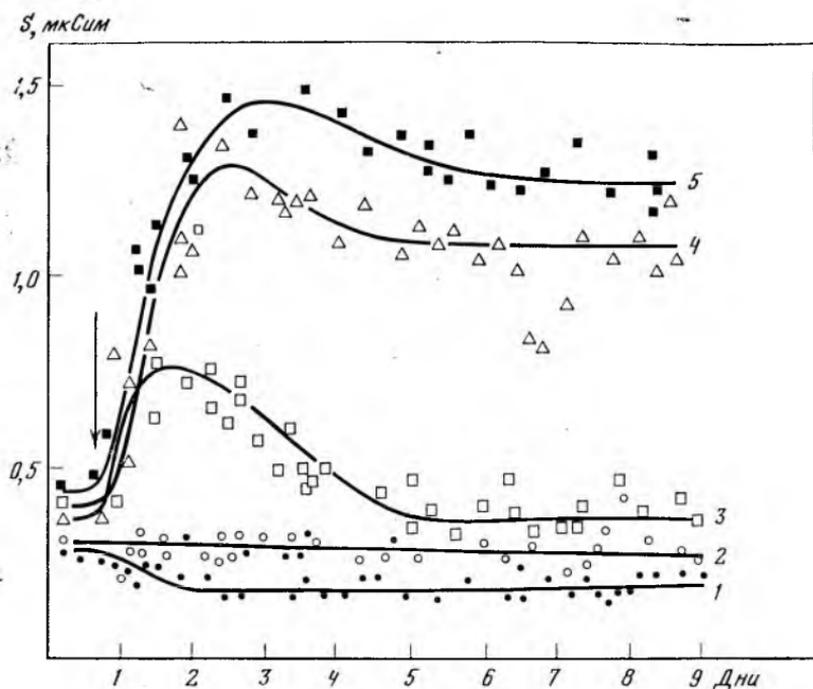


Рис. 14. Проводимость высокосолевых корней в зависимости от концентрации питательного раствора

1 — 1 норма Хогланда, 2 — 3 нормы Хогланда, 3 — 5 норм Хогланда, 4 — 7 норм Хогланда, 5 — 9 норм Хогланда. Стрелкой отмечен момент внесения удобрений к высокосолевой пряди

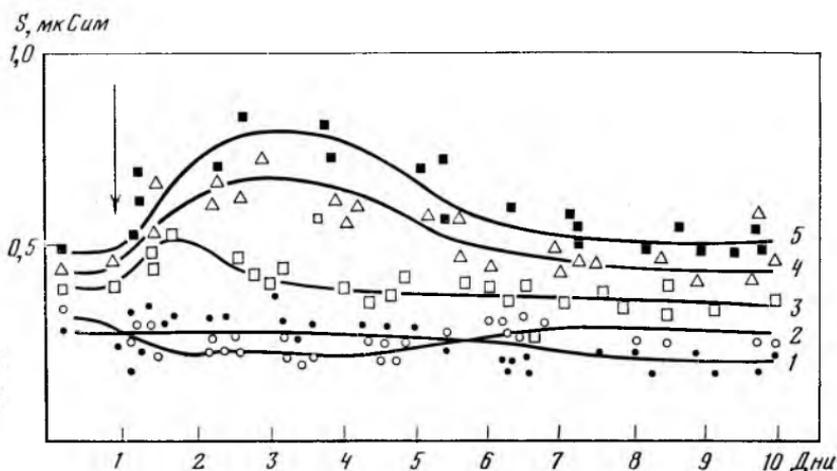


Рис. 15. Проводимость низкосолевых корней в зависимости от концентрации раствора, омывающего высокосолевые корни

Условные обозначения см. на рис. 14

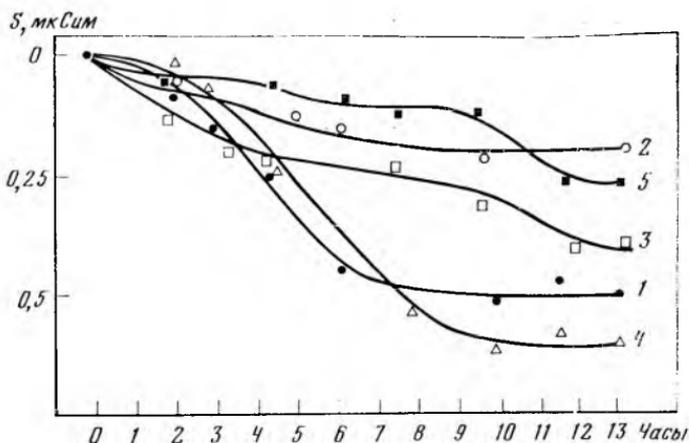


Рис. 16. Влияние циклогексимида на проводимость высокосолевых прядей корней

Условные обозначения см. на рис. 14

зависит от концентрации. В различных вариантах снижение проводимости корней в 2 раза, вызванное циклогексимидом, происходило за период от 2 до 10 ч (рис. 16). В целом циклогексимид вызывает снижение проводимости во всех случаях, что указывает на связь проводимости целых корней с белковым синтезом, как это отмечено и в экспериментах на мембранах корневых волосков (Лялин, Ахмедов, 1978). Остается открытым вопрос, связан ли качественный и количественный состав белков, определяющих проводимость мембран, с условиями, в которых находится корень.

Мембрана клеток ризодермы корней играет роль важнейшего диффузионного барьера при продвижении питательных веществ в корень. При этом в условиях взаимодействия корня с очагом высокой концентрации ионов меняются требования к мембране как органу, обеспечивающему устойчивость к засолению. Под устойчивостью здесь рассматривается способность комплекса клеточная стенка — плазмалемма («толстая мембрана») поддерживать неизменными мембранный потенциал и проводимость на фоне возрастающих концентраций внешнего раствора. В наших опытах корни, длительное время выращиваемые на разных средах, суммарная электропроводимость которых вышла на плато (см. рис. 14, 15), исследовались в микроэлектродных экспериментах.

Следует отметить, что микроэлектродные исследования в подавляющем большинстве проводятся на тех видах растений, которые имеют большие клетки. У полевых культурных растений клетки корня в десятки и сотни раз мельче, чем у классических объектов микроэлектродных исследований — харовых водорослей. Однако это вносит лишь методическое неудобство. Более сложно другое. Структура корня в зоне поглощения представляет собой сеть клеток разных тканей, более или менее тесно

соединенных плазмодесмами (Данилова, 1981). Расчет вклада в изменения разности потенциалов и сопротивления на мембране единичной клетки в такой разветвленной сети в обычном микроэлектродном эксперименте невозможен. Поэтому пока трудно сравнивать количественно данные об удельном сопротивлении единицы поверхности традиционных объектов — харовых водорослей и наши данные. Однако качественно результаты хорошо согласуются.

Потенциал и проводимость мембран безволосковых клеток в начале зоны корневых волосков определяли на отделенных корешках через 7—9 дней после высадки растений на питательные смеси. В работе использована электрическая схема, где один электрод использован и для измерения разности потенциалов и для подачи тестирующих импульсов тока. В качестве калиброванного источника тока использовали сухой гальванический элемент, тестирование осуществляли прямоугольными импульсами тока длительностью 5 с и амплитудой 10^{-9} А. Электропроводность рассчитывали по формуле $S = I/\Delta E$.

В микроэлектродных опытах устойчивость мембран к внешнему засолению оценивалась по реакции на возрастающие концентрации ионов калия. Оценивалась стабильность как мембранного потенциала, так и проводимости. Мембранный потенциал клеток как высокосолевых, так и низкосолевых корней сильно снижается под влиянием возрастающих концентраций калия. Это явление известно и может быть описано как реакция на изменение градиента концентрации между клеткой и средой (Кларксон, 1978). Однако в наших опытах наблюдалась разная скорость снижения потенциала: у низкосолевых корней оно происходило быстрее (рис. 17). Чтобы оценить различия, которые оказывают на высокосолевые и низкосолевые мембраны равные воздействия, мы отметили концентрации, вызывающие двукратное снижение потенциала. Для высокосолевых корней эта величина составила 7—8 мМ КСl, а для низкосолевых — 3—4 мМ. Таким образом, потенциал низкосолевых корней оказался примерно в 2 раза чувствительнее, чем потенциал высокосолевых корней. Известно, что ионные насосы, осуществляющие активный транспорт веществ на мембране, регулируются уровнем мембранного потенциала (Воробьев, 1980), поэтому различная устойчивость, «буферность» мембранного потенциала, важна для регуляции потоков веществ на границе «среда — корень». Также важен уровень трансмембранного потенциала и для формирования энергетических затрат клетки на перенос веществ в корень (Нобел, 1973).

Сопротивление мембран так же лабильно, как и потенциал. Исходные уровни сопротивления высокосолевых и низкосолевых корней сильно различаются (рис. 18). Если сопоставить данные рис. 14 и 15, то станет видна параллельность в зависимости проводимости от концентрации раствора, в котором выращивался тот или иной корень. Однако при этом нужно обратить внимание на

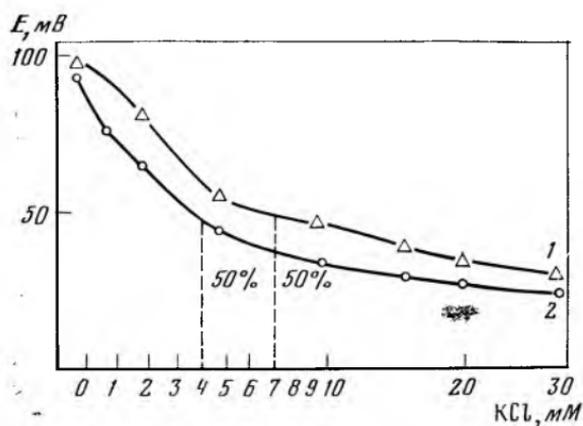


Рис. 17. Влияние возрастающих концентраций ионов калия на мембранные потенциалы клеток ризодермы высокосолевых (1) и низкосолевых (2) корней

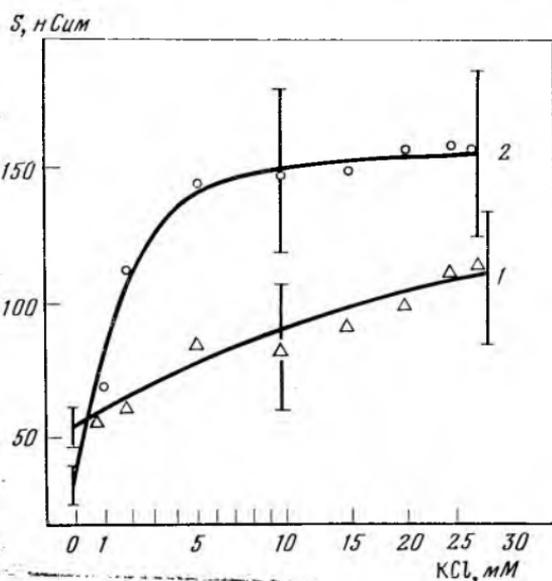


Рис. 18. Влияние возрастающих концентраций ионов калия на сопротивление мембран клеток ризодермы высокосолевых (1) и низкосолевых (2) корней

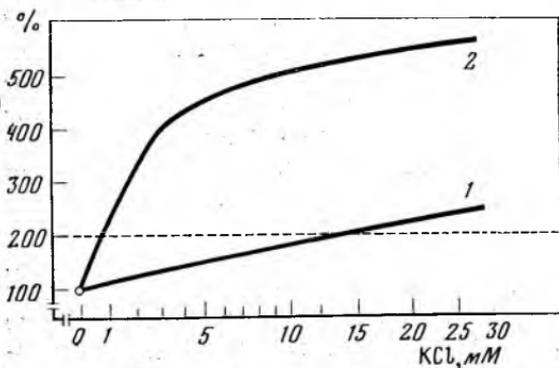


Рис. 19. Относительные изменения проводимости высокосолевых (1) и низкосолевых (2) корней под влиянием возрастающих концентраций ионов калия

то, что проводимость целых корней измерялась на тех же средах, где они выращивались, тогда как микроэлектродные опыты проводили в одинаковых условиях. В качестве определяющего фактора неодинаковой проводимости высокосолевых и низкосолевых корней выступает концентрация раствора в период формирования корней.

Снижение сопротивления под действием возрастающих концентраций соответствует экспериментальным данным и результатам теоретического анализа математической модели мембранной проницаемости, построенной на базе уравнения Гольдмана (Юрин и др., 1978). В то же время этот процесс сильно различается по вариантам опыта (рис. 19). Если рассматривать, как и в случае с потенциалами, концентрации, вызывающие двукратное снижение сопротивления (что аналогично возрастанию электропроводности), то видно, что сопротивление низкосолевых корней более чем в 10 раз чувствительнее к внешним концентрациям. У высокосолевых корней пороговая концентрация составляла 17—20 мМ КСl, у низкосолевых — 1—2 мМ.

Как отмечалось ранее, измерение сопротивления проводили на комплексе клеточная стенка — плазмалемма («толстая мембрана»). На харовых водорослях показано, что в среднем сопротивление клеточной стенки составляет около 10% от суммарного, но может достигать 30% (Воробьев, Мусаев, 1979). Вклад клеточной стенки в суммарный мембранный потенциал также невелик. Манипулируя микроэлектродом, можно найти положение, в котором мембранный потенциал еще не регистрируется, а сопротивление уже несколько возросло по отношению к сопротивлению омывающего клетку раствора. Можно полагать, что при этом фиксируется сопротивление клеточной стенки. В опытах с возрастающими концентрациями ионов калия (при относительно высоких концентрациях) наблюдается снижение сопротивления до уровня, близкого к предположительному уровню сопротивления клеточной стенки. Он составляет 10—20% от суммарного сопротивления толстой мембраны. У высокосолевых корней доля сопротивления клеточной стенки выше. Как известно, в условиях засоления стенка берет на себя часть нагрузки по компенсации внешней высокой концентрации (Строгонов, 1973). Возможно, в нашем случае клеточная стенка также выступает в качестве первичного ограничителя проницаемости.

При оценке данных, характеризующих электрофизиологические процессы при дифференциации корневой системы на высокосолевую и низкосолевую части, возникает вопрос, насколько эти изменения устойчивы. В данном случае целесообразно рассматривать интервалы времени, в течение которых сохраняется то или иное индуцированное внешними условиями изменение (ответная реакция). На рис. 13—15 и 20 приведены интервалы времени, в течение которых наблюдались различные аспекты электрофизиологических процессов. Так, изменения мембранного потенциала, вызванные сменой раствора в микроэлектродных

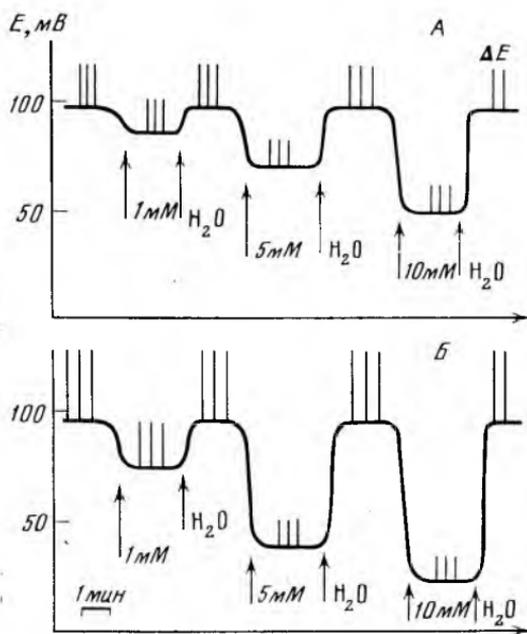


Рис. 20. Мембранный потенциал (E) и приращение потенциала (ΔE) при тестировании клеток возрастающими концентрациями ионов калия

Экспериментальные кривые:
 А — высокосолевые корни,
 Б — низкосолевые корни

экспериментах (см. рис. 20), обратимы полностью в течение 1—2 мин. Различия между высокосолевыми и низкосолевыми корнями сохраняются на протяжении всего микроэлектродного эксперимента — 1—2 ч. Влияние циклогексимида необратимо на протяжении нескольких часов. Выход на плато проводимости и поверхностного потенциала продолжается от 9 до 30 и даже до 50 ч.

Реакция на быструю смену растворов осуществляется мембраной, имеющимися в ней механизмами поддержания потенциалов и ионных потоков. Регулирование этих механизмов осуществляется также в мембране, например, в результате изменения градиентов электрохимических потенциалов ионов (Воробьев, 1980). Различия, которые сохраняются в свойствах мембран высокосолевых и низкосолевых корней в течение всего микроэлектродного эксперимента, определяются другими, более консервативными свойствами мембран. Изменение суммарной проницаемости под влиянием циклогексимида указывает на то, что в формировании этих различий могут участвовать процессы биосинтеза белка. Время выхода на плато проводимости корней после внесения питательных смесей (см. рис. 13, 14) и время реакции на циклогексимид (см. рис. 15) близки между собой. Последнее может служить косвенным доказательством того, что в мембранах высокосолевых и низкосолевых корней при формировании солевого статуса происходят не функциональные, а качественные перестройки. Прямым доказательством этого было бы выделение различающихся белков из фракции мембран.

Стационарное выращивание растений на средах с различной концентрацией ведет к неодинаковому содержанию элементов ми-

нерального питания в корнях. В силу этого электропроводность свободного пространства корня и ксилемы, в которых различны концентрации ионов, будет у высокосолевых корней выше. Таким образом, на суммарную электропроводность корня будут влиять не только мембраны, но и структуры, в которых происходит свободная диффузия. Отмечается, что заполнение этих структур поглощаемыми веществами происходит последовательно и с различной скоростью (Кларксон, 1978).

Это важно как для понимания временной структуры изменения проводимости и потенциалов целых корней, так и для понимания характера вовлечения низкосолевого корня в ответную реакцию всего корня на изменение концентрации питательного раствора. То, что проводимость низкосолевого корня меняется в течение нескольких часов после внесения элементов питания, связано с переносом веществ из высокосолевого корня в низкосолевой. Изменение потенциалов низкосолевых корней также указывает на смещение электрохимических процессов, вызванных влиянием высокосолевых корней.

Подводя некоторые итоги, можно отметить, что электрофизиологический подход к исследованию адаптивной дифференциации высокосолевых и низкосолевых прядей корней в пределах корневой системы одного растения показал высокую разрешающую способность. Зарегистрирована специфическая реакция мембран корней на одинаковые раздражители, что позволяет считать солевой статус корня относительно устойчивым признаком. На основании анализа кинетики нескольких разнородных процессов можно сделать вывод об участии процессов биосинтеза белка в формировании корней разного солевого статуса. Зарегистрировано быстрое, в течение нескольких часов, вовлечение всей корневой системы в ответ на изменение концентрации раствора, окружающего лишь часть корней.

Таким образом, показана высокая способность корневых систем к формированию относительно независимых адаптаций к условиям микросреды, окружающей каждый конкретный корешок, а также интегрированность корневой системы, которая проявляется в координированном изменении функционирования в условиях меняющейся среды. Можно полагать, что способность эффективно реагировать на гетерогенность содержания питательных веществ в среде характерна для почвенных растений, в отличие от водных, для которых градиенты среды выражены весьма слабо. В таком случае способность к координированной адаптивной дифференциации есть результат эволюции корневой системы.

Локальное применение удобрения, приводящее к возникновению очага высокого содержания ионов, вызывает хорошо выраженную дифференциацию корневой системы в пределах одного и того же растения по большому числу морфофизиологических показателей. Основной вклад в обеспечение побега ионами и продуктами жизнедеятельности корневой системы вносит прядь высокосолевых корней.

ФОРМИРОВАНИЕ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ

Сложный характер продукционного процесса и его конечный итог, величина и качество урожая являются результатом реализации генетической информации при определенных условиях внешней среды; с этих позиций генотип растения следует рассматривать как возможность, степень проявления которой во многом определяется наличием и сочетанием необходимых для нормальной жизнедеятельности условий, их соответствием онтогенетическим потребностям растения.

В естественных условиях в качестве фактора, чаще всего ограничивающего получение высоких урожаев, выступает недостаточное обеспечение растений водой и элементами минерального питания. В качестве основного интегрального критерия соответствия потребностей растения и факторов внешней среды выступает рост растений. Н. А. Максимов (1939) отмечал, что торможение ростовых процессов является основной причиной снижения урожаев при засухе и других неблагоприятных условиях среды. И наоборот, оптимизация водоснабжения, минерального питания ведет прежде всего к усилению ростовых процессов растения, к увеличению в посевах суммарных размеров главного питающего аппарата — площади листьев (Ничипорович, 1977). При этом размер урожая находится в тесной связи с величиной площади листового аппарата. После достижения каких-то оптимальных размеров дальнейшее нарастание листового аппарата приводит к ряду отрицательных явлений: взаимному затенению листьев, ухудшению аэрации и обеспечению углекислотой, снижению утилизации фотосинтетически активной радиации солнечного света.

Признавая исключительную важность размеров фотосинтетического аппарата и интенсивность ее функционирования в продукционном процессе, нужно отдать должное и тому, что величина и качество урожая во многом определяются характером и направленностью использования образовавшихся в процессе фотосинтеза продуктов.

Формирование и рост надземных органов

Формирование листового аппарата. Интенсивность формирования размеров листового аппарата, продолжительность его активной жизнедеятельности являются факторами, во многом определяющими продуктивность растений (Ничипорович, 1956,

1977). Особенно велика роль данных показателей при возделывании растений в условиях укороченного периода вегетации вообще и для культур с продолжительным периодом вегетации в особенности. К числу последних, например, можно отнести кукурузу при возделывании ее в северных районах, а также сахарную свеклу. Оба эти растения характеризуются медленным нарастанием площади листьев на начальных этапах развития. Они затрачивают на формирование листового аппарата значительную часть вегетационного периода с хорошим увлажнением почвы и наиболее благоприятным радиационным режимом.

Положительное действие локального способа внесения минеральных удобрений на нарастание площади листьев четко проявляется на самых начальных этапах жизни яровых злаков (Трапезников, 1966; Артюхов и др., 1976; Каликинский, Тверезовская, 1976). Показателем развития фотосинтетического аппарата в начале развития зерновых злаков может быть и масса фотосинтезирующих надземных органов.

Наблюдения за динамикой нарастания площади листьев кукурузы свидетельствуют о положительном влиянии ленточного внесения NPK на размеры ее листового аппарата. В отличие от яровых зерновых злаков в начале вегетации кукурузы особых различий в размере площади листьев в зависимости от способа внесения удобрения не наблюдается (рис. 21), но несколько позднее проявляется преимущество ленточного способа. Вероятно, это обусловлено особенностями реакции корней на высокую концентрацию ионов. Освоение очага высокой концентрации ионов корнями кукурузы протекает несколько замедленно ввиду ее высокой чувствительности к данному фактору, т. е. необходимо время для адаптации. Неоднократно наблюдалось, что в годы с хорошим увлажнением почвы и пониженными температурами этот период менее продолжителен, преимущество локального способа внесения NPK проявляется раньше, чем в засушливые годы. При хорошей влагообеспеченности большой вклад в формирование размеров листового аппарата кукурузы вносят побеги кущения. Особенно весомым он оказывается в том случае, когда удобрение вносится локально-ленточным способом. В таких случаях растения приобретают форму куста с хорошо развитыми побегами. При этом несколько позднее наступает момент достижения максимальной площади листьев, в целом формируются растения с более высоким фотосинтетическим потенциалом (Трапезников, 1966).

Жизнедеятельность листового аппарата. Фотосинтетической функции, являющейся первоисточником запаса органического вещества и заключенной в нем свободной энергии, принадлежит решающая роль в формировании урожая. Однако прямой связи между интенсивностью фотосинтеза единицы площади листьев с продуктивностью растений не существует. «Только общая площадь листьев и фотосинтетическая продукция целого растения могут находиться в более или менее значительной по-

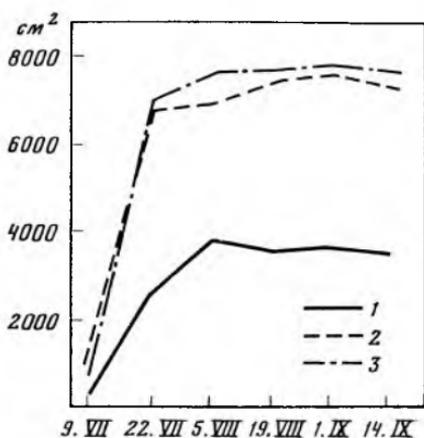


Рис. 21. Динамика формирования площади листьев у кукурузы при различных способах внесения удобрения
1 — без удобрения, 2 — вразброс, 3 — локально

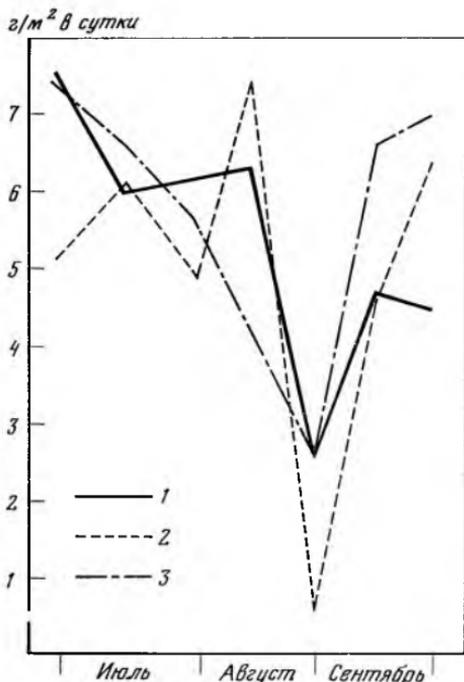


Рис. 22. Влияние способа внесения удобрения на чистую продуктивность фотосинтеза

1 — без удобрения, 2 — вразброс, 3 — локально

ложительной корреляции с продуктивностью» (Мокроносков, 1981, с. 94).

Фотосинтез, являясь необходимым фактором усвоения элементов питания, в свою очередь, зависит от уровня корневого питания. При обеспечении растений питательными веществами возможна интенсификация данной функции (Приезжев, Устенко, 1964; Казарян, 1969; и др.). Нашими опытами (Трапезников, 1966) показано, что локальное применение удобрения на кукурузе не только увеличивает размеры листового аппарата по сравнению с разбросным способом, но и несколько повышает чистую продуктивность фотосинтеза (рис. 22).

О возможности сочетания более развитого листового аппарата с повышенной продуктивностью фотосинтеза свидетельствуют данные, полученные на озимой пшенице (табл. 25).

Локальное внесение удобрений способствовало увеличению площади листьев и чистой продуктивности фотосинтеза, а также удлинению периода их активной жизнедеятельности. Примечательно, что наибольшее положительное действие локального способа на нетто-фотосинтез наблюдалось в период кущения — выхода в трубку, когда идет формирование колоса, интенсивное нарастание биомассы корней, сочетающееся с высокой их функциональной активностью. Заметное превышение чистой продуктив-

Таблица 25

Влияние способа внесения удобрений на площадь листьев и чистую продуктивность фотосинтеза озимой пшеницы Мироновская 808 (Каликинский, Тверезовская, 1976)

| Способ внесения | Площадь листьев, тыс. м ² /га | | | | Чистая продуктивность фотосинтеза, г/м ² в сутки | | |
|--|--|----------------|-----------|----------|---|--------------------------|--------------------|
| | кущение | выход в трубку | колошение | цветение | кущение—выход в трубку | выход в трубку—колошение | колошение—цветение |
| N ₂₀ P ₆₀ K ₆₀ вразброс + N ₄₀ в подкормку | 9,43 | 14,64 | 14,68 | 13,22 | 4,7 | 8,1 | 6,7 |
| N ₂₀ P ₆₀ K ₆₀ локально + N ₄₀ в подкормку | 9,73 | 16,72 | 16,95 | 13,87 | 7,0 | 9,6 | 8,4 |

ности фотосинтеза при локальном способе наблюдалось и в период колошения—цветения. В конечном итоге разбросное и локальное внесение одной и той же дозы основного минерального удобрения в сочетании с некорневой подкормкой N₄₀ обеспечило повышение урожая зерна соответственно на 6,9 и 10,8 ц/га. За счет изменения технологии применения удобрения дополнительно получено 3,9 ц/га зерна.

О более интенсивной деятельности фотосинтезирующих органов в случае локального применения минерального удобрения по сравнению с разбросным их внесением свидетельствуют данные, полученные с применением радиоактивного углерода (Трапезников и др., 1980б). Фотосинтетическое включение ¹⁴CO₂ во все надземные органы яровой пшеницы Саратовская 36, выращенной в микрополевых опытах, в первом случае оказалось более высоким, чем при перемешивании нитрофоски — (NPK)₆₀ со слоем почвы 0—10 см (табл. 26). Растения при ленточном размещении удобрения более интенсивно усваивали углекислоту как в расчете на единицу массы органов, так и на весь орган. В конечном итоге за 20 мин пребывания в атмосфере ¹⁴CO₂ они накопили меченых продуктов в 1,5 раза больше по сравнению с растениями, где удобрение вносилось вразброс. Относительно этих данных может возникнуть вопрос: не связано ли повышенное содержание ¹⁴C-продуктов со слабым их оттоком в корневую систему? Не вдаваясь в подробное его обсуждение, поскольку характер распределения ассимилятов будет рассмотрен специально, необходимо отметить, что в случае локального применения удобрения корневая система растений характеризуется более интенсивным притоком ассимилятов, чем это имеет место при диффузном распределении удобрения в почве. Наличие прядей корней разного солевого статуса обуславливает неравномерное распределение ¹⁴C-ассимилятов. На начальных этапах развития растений основной поток направлен в высокосолевые корни, что

Таблица 26

Влияние способа внесения нитрофоски на фотосинтетическое включение $^{14}\text{CO}_2$ в надземные органы яровой пшеницы в фазе трубкования, имп/мин

| Орган | Вразброс | | Локально | |
|--------------------------------|----------|----------|----------|----------|
| | на 1 г | на орган | на 1 г | на орган |
| 1 лист сверху | 41 590 | 3 040 | 56 620 | 4 250 |
| 2 » | 42 190 | 2 700 | 54 220 | 3 800 |
| 3 » | 49 020 | 2 600 | 58 030 | 2 670 |
| Соломина | 3 880 | 790 | 7 050 | 1 900 |
| Побеги кущения + нижние листья | 15 560 | 3 190 | 32 720 | 6 150 |
| Всего | — | 12 320 | — | 18 770 |

вполне согласуется и с более высокой их функциональной активностью. Значительная часть продуктов фотосинтеза в этот период используется на рост корня в очаге высокой концентрации ионов.

Таким образом, в обычных условиях растения на начальных этапах развития, когда еще не сформированы запасующие органы, не имеют четко выраженного аттрагирующего центра. Корневая система в силу ее слабого развития, особенно такой культуры, как яровая пшеница, вполне удовлетворяет свои потребности и небольшим количеством ассимилятов. Отсутствие повышенного запроса со стороны потребляющих органов не стимулирует фотосинтетическую функцию.

Локальное применение удобрений приводит к существенному изменению трофических связей между корневой системой и фотосинтезирующими органами. Прядь корней высокосолевого статуса с ее высокой поглощающей и синтетической деятельностью, с повышенной потребностью в продуктах фотосинтеза на образование густой сети корней в месте расположения удобрения выступает в качестве мощного аттрагирующего центра, стимулируя ассимиляцию углекислоты. В свою очередь, интенсивное поступление в надземные органы элементов питания и продуктов жизнедеятельности корневой системы обеспечивает высокий уровень морфогенетических процессов надземных органов. Интегративная роль пряди корней высокосолевого статуса проявляется в синхронной активации обеих сторон единого процесса питания растений — воздушного и корневого. В этом состоит одна из основных причин повышенной продуктивности растений при локальном применении удобрения.

В более ранних наших работах (Трапезников, 1966) не было выявлено существенных различий в активности ферментов каталазы и пероксидазы в листьях кукурузы Воронежская 76 в зависимости от способа внесения удобрения. Не обнаружено так-

Таблица 27

Содержание хлорофилла в листьях кукурузы при различных способах внесения удобрения, мг/г сухого вещества

| Вариант опыта | Фаза развития | | |
|--|---------------|------------------|-------------------|
| | 7—8 листьев | цветение початка | молочная спелость |
| Без удобрения | 12,9 | 11,3 | 8,3 |
| N ₇₅ P ₆₀ K ₄₅ вразброс | 14,5 | 13,0 | 10,1 |
| N ₇₅ P ₆₀ K ₄₅ локально | 13,8 | 13,5 | 9,9 |
| N ₃₈ P ₃₀ K ₂₃ локально | 14,6 | 12,3 | 11,8 |

Таблица 28

Количество воды в листьях твердой пшеницы Харьковская 46 при завядании, % от ее первоначального содержания

| Вариант опыта | Трубкование (5—6 листья) | | | Цветение (флаг) | | |
|-----------------------------|--------------------------|-----|-----|-----------------|-----|-----|
| | 2 ч | 4 ч | 6 ч | 2 ч | 4 ч | 6 ч |
| Без удобрения | 81 | 61 | 41 | 55 | 23 | 9 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 82 | 64 | 48 | 57 | 28 | 16 |
| (NP) ₆₀ локально | 85 | 68 | 50 | 65 | 36 | 23 |

же существенных различий в содержании хлорофилла (табл. 27). Известно, что активность нитратредуктазы является одним из показателей интенсивности усвоения азота. Ее определение в листьях яровой пшеницы в фазе кушения (полевой опыт) дало следующие результаты: без удобрения — 17,4; (NPK)₆₀ вразброс — 33,8; (NPK)₆₀ локально — 37,6 мкг NO₂ на 1 г сырых листьев за 30 мин (Трапезников и др., 1977).

Важным показателем физиологического состояния растения, его устойчивости к засухе является водоудерживающая способность. Неоднократные наблюдения за изменением данного параметра свидетельствуют о положительном влиянии локального внесения удобрения на способность листьев удерживать воду при завядании (табл. 28). Данные результаты получены в условиях острой засухи 1975 г. при внесении нитроаммофоса. Повышенная водоудерживающая способность листьев в случае локального применения удобрения, по-видимому, обуславливается большей концентрацией клеточного сока и большим содержанием белковых веществ. Так, в одном из лабораторных опытов с тем же сортом яровой пшеницы в случае ленточного внесения нитрофоски содержание белкового азота в надземной части растений в фазе кушения составило 3,6%, при перемешивании со всем объемом почвы — 3,3%. В фазе трубкования количество белкового азота в листьях составляло соответственно 3,9 и 3,4%.

Таблица 29

Интенсивность дыхания листьев яровой пшеницы, мг CO₂ в час на 1 г сухого вещества

| Вариант опыта | Начало кущения | Трубкавание | Цветение | Начало налива зерна | Тестобразная спелость зерна |
|------------------------------|----------------|-------------|----------|---------------------|-----------------------------|
| Саратовская 36 | | | | | |
| Без удобрения | 2,04 | 1,59 | 2,60 | 1,18 | 2,31 |
| (NPK) ₆₀ вразброс | 2,66 | 2,55 | 2,42 | 1,54 | 2,28 |
| (NPK) ₆₀ локально | 2,46 | 2,30 | 2,20 | 1,25 | 2,36 |
| Харьковская 46 | | | | | |
| Без удобрения | 2,49 | 1,90 | 2,21 | 1,13 | 2,30 |
| (NPK) ₆₀ вразброс | 2,62 | 2,21 | 2,32 | 1,85 | 2,40 |
| (NPK) ₆₀ локально | 2,73 | 1,78 | 2,20 | 1,36 | 2,29 |

Наблюдения за интенсивностью дыхания листьев яровой пшеницы показали, что в большинстве случаев она оказывается ниже у растений, выращенных по локально внесенному удобрению (табл. 29). Возможно, это отражает особенности энергетического режима, в котором находятся растения, когда часть их корневой системы функционирует в условиях повышенного содержания доступных элементов питания. Изучение энергетических аспектов жизнедеятельности растений при локальных способах применения удобрения представляет исключительно важный интерес. В конечном итоге то преимущество в урожае сельскохозяйственных культур, которое обеспечивает данный способ, базируется или на лучшем использовании ФАР солнечного света или на более экономном расходовании запасенной энергии на поддержание жизни и сохранение гомеостаза в экстремальных условиях. Не исключается и сочетание этих моментов у растений, произрастающих в условиях очагового применения удобрения. Во всяком случае, на основании имеющихся данных с большой вероятностью можно говорить о более высокой эффективности фотосинтетической функции у таких растений. Лучшая обеспеченность их элементами питания с начальных фаз развития может оказывать глубокое влияние на всех этапах ассимиляции углекислоты, ближний и дальний транспорт ассимилятов. В отношении азота, например, известно, что основным фактором механизма его влияния на фотосинтетическую функцию листа является изменение концентрации отдельных метаболитов. Оптимизация азотного питания приводит к повышению активности ферментов углеродного метаболизма — РДФ- и ФЭП-карбоксилазы, НАДФ-дегидрогеназы, интенсифицирует процесс транспорта ассимилятов (Анисимов и др., 1981).

В настоящее время невозможно создать четкую картину действия очага высокой концентрации ионов на возрастные изменения фотосинтетической функции и фотосинтетическое обеспечение роста как одного из важнейших факторов продуктивности растений, так как данные вопросы относятся к числу малоизученных областей в фитофизиологии вообще и физиологии фотосинтеза в частности (Мокроносов, 1981).

Имеющиеся в литературе факты свидетельствуют о возможности повышения интенсивности фотосинтетической функции единицы площади листьев при частичном их удалении (Любименко, 1963; Петин, Бровцина, 1964; Мокроносов, Иванова, 1971; Чиков и др., 1981) или затемнении части фотосинтезирующих органов (Kursanow, 1933, цит. по Мокроносову, 1981) и, наоборот, о снижении ее в случае удаления репродуктивных или запасающих органов (Гуревич, Мячина, 1956; Мокроносов, 1981; King et al., 1967; Hansen, 1970). Это позволяет воссоздать достаточно достоверную картину применительно к локальному способу внесения удобрения. Более интенсивное формирование листового аппарата и активная его жизнедеятельность обуславливаются образованием центра с повышенным запросом на ассимилянты в виде корней высокосолевого статуса. В свою очередь, данная часть корней по принципу обратной связи (Pinto, 1980) обеспечивает более высокий уровень жизнедеятельности фотосинтезирующих органов. О возможности воздействия на эндогенные механизмы регуляции фотосинтеза в целом растении свидетельствуют данные о повышении интенсивности фотосинтеза при изменении соотношения массы листьев и корней в пользу последних (Казарян, Дадтян, 1967; Абрамян, Арустамян, 1981). Отмечалось усиление фотосинтеза при укоренении изолированных листьев томатов (Иванов, 1970).

В заключение выражаем надежду, что возможность регуляции деятельности фотосинтетического аппарата путем создания в почве очагов повышенной концентрации ионов привлечет более пристальное внимание физиологов растений, чем это наблюдалось до настоящего времени.

Накопление биомассы надземными органами. Рост растений, накопление ими органического вещества является конечным результатом взаимодействия организма с факторами внешней среды, итогом сложнейших, часто взаимоисключающих друг друга процессов, протекающих в его клетках, тканях и органах. Поэтому накопление биомассы растениями считается основным интегральным показателем их отзывчивости на то или иное воздействие.

В настоящее время в литературе накоплен большой фактический материал относительно влияния способов внесения основного минерального удобрения на процессы роста и развития растений. О положительном действии локального применения удобрений на накопление биомассы растениями сообщается во многих работах (Сабинин, 1934; Минина, 1935; Гилис, 1975; Сия-

Таблица 30

Динамика накопления биомассы целым растением пшеницы,
г/на 100 растений (среднее за два года)

| Вариант опыта | Кущение | Клошение | Молочная спелость | Восковая спелость |
|-----------------------------|---------|----------|-------------------|-------------------|
| Без удобрения | 8,3 | 83 | 133 | 148 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 15,6 | 118 | 173 | 232 |
| (NP) ₆₀ локально | 18,3 | 124 | 199 | 258 |
| (NP) ₃₀ локально | 14,3 | 115 | 189 | 229 |

гин, 1975; Артюхов и др., 1976). Изменение ростовой функции при взаимодействии части корневой системы растения с очагом высокой концентрации ионов является отражением тех особенностей взаимосвязей процесса корневого питания и роста, которые при этом возникают.

В работе П. Х. Ная и П. Г. Тинкера (1980) отмечается: «...рост растений оказывается непосредственно связанным с процессом поглощения питательных элементов. Это в некотором смысле указывает на то, что необходимым условием непрерывного поглощения питательных элементов является увеличение размеров самого растения как потребителя питательных веществ» (с. 240). Говоря иными словами, существует тесная связь и взаимообусловленность процессов роста растений и усвоения ими питательных веществ. Ускоряя рост растений путем создания оптимальных условий корневого питания, мы тем самым открываем возможность для более полного использования самих элементов питания.

Наиболее полно и ярко связь этих важнейших процессов в растении проявляется в случае локального применения удобрения. Об этом свидетельствуют и наши многолетние наблюдения на нескольких сортах яровой пшеницы, кукурузы и других культурах, проведенные при самых разнообразных сочетаниях гидротермических условий. В результате была выявлена такая характерная особенность локального применения удобрения, как интенсификация ростовых процессов на начальных этапах развития растений. Об этом, в частности, свидетельствуют данные, полученные в полевом опыте на твердой пшенице Харьковская 46 (табл. 30). К фазе кущения при локальном внесении нитроаммофоса растения накопили органического вещества почти на 20% больше, чем при разбросном способе. Половинная доза NP в конечном итоге обеспечивает накопление биомассы почти равной той, которую имеют растения при полной дозе азота и фосфора, внесенной вразброс.

Повышение дозы удобрения при рядковом внесении удобрения сказывается положительно на росте многих растений. В опытах В. С. Соколова и Д. А. Смиловенко (1975) на дерново-подзолистой супесчаной почве отмечалось значительное увеличение

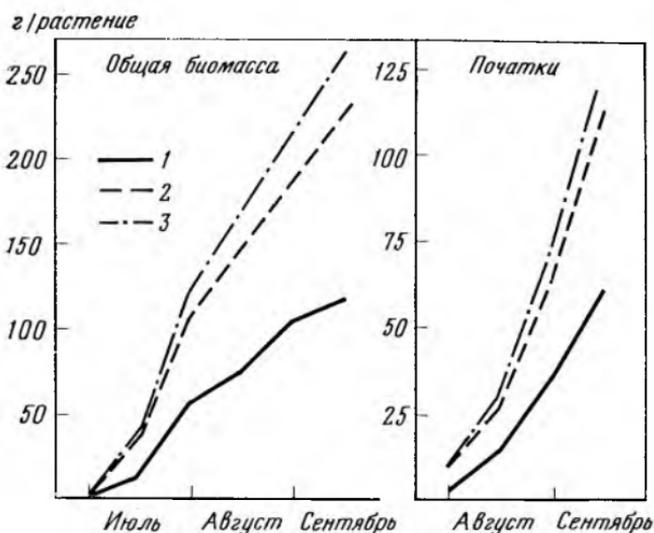


Рис. 23. Динамика накопления биомассы кукурузой при различных способах внесения удобрения

1 — без удобрения, 2 — разброс, 3 — локально

биомассы растениями кукурузы, ячменя, кормовой свеклы и ре-дуса с увеличением дозы нитрофоски с 30 до 90 кг действующего вещества на гектар. На 24—26-й день после посева масса растений кукурузы по $(NPK)_{90}$ была больше, чем по $(NPK)_{30}$, на 25%, на 52 день на 179%, ячменя соответственно 21 и 60%, кормовой свеклы — 43 и 86%.

Преимущество по накоплению органического вещества на ранних этапах развития растений при локальном применении удобрения наиболее ярко проявляется в условиях недостаточной водообеспеченности. Так, в 1975 г. вес биомассы ста растений пшеницы Саратовская 36 в фазе кущения при локальном внесении нитроаммофоса составил 31,9 г, при разбросном — 15,0 г; по сорту Харьковская 46 соответственно 26,8 и 20,1 г. С учетом того, что ленточное размещение удобрения обеспечивает синхронный рост надземной части и корневой системы, ясна роль ускорения морфогенетических процессов в формировании более продуктивных растений в условиях недостаточного увлажнения. В том же 1975 г. в фазе молочной спелости вес ста растений сорта Саратовская 36 составлял при разбросном внесении нитроаммофоса 120,1, при локальном — 188,6 г; по сорту Харьковская 46 — соответственно 124,9 и 173,1 г.

Наблюдения показали, что локальное применение удобрений оказывает положительное действие на рост и накопление биомассы такой теплолюбивой культуры, как кукуруза (рис. 23). В условиях Южного Урала и сходных с ним регионах с ранним наступлением осенних похолоданий и заморозков это имеет особенно важное значение.

Таблица 31

Влияние способа внесения удобрения на кущение и образование вторичных корней у яровой пшеницы

| Вариант опыта | Начало выхода в трубку | | | | | |
|------------------------------|------------------------|-----|--------------------|-----|-------------|-----|
| | Московская 35 | | Мироновская яровая | | Кутулукская | |
| | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| Без удобрения | 4,3 | 0,5 | 2,6 | 0,3 | 1,6 | 0,4 |
| (NPK) ₆₀ вразброс | 5,4 | 1,4 | 3,6 | 0,9 | 2,1 | 0,6 |
| (NPK) ₆₀ локально | 6,0 | 1,6 | 3,3 | 0,9 | 2,8 | 1,7 |
| (NPK) ₉₀ локально | 5,9 | 1,5 | 4,1 | 1,6 | 3,0 | 2,0 |

Цветение

| | | | | | | |
|------------------------------|------|-----|------|-----|------|-----|
| Без удобрения | 8,4 | 0,1 | 7,3 | 0,1 | 7,0 | 0,1 |
| (NPK) ₆₀ вразброс | 11,1 | 0,4 | 8,9 | 0,2 | 8,0 | 0,4 |
| (NPK) ₆₀ локально | 11,7 | 0,4 | 9,8 | 0,4 | 9,4 | 0,7 |
| (NPK) ₉₀ локально | 11,9 | 0,5 | 10,5 | 0,5 | 10,3 | 0,8 |

Примечание. 1 — число узловых корней на одно растение; 2 — число побегов кущения на одно растение. В фазе цветения учтены боковые побеги с нормально сформировавшимся колосом.

Усиление ростовых процессов у зерновых злаков при локальном применении удобрения в сочетании с хорошей влагообеспеченностью может приводить к более раннему и сильнее выраженному полеганию посевов. Однако это нельзя считать недостатком технологии, а скорее дополнительным подтверждением стимуляции ростовой функции. Для того чтобы и в такие годы получать максимальный эффект, необходимо применять удобрения в сочетании с ретардантами. Кардинальное решение вопроса может быть достигнуто на пути создания устойчивых к полеганию сортов.

Формирование побегов кущения зерновых злаков. Формирование боковых побегов в ряде случаев выступает в качестве важного фактора повышения продуктивности посевов, являясь в то же время своеобразным показателем соответствия условий внешней среды потребностям растения. Яровая пшеница относится к числу растений с невысокой способностью к кущению (Носатовский, 1965; Гирфанов, 1976). При неблагоприятных условиях произрастания (недостаток влаги, элементов корневого питания) урожай зерна формируется в основном за счет главного побега. В связи с этим изучение влияния локального применения удобрения на кущение представляет большой интерес.

Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что локальное внесение удобрений оказывает большее положительное влияние на общую и продуктивную кустистость, чем разброс

ное (Минина, Некрасова, 1936; Омельянюк, 1974; Булаев, 1974б; Гилис, 1975; и др.). Наши многолетние наблюдения, проведенные на ряде сортов яровой пшеницы, также убедительно свидетельствуют о положительном влиянии ленточного способа на образование побегов кущения (табл. 31). При этом отмечается положительная связь числа побегов кущения с количеством узловых корней.

Формирование большего числа побегов при локальном применении удобрения является еще одним свидетельством лучшей, чем при разбросном способе, обеспеченности растений элементами питания, обуславливающей более активное протекание морфогенетических процессов. В литературе отмечается, что освобождение боковых почек от ингибирующего действия верхушечной почки побега происходит в условиях повышенного уровня азотного питания и водоснабжения, когда снимается внутренняя конкуренция за воду, углеводы и элементы питания (McIntyre, 1977). В наших опытах выявлены и некоторые различия в реакции сортов на локальное применение нитрофоски. В частности, способ внесения удобрения практически не оказал влияния на число побегов и узловых корней в первый срок определения у растений сорта Мироновская яровая. Обнаружена неодинаковая реакция растений разных сортов на увеличение дозы НРК с 60 до 90 кг/га при локальном внесении нитрофоски. По-видимому, она свидетельствует о генетически обусловленных различиях отзывчивости сортов на воздействие высоких концентраций ионов. Однако данный вопрос остается пока практически не изученным, поэтому испытание сортов на фоне различных способов применения удобрений представляет большой интерес. Вероятно, получить важные сведения можно при изучении влияния локального способа на формирование оптимальной густоты посева для растений, обладающих высокой побегообразующей способностью (озимые рожь, пшеница, просо и другие культуры). Целесообразно испытание данного способа и в селекционных питомниках с целью повышения коэффициента размножения новых форм и сортов растений. Его положительное действие на оргоанообразование и развитие, на наш взгляд, должно обеспечить сравнительно выравненное созревание и в условиях изреженных посевов.

Формирование элементов структуры колоса. Известно, что урожай злаков с единицы площади определяется числом колосковых стеблей, количеством колосков и зерновок в колосе, массой зерен. Размер колоса определяется природой сорта и условиями внешней среды, в частности уровнем корневого питания (Писарев, 1937; Станков, 1938; Носатовский, 1965; Гирфанов, 1976; и др.). Повышенная температура, недостаток влаги и азота, избыток фосфора в ранний период оказывают отрицательное влияние на формирование колоса. В дальнейшем никакое улучшение условий произрастания не в состоянии изменить число образовавшихся колосков (Потапов, 1969).

Таблица 32

Влияние способа внесения нитроаммофоса на элементы структуры колоса твердой пшеницы Харьковская 46

| Вариант опыта | Длина колоса, см | Число колосков в колосе | Число зерен в колосе | Масса 1000 зерен, г |
|-----------------------------|------------------|-------------------------|----------------------|---------------------|
| Без удобрения | 3,4 | 7,0 | 12,3 | 36,4 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 4,4 | 9,0 | 15,0 | 36,8 |
| (NP) ₆₀ локально | 5,0 | 10,6 | 21,1 | 38,8 |
| (NP) ₃₀ локально | 4,3 | 9,4 | 17,7 | 38,8 |

По данным ряда работ (Вильдфлуш, Солдатенков, 1971; Булаев и др., 1976; Қаликинский, 1977; Трапезников и др., 1977), локальное применение удобрений оказывает большее положительное действие на формирование элементов колоса, его озерненность и массу зерен, чем разбросное внесение.

Известно, что образование надземных органов растения, их число и размер обуславливаются состоянием меристематической ткани апикальных точек роста. В связи с этим особый интерес представляет характер действия способов внесения удобрения на формирование элементов структуры колоса в условиях дефицита влаги на начальных этапах онтогенеза злаков. В период закладки колоса прямое отрицательное действие недостатка влаги дополняется уменьшением доступности элементов питания почвы и внесенных удобрений, снижением размеров и активности фотосинтезирующих органов. Поскольку очаг высокой концентрации ионов оказывает положительное влияние на процессы воздушного и корневого питания растения, это находит отражение в формировании репродуктивных органов. Хорошая обеспеченность меристемы продуктами жизнедеятельности фотосинтезирующих органов и корневой системы обуславливает высокий уровень метаболизма точек роста и других процессов, определяющих размер и число органов отложения запасных веществ и при недостатке влаги. Иллюстрацией тому могут быть результаты, полученные на яровой пшенице в 1973 и 1975 гг. (табл. 32).

В 1975 г. не было осадков в течение всего вегетационного периода, в 1973 г. — в первую его половину. Локальное применение нитроаммофоса, даже в половинной дозе, способствовало формированию более крупного колоса, чем разбросное внесение под культивацию (NP)₆₀. Заметно выше оказалась озерненность колосьев, что свидетельствует, по-видимому, о наличии более благоприятных условий для формирования цветков и их оплодотворения. Сходные результаты по структуре колоса при засухе были получены и на других сортах яровой пшеницы. В 1975 г. преимущество локального применения NPK четко проявилось и на ячмене: на серой лесной почве при разбросном внесении в колосе сформировалось 13, при локальном — 15,5 зерен. К тому же в последнем случае 28 растений из ста имели боковые про-

дуктивные побеги против восьми растений в условиях разбросного применения удобрения.

Существенным резервом повышения урожая является и лучшая выполненность зерновок. Характерно, что большая их масса часто сочетается с повышенным числом зерновок в колосе растений, произрастающих на фоне ленточного применения удобрения. Данный факт является одним из показателей положительных изменений в распределении ассимилятов в растении, отложении их в форме запасных соединений.

Усвоение растениями элементов минерального питания

Химический состав надземных органов. Изучению химического состава растений в агрохимических и физиологических исследованиях всегда уделялось большое внимание (Журбицкий, 1963; Сабинин, 1971б; Шарапов, 1973 и др.). Большое число работ посвящено изучению влияния условий внешней среды, в том числе и корневого питания, на содержание и накопление в органах растения микро- и макроэлементов.

Химический состав растений положен в основу метода листовой диагностики обеспеченности растений элементами минерального питания (Болдырев, 1976; Церлинг, 1978). Известно, что наиболее высокое содержание азота, фосфора и калия характерно для тканей молодых растений, химический состав которых довольно полно отражает условия минерального питания (Демолон, 1961). Не был обойден вниманием исследователей данный вопрос и при изучении способов внесения удобрения. Из отечественных работ необходимо отметить исследования Д. А. Сабинина и его сотрудников (Сабинин, 1934; Минина, 1935). Один из принципиальных вопросов, который был поставлен авторами, заключался в том, что значение техники внесения удобрений нельзя сводить только к влиянию на количество усвоенных растением питательных веществ. Обращалось внимание на необходимость более детального изучения утилизации питательных веществ внутри растения.

С учетом сказанного попытаемся рассмотреть данные по динамике изменения химического состава растений яровой пшеницы Харьковская 46. Полевые опыты проводили на выщелоченном черноземе с достаточно высокой обеспеченностью почвы подвижным калием (более 15 мг K_2O на 100 г почвы). В табл. 33 представлены средние данные за два года. Из них следует, что локальное применение удобрения оказывает положительное действие на содержание общего азота и фосфора лишь на начальных этапах жизни растений. К фазе колошения повышенное содержание азота в случае локального внесения удобрения сохраняется лишь в листьях, а фосфора — во всех органах яровой пшеницы. С наступлением периода отложения веществ в запас количество азотистых и фосфорных соединений оказывается более высоким в растениях, выращенных в условиях разбросного

Таблица 33

Содержание элементов питания в органах яровой пшеницы Харьковская 46 при различных способах внесения нитроаммофоса

| Вариант опыта | Кущение | Колошение | | | Молочная спелость | | | Восковая спелость | |
|-------------------------------|---------|-----------|----------|-------|-------------------|----------|-------|-------------------|-------|
| | | листья | соломина | колос | листья | соломина | колос | листья + соломина | колос |
| N | | | | | | | | | |
| Без удобрения | 4,12 | 3,28 | 1,42 | 2,29 | 3,05 | 1,13 | 1,98 | 0,89 | 2,67 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 4,58 | 3,45 | 1,33 | 2,19 | 2,71 | 1,08 | 1,93 | 0,98 | 2,70 |
| (NP) ₆₀ локально | 4,85 | 3,69 | 1,33 | 2,12 | 2,55 | 0,96 | 1,92 | 0,84 | 2,79 |
| (NP) ₃₀ локально | 4,66 | 3,10 | 1,36 | 1,99 | 2,66 | 1,00 | 1,99 | 0,77 | 2,55 |
| P ₂ O ₅ | | | | | | | | | |
| Без удобрения | 0,39 | 0,41 | 0,24 | 0,72 | 0,32 | 0,19 | 0,64 | 0,24 | 0,91 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 0,66 | 0,34 | 0,25 | 0,72 | 0,33 | 0,20 | 0,72 | 0,23 | 0,96 |
| (NP) ₆₀ локально | 0,84 | 0,41 | 0,27 | 0,78 | 0,31 | 0,18 | 0,63 | 0,18 | 0,93 |
| (NP) ₃₀ локально | 0,73 | 0,35 | 0,30 | 0,70 | 0,33 | 0,21 | 0,73 | 0,18 | 0,95 |
| K ₂ O | | | | | | | | | |
| Без удобрения | 4,23 | 3,66 | 2,38 | 2,04 | 1,80 | 1,31 | 1,05 | 1,07 | 0,55 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 4,17 | 3,57 | 2,13 | 2,19 | 1,79 | 1,39 | 1,18 | 1,08 | 0,58 |
| (NP) ₆₀ локально | 4,15 | 3,03 | 2,88 | 3,31 | 1,23 | 1,27 | 1,09 | 1,07 | 0,56 |
| (NP) ₃₀ локально | 3,94 | 3,28 | 3,09 | 2,86 | 1,42 | 1,38 | 0,74 | 1,02 | 0,57 |

применения удобрения. Данная закономерность проявляется лишь в отношении вегетативных органов и не относится к колосу. Последнее является отражением тех особенностей в распределении питательных веществ в растении, которые вызывают взаимодействие части корневой системы растения с очагом высокой концентрации ионов.

Особенностью действия локального внесения удобрения на начальных этапах жизни растений является то, что более интенсивное накопление биомассы сочетается с повышенным содержанием элементов питания и белковых веществ (табл. 34).

Опыт проводился с сортом Саратовская 36 в деревянных ящиках при люминесцентном освещении. Растения выращивали на 16-часовом дне. Нитрофоску в одном случае перемешивали со всем объемом почвы, в другом — вносили в виде ленты на глубину 10 см. В оба срока определения содержание белкового азота было выше в растениях, выращенных при локальном применении удобрения, чем при равномерном перемешивании его со всем объемом почвы. Особенно ощутимые различия были получены в начале выхода в трубку. Содержание общего азота в листьях растений обоих вариантов оказалось практически одинаковым, но белкового азота в условиях ленточного размещения со-

Таблица 34

Содержание форм азота и общего фосфора в надземных органах яровой пшеницы, %

| Способ внесения НРК | Орган | Азот | | | P ₂ O ₅ |
|---------------------|---------------------|-------|------------|----------|-------------------------------|
| | | общий | небелковый | белковый | |
| Кущение | | | | | |
| Вразброс | Вся надземная часть | 4,99 | 1,68 | 3,31 | 1,51 |
| Локально | То же | 5,23 | 1,67 | 3,56 | 1,69 |
| Начало трубкования | | | | | |
| Вразброс | Листья | 4,88 | 1,47 | 3,41 | 1,07 |
| | Соломина | 2,85 | 0,75 | 2,10 | 1,13 |
| Локально | Листья | 4,76 | 0,87 | 3,89 | 1,50 |
| | Соломина | 3,36 | 0,89 | 2,47 | 1,53 |

держалось на 0,48% больше. Более высоким, особенно в начале выхода в трубку, было содержание общего фосфора в органах пшеницы.

Накопление элементов питания в надземной части растений. Вопросу потребления элементов питания растениями в связи со способами внесения удобрения уделялось достаточно много внимания. Во многих работах подчеркивается положительное действие данной технологии на динамику накопления растениями питательных веществ (Вильдфлуш, Сиротин, 1971; Трапезников, 1966; Булаев, 1974а; Гилис, 1975; Каликинский, 1977; и др.).

Различия в их накоплении при неодинаковых способах внесения удобрения в наибольшей мере проявляются на начальных этапах развития растений. Об этом, в частности, свидетельствуют данные, полученные нами на яровой пшенице и кукурузе (рис. 24).

Положительное действие локального применения удобрения обуславливается сочетанием усиленного роста растений с повышенным содержанием в тканях элементов питания. При этом изменяется не только количественная сторона минерального питания растений, но и качественная, т. е. соотношение элементов (Журбицкий, 1963). При локальном способе соотношение азота, фосфора и калия оказывается более узким, чем при разбросном (табл. 35). Происходит это за счет того, что накопление фосфора надземными органами растения на начальных этапах развития усиливается в большей степени, чем азота. Ленточное размещение нитроаммофоса стимулирует накопление растениями калия, хотя последний и не был внесен с удобрением. Следовательно, имело место более эффективное использование элемента из самой почвы.

В свое время Д. А. Сабинин (1934) обращал внимание на то, что значение техники внесения удобрений нельзя сводить только к влиянию на количество усвоенных растением питательных

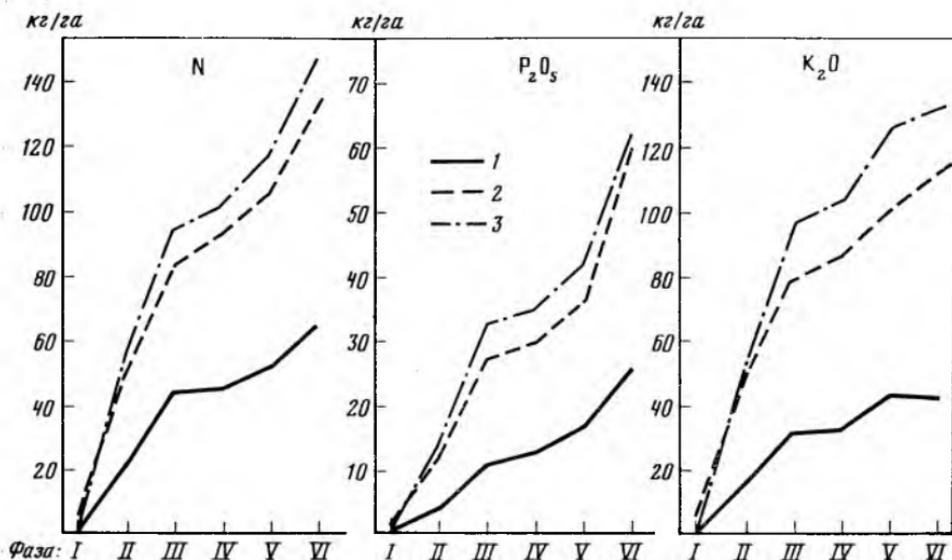


Рис. 24. Динамика накопления азота, фосфора и калия в надземной части растений кукурузы при различных способах внесения удобрения

1 — без удобрения, 2 — вразброс, 3 — локально

веществ. В качестве доказательства выдвинутого положения приводились данные вегетационных опытов с кукурузой (табл. 36).

Приведенные результаты в высшей степени интересны. Гнездовое внесение калия почти в 4 раза усилило накопление растениями фосфора по сравнению с гнездовым внесением последнего. Разительные контрасты были получены и с выносом растениями азота. Произрастание растений в условиях вегетационных опытов имеет ряд особенностей, поэтому подобные результаты, по-видимому, невозможно получить в естественных условиях. Тем не менее результаты эксперимента свидетельствуют о больших возможностях локального применения удобрения как фактора регуляции поглощения, усвоения и распределения питательных веществ в растении.

Из данных урожая зерна кукурузы вытекает и еще один важный вывод. Гнездовое внесение любого из трех испытывавшихся элементов питания приводило практически к получению одного и того же количества зерна. Прибавка зерна по сравнению с перемешиванием NPK со всем объемом почвы составляла 11,4—14,9 г на растение, что позволяет говорить о неспецифическом действии очага высокой концентрации ионов на продукционный процесс. В какой мере данное явление проявляется в условиях поля, сказать трудно. Нужны специальные исследования.

Многочисленные данные свидетельствуют о том, что способы локального применения удобрения повышают урожай культур и вынос элементов питания (Гилис, 1975; Булаев и др., 1976;

Таблица 35

Изменение соотношения элементов питания в целом растении яровой пшеницы Харьковская 46 в зависимости от способа внесения питроаммофоса

| Вариант опыта | Кущение | | | Колошение | | | Молочная спелость | | | Всковая спелость | | |
|-----------------------------|---------|-------------------------------|------------------|-----------|-------------------------------|------------------|-------------------|-------------------------------|------------------|------------------|-------------------------------|------------------|
| | N | P ₂ O ₅ | K ₂ O | N | P ₂ O ₅ | K ₂ O | N | P ₂ O ₅ | K ₂ O | N | P ₂ O ₅ | K ₂ O |
| Без удобрения | 8,5 | 1 | 8,0 | 5,9 | 1 | 5,8 | 4,9 | 1 | 4,0 | 3,2 | 1 | 1,7 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 6,3 | 1 | 4,5 | 6,1 | 1 | 7,4 | 4,6 | 1 | 4,0 | 3,3 | 1 | 1,7 |
| (NP) ₆₀ локально | 5,3 | 1 | 3,8 | 5,4 | 1 | 7,4 | 4,3 | 1 | 4,1 | 3,2 | 1 | 1,6 |
| (NP) ₃₀ локально | 5,7 | 1 | 3,8 | 4,8 | 1 | 7,6 | 3,9 | 1 | 3,2 | 3,0 | 1 | 1,7 |

Таблица 36

Влияние техники внесения удобрения на урожай зерна кукурузы и вынос азота и фосфора, г/растение (Сабинин, 1934)

| Вариант опыта | Вес зерна, г | Вынос | |
|---------------------------------|--------------|-------|-------------------------------|
| | | N | P ₂ O ₅ |
| Без удобрения | — | 0,324 | 0,052 |
| НРК смешано со всей почвой | 25,2 | 1,178 | 0,376 |
| НК смешано с почвой, Р в гнездо | 40,1 | 0,931 | 0,429 |
| НР смешано с почвой, К в гнездо | 36,6 | 0,865 | 1,582 |
| РК смешано с почвой, N в гнездо | 37,8 | 0,245 | 0,500 |

Каликинский, 1977; и др.). Сходные результаты получены и в наших опытах с кукурузой и зерновыми злаками (Трапезников, 1966; Трапезников и др., 1977).

С повышением дозы вносимых удобрений наблюдается тенденция к уменьшению различий в выносе элементов питания растениями, выращенными при разбросном и локальном их внесении. Так, в опытах В. Е. Булаева и сотрудников (1976) с ячменем при ленточном внесении (НРК)₅₀ вынос азота, фосфора и калия с урожаем оказался в 1,5 раза выше, чем при разбросном применении. С повышением дозы НРК до 100 и 150 кг/га различия в выносе сохранялись, но они были уже не столь значительными.

Нередко внесение половинной дозы удобрения локальным способом обеспечивает практически такой же вынос элементов питания, что при полной дозе вразброс (Трапезников и др., 1977; Пахомова и др., 1980). При этом отмечается меньший расход элементов питания на создание хозяйственно-ценной части урожая. Например, в опытах с сахарной свеклой при внесении N₁₂₀P₁₂₀K₁₅₀ вразброс под зяблевую вспашку вынос на 1 ц сахара составил по азоту 1,94 кг; P₂O₅—0,17; K₂O—5,39; S—0,66 кг, по половинной дозе локально соответственно 1,65; 0,15; 4,68 и 0,34 кг, т. е. имеет место более экономное использование элемен-

тов питания в процессе формирования урожая и отложения запасных веществ.

Коэффициент использования элементов питания из удобрений. Повышение коэффициента использования элементов питания из удобрений многими исследователями признается важнейшей задачей агрономической науки (Демолон, 1961; Журбицкий, 1963; Панников, 1964; Синягин, 1975; Кореньков, 1976).

А. В. Петербургский (1981) указывает, что разрыв между темпами повышения средних доз питательных веществ и ростом урожаев сельскохозяйственных культур объясняется неполным использованием элементов питания растениями. Азот и калий в год внесения удобрения используются зерновыми примерно лишь на 40%. Для обеспечения фактического выноса элементов с урожаем нужно вносить в 1,5—2 раза большие дозы удобрений. Фосфор в год внесения фосфорных удобрений используется и того меньше — на 10—15%, в последующие 3—4 года — не более чем на 25% (Юркин и др., 1976). В литературе приводятся и несколько иные данные по использованию фосфора. Отмечается, что в год внесения удобрения он используется на 10—25% и в последующие годы на 55—60% (Matzel, 1974). Остальная часть внесенного фосфора превращается в малодоступные или недоступные для растений соединения. В качестве одного из важнейших путей повышения коэффициента использования данного элемента предлагается меньшее перемешивание фосфорных удобрений с почвой, т. е. применение технологии локального внесения (Синягин, 1975; Гашон, 1976; Петербургский, 1981; и др.).

В настоящее время накоплен большой фактический материал, свидетельствующий о положительном действии данной технологии на использование растениями элементов питания из внесенных удобрений. Показано более интенсивное, чем при разбросном способе, поглощение ^{32}P при внесении суперфосфата в виде ленты на расстоянии 7,5 см от рядка кукурузы и хлопчатника (Nelson et al., 1949). Причем такое положение сохранялось на почвах как с низким, так и высоким содержанием фосфора.

В опытах с яровой пшеницей фосфорное удобрение в дозе 60 кг/га P_2O_5 вносили вразброс, локально лентами и горизонтальным экраном на глубину 5—7 и 15—17 см. Наблюдения за использованием ^{32}P показали, что наиболее высокий коэффициент использования фосфора был в случае ленточного размещения суперфосфата ниже семян на 2—3 см, он достигал 17—18%. При разбросном способе он составлял лишь 12,8%.

По данным финских исследователей (Kaila, Elonen, 1970), при внесении азота под яровую пшеницу вразброс коэффициент его использования равнялся примерно 30%, лентой на глубине 8 см — 42%. При сочетании ленточного способа внесения удобрения с орошением растения использовали 61% внесенного азота. В обзоре Б. Г. Хвощевой (1974) приводятся данные австралийских исследователей по использованию азота мочевины в

Таблица 37

Вынос яровой пшеницей элементов питания с урожаем и коэффициент их использования из удобрения

| Вариант опыта | Вынос, кг/га | | | Коэффициент использования, % | |
|-----------------------------|--------------|-------------------------------|------------------|------------------------------|-------------------------------|
| | N | P ₂ O ₅ | K ₂ O | N | P ₂ O ₅ |
| Без удобрения | 54,6 | 17,0 | 27,4 | — | — |
| (NP) ₆₀ вразброс | 78,0 | 23,3 | 39,4 | 39 | 40 |
| (NP) ₆₀ локально | 93,7 | 27,5 | 48,5 | 65 | 47 |
| (NP) ₃₀ локально | 77,1 | 23,6 | 38,6 | 75 | 22 |

опытах с орошаемым хлопчатником. При разбросном внесении растения использовали 14% азота удобрения, при внесении мочевины с поливной водой — 27%, ленточном — 45%. В последнем случае был получен и более высокий урожай.

Положительное влияние локальных способов внесения удобрения на использование элементов питания подтверждается обоими применяющимися для этих целей методами: с использованием изотопных индикаторов и разностным. Последний дает несколько завышенные показатели, но зависимость от способа применения удобрения остается (Каликинский, 1977).

Определение коэффициента использования удобрений разностным методом на яровой пшенице вполне согласуется с имеющимися литературными данными (Гилис, 1975; Медведев, 1980; и др.). Технология локального применения удобрения (нитроаммофос) в наших опытах способствовала существенному повышению коэффициента использования азота и фосфора (табл. 37). Наиболее четко это проявляется при внесении меньшей дозы удобрения. По-видимому, данная особенность является одной из причин многократно подтвержденного факта, что одних и тех же урожаев сельскохозяйственных культур можно добиться при внесении в 2 раза меньших доз удобрения локальным способом. Вполне вероятно, что при этом может оказаться менее существенным последствие на последующие культуры. Много лет назад по данному поводу было высказано одно интересное замечание о том, что «высокое последствие удобрения лишь свидетельствует о нашем неумении внести его так, чтобы получить полное использование всего внесенного количества в первом же году» (Бобко, 1934, с. 28).

Актуальность вопроса повышения эффективности удобрений возрастает по мере увеличения их производства и применения в растениеводстве. Ограниченность невозобновляемых источников сырья для производства фосфорных удобрений, опасность загрязнения окружающей среды, особенно нитратами, экономические факторы побуждают к поиску наиболее рациональных путей применения минеральных удобрений. Одним из них и являются способы локального внесения удобрений.

Устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды

Специальных исследований влияния локального применения основного минерального удобрения на устойчивость растений к неблагоприятным условиям, по-видимому, не проводилось. Встречающиеся по данному вопросу отдельные разрозненные сведения относятся к числу сопутствующих наблюдений. До настоящего времени не привлекали должного внимания фитопфизиологов слова Д. А. Сабина (1934) о том, что необходимо «обосновать приемы механизации внесения удобрений не только и может быть не столько в целях более экономного использования туков, сколько, чтобы подойти к разработке таких приемов техники применения удобрений, которые были бы орудием нужного нам воздействия на темп развития, устойчивость растения к неблагоприятным воздействиям засухи, мороза» (с. 13). Наличие обширной зоны рискованного земледелия в нашей стране, казалось, должно было бы способствовать развитию исследований в данном направлении и при разработке эффективных технологий применения минеральных удобрений.

Относительно влияния уровня минерального питания на устойчивость растений к засухе имеется обширная литература (Генкель, 1967, 1978; Алексеев, Гусев, 1957; Сказкин, 1961; Альтергот, Мордкович, 1977; и др.). По-видимому, многое из того, что установлено ранее применительно к технологии разбросного внесения минеральных удобрений, приложимо и к способам локального их применения. Но могут быть и некоторые отличия, поскольку в данном случае часть корневой системы функционирует в условиях необычно высокого содержания ионов. Представляется, что одним из показателей таких различий является выявленная нами небольшая продолжительность выделения папки высокосолевыми корнями томатов, более высокая водоудерживающая способность листьев. Наличие повышенного уровня фосфорного питания в начале развития растений также должно оказывать положительное действие на энергетический обмен и повышение устойчивости к неблагоприятным условиям произрастания (Самуилов, 1978).

В литературе есть указания, что локальное внесение минеральных удобрений повышает устойчивость озимых злаков к неблагоприятным условиям перезимовки (Каликинский, 1977; Медведев, 1980), общую выживаемость растений. Так, в среднем за три года в вариантах с ленточным размещением удобрения на 1 м² сохранилось 347 растений ячменя и 331 растение озимой ржи, а при разбросном внесении соответственно 322 и 307 растений (Медведев, 1980). О положительном влиянии локального применения удобрения на перезимовку озимой ржи сообщается и в других работах (Салимгареев, 1976). Растения отличались более высоким содержанием растворимых углеводов в ходе перезимовки, чем в случае внесения (NP)₄₀ под культивацию. По-

вышению выживаемости растений в летний период, по-видимому, способствовала и более развитая корневая система. В начале выхода в трубку на одно растение при ленточном способе внесения приходилось 23 вторичных корня, при разбросном — 17. Урожай зерна в среднем за пять лет составил соответственно 32,9 и 30,3 ц/га.

В одном из наших микрополевых опытов с яровой пшеницей Московская 35 были получены следующие результаты. К фазе полной спелости на неудобренных делянках площадью 0,225 м² сохранилось по 94 растения, при внесении (NPK)₈₀ путем перемешивания со слоем почвы 0—10 и 0—25 см — 106 растений и лентой на глубину 10 см в середину 15-сантиметровых междурядий — 112 растений.

Основным интегральным показателем устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды является их продуктивность. В ряде работ отмечается положительное влияние локального способа внесения минеральных удобрений в условиях засухи. Так, в условиях короткого вегетационного периода Швеции, засухи весной и в начале лета, внесение 123 кг/га азота вразброс повысило урожай пшеницы по сравнению с контролем (без азота) на 7 ц/га, внесение той же дозы локально — на 20 ц/га (Нуһтаpаlо, 1971, цит. по Хвощевой, 1974). В условиях сильной засухи 1975 г. в наших опытах на выщелоченном черноземе урожай зерна яровой пшеницы Саратовская 36 и Харьковская 46 без удобрения составил соответственно 13,7 и 9,9 ц/га, при разбросном внесении нитроаммофоса — (NP)₈₀ — 15,2 и 12,3 ц/га, локальном — 19,4 и 15,6 ц/га. Ленточное внесение половинной дозы обеспечило формирование более высокого урожая зерна, чем полная доза вразброс. В опыте, проведенном с сортом Московская 35 в условиях засушлика (растения выращивали в сосудах без дна), NPK вносили путем перемешивания со всем объемом почвы и лентой на глубину 10 см. В первом случае урожай зерна по сравнению с неудобренными растениями повысился на 5, во втором — на 18%.

Л. Л. Омелянюк и П. И. Воропин (19806) указывают на высокую эффективность локального внесения минеральных удобрений под ячмень как при хорошем водообеспечении растений, так и в условиях засухи. Имеются сведения и противоположного характера. Отмечается, что на легкосуглинистых почвах эффективность локального способа снижается, а при остром дефиците влаги урожай ячменя может оказаться ниже, чем при разбросном способе (Каликинский, 1977). Связывается это с более интенсивным в первом случае ростом растений, большей площадью листьев и большим испарением воды по сравнению с менее развитыми растениями при разбросном внесении удобрения.

Наряду с изучением действия способов внесения удобрения на устойчивость к недостатку влаги большой интерес представ-

ляет познание особенностей метаболизма и продукционного процесса в условиях пониженных температур.

Исследованиями ряда авторов (Дадыкин, 1951; Коровин, 1972; Штраусберг, 1965 и др.) показана важная роль концентрации питательного раствора в усвоении ионов растениями, их продуктивности и ускорении созревания при низких температурах почвы. Разработаны так называемые «северные дозы» с соотношением между азотом, фосфором и калием как 1:3:1,5. Представляется, что подобного же результата можно добиться и при внесении меньших количеств фосфора, применив технологию локального внесения основного удобрения. Наличие очага высокой концентрации ионов с преобладанием в нем фосфора и калия и контакта с ним лишь части корневой системы может привести к получению желаемых результатов.

Многоуровневый характер развития адаптаций к неблагоприятным факторам внешней среды в случае применения различных способов внесения удобрений требует глубоких теоретических исследований формирования гомеостаза растений с учетом функционирующих в нем регуляторных систем (Генкель, 1978), системного подхода решения проблемы (Урманцев, 1979).

Критические периоды в минеральном питании растений и способы внесения удобрений

Введение в биологическую литературу понятия о критических периодах (Броун, 1897) обусловлено неодинаковой отзывчивостью растений на факторы внешней среды. Дальнейшие исследования подтвердили наличие критических периодов в онтогенезе растений как в отношении гидротермических факторов (Анци, 1929; Сказкин, 1961; и др.), так и в отношении минерального питания (Носкова, 1936; Козлихин, 1936; Добрунов, 1938; Авдонин, 1940; и др.). Но среди авторов не было единства взглядов на понимание критических периодов. Часть из них связывала критические периоды в минеральном питании со сроками интенсивного поглощения элементов или же с резко отрицательной реакцией растений на исключение из питательной среды отдельных ионов (Евсеев, 1935; Носкова, 1936; Авдонин, 1940; Демиденко, 1945). Однако даже кратковременное исключение какого-либо элемента из питательной среды ведет к нежелательным последствиям, которые не всегда поддаются учету (Самохвалов, 1940). Кроме того, применение данного методического подхода лишает исследователя возможности оказывать активное положительное воздействие на процессы роста и развития растений (Добрунов, 1956).

Исследованиями Л. Г. Добрунова (1938, 1956) выявлены критические периоды в онтогенезе конопли отдельно для вегетативных и генеративных органов. По мнению автора, в основе критического периода в минеральном питании находится не интенсивность поглощения элементов, а специфическая отзывчивость организма на воздействие рассматриваемого фактора, вы-

раженная в значительных изменениях ростовых процессов, различном соотношении органов и существенных сдвигах в его развитии.

Д. А. Сабинин (1934), признавая наличие переломных этапов в корневом питании растений, отмечал, что при выращивании растений нужно создавать такие условия питания, которые вызывали бы необходимый для высокой продуктивности темп развития и формообразования, а также направленность биохимических процессов. По-видимому, впервые была высказана мысль о связи критического периода в минеральном питании кукурузы с техникой внесения удобрения, в частности с гнездовым размещением фосфора (Сабинин, 1934; Минина, 1935; Минина, Некрасова, 1936).

Изучение онтогенетической отзывчивости раннеспелой кукурузы Воронежская 76 на сроки внесения НРК показало, что непродолжительный период от фазы образования 3—4 листа до 5—6 листа может быть назван критическим в минеральном питании растения (Добрунов, Трапезников, 1964).

Обеспечения растения в критический период элементами питания в нужном количестве и соотношении можно достичь не только с помощью оптимальных сроков внесения удобрения, но и путем соответствующего пространственного их размещения относительно корневой системы. Локальные способы применения удобрений позволяют регулировать время начала использования питательных веществ растениями в большей мере, чем при разбросном внесении.

Повышенная отзывчивость многих культурных растений, особенно зерновых злаков, на обеспечение их в ранний период жизни фосфором общеизвестна. По мнению многих исследователей, это соответствует критическому периоду в минеральном питании фосфором. Технология локального применения фосфорного удобрения как нельзя лучше соответствует этим положениям.

Для обеспечения интенсивного роста и процессов органообразования на ранних этапах онтогенеза, особенно формирования колоса, растения должны обеспечиваться и соответствующим количеством азота, что также достигается при локальном внесении азотных удобрений. Для усиления отложения белковых веществ у зерновых злаков целесообразно испытать сочетание данной технологии с включением в состав удобрения азота в медленнодействующей форме.

Технология локального применения в большей степени, чем разбросное внесение, позволяет использовать удобрения с учетом наличия критических периодов в минеральном питании растений. Путем соответствующего пространственного размещения очага удобрения в почве относительно корневой системы можно регулировать время начала использования элементов питания растениями более эффективно, чем сроками внесения. В наибольшей мере это применимо для культур сплошного сева при выращивании растений без искусственного полива, когда поверх-

ностное внесение удобрений малоэффективно. Представляется, что более высокая отзывчивость на локальное применение удобрений по сравнению с разбросным способом в значительной степени обуславливается влиянием очага высокого содержания ионов в критический период минерального питания растений. Она проявляется в усилении поглощающей и синтетической деятельности корневой системы, активизации морфогенетических процессов и функционировании фотосинтетического аппарата, положительных сдвигах в пользу запасяющих органов донор-акцепторных отношений в целом растении.

Распределение ассимилятов в растении

Распределение ассимилятов в растении привлекает пристальное внимание исследователей, что вполне объяснимо. Ассимиляты, образовавшиеся в хлоропластах в процессе фотосинтеза, являются практически единственным источником свободной энергии, используемой растением для отправления всех своих физиологических функций. После ряда превращений часто в органах, далеко отстоящих от места первоначального синтеза, они откладываются в форме запасных соединений, составляющих основу наиболее ценной части урожая растения.

Вся сложная картина транспорта и распределения ассимилятов в растении представлена в книге А. Л. Курсанова (1976). Данному вопросу посвящены также более ранние работы автора (Курсанов, 1960, 1973) и ряд обобщений других исследователей (Мокроносов, 1981; Туркина, Павлинова, 1981). Серия работ по топографии распределения ассимилятов в растении выполнена И. Ф. Беликовым (1955а, б, 1973).

В результате изучения данной проблемы были раскрыты многие эндогенные механизмы регуляции ближнего и дальнего транспорта фотоассимилятов, а также его интегративная роль в функционировании растения как единой целостной системы. В ряде работ транспорт ассимилятов рассматривается как фактор эндогенной регуляции фотосинтетической функции (Мокроносов, 1973, 1981).

Исследование взаимодействий производящих и потребляющих ассимиляты органов позволило выявить не только значение метаболической активности аттрагирующих центров в распределении продуктов фотосинтеза, но и их детерминирующее действие на интенсивность усвоения углерода, скорость и направление передвижения ассимилятов. Однако сам фактор аттрагирования остается неизвестным. А. Л. Курсанов (1976) рассматривает три возможных направления исследований этого интереснейшего физиологического явления. 1. «Запрос» на ассимиляты определяется веществами-метаболитами, посылаемыми аттрагирующими центрами к донору фотоассимилятов. В качестве таких веществ могут выступать фитогормоны. 2. Вторая возможность может состоять в том, что плоды или меристемати-

ческие ткани посылают запрос в производящие органы в виде биоэлектрических сигналов. Это более быстрый путь передачи информации, чем скорость передвижения фитогормонов, и более соответствует скорости ответных реакций на запрос (Приступа, Курсанов, 1957). 3. Согласно третьему мнению (Wardlow, 1968), сила запроса той или иной ткани или органа определяется скоростью и полнотой использования ею поступивших ассимилятов.

Известно, что транспорт ассимилятов в целом растении находится под генетическим контролем. Однако факторы внешней среды (свет, температура, влага, элементы минерального питания, физиологически активные вещества) оказывают существенное влияние на направленность распределения ассимилятов. А. Л. Курсанов (1976) отмечает, что изучение таких смещений приближает нас к возможности регуляции использования ассимилятов для роста или для отложения в запас.

На каждом этапе индивидуального развития растения обычно имеют несколько аттрагирующих зон (Курсанов, 1976; Мокроносов, 1981). К их числу относятся верхушечная меристема стебля, кончики корней, формирующиеся плоды и запасющие паренхимные ткани. В онтогенезе растения происходит последовательная, генетически обусловленная смена аттрагирующих центров, обеспечивающая синхронизацию синтеза ассимилятов и их потребление (Прокофьев и др., 1957; Беликов, 1955, 1973).

Многочисленные примеры показывают реальную возможность активного вмешательства во взаимодействия производящих и запасующих органов, регулирования их конкурентных отношений. В принципе конкурентные отношения потребляющих органов между собой могут решаться либо путем усиления метаболической активности одних, либо подавлением других. Частичное или полное удаление одного из потребителей ассимилятов также приводит к изменению топографии их распределения (Беликов, 1957; Пинхасов, 1981; Austin, Edrich, 1975; Cook, Evans, 1978; Mondal et al., 1978). К перераспределению ассимилятов в пользу запасующих органов ведет также путь мобилизации пластических веществ вегетативных органов химическими соединениями (Прокофьев, 1965; Альтергот и др., 1966). Имеются сведения, что дефолиация яровой пшеницы, проведенная в ранний период ее развития (во время кущения), также способствует повышению продуктивности растений (Foltyn et al., 1978).

В настоящее время существует достаточно обширная литература, посвященная вопросам влияния минерального питания на распределение ассимилятов у растений (Анисимов, 1973, 1978; Тарчевский и др., 1973; Печенов, 1973; Курсанов, 1976; Moogby, 1977 и др.).

По мнению А. А. Анисимова (1973, 1978), влияние элементов минерального питания на фитогормональный аппарат является одним из путей их воздействия на транспорт ассимилятов у растений. Имеются сведения о большой роли обеспеченности ци-

токинами наливающихся зерновок в накоплении ими белков и углеводов (Michael et al., 1970). Отмечается, что у картофеля транспорт ^{14}C -ассимилятов к клубням соответствует содержанию в них ауксинов (Борзенкова, Мокронос, 1973). Ориентирующее действие на флоемный транспорт ассимилятов оказывают и гиббереллины.

Наличие тесной связи ростовых процессов с балансом фитогормонов и их антагонистов (Кефели, 1975) и обеспеченностью растений элементами питания открывает возможность целенаправленного воздействия на распределение ассимилятов в целом растении. Четко выраженная детерминированность поступления ^{14}C -ассимилятов в корни наблюдалась у молодых растений тыквы при помещении их на раствор, содержащий азот (Приступа, Курсанов, 1957). Дефицит фосфора в питательной среде резко усиливает нисходящий ток ассимилятов в корни, вызывая интенсивный рост, и снижает их поступление в листья, точки роста и боковые побеги (Андреева, Персанов, 1973). По мнению авторов, процесс распределения и использования ассимилятов в растении имеет решающее значение для продуктивности растений.

Сообщается о положительном действии высокой обеспеченности растений пшеницы калием на усвоение углерода и транспорт ассимилятов к колосу и корням в период налива зерна (Mengel, Haeder, 1974). Направленность потока продуктов фотосинтеза при некорневых подкормках растений в значительной мере обуславливается их онтогенетическим состоянием (Павлов, 1967; Четверикова и др., 1978).

В литературе практически отсутствуют сведения о влиянии способов внесения основного минерального удобрения на распределение ассимилятов и элементов питания в растении, хотя еще в 30-е годы Д. А. Сабинин (1934, 1971) рассматривал очаговое применение удобрений как фактор, оказывающий сильное влияние на распределение ассимилятов и их отложение в запас. Исследования, проведенные нами в последние годы, подтверждают данное положение (Трапезников и др., 1977, 1978, 1980б).

Наблюдения за распределением ассимилятов в зависимости от способа внесения удобрения проводили с применением метода изотопных индикаторов. Для фотосинтетического введения $^{14}\text{CO}_2$ использовали камеры из оргстекла или полиэтиленовой пленки. Целые растения экспонировали в атмосфере, содержащей меченую углекислоту, с удельной активностью 15—20 мккюри/л в течение 10—20 мин в утренние часы. Тем самым было учтено мнение, что при оценке мощности фотосинтетического аппарата и показателей продуктивности колосовых злаков необходимо принимать во внимание все фотосинтезирующие органы (Чиков и др., 1977). Для равномерного распределения $^{14}\text{CO}_2$ в камере устанавливали вентилятор. Растения фиксировали жидким азотом, расчленили на органы. Активность включения мет-

Таблица 38

Распределение ^{14}C -ассимилятов в надземной части яровой пшеницы в фазе трубкавания, %

| Орган | Вразброс | | Локально | |
|--------------------------------|----------|------|----------|------|
| | 20 мин | 24 ч | 20 мин | 24 ч |
| 1 лист сверху | 27,5 | 11,1 | 23,8 | 10,5 |
| 2 лист сверху | 20,9 | 12,7 | 18,9 | 5,7 |
| 3 лист сверху | 17,8 | 5,9 | 16,6 | 3,3 |
| Соломина + влагалище | 5,6 | 47,4 | 7,2 | 63,1 |
| Боковые побеги + нижние листья | 28,2 | 22,8 | 33,5 | 17,4 |

ки определяли на низкофономом торцовом счетчике. Коэффициент самопоглощения устанавливали для каждого органа растения (Вознесенский и др., 1965). Все расчеты проводили в соответствии с методикой (Вознесенский, 1973). Биологическая повторность для растений яровой пшеницы 5—10-кратная, аналитическая — 2-кратная.

Первые наблюдения за распределением ^{14}C -ассимилятов в зависимости от способа внесения нитрофоски были проведены на яровой пшенице Саратовская 36 в фазе выхода в трубку. Как отмечалось ранее, при ленточном размещении нитрофоски растения усваивали за 20 мин значительно больше $^{14}\text{CO}_2$, чем при разбросном способе. Не было выявлено принципиальных различий в распределении ассимилятов в надземной части растения (табл. 38). Через сутки основная масса ^{14}C -продуктов сосредоточивалась в соломине, по-видимому, значительная их доля была локализована в формирующемся колосе. Наиболее ярко это проявилось на фоне локального применения удобрения: почти 2/3 ^{14}C -ассимилятов от общего их количества в надземной части растения приходилось на соломину.

Другая особенность в распределении ассимилятов у данных растений состояла в резком снижении меченых продуктов в надземной части через 6 ч после введения $^{14}\text{CO}_2$ (рис. 25). По сравнению с первым сроком общая активность снизилась почти в 2 раза и вновь возросла через 24 ч. У растений при разбросном внесении удобрения содержание метки в надземной части растения в течение суток изменялось незначительно. В связи с этим логично было предположить, что данные различия в распределении ассимилятов связаны с неодинаковой функциональной активностью корневой системы. Известно, что в период роста и интенсивной поглотительной деятельности корни обладают сильным аттрагирующим действием (Mothes et al., 1961, цит. по Курсанову, 1976). В главе II было показано, что корневая система растений при локальном применении удобрения характеризуется более интенсивной поглощающей и синтетической функциями,

ИМП/АЧН
20000

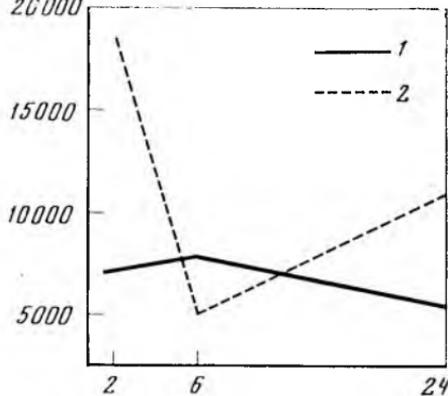


Рис. 25. Изменение содержания ^{14}C -продуктов в надземной части растений яровой пшеницы в течение суток при различных способах внесения $(\text{NPK})_{60}$

1 — вразброс, 2 — локально

Рис. 26. Интенсивность оттока ^{14}C -ассимилятов из вегетативных органов яровой пшеницы (I) и поступления их в зерновки (II), % от их количества после 20 мин. экспонирования в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$

1 — вразброс, 2 — локально; а — первый лист сверху, б — второй лист, в — третий лист, г — соломина, д — четвертый и пятый листья, е — вся надземная часть, ж — элементы клоса, з — нижние листья

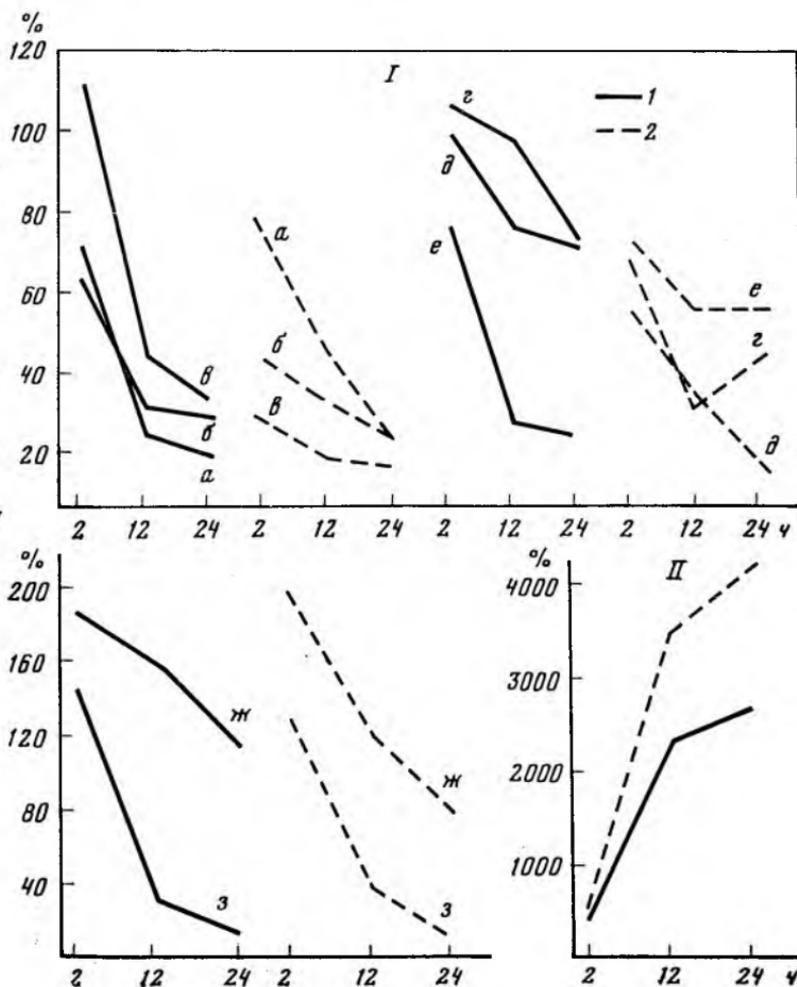


Таблица 39

Распределение ^{14}C -ассимилятов в надземной части яровой пшеницы Саратовская 36 при фотосинтетическом включении $^{14}\text{CO}_2$ в начале налива зерна, %

| Орган | (NPK) ₆₀ вразброс | | | | (NPK) ₆₀ локально | | | |
|----------------------|------------------------------|------|------|------|------------------------------|------|------|------|
| | 20 мин | 2 ч | 12 ч | 24 ч | 20 мин | 2 ч | 12 ч | 24 ч |
| 1 лист сверху | 22,5 | 16,5 | 6,7 | 5,8 | 17,1 | 17,2 | 12,9 | 5,9 |
| 2 лист сверху | 19,9 | 13,0 | 7,8 | 8,1 | 18,5 | 11,0 | 10,4 | 6,5 |
| 3 лист сверху | 6,8 | 7,7 | 3,8 | 3,0 | 7,3 | 2,8 | 1,9 | 2,0 |
| Нижние листья | 2,8 | 4,1 | 1,1 | 0,6 | 2,5 | 4,3 | 1,8 | 0,4 |
| Элементы колоса | 5,5 | 10,3 | 11,0 | 8,9 | 5,9 | 15,6 | 12,9 | 6,8 |
| Соломина + влагалище | 41,8 | 44,5 | 50,8 | 42,4 | 48,1 | 45,0 | 28,1 | 33,2 |
| Зерно | 0,7 | 3,9 | 18,8 | 31,2 | 0,5 | 4,2 | 31,9 | 40,2 |

чем в случае диффузного распределения его в почве. Следовательно, они должны отличаться и повышенным запросом на ассимилянты.

Фотосинтетическое введение $^{14}\text{CO}_2$ в начале налива зерна яровой пшеницы показало, что и в данный период растения, выращенные при локальном способе внесения (NPK)₆₀, ассимилировали меченого углерода примерно в 1,5 раза больше, чем растения при перемешивании удобрения со слоем почвы 0—10 см. Отмечались различия и в характере распределения ^{14}C -ассимилятов. В первом случае их отток в зерновки был более интенсивным (табл. 39). Через сутки после введения $^{14}\text{CO}_2$ в них содержалось 40% метки, а в случае разбросного внесения нитрофоски — 31%. Происходит это за счет более полного оттока ^{14}C -ассимилятов из всех вегетативных органов растения.

Ранее отмечалось, что ленточное внесение удобрения оказывает положительное действие на интенсивность фотосинтеза. В поддержании на высоком уровне данной физиологической функции растения большую роль играет эвакуация продуктов фотосинтеза. Однако в литературе достаточно много данных, свидетельствующих о возможности возникновения весьма сложных взаимодействий между источниками ассимилятов и потребляющими их органами в процессе роста или отложения в запас (Курсанов, 1976; Мокроносов, 1981). Отмечавшееся в наших опытах повышение интенсивности эвакуации ассимилятов из вегетативных органов в зерновки под действием ленточного внесения удобрения (рис. 26), по-видимому, следует отнести к числу положительных моментов.

Весьма важно и то, что усиленный отток в зерновки пшеницы проявляется и в отношении ассимилятов, образовавшихся задолго до формирования репродуктивных органов. В вышеописанном эксперименте, когда $^{14}\text{CO}_2$ фотосинтетическим путем включался в растения в фазе трубкования, часть растений оставляли до полного созревания и определяли распределение метки.

Таблица 40

Распределение ^{14}C в растениях яровой пшеницы в фазе полной спелости при фотосинтетическом включении $^{14}\text{CO}_2$ в период трубкования

| Часть растения | (NPK) ₈₀ вразброс | | (NPK) ₈₀ локально | |
|---------------------|-------------------------------|------------------|-------------------------------|------------------|
| | суммарная активность, имп/мин | распределение, % | суммарная активность, имп/мин | распределение, % |
| Вегетативные органы | 3540 | 89,1 | 4130 | 75,4 |
| Зерно | 430 | 10,9 | 1350 | 24,6 |
| Всего | 3970 | — | 5480 | — |

Таблица 41

Влияние способа внесения удобрения на некоторые элементы структуры колоса пшеницы Саратовская 36

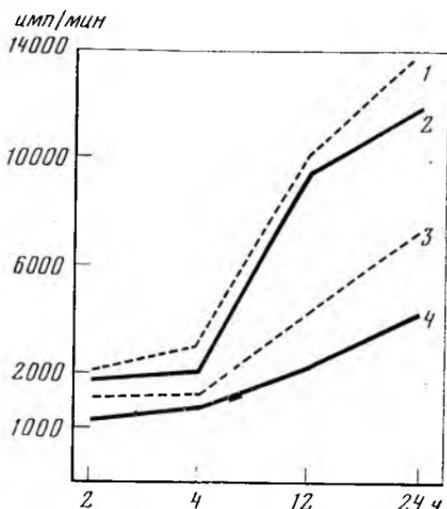
| Вариант опыта | Число зерновок в колосе | | Масса 1000 зерен, г | |
|------------------------------|-------------------------|--------|---------------------|--------|
| | основной | подгон | основной | подгон |
| (NPK) ₈₀ вразброс | 33,5 | 31,4 | 42,0 | 15,4 |
| (NPK) ₈₀ локально | 34,2 | 28,7 | 45,8 | 32,4 |

У растений, выращенных по локально внесенному удобрению, относительное и абсолютное содержание ^{14}C -ассимилятов в зерновках оказалось в 2 раза выше, чем при разбросном способе (табл. 40). Произошло это в условиях практически одинаковой относительной остаточной активности изотопного индикатора. При локальном внесении в полную спелость в надземной части растений пшеницы осталось 29,2% метки от первоначального ее количества после 20 мин экспозиции в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ в период трубкования, при разбросном — 32,2%. Из них содержалось в зерновках соответственно 7,2 и 3,5%. Характерно, что колосья растений в обоих вариантах опыта не имели заметных различий по числу зерновок (табл. 41). Зато различия в массе 1000 зерен были весьма значительны. Лучшая выполненность зерновок у растений при ленточном внесении нитрофоски также свидетельствует о более полном оттоке ассимилятов из вегетативных органов и отложении их в форме запасных веществ.

Повышенная скорость оттока ассимилятов из фотосинтезирующих органов в период активного отложения веществ в запас обуславливается запросом, поступающим от зерновок. В связи с этим представляло интерес определение аттрагирующей способности зерновок у растений, выращенных при разных способах внесения удобрения. Постановка колосьев с частью верхнего междоузлия (Павлов, Колесник, 1974) на раствор ^{14}C -лейцина позволила выявить кинетику накопления метки в период налива зерновок яровой пшеницы (рис. 27). Из полученных данных следует, что при ленточном внесении удобрения зерновки

Рис. 27. Влияние способа внесения (НРК)₆₀ на аттрагирующую способность зерновок яровой пшеницы

1 — Харьковская 46 локально, 2 — Харьковская 46 вразброс, 3 — Саратовская 36 локально, 4 — Саратовская 36 вразброс



характеризуются повышенной аттрагирующей способностью. Интересно то, что у твердой пшеницы Харьковская 46 она оказалась выше, чем у мягкой Саратовская 36. В литературе имеются данные, что твердые пшеницы отличаются более слабым оттоком ассимилятов из вегетативных органов в зерновки по сравнению с сортами мягкой пшеницы (Полимбетова, 1972). Направленный транспорт ассимилятов определяется не только аттрагирующей системой, но и выталкивающей, или нагнетающей, сосредоточенной в листе деятельностью проводящей системы (Курсанов, 1976). Возможно, очаговое внесение удобрения какими-то путями оказывает действие и на эти регуляторные механизмы.

В связи с усиленным оттоком ассимилятов в запасующие органы в условиях локального применения удобрения представляет большой интерес изучение метаболизма запасующих органов, скорость превращения поступающих в них мономеров в сложные запасные соединения (крахмал, белки, жиры). Положительное действие локального внесения хорошо проявляется и на примере распределения азотистых и фосфорных соединений в растениях яровой пшеницы, достигших полной спелости. Относительное содержание азота и фосфора в зерне от их общего количества в целом растении оказывается более высоким, чем при разбросном внесении удобрения (табл. 42). Это проявляется как на выщелоченном черноземе (Харьковская 46), так и на серой лесной почве (Красноуфимская 68). По данному показателю растения, выращенные при локальном применении удобрения, приближаются к растениям, произрастающим без внесения удобрения. Более того, у твердой пшеницы доля азота и фосфора в зерновках достигает больших размеров, чем у растений без удобрения. Особенно сильно это проявляется в отношении фосфора. Представляется, что усиление транспорта в зерновки является одной из причин того, что в случае локального применения удобрения формируется более высокий урожай зерна без снижения

Таблица 42

Содержание азота и фосфора в зерне, % от их общего количества в надземной части яровой пшеницы (среднее за два года)

| Способ внесения удобрения | Красноуфимская 68 | | Харьковская 46 | |
|---------------------------|-------------------|-------------------------------|----------------|-------------------------------|
| | N | P ₂ O ₅ | N | P ₂ O ₅ |
| Без удобрения | 82,3 | 87,9 | 67,0 | 71,4 |
| Вразброс | 71,4 | 84,4 | 65,5 | 73,7 |
| Локально | 80,0 | 88,4 | 70,8 | 79,9 |

в нем содержания белка, хотя при обоих способах вносится одна и та же доза азотного удобрения. За счет усиления данного процесса в урожае зерна с 1 га посева яровой пшеницы дополнительно накапливается до 50 кг белка.

Представляется, что сходные результаты по реутилизации азота и фосфора у растений, выращенных без удобрения и при ленточном способе его внесения, обуславливаются неодинаковыми причинами. В первом случае более полный отток веществ из вегетативных органов, по-видимому, связан с четко выраженным доминированием колоса в силе запроса на фоне пониженной метаболической активности вегетативных органов, связанной с недостатком элементов питания в почве. Колос, а точнее зерновки, становятся относительно «более сильными» на фоне слабо функционирующих производящих и потребляющих ассимиляты (корни) органов. Подобная полярность в потоке ассимилятов в зерновки достигается как бы «пассивным» путем.

В случае локального применения удобрения перераспределение ассимилятов в пользу зерновок обуславливается их повышенной аттрагирующей способностью, связанной, возможно, с большим содержанием фитогормонов, особенно цитокининов, или изменением их соотношения. Наше предположение о возможной высокой роли цитокининов в определении силы запроса зерновок у растений в условиях ленточного размещения удобрения основано на данных литературы о влиянии данного класса соединений на распределение ассимилятов и особенностях формирования и жизнедеятельности корней высокосолевого статуса до перехода растений в генеративную фазу развития. Наличие большого числа мест синтеза цитокининов в силу интенсивного ветвления корней в зоне повышенного содержания ионов предполагает и большее поступление в зерновки цитокининов. Экспериментальная проверка должна показать правильность или ошибочность данного положения.

Следующим моментом, оказывающим положительное действие на усиление оттока ассимилятов в зерновки, может быть снижение конкурентоспособности пряди корней высокосолевого статуса в силу преобладания в очаге фосфора и калия. Более глубоко зашедший процесс старения данной части корневой системы к началу налива зерна должен вести к снижению ее за-

проса на ассимиляты, а следовательно, к увеличению конкурентоспособности колоса. В данном случае складывается положение, сходное тому, которое возникает при сеникации яровой пшеницы, вызывающей ускорение старения надземных вегетативных органов (Альтергот, Махоткина, 1973). О более раннем старении корневой системы при локальном внесении удобрения по сравнению с разбросным свидетельствуют данные пониженного поступления с пасоккой элементов питания и аминокислот с переходом растений в генеративную фазу развития, а также онтогенетические изменения характера распределения ^{14}C -ассимилятов.

В связи с обсуждаемым вопросом представляют интерес данные по влиянию концентрации питательного раствора на распределение ассимилятов у картофеля (Чесноков и др., 1977). Перевод растений картофеля в фазе бутонизации с полной питательной смеси на разбавленную в 10 или 25 раз существенно ускорял формирование клубней, что сопровождалось усилением распада белков листьев и оттоком продуктов распада в клубни. Нечто подобное, но лишь для части корневой системы, имеет место и в случае ленточного внесения удобрения. В начальный период развития корни высокосолевого статуса функционируют при очень высоких концентрациях ионов в очаге. По мере их использования растениями, а также миграции в соседние участки почвы происходит постепенное уменьшение общей концентрации почвенного раствора.

На завершающих этапах развития растений в очаге почти не содержится доступных форм азота. Происшедшие ионные сдвиги во внешней среде также могут выступать в роли фактора, оказывающего регуляторное действие на распределение органических веществ у растений (Опритов, 1978).

О возможной роли корней разного солевого статуса в распределении ассимилятов

Предположения о физиологической дифференциации корней в условиях очагового внесения удобрения (Минина, 1935; Журбицкий, 1963) требовали поиска подходов к изучению их роли в жизнедеятельности целого растения с учетом солевого статуса. Однако первые же наблюдения за характером распределения ^{14}C -ассимилятов в целых растениях, т. е. включая корни, дали неожиданные результаты. Растения картофеля и кукурузы выращивали в условиях изолированного питания в сосудах без дна. $^{14}\text{CO}_2$ вводили на поздних этапах развития растений: в период клубнеобразования у картофеля и выметывания метелки у кукурузы.

Средняя масса высокосолевого корней у картофеля составила 19,4 г, низкосолевого — 6,7 г, т. е. была почти в 3 раза меньше, чем в той половине сосуда, где лентой вносили нитрофоску; у растений кукурузы масса корней составляла соответственно 15,5 и 11,1 г. Несмотря на это, общее количество поступивших в вы-

Таблица 43

Распределение ^{14}C -ассимилятов в условиях изолированного питания

| Часть растения | 20 мин | | 2 ч | | 24 ч | |
|----------------|------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| | имп/ /мин на 1 г | распреде- ление, % | /мп/ /мин на 1 г | распреде- ление, % | имп/ мин на 1 г | распреде- ление, % |
| Картофель | | | | | | |
| Надземная | 7610 | 99,4 | 7770 | 99,1 | 3370 | 60,1 |
| Клубни | 23 | 0,2 | 80 | 0,4 | 2840 | 36,2 |
| Корни: | | | | | | |
| высокосолевые | 82 | 0,06 | 80 | 0,2 | 420 | 1,7 |
| низкосолевые | 164 | 0,3 | 490 | 0,4 | 1530 | 2,0 |
| Кукуруза* | | | | | | |
| Надземная | — | — | 7800 | 96,4 | — | — |
| Корни: | | | | | | |
| высокосолевые | — | — | 710 | 1,2 | — | — |
| низкосолевые | — | — | 1980 | 2, | — | — |

* Через 2,5 ч после введения $^{14}\text{CO}_2$.

сокосолевые корни картофеля ^{14}C -ассимилятов за 20 мин экспонирования в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ оказалось меньшим примерно в 6 раз по сравнению с низкосолевыми (табл. 43). Различия, но менее выраженные, сохранились в течение суток. Однако за это время изменилось соотношение удельных активностей: у низкосолевых она была выше более чем в 3 раза. У растений кукурузы низкосолевые корни также характеризовались более высокой удельной и общей активностью по сравнению с высокосолевыми.

Таким образом, на поздних этапах развития растений в корни низкосолевого статуса поступало ^{14}C -ассимилятов значительно больше, чем в высокосолевые. Об этом же свидетельствует относительное распределение меченых продуктов по прядям корней. Однако данные результаты находились в противоречии с существующими положениями физиологии растений и нашими данными о высокой метаболической активности корневой системы в условиях очагового размещения удобрения. Но, как показали последующие эксперименты, данное противоречие оказалось кажущимся. Оно разрешилось после того, как были проведены наблюдения за распределением ассимилятов на разных этапах онтогенеза растений. Для этих целей использовали растения картофеля, томатов и яровой пшеницы.

В одном из лабораторных опытов с изолированным питанием (почвенная культура) $^{14}\text{CO}_2$ вводили в растения картофеля и томатов в начале фазы бутонизации. Растения фиксировали жидким азотом через 2 и 24 ч после экспонирования их в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ в течение 20 мин. В оба срока определения корни высо-

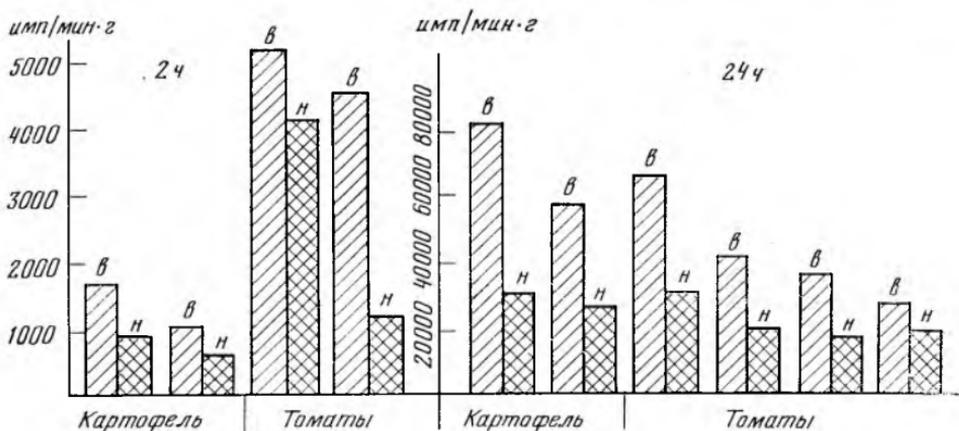


Рис. 28. Удельная активность корней разного солевого статуса при фотосинтетическом введении $^{14}\text{CO}_2$

в — высокосолевые корни; н — низкосолевые корни

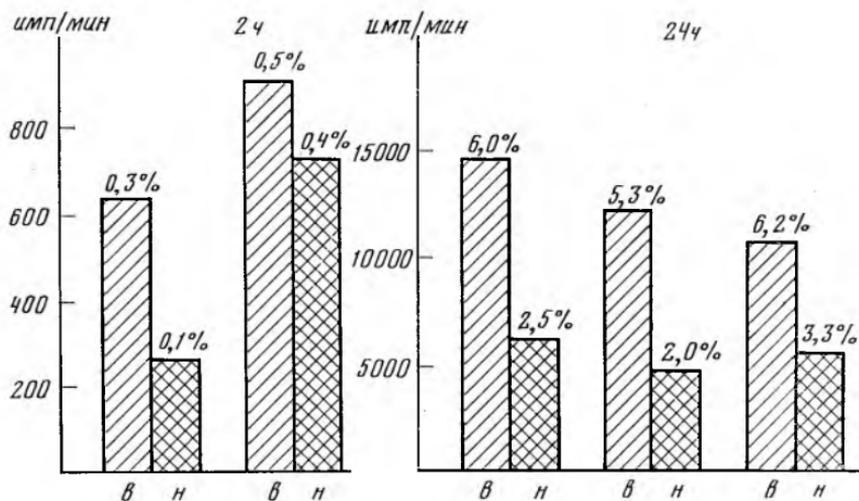


Рис. 29. Общая активность и распределение ^{14}C -ассимилятов по прядям корней разного солевого статуса у растений томатов

в — высокосолевые корни; н — низкосолевые корни. Проценты обозначают долю меченых продуктов от их суммы в целом растении

косолевого статуса характеризовались более высокой удельной (рис. 28), а также общей активностью (рис. 29). Через сутки после введения $^{14}\text{CO}_2$ в высокосолевой пряди корней содержалось в 2—3 раза больше меченых продуктов, чем в низкосолевой. Соответственно этому было и относительное распределение ассимилятов с учетом общего их количества в целом растении.

В повторных опытах с картофелем, выращенным в условиях изолированного питания в сосудах без дна, введение $^{14}\text{CO}_2$ в период клубнеобразования подтвердило ранее полученные резуль-

Таблица 44

Влияние способа внесения удобрения на продуктивность сахарной свеклы

| Вариант опыта | Вес с ор-неплода, г | Сахари-стость, % | Содержание сахара | |
|---|---------------------|------------------|-------------------|-----|
| | | | г на кор-неплод | % |
| Без удобрения | 206 | 19,8 | 40,8 | 100 |
| N ₂₆₀ P ₈₀ K ₁₄₀ вразброс | 449 | 18,4 | 82,7 | 203 |
| N ₂₆₀ P ₈₀ K ₁₄₀ лентой на глубину 15 см | 461 | 20,4 | 91,2 | 231 |
| НСР ₉₅ | 36,6 | | | |

таты: на поздних фазах развития растений в высокосолевые корни поступает ассимилятов меньше, чем в низкосолевые. Они, по-видимому, перестают быть активными конкурентами за ассимиляты, тем самым облегчается возможность их направленного транспорта в запасующие органы и ткани.

Повышенный запрос на ассимиляты со стороны высокосолевого пряди на начальных этапах развития растений объясняется интенсивным разрастанием корней в очаге высокого содержания ионов, их более активной поглощающей и синтетической деятельностью. Об этом свидетельствуют данные поступления ионов и свободных аминокислот с пасокой, полученной как со всей корневой системы растений при выращивании их в условиях ленточного внесения удобрения, так и с отдельных ее прядей. В качестве фактора, определяющего направленность потока ассимилятов в высокосолевые корни на начальных этапах развития растений, может выступать и большая потребность в них в связи с адаптацией корней к высокому содержанию ионов в очаге.

Меньшее поступление ¹⁴C-ассимилятов в корни высокосолевого статуса во вторую половину вегетации согласуется с данными об угасании функциональной активности корневой системы. У кукурузы, например, в фазе цветения початка или формирования зерна при локальном внесении удобрения поступление ионов и аминокислот с пасокой оказывается меньшим, чем у растений при разбросном способе. Представляется, что происходит это в основном за счет ускорения старения, а следовательно, снижения функциональной активности пряди корней высокосолевого статуса. Это вносит существенные коррективы в конкурентные отношения органов за ассимиляты. В конечном итоге они складываются в пользу запасующих органов и тканей растения. С этой точки зрения локальное применение удобрений следует расценивать как сильный фактор воздействия на отложение запасных веществ в хозяйственно-ценной части урожая растений. Об этом, в частности, свидетельствуют данные, полученные сотрудниками лаборатории (Л. М. Пахомова, Е. Н. Балахонцев, Ф. Ф. Исхаков) на сахарной свекле (табл. 44) в микрополевом опыте на серой лесной почве. Сходные резуль-

таты дало локальное внесение основного минерального удобрения и на выщелоченном черноземе. При разбросном способе применения такой же дозы удобрения выход сахара на один корнеплод по сравнению с неудобренными растениями повысился на 18%, а при ленточном внесении на глубину 15 см — на 49%. Характерно, что увеличение сбора сахара произошло не за счет веса корнеплода, а в основном за счет повышения его сахаристости. У растений без удобрения она составляла 19%, при разбросном и локальном способах соответственно 15,2 и 17,8%. Равномерное распределение удобрения в почве снизило по сравнению с неудобренными растениями сахаристость почти на 4%, ленточное внесение его позволило получить высокий вес корнеплода в сочетании с достаточно большим содержанием в нем сахара.

В литературе хорошо обоснован факт положительного действия усиленного фосфорно-калийного питания в период отложения углеводов в запас в корнеплодах сахарной свеклы. Локальное применение удобрения в полной мере соответствует данному требованию, поскольку в месте расположения ленты удобрения во вторую половину вегетационного периода преобладают фосфор и калий, т. е. для части корневой системы создаются условия, обеспечивающие усиленное фосфорно-калийное питание.

Дальнейшие поиски в данном направлении, по-видимому, представляют большой интерес. Не исключено, что технология локального применения основного минерального удобрения на такой важной технической культуре, как сахарная свекла, может стать одним из действенных приемов при решении проблемы качества урожая.

В заключение можно отметить, что локальное применение удобрений оказывает существенное влияние на характер донорно-акцепторных отношений в онтогенезе растения. Однако имеющихся данных пока недостаточно для того, чтобы однозначно трактовать роль высокосолевого пряди корней в продукционном процессе для всех возможных случаев. По-видимому, их значение в жизнедеятельности целого растения, в частности в распре-

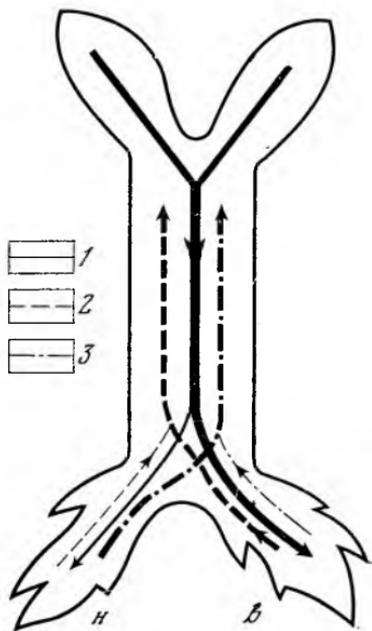


Рис. 30. Схема основных транспортных потоков в растении при локальном применении удобрения

н — низкосолевые корни; *в* — высокосолевые корни. 1 — продукты фотосинтеза; 2 — ионы, аминокислоты; 3 — вода

лении и отложении ассимилятов в запас, во многом будет определяться вносимыми дозами удобрения.

В обобщенном виде результаты экспериментов по изучению дальнего транспорта ^{14}C -ассимилятов, поступления ионов и аминокислот с ксилемным эксудатом у растений при локальном применении удобрения можно представить в виде схемы (рис. 30). Она справедлива лишь для части онтогенеза растения, включая начало отложения запасных веществ. На завершающих этапах развития растений, а также в случае внесения доз удобрений, оказывающих ингибирующее действие, характер распределения ассимилятов, а также вклад корней разного солевого статуса в обеспечение побега ионами, аминокислотами и водой должен быть иным. Будущие исследования должны дать ответы на все эти вопросы.

ОТЗЫВЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ НА ЛОКАЛЬНОЕ ПРИМЕНЕНИЕ УДОБРЕНИЙ

Известно, что величина и качество урожая дают наиболее объективную оценку эффективности любого воздействия на растение. И вполне естественно завершить данную работу рассмотрением практической значимости локального применения основного минерального удобрения.

Озимые зерновые культуры. За годы исследований и практического внедрения локального внесения удобрений накоплен огромный фактический материал. В качестве примера эффективности способов внесения основного минерального удобрения под зерновые культуры воспользуемся сводкой, приведенной в одной из работ Л. С. Кубаревой (1980). Обобщение сделано на основе данных, полученных в географической сети опытов в 1973—1977 гг. (табл. 45). Из них следует, что только за счет изменения способа применения одних и тех же доз удобрения удается повысить урожай зерновых культур примерно на 10%.

Высокая отзывчивость озимых зерновых культур на локальное применение удобрений отмечается во многих работах, проведенных в различных зонах страны. Так, в опытах на выщелоченном черноземе Полтавской области (Омельянюк, Воропин, 1980а) при разбросном внесении под вспашку (НРК)₃₀ в среднем за четыре года урожай озимой пшеницы составил 48,8 ц/га, лентами на двойную глубину заделки семян — 54,4 ц/га. При внесении в 2 раза большей дозы урожай зерна в первом случае составил 49,8, во втором — 58,5 ц/га. Большой интерес в данном опыте представляет отзывчивость озимой пшеницы на увеличение количества вносимого удобрения. Удвоение дозы удобрения под вспашку повысило урожай всего лишь на 1 ц, а при локальном способе на 4,2 ц/га. Авторы отмечают, что увеличение урожая от ленточного применения удобрения происходило главным образом за счет повышения продуктивной кустистости и массы 1000 зерен, которая в отдельные годы была выше, чем при разбросном способе, на 3,9—2,2 г, или на 10—5%, что свидетельствует о больших различиях в отложении запасных веществ.

Преимущество локальных способов довольно четко прослеживается при применении и более высоких доз удобрения под озимые культуры (табл. 46). Опыты проводили на дерново-подзолистой супесчаной почве. Нитроаммофоску марки 1 : 1 : 1 вносили до посева вразброс под культивацию, сплошным экраном и лентами шириной 10 см с интервалами между ними 16,5 см. По-

Таблица 45

Влияние способа внесения основного минерального удобрения на урожай зерновых культур, ц/га (Кубарева, 1980)

| Культура | Без удобрения | Способ внесения | | Прибавка от локализации | Число опытов |
|---------------------------------------|---------------|-----------------|---------|-------------------------|--------------|
| | | вразброс | лентами | | |
| Черноземы | | | | | |
| Озимые | 27,9 | 38,5 | 42,1 | 3,6 | 11 |
| Яровые | 26,6 | 32,3 | 36,2 | 3,9 | 38 |
| Дерново-подзолистые суглинистые почвы | | | | | |
| Озимые | 22,6 | 37,2 | 40,1 | 2,9 | 4 |
| Яровые | 21,6 | 34,7 | 38,4 | 3,7 | 18 |
| Дерново-подзолистые супесчаные почвы | | | | | |
| Озимые | 15,8 | 24,2 | 27,3 | 3,1 | 17 |
| Яровые | 15,2 | 22,1 | 25,2 | 3,1 | 15 |

сев проводили поперек лент удобрения. Наибольший эффект от локализации получен при дозе 100 кг/га действующего вещества НРК. Однако преимущество локальных способов внесения удобрения над разбросным сохранялось и при большей дозе. Оба способа локализации в среднем за три года дали одинаковые результаты.

Во многом сходные результаты на озимой ржи были получены и в наших опытах на выщелоченном черноземе (Трапезников и др., 1977). Внесение нитроаммофоса в дозе (НР)₆₀ вразброс под культивацию повысило урожай на 2,3 ц/га, лентами на глубину 8—10 см — на 5,1 (урожай без удобрения — 29,4 ц/га). При ленточном внесении практически одинаковые результаты были получены при дозе в 60 и 30 кг/га азота и фосфора. В связи с этим отмечались большие различия в оплате внесенных удобрений прибавочным урожаем. В случае разбросного применения на 1 кг действующего вещества азота и фосфора было получено 1,9 кг зерна, (НР)₆₀ локально — 4,2 и (НР)₃₀ локально — 7,8 кг.

Яровая пшеница. Еще совсем недавно указывалось на недостаток фактического материала по способам внесения минеральных удобрений под яровую пшеницу (Синягин, 1975). Однако за последние годы значительные исследования были проведены и на яровой пшенице, являющейся во многих регионах страны основной зерновой культурой. Наши многолетние исследования по изучению способов внесения основного минерального удобрения на нескольких сортах яровой пшеницы показали высокую эффективность технологии локального применения удобрения на Южном Урале (Трапезников и др., 1977). Частично материалы представлены в табл. 47. Опыты проводили на тяжелосуглинистом выщелоченном черноземе переходной лесостепи Башкирии. Нит-

Таблица 46

Влияние доз и способов внесения удобрения на урожай озимой ржи (Медведев, 1980)

| Доза NPK | Способ внесения | Урожай, ц/га | Прибавка, ц/га | Доза NPK | Способ внесения | Урожай, ц/га | Прибавка, ц/га |
|---------------------|-----------------|--------------|----------------|----------|-------------------|--------------|----------------|
| Без удобрения 50 | Вразброс | 20,3 | — | 150 | Вразброс | 30,5 | 10,2 |
| | Экраном | 26,6 | 6,3 | | Экраном | 33,8 | 13,5 |
| | Лентами | 28,2 | 7,9 | | Лентами | 32,9 | 12,6 |
| | Вразброс | 28,0 | 7,7 | | НСР ₉₅ | 1,5 | |
| 400 | Экраном | 28,4 | 8,1 | | P, % | 1,8 | |
| | Лентами | 34,5 | 11,2 | | | | |
| | | 34,7 | 11,4 | | | | |

Таблица 47

Влияние способа внесения нитроаммофоса на урожай яровой пшеницы (переходная лесостепь, выщелоченный чернозем), ц/га

| Вариант опыта | Саратовская 36 | | | | Харьковская 46 | | | | Среднее по опытам | | | |
|--|----------------|------|------|------|----------------|------|------|------|-------------------|---------|--------------|----------------|
| | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 | среднее | 1973 | 1974 | 1975 | 1976 | среднее | урожай, ц/га | прибавка, ц/га |
| Без удобрения (N) ₆₀ вразброс (N) ₆₀ локально (N) ₃₀ локально НСР ₉₅ P, % | 22,3 | 16,3 | 13,7 | 18,3 | 17,6 | 10,3 | 19,1 | 9,9 | 14,2 | 13,4 | 15,5 | — |
| | 31,3 | 20,9 | 15,2 | 20,8 | 22,0 | 14,9 | 23,4 | 12,3 | 17,7 | 17,1 | 19,6 | 4,1 |
| | 38,6 | 22,7 | 19,4 | 24,9 | 26,4 | 22,0 | 26,0 | 15,6 | 24,1 | 21,9 | 24,1 | 8,6 |
| | 31,5 | 19,1 | 16,6 | — | 22,4* | 16,8 | 25,5 | 13,7 | — | 18,7* | 20,5* | — |
| | 1,4 | 1,5 | 1,3 | 3,4 | | 1,4 | 1,4 | 2,0 | 2,3 | | | |
| | 1,5 | 2,6 | 2,0 | 2,6 | | 3,0 | 1,8 | 1,3 | 3,2 | | | |

Среднее за три года. В 1973 г. твердая пшеница Харьковская 46 посеяна на 10 дней позже, чем Саратовская 36. В 1976 г. изучение способов внесения NР проводили на фоне внесения K₆₀ вразброс под культувацию.

роаммофос вносили вразброс под предпосевную культивацию и локально лентами зерновыми сеялками на глубину 8—10 см. Предшественник — озимая рожь, в 1976 г. — кукуруза на силос. Ввиду пониженного содержания подвижного калия на опытном участке этого года на всех вариантах вносили вразброс калийную соль в дозе 60 кг/га действующего вещества. Содержание подвижного фосфора (по Чирикову) составляло 5—8 мг на 100 г почвы.

Из данных следует, что технология локального применения нитроаммофоса оказалась намного эффективнее, чем разбросное внесение на обоих сортах яровой пшеницы. Половинная доза обеспечивала в среднем за четыре года формирование такого же урожая зерна, что и полная доза при разбросном внесении. Поскольку гидротермические условия в годы проведения опытов различались очень сильно, следует дать некоторые пояснения. Весна и начало лета 1973 г. характеризовались острой засухой. Растения по локально внесенному удобрению сформировали более крупный колос, чем в контроле и при разбросном внесении нитроаммофоски. Обильные осадки после колошения обусловили нормальное развитие цветков, в средних колосках колоса у пшеницы Саратовская 36 сформировалось до 4—5 зерновок. Тем не менее масса 1000 зерновок оказалась на 4 г выше по сравнению с тем, что было получено при разбросном применении удобрения.

Таким образом, в условиях данного года преимущество локального внесения было обусловлено лучшим развитием колоса и наливом зерновок, т. е. числом зерновок в колосе и их выполненностью. Положительные изменения в структуре элементов колоса, вызванные взаимодействием части корневой системы с очагом высокой концентрации ионов в начале вегетации пшеницы, были реализованы после выпадения осадков во второй половине лета. Последнее вызвало редко наблюдающееся в таких масштабах и силе проявления явление позднего образования вторичных побегов у яровых зерновых злаков. В условиях завершившегося роста основного стебля в начале созревания отмечалось бурное образование и рост боковых побегов. Желтеющие хлеба вновь стали зелеными, боковые побеги превысили основные на 15—20 см, сформировали колос. Уборка была задержана до их созревания. Поскольку в 1973 г. опыты со способами внесения были заложены в двух природных зонах Башкирии, это позволило нам провести более широкие наблюдения за характером позднего формирования вторичных побегов у нескольких сортов яровой пшеницы. Суть их сводится к тому, что данное явление было сильно выражено у растений, выращенных без удобрения и особенно при разбросном его внесении. В вариантах с локальным применением удобрения встречались лишь единичные растения с поздно развившимися побегами, т. е. четко проявилась необратимость процесса старения и нормальный ход его не был нарушен изменившимися условиями.

Урожай яровой пшеницы при различных способах внесения удобрения, ц/га (северная лесостепь, серая лесная почва)

| Вариант опыта | 1973 г. | 1974 г. | Среднее | Прибавка |
|--|---------|---------|---------|----------|
| Без удобрения | 32,8 | 25,9 | 29,3 | — |
| N ₇₅ P ₆₀ K ₆₀ вразброс | 42,9 | 30,7 | 36,8 | 7,5 |
| N ₇₅ P ₆₀ K ₆₀ локально | 46,4 | 31,1 | 38,8 | 9,5 |
| N ₃₈ P ₃₀ K ₃₀ локально | 38,1 | 34,4 | 36,2 | 6,9 |
| НСР ₉₅ | 3,0 | 2,8 | | |
| P, % | 2,5 | 3,5 | | |

Следующий, 1974 г. характеризовался обильным выпадением осадков в течение всего периода вегетации, что привело к сильному полеганию пшеницы Саратовская 36. Различия по вариантам опыта оказались меньшими. Более устойчивый к полеганию сорт твердой пшеницы Харьковская 46 вообще оказался более продуктивным. Положительно сказалось и локальное применение удобрения, особенно в половинной дозе.

Серьезной проверке подверглись способы внесения удобрения в остро засушливом 1975 г. В условиях сочетания почвенной и воздушной засухи (примерно третья часть вегетационного периода характеризовалась относительной влажностью воздуха в 30% и ниже) локальное применение нитроаммофоса повысило урожай на 3—4 ц/га по сравнению с разбросным внесением под культивацию.

В принципе сходные результаты были получены и в опытах на серой лесной почве с сортом Красноуфимская 68, где вносили смесь простых удобрений в дозе N₇₅P₆₀K₆₀ (табл. 48). Отсутствие эффекта от локального внесения всей дозы удобрения в условиях 1974 г. было обусловлено полеганием растений, лучшие результаты получены от уменьшенной в 2 раза дозы.

Высокая эффективность локального применения основного минерального удобрения под яровую пшеницу выявлена в ряде зарубежных стран (Pessi et al., 1971; Kaila, Elonen, 1970). В одной из работ (Булаев, 1976) приводятся обобщенные данные финских исследователей (табл. 49). Высокие прибавки урожая зерна были получены от применения как средних, так и высоких доз NPK.

В ряде работ изучалась эффективность локального внесения отдельных видов удобрений. На фоне хорошей обеспеченности растений фосфором и калием, вносимых осенью под вспашку, высокие прибавки дает локальное применение весной одних азотных удобрений. Так, в Швеции по результатам 134 опытов при внесении азота в дозах 41—123 кг/га за счет локализации получено дополнительно 3,5 ц зерна с гектара. Сходные резуль-

Таблица 49

Эффективность способов внесения удобрений под яровую пшеницу

| Число опытов | Вариант опыта | Урожай, ц/га | | | Прибавка от локализации, ц/га |
|--------------|-------------------------|---------------|----------|----------|-------------------------------|
| | | без удобрения | вразброс | локально | |
| 8 | $N_{68}P_{90}K_{68}$ | 18,7 | 26,6 | 35,0 | 8,4 |
| | $N_{1,5}P_{180}K_{135}$ | 18,7 | 33,3 | 40,3 | 7,0 |
| 4 | $N_{60}P_{80}K_{60}$ | 22,0 | 26,0 | 31,4 | 5,4 |
| | $N_{120}P_{160}K_{120}$ | 22,0 | 29,6 | 35,2 | 5,6 |

таты приводятся и в отечественных работах (Мальцев, Конюхов, 1977). Исследованиями В. И. Чуканова (1978) показан высокий эффект от локального применения одних фосфорных удобрений. Так, в среднем за два года внесение P_{40} под зябь повысило урожай зерна яровой пшеницы на 1,2 ц/га, в рядки при посеве — 3,6, локально на глубину 10 см — на 4,6 ц/га. На фоне $N_{40}K_{20}$ под зяблевую вспашку при внесении P_{40} в рядки урожай повысился на 6,3 ц/га, P_{40} локально на глубину 10 см — на 7,7 ц/га.

Наряду с положительным действием локального способа внесения удобрения на продуктивность яровой пшеницы имеются факты отсутствия преимуществ этого способа перед разбросным применением. Так, при внесении $N_{30}P_{120}K_{160}$ сбоку рядка семян и ниже их глубины заделки на 5 см урожай зерна составил 36,4, вразброс — 38,6 ц/га (Rid, 1966). Причиной тому могла быть общая высокая доза удобрения, нарушенное соотношение элементов питания, включая недостаток азота, а также тип почвы и общей устойчивости сорта к повышенной концентрации ионов. По другим данным (Каликинский, Реуцкая, 1976), при дозе $(NPK)_{48}$ локальное применение не имело преимуществ перед разбросным способом. Прибавки урожая от локализации около 2 ц/га были получены при больших в 2 раза дозах. Опыты проводили на дерново-подзолистой легкосуглинистой почве.

Овес и ячмень. Данные культуры часто становились объектом изучения отзывчивости на способы внесения удобрения. В литературе имеются сведения об очень высокой отзывчивости ячменя на локальные применения невысоких доз удобрения (Омельянюк, Рубановский, 1971), когда ленточное внесение $(NPK)_{30}$ через одно междурядье на глубину 10—12 см в среднем за три года повысило урожай на 8,8 ц/га по сравнению с внесением под культивацию.

Отмечается отрицательное влияние засухи на эффективность локального внесения разных доз NPK (Медведев, 1980). При благоприятных условиях увлажнения преимущество ленточного внесения проявлялось и при высоких дозах — $(NPK)_{150}$ (Булаев и др., 1976). Отзывчивость на способы внесения во многом оп-

Таблица 50

Урожай ячменя и овса при различных способах внесения удобрения
(серая лесная почва)

| Вариант опыта | Ячмень Носовский 6 | | | Овес Надежный | | |
|-------------------|--------------------|---------|---------|---------------|---------|---------|
| | 1974 г. | 1975 г. | среднее | 1974 г. | 1975 г. | среднее |
| Без удобрения | 39,2 | 15,1 | 27,1 | 35,7 | 14,4 | 25,0 |
| РК вразброс | 39,6 | 17,4 | 28,5 | 36,6 | 15,7 | 26,1 |
| НРК локально | 39,2 | 22,0 | 30,6 | 36,6 | 17,5 | 27,0 |
| 1/2 НРК локально | 40,5 | 20,3 | 30,4 | 45,4 | 19,5 | 32,4 |
| НСР ₉₅ | 3,8 | 1,3 | | 3,8 | 1,3 | |
| P, % | 3,5 | 2,1 | | 3,5 | 2,1 | |

ределяется генотипом сорта (Каликинский, 1977). Сообщается о положительном действии рядкового внесения одних азотных удобрений (Lyngsgrad, Stabbetorp, 1980) или фосфорных удобрений (Сахибгареев, Абдрашитов и др., 1980). По данным последних авторов, проводивших опыты на черноземах Башкирского Зауралья, где в первом минимуме находится фосфор, внесение суперфосфата (P_{40}) в рядки повышало урожай на 2,9 ц/га, локально на глубину 8—10 см — на 4,6 ц/га. При увеличении дозы до 80 кг P_2O_5 прибавки урожая зерна ячменя возросли соответственно до 4,3 и 6,3 ц/га.

В наших опытах с ячменем и овсом, проведенных на серой лесной почве, при внесении $N_{75}P_{60}K_{60}$ вразброс и локально не было получено однозначных по годам результатов. В условиях 1974 г. практически не наблюдалось эффекта от внесения удобрения на посевах ячменя, но хорошие результаты дало внесение половинной дозы НРК локально на овсе (табл. 50). Как уже отмечалось, это был год с избыточным увлажнением. В следующем, остро засушливом 1975 г. положительное действие локального способа на урожай ячменя и овса проявилось достаточно рельефно. Обращает внимание реакция растений овса на дозы удобрения. В оба года лучшие результаты были получены при локальном применении в 2 раза меньшей дозы.

Много лет спустя в опытах с другим сортом овса и на другой почве проявилась та же закономерность. Речь идет о засушливом 1981 г. Опыт проводили на выщелоченном черноземе с сортом Урал. При локальном внесении нитроаммофоски в дозе $(НРК)_{60}$ урожай зерна составил 32 ц/га, а $(НРК)_{60}$ — 36,2 ц/га. По-видимому, это обуславливается особенностями реакции растений на высокую концентрацию ионов в очаге, что следует учитывать в практике и не увлекаться внесением больших доз удобрений под овес. В условиях данного года не было получено достоверных различий между способами внесения $(НРК)_{60}$, но четко проявилось положительное действие локализации на ячмене.

Урожай зерна в данном варианте составил 36,0 ц/га, взброс под культивацию — 29,9 ц/га. По другим данным (Омельянюк, 1976), в засушливом 1968 г. внесение (НРК)₃₀ под культивацию вообще не дало прибавки урожая по сравнению с контролем (урожай составил всего лишь 9,9 ц/га). Эта же доза удобрения, внесенная локально, удвоила урожай, он достиг 20,2 ц/га. Автор сделал вывод о высокой эффективности способа в условиях Полтавской области при любых погодных условиях.

Пропашные культуры. Д. У. Кук (1975) в книге, посвященной системам удобрения для получения максимальных урожаев, отмечает, что заделка любого удобрения лентой на расстоянии 5 см сбоку от семян и на 2,5 см глубже них безопасна и эффективна для культур, выращиваемых с широкими междурядьями. Пространственное размещение семян и удобрения может быть и другим. Оно должно определяться биологическими особенностями растения, дозой и составом удобрения, а также свойствами почвы. Главная, принципиальная сторона вопроса — это возможность и эффективность использования элементов питания из очагов высокого их содержания. Известно, что под многие пропашные культуры удобрения вносятся в значительно больших дозах, чем, например, под зерновые, а ленты удобрения размещаются реже. Всему этому должно сопутствовать значительное повышение концентрации ионов в очаге.

Многочисленные исследования как у нас в стране, так и за рубежом показали высокую эффективность локального применения удобрений под многие пропашные культуры. Положительное действие данного способа хорошо проявляется на картофеле (Булаев, Клецкина, 1962—1963 гг., 1976; Гилис, 1975; Валева и др., 1980). Отмечается, что преимущество локального внесения всей нормы удобрения на дерново-слабоподзолистой среднесуглинистой почве при орошении сохраняется, если они вносятся в дозе не выше $N_{30}P_{120}K_{120}$. При более высоких дозах отмечается снижение урожая картофеля (Коршунов, Филиппов, 1980). Уменьшается также и содержание крахмала, хотя при меньших дозах наблюдается положительное действие локального способа. По другим данным, положительное действие локального способа на урожай картофеля сохраняется и при таких высоких дозах, как 180 кг/га НРК (Ефимова, Балакина и др., 1976). Во избежание отрицательного действия высокой концентрации на клубни и молодые растения лента удобрения располагается на некотором расстоянии от клубней по горизонтали или несколько ниже их заделки. В некоторых странах удобрения вносят в две ленты с обеих сторон клубней.

Как и в случае с зерновыми культурами, для получения максимальной отзывчивости от внесенных удобрений при локальном их применении требуется примерно в 2 раза меньше удобрения, чем при разбросном (Batey, Boyd, 1967; Boyd et al., 1968). Сходные результаты были получены и на овощных культурах (Cooke et al., 1953, 1956). В качестве еще одного важного пре-

имущества указывается на положительное влияние ленточного внесения удобрения в 5 см в сторону от семян и на 2,5 см ниже их размещения в почве — более раннее созревание овощей. Интересные сведения в данном плане приводятся в одной из работ В. Е. Булаева (1974) по влиянию способов внесения удобрения на формирование клубней у картофеля. На 20 июля урожай без удобрения, при разбросном и локальном внесении удобрения составил соответственно 6,18 и 66 ц/га, а 7 августа — 41,81 и 107 ц/га. Представляется, что факт ускорения формирования клубней при локальном способе должен привлечь внимание специалистов пригородных зон и северных регионов страны.

Большой интерес представляет изучение физиологических аспектов данного явления. Во всяком случае, результаты свидетельствуют о существенных сдвигах в темпах отложения запасных веществ, определяющих формирование хозяйственно-ценной части урожая.

Локальное применение основного удобрения находит широкое распространение в ряде стран с высоким уровнем химизации земледелия и на такой культуре, как кукуруза. Ряд исследований, проведенных в нашей стране, также свидетельствует о преимуществе данной технологии по сравнению с разбросным применением удобрений (Манасян, 1960; Надеждин, 1965; Трапезников, 1966; Соколов и др., 1980). Локализация удобрения позволяет дополнительно получать 30—40 и более ц/га зеленой массы или 3—5 ц/га зерна кукурузы.

За последние годы появился ряд работ, посвященных изучению эффективности данной технологии на подсолнечнике и сахарной свекле. Многолетние исследования на среднемощном малогумусном черноземе показали, что внесение $N_{40}P_{60}K_{40}$ вразброс под зяблевую вспашку повысило урожай подсолнечника по сравнению с контролем на 3,1 ц/га, под культивацию — на 2,5 и при локальном применении удобрения — на 4,1 ц/га (Артюхов и др., 1976).

В опытах ВНИИ масличных культур было показано, что внесение удобрения лентами через 17—35 см на глубину 10—12 см без ориентации лент относительно рядков растений не уступало по эффективности осеннему внесению под вспашку. Однако отмечалось снижение всхожести семян подсолнечника, попавших в ленту удобрения, и угнетение роста молодых растений. Высокий и устойчивый эффект от локализации давало соблюдение пространственной ориентации лент удобрения и рядка семян. Наивысшие прибавки урожая были получены при послойном внесении туков четырьмя лентами или двумя лентами сбоку рядка (табл. 51). В экспериментах данных авторов был еще и вариант локального внесения удобрения шестью лентами с послойным их размещением. Эффекта от этого не было.

Положительные результаты местного внесения удобрений дает и на льне-долгунце. Так, локализация $N_{40}P_{50}K_{60}$ на легкосуглинистой почве в Белоруссии повысила по сравнению с разброс-

Таблица 51

Урожай семян подсолнечника при различных способах внесения удобрения, ц/га (Лукашев и др., 1980)

| Вариант опыта | Урожай, ц/га (среднее за 4 года) | Прибавка, ц/га |
|--|-------------------------------------|----------------|
| Без удобрения | 30,0 | — |
| N ₄₀ P ₆₀ осенью вразброс под зябь | 30,8 | 2,1 |
| N ₄₀ P ₆₀ вразброс под культивацию | 31,7 | 1,7 |
| N ₄₀ P ₆₀ локально при посеве одной лентой на 2 см в сторону и на 2 см глубже семян | 32,6 | 2,6 |
| N ₄₀ P ₆₀ то же, но двумя лентами | 33,0 | 3,0 |
| N ₄₀ P ₆₀ четырьмя лентами: 2 ленты на 2 см в сторону и 2 см глубже семян и 2 ленты на 10 см в сторону на глубину 10—12 см | 34,6 | 4,6 |

ным способом урожай льносемян на 3,1, льносоломки — на 5,3 ц/га (Каликинский, 1974). Характерным было и то, что в первом случае несколько возростал выход длинного волокна. Отмечается, что лучшие результаты дает сочетание разбросно-го внесения азота с локальным — фосфора и калия.

Большие дозы минеральных удобрений вносятся под важнейшую техническую культуру — сахарную свеклу. В связи с этим большой интерес представляют материалы о влиянии техники внесения минеральных удобрений на ее продуктивность и качество корнеплодов. Работами белорусских исследователей показано, что ленточное внесение полного минерального удобрения существенно превосходит по эффективности разбросной способ (Вильдфлуш, Сиротин, 1971). Половинная доза удобрения при локальном внесении по эффективности практически не уступает полной дозе (N₆₀P₅₀K₈₀), внесенной вразброс. Существенно и то, что при локальном способе корнеплоды бывают более выравненными по весу, несколько повышается их сахаристость, на 6—10 дней ускоряется развитие растений. Последнее очень важно для районов возделывания культуры с укороченным вегетационным периодом.

В отличие от зерновых культур под сахарную свеклу применяют более глубокую заделку удобрений (15—18 см) культиваторами-растениепитателями с расстоянием между лентами в 30—40 см.

Перспективным является послонно-ленточное внесение удобрений под сахарную свеклу (Гилис, 1975). Сущность этого приема состоит в том, что полное минеральное удобрение или только гранулированный суперфосфат вносятся непрерывной лентой на глубину 12—15 и 25—28 см. В результате этого растения са-

Таблица 52

Эффективность послыдного распределения удобрений под сахарную свеклу, среднее за три года (Гилис, 1975)

| Вариант опыта | Урожай, ц/га | Прибавка, ц/га | Сахаристость, % |
|---|--------------|----------------|-----------------|
| N ₉₀ P ₆₀ K ₁₀₀ вразброс | 330 | — | 15,0 |
| N ₆₀ P ₄₀ K ₆₀ лентами на 25 и 15 см | 375 | 45 | 15,8 |
| P ₄₀ K ₆₀ лентами на 25 и 15 см, N ₆₀ вразброс | 346 | 16 | 16,5 |
| N ₆₀ K ₆₀ лентами на 25 и 15 см, P ₆₀ вразброс | 340 | 10 | 16,8 |
| P, % | 3,4—5,1 | | |

харной свеклы в течение всего вегетационного периода обеспечены необходимым количеством элементов питания в нужном соотношении. При этом особую роль играет тот факт, что во вторую половину вегетации растения обеспечены достаточным количеством доступного фосфора и калия, усиливающих сахаронакопление.

В одном из опытов автора полное минеральное удобрение вразброс под культивацию вносилось в дозах: N—90, P₂O₅—60 и K₂O—100 кг/га. На делянках с локальным внесением дозы были снижены на 1/3. Несмотря на это, ленточное двухъярусное размещение туков было более эффективным, чем разбросное: повышался не только урожай, но и сахаристость корней (табл. 52). Локализация только РК и НК при равномерном перемешивании азота и фосфора оказала меньшее влияние на урожай, чем локализация всех трех элементов питания.

О положительном влиянии ленточного внесения удобрения по сравнению с разбросным под культивацию сообщается также в других работах (Крылова, 1976; Мозговой, 1980).

В опытах на выщелоченном черноземе переходной лесостепи Башкирии локальное внесение (NPK)₆₀ весной на глубину 14—15 см обеспечивало получение такого же урожая корней сахарной свеклы, что и (NPK)₁₂₀ вразброс под культивацию. Наиболее высокие урожаи были получены при внесении всей дозы NPK под зяблевую вспашку. Однако это приводило к формированию корнеплодов с пониженной сахаристостью. В случае локального применения половинной дозы содержание сахара в корнях в отдельные годы оказывалось выше, чем при разбросном внесении, на 2—2,5%. В итоге сбор сахара с единицы площади оказывался практически одинаковым (Пахомова и др., 1980).

Сведения о том, что внесение основного минерального удобрения под зяблевую вспашку при выращивании сахарной свеклы не всегда является оптимальным, содержатся и в других работах. В микрополевых опытах на мощном малогумусном вы-

щелоченном черноземе Уладово-Люлинецкой и Белоцерковской опытно-селекционных станций при перемешивании $N_{150}P_{180}K_{180}$ осенью со слоем почвы 0—30 см масса корнеплода составляла 538 и 544 г, при локальном внесении на глубину 30 см — 577 и 698 г, при перемешивании весной со слоем почвы 0—30 см — 702 и 1000 г. Коэффициент использования азота удобрения в первом случае был самым низким и составлял по годам опытов 19,4 и 27,2%, при локальном способе — 35,1 и 39,8, при перемешивании весной — 31,3 и 43,5%. Этими опытами подтверждается вывод о том, что большой срок от времени внесения удобрения до начала его использования растениями значительно снижает его эффективность (Шиян, 1980). Высокую отзывчивость растений на разбросное внесение и равномерное перемешивание удобрения со всем пахотным слоем почвы весной в практике использовать невозможно. В этом отношении предпочтительнее, по-видимому, вести поиск по пути локального применения основного удобрения. К такому выводу пришел в своих исследованиях, проведенных на сахарной свекле и кукурузе, А. М. Надеждин (1965). Автор предложил вносить удобрения весной до посева культиваторами-растениепитателями на глубину 15—18 см одновременно с предпосевной культивацией почвы.

Возможно, срок эффективного внесения основного минерального удобрения локальным способом весной может быть и более длительным. Окончательные выводы будут сделаны после тщательного изучения вопроса. Однако результаты, полученные в засушливом 1981 г. сотрудниками лаборатории Л. М. Пахомовой, Е. Н. Балахонцевым и др., столь интересны, что стоит на них остановиться несколько подробнее (табл. 53). Опыт проводился на выщелоченном черноземе переходной лесостепи Башкирии. Удобрения вносили вразброс под предпосевную культивацию и лентами в середину междурядий свеклы в фазе одной пары настоящих листьев на глубину 13—15 см. Наилучшие результаты дало сочетание рядкового внесения удобрения с ленточным в междурядья растений. В данном случае половинная доза НРК оказалась намного эффективнее полной дозы, внесенной вразброс под культивацию.

Бобовые и крупяные культуры. Высокая отзывчивость гороха на местное внесение фосфорно-калийного удобрения установлена в опытах на Ротамстедской станции (Cooke, Dadd, 1953). Удобрение в количестве 7,5 ц/га, внесенное лентой на 2,5 см глубже и на 7,5 см в сторону от семян, повысило урожай по сравнению с разбросным способом по годам опытов на 8 и 4,5 ц/га, а при норме 15 ц/га соответственно на 6 и 5,7 ц/га.

Исследованиями, проведенными в Приморском крае, показана высокая эффективность локально-ленточного внесения основного минерального удобрения на сое (Грицун, 1975; Шелевой, Волох, 1980). Только за счет изменения технологии применения удобрения обеспечивается прирост урожая зерна на 4,6—

Таблица 53

Влияние сроков и способов внесения основного минерального удобрения на урожай и качество корнеплодов сахарной свеклы

| Вариант опыта | Урожай, ц/га | Сахаристость, % | Условный сбор сахара | |
|---|--------------|--------------------|----------------------|-------|
| | | | ц/га | % |
| Без удобрения | 331 | 15,4 | 51,0 | 100 |
| N ₁₄₀ P ₁₅₀ K ₁₀₀ вразброс под культивацию | 371 | 14,6 | 54,3 | 106 |
| N ₁₄₀ P ₁₅₀ K ₁₀₀ лентой в междурядья | 392 | 15,2 | 59,6 | 117 |
| N ₇₀ P ₇₅ K ₅₀ вразброс под культивацию | 378 | 15,2 | 57,6 | 113 |
| N ₇₀ P ₇₅ K ₅₀ лентой в междурядья | 410 | 15,2 | 62,1 | 121,8 |
| N ₃₀ P ₁₅ в рядки, N ₄₀ P ₆₀ K ₅₀ в междурядья | 440 | 15,1 | 66,5 | 130,5 |
| НСР ₉₅ | 34,0 | | | |

Таблица 54

Урожай зерна сои в зависимости от способов внесения фосфорно-калийных удобрений, ц/га (Елешев, Джумашев, Иванов, 1980)

| Вариант опыта | Урожай | Прибавка | Вариант опыта | Урожай | Прибавка |
|---|--------|----------|--|---------|----------|
| Без удобрения | 26,3 | — | P ₆₀ K ₃₀ вразброс + | 36,8 | 10,5 |
| P ₆₀ K ₃₀ вразброс | 29,4 | 2,9 | P ₆₀ K ₃₀ лентами | | |
| P ₆₀ K ₃₀ лентами | 34,3 | 8,1 | НСР ₉₅ | 1,7—1,8 | |
| P ₁₂₀ K ₆₀ вразброс | 33,9 | 7,6 | P, % | 1,8—2,0 | |
| P ₁₂₀ K ₆₀ лентами | 32,4 | 6,1 | | | |

5,0 ц/га, или на 30—40% выше по сравнению с разбросным его внесением.

Новым районом возделывания сои становится и Казахстан. Результаты опытов, проведенных в Казахском НИИ земледелия, представлены в табл. 54. Авторы проводили эксперименты при двух режимах орошения, мы воспроизводим результаты, полученные лишь на фоне повышенного увлажнения. В качестве фона под предпосевную культивацию вносили по 30 кг/га азота, фосфорные и калийные удобрения — вразброс осенью под вспашку и лентами весной на глубину 12—14 см с интервалами между лентами 30 см. Из данных таблицы следует, что соя не явилась исключением. Полученные результаты свидетельствуют, что внесенная локально одинарная доза удобрений по эффективности приравнивается к двойной дозе, внесенной вразброс. Наибольший урожай при повышенной дозе РК дало сочетание двух способов — разбросного и локального.

Есть сведения о положительном действии ленточного внесения на урожай бобов (Cooke, Widdowson, 1953).

Единичные работы, проведенные с просом и гречихой, не позволяют более полно осветить вопрос относительно их отзывчивости на локальное применение удобрений. Изучение эффективности способов внесения фосфорного (P_{60}) и полного минерального удобрения ($N_{40}P_{60}K_{40}$), проведенное на Эрастовской опытной станции в 1966—1971 гг. (Артюхов и др., 1976), показало определенное преимущество локального внесения по сравнению с разбросным способом. Так, при внесении P_{60} под зяблевую вспашку урожай проса повысился на 2,7 ц/га, вразброс под культивацию — на 3,6, локально — на 5,1 ц/га. В случае внесения $N_{40}P_{60}K_{40}$ урожай повысился соответственно на 5,5, 6,9 и 9,1 ц/га.

Исследованиями на гречихе (Соколов, 1980) показана эффективность внесения азотных удобрений экраном на глубину 30 см, положительное действие в вегетационных опытах отмечалось от внесения калия вместе с семенами. Повышенную отзывчивость растений гречихи на более глубокое размещение азота автор связывает с иным, чем у злаков, характером развития корневой системы: у гречихи основная масса корней располагается на глубине 35—40 см. В вегетационных опытах сильное положительное действие на урожай и вынос элементов питания оказало ленточное внесение 120 кг/га азота на 5 см глубже семян. Урожай зерна по сравнению с разбросным внесением возрос в 2,1 раза. Нельзя не согласиться с мнением автора о необходимости более углубленного изучения локальных способов внесения минеральных удобрений с целью достижения максимальной эффективности от их применения.

Интересные данные сообщаются относительно влияния локального внесения азотных удобрений на рисе (Кудеяров и др., 1976), когда размещение их вместе с семенами в дозах 60 и 120 кг/га обеспечило повышение урожая более чем на 15 ц/га по сравнению с разбросным применением.

Таким образом, обобщение результатов сравнительного изучения эффективности разбросного и локальных способов применения основного минерального удобрения, полученных в самых различных почвенно-климатических условиях, убедительно свидетельствует о значительных преимуществах прогрессивной технологии. Ее практическая значимость в решении Продовольственной программы в стране несомненна. Однако говорить о том, что все вопросы, связанные с рациональным использованием минеральных удобрений, решены полностью, преждевременно. До сих пор многие важные аспекты данной проблемы остаются слабо изученными или даже совсем не привлекали внимание исследователей. О некоторых из них и пойдет речь в последующих разделах книги.

Отзывчивость сортов. Отзывчивость сортов сельскохозяйственных растений на применение удобрений вообще и повышенных доз в особенности интересует исследователей давно. В на-

Таблица 55

Отзывчивость сортов ячменя на способы внесения удобрения
(Каликинский, 1977)

| Вариант опыта | Способ внесения я | Урожай, ц/га | | | |
|---------------------|-------------------|----------------|-------|-------|------|
| | | Московский 121 | Домен | Трумф | Мами |
| P ₁₀ | В рядки—фон | 28,0 | 18,4 | 24,0 | 22,0 |
| (NPK) ₄₀ | Вразброс | 35,4 | 23,8 | 36,0 | 33,0 |
| (NPK) ₄₀ | Локально | 39,0 | 27,7 | 37,5 | 38,8 |
| (NPK) ₈₀ | Вразброс | 37,0 | 28,6 | 36,6 | 36,1 |
| (NPK) ₈₀ | Локально | 40,9 | 30,5 | 39,8 | 42,1 |

стоящее время твердо установлено наличие генетически обусловленной реакции сортов на уровень корневого питания. Так, в опытах П. П. Лукьяненко (цит. по Панникову, 1980) с 30 сортами озимой пшеницы отзывчивость на одну и ту же дозу удобрения колебалась почти в 4 раза (прибавки урожая зерна изменялись от 6,3 до 23,6 ц/га). Большие различия в усвоении элементов питания сортами ряда культур выявлены в исследованиях, проведенных в Сибири и на Дальнем Востоке (Климашевский, 1974). Большое внимание данному вопросу уделялось в работах других авторов (Панников, 1980; Павлов и др., 1976; Павлов, 1980; Минеев, Павлов, 1981; и др.). Если мы в настоящее время располагаем определенной информацией относительно отзывчивости сортов ряда культур на уровень корневого питания в условиях разбросного применения удобрения, то применительно к локальному способу она более чем скромна. В связи с этим большой интерес представляют результаты исследований А. А. Каликинского с несколькими сортами ячменя (табл. 55). Автором сделан принципиально важный вывод: наиболее отзывчивы на ленточное внесение удобрения сорта, особо требовательные к уровню корневого питания, в частности сорт Мами.

Неодинаковая отзывчивость на способы внесения основного минерального удобрения проявилась и в наших опытах на двух сортах яровой пшеницы. В среднем за два года абсолютные прибавки урожая от внесения (NPK)₈₀ обоими способами у сорта Мироновская яровая были более высокими, чем у Московской 35 (табл. 56). Однако максимальный урожай зерна сформировался у сорта Московская 35. Сообщается о некоторых различиях в реакции на способы внесения удобрения сортов картофеля (Ефимова, Балакина, 1980).

В научной литературе давно ставится вопрос о необходимости проведения сортоиспытания при разных уровнях корневого питания. В случае практического решения его, по-видимому, не следует упускать из вида и такой важный способ интенсификации минерального питания растений и продукционного процесса в целом, как локальное применение удобрения.

Таблица 56

Отзывчивость сортов яровой пшеницы на способы внесения удобрения

| Вариант опыта | Московская 35 | | Мироновская яровая | |
|------------------------------|---------------|----------------|--------------------|----------------|
| | урожай, ц/га | прибавка, ц/га | урожай, ц/га | прибавка, ц/га |
| Без удобрения | 29,1 | — | 22,5 | — |
| (NPK) ₆₀ вразброс | 35,7 | 6,6 | 31,6 | 9,1 |
| (NPK) ₆₀ локально | 40,3 | 11,2 | 35,4 | 12,9 |
| НСР ₉₅ | 3,2 | | | |

Способы внесения и соотношение элементов питания в удобрении. Агрохимиками и физиологами растений всегда уделялось большое внимание поиску оптимальных соотношений элементов питания в удобрении. По данному вопросу существует обширная литература, и автор не ставил задачи подробного ее рассмотрения, тем более что практически весь материал по данному вопросу получен применительно к разбросному способу внесения основного минерального удобрения. Подчеркивая важность оптимального соотношения элементов питания в среде и реализации потенциальных возможностей растения, Н. Т. Ниловская и И. Н. Арбузова (1978) заключают: «Несмотря на обилие работ, посвященных этой проблеме, четких экспериментальных доказательств влияния соотношения элементов в среде на продуктивность растений нет» (с. 138).

В литературе имеются данные по определению эффективности локального внесения отдельных видов удобрения. Однако специальных исследований по определению оптимального соотношения элементов питания в удобрении при локальном их внесении, по существу, не проводилось. Представляется, что изучение вопроса применительно к данной технологии имеет не меньшее, если не большее, значение, чем при диффузном распределении элементов питания во всем объеме почвы. Ранее отмечалось, что одной из особенностей очага высокой концентрации ионов при внесении основных элементов питания (азот, фосфор, калий) в соотношении 1 : 1 : 1 является преобладание в их соотношении фосфора и калия. Причем к концу вегетации, например пшеницы, значительные количества данных элементов в очаге остаются неиспользованными. Это наблюдается даже при внесении сравнительно невысоких, порядка 60 кг/га действующего вещества, доз NPK. В связи с этим вполне логично было предположить возможность уменьшения дозы фосфора в составе NPK, внесенного локальным способом. Первые опыты, проведенные с яровой пшеницей в 1975 г. на серой лесной почве, дали обнадеживающие результаты: урожай зерна при уменьшенной в 2 раза дозе фосфора — N₆₀P₃₀K₄₀ оказался даже несколько выше, чем при полной — N₆₀P₆₀K₄₀ (Трапезников и др., 1977).

Таблица 57

Влияние способа внесения и соотношения элементов питания в удобрении на урожай яровой пшеницы

| Вариант опыта | Урожай, ц/га | Прибавка | | Вариант опыта | Урожай, ц/га | Прибавка | |
|--|-----------------|----------|----|--|-----------------|----------|----|
| | | ц/га | % | | | ц/га | % |
| Без удобрения | 12,8 | — | — | N ₆₀ P ₆₀ локально | 21,7 | 8,9 | 69 |
| N ₈₀ P ₆₀ вразброс | 17,8 | 5,0 | 39 | N ₆₀ P ₃₀ локально | 19,6 | 6,8 | 53 |
| N ₆₀ P ₃₀ вразброс | 15,9 | 3,1 | 24 | НСР ₉₅ | 0,9 | | |

Последующие эксперименты проводили на темно-серой лесной почве, характеризующейся высоким валовым содержанием гумуса (около 8,5%), азота (0,5%), обменного K₂O (18—19%) и низким P₂O₅ (около 4 мг) на 100 г почвы (по Кирсанову). Вносили мочевины и двойной суперфосфат.

В среднем за три года на яровой пшенице Московская 35 были получены результаты, представленные в табл. 57. Уменьшение дозы фосфора в 2 раза вызвало снижение урожая при обоих способах внесения удобрения. Однако при локальном применении оно было менее выраженным. В среднем за три года урожай зерна в данном варианте оказался даже несколько выше, чем при внесении полной дозы вразброс под культивацию. Особенно заметными эти различия оказались в условиях засушливого лета 1981 г. При разбросном применении (NP)₆₀ урожай зерна составил 14,3 ц/га (на контроле — 10,5 ц/га), N₆₀P₃₀ локально — 17,1 ц, а при (NP)₆₀ локально — 18,5, N₆₀P₃₀ вразброс — 12,9 ц/га. В зерне во всех вариантах опыта практически содержалось одинаковое количество белка и сырой клейковины.

Делать какие-то однозначные выводы по результатам данных опытов, по-видимому, преждевременно. Необходимы дополнительные исследования. Тем не менее уменьшение дозы фосфора в составе основного минерального удобрения под яровые зерновые культуры представляется вполне реальным, особенно в случаях достаточно высокого содержания его подвижных форм в самой почве.

В литературе отмечается, что изучение влияния соотношения элементов на рост и продуктивность растений в полной мере возможно лишь при соблюдении условий неограниченного питания, т. е. когда растение в максимальной степени проявляет присущую ему избирательность в поглощении ионов (Ниловская, Арбузова, 1978). При этом поиск оптимальных соотношений элементов необходимо вести с учетом видовых и сортовых особенностей, а также онтогенетического состояния растения. Отмечается, что в условиях неограниченного запаса питания соотношение основных элементов не влияет на продуктивность растений (Осипова, 1979; Минеев, Павлов, 1979), поскольку в данных условиях в полной мере проявляется избирательная способность

Таблица 58

Эффективность минеральных удобрений в зависимости от сроков и способов внесения под зерновые культуры и подсолнечник (Артюхин и др., 1976)

| Культура | Годы | Урожай зерна без удобрений, ц/га | Прибавка, ц/га | | | | | |
|-----------------|-----------|----------------------------------|-----------------|--------------------|----------|---|--------------------|----------|
| | | | Р ₆₀ | | | N ₄₀ P ₆₀ K ₄₀ | | |
| | | | вразброс | | локально | вразброс | | локально |
| | | | перед вспашкой | перед культивацией | | перед вспашкой | перед культивацией | |
| Ячмень | 1966—1938 | 15,1 | 1,8 | 1,5 | 2,5 | 5,1 | 6,1 | 7,9 |
| Кукуруза | 1936—1938 | 28,2 | 3,2 | 2,7 | 4,1 | 4,3 | 3,8 | 5,3 |
| Подсолнечник | 1937—1938 | 18,2 | 3,2 | 2,4 | 3,8 | 3,1 | 2,5 | 4,1 |
| Озимая пшеница: | | | | | | | | |
| по пару | 1937—1939 | 31,3 | 4,1 | 4,2 | 5,7 | 7,4 | 7,6 | 10,4 |
| после гороха | 1937—1939 | 23,6 | 3,7 | 4,0 | 6,0 | 6,8 | 7,0 | 9,2 |
| после кукурузы | | | | | | | | |
| на силос | 1967—1969 | 17,1 | 4,9 | 5,3 | 6,8 | 7,8 | 7,7 | 10,3 |
| Просо | 1969—1971 | 21,6 | 2,7 | 3,6 | 5,1 | 5,5 | 6,9 | 9,1 |

в усвоении питательных веществ. Возможно, возникновение очага высокого содержания ионов при локальном применении удобрения в большей мере соответствует потребностям растения в проявлении им данного физиологического свойства, чем в случае равномерного его распределения в корнеобитаемой среде. Во всяком случае, для части корневой системы в начальные периоды онтогенеза растений это может иметь место.

Локальное применение удобрений и способы обработки почвы. Для многих почвенно-климатических зон внесение основного минерального удобрения, особенно фосфорного и калийного, под зяблевую вспашку признается наиболее эффективным. В предыдущих разделах работы приводилось много примеров, свидетельствующих о том, что данное представление является не столько бесспорным, сколько привычным. Для подтверждения сошлемся на экспериментальные данные, полученные на Эрастовской опытной станции (табл. 58).

По нашим данным, полученным на выщелоченном черноземе в опытах с твердой пшеницей Харьковская 46, внесение под вспашку нитроаммофоса также не имело преимуществ по сравнению с локально-ленточным способом. При весеннем сроке внесения удобрения данным способом в среднем за два года урожай оказался на 1,5 ц/га выше, чем при внесении под зяблевую вспашку (табл. 59). В условиях засушливого лета 1975 г. это преимущество составило 2,5 ц/га и было статистически достоверным.

Таблица 59

Влияние сроков и способов внесения нитроаммофоса на урожай зерна твердой пшеницы Харьковская 46 (среднее за два года)

| Вариант опыта | Урожай, ц/га | Прибавка, ц/га |
|---|--------------|----------------|
| Без удобрения | 14,5 | — |
| (NP) ₆₀ под зяблевую вспашку | 19,3 | 4,8 |
| (NP) ₆₀ локально осенью | 20,4 | 5,9 |
| (NP) ₆₀ под предпосевную культивацию | 17,8 | 3,3 |
| (NP) ₆₀ локально весной | 20,8 | 6,3 |
| (NP) ₃₀ » » | 19,6 | 5,1 |
| НСП ₉₅ | 1,7 | |

Абсолютизация любого, даже очень хорошего агротехнического приема для всех условий неверна по своей сути. Однако и привычные, казалось бы, давно установившиеся представления не всегда являются лучшими и оптимальными. Полезнее иногда усомниться в их правильности, проверить и привести в соответствие с происшедшими изменениями в технологии обработки почвы. Особое значение данный вопрос имеет для регионов с широким применением почвозащитной системы земледелия, где отвальный плуг исключен из набора почвообрабатывающих орудий. Стыковка прогрессивных технологий обработки почвы и применения удобрений должна сыграть существенную роль в повышении и стабилизации урожаев сельскохозяйственных культур. Об этом, в частности, свидетельствуют пока немногочисленные исследования. Так, в опытах на выщелоченном черноземе северной лесостепи Приобья Новосибирской области основное минеральное удобрение (N₃₀P₄₅K₁₅) эффективнее использовалось яровой пшеницей не при зяблевой вспашке, а при плоскорезной обработке почвы на глубину 20—22 см (Барсуков, Зинченко, 1980). В сумме за три года прибавка урожая зерна при плоскорезной обработке на 20—22 см составила 8,8 ц/га, что в 2,4 раза выше, чем при отвальной вспашке на ту же глубину. Лучшим способом локального внесения оказалось размещение удобрения лентой шириной 5 см с межленточным расстоянием 18 см и ниже семян на 3 см.

Эксперименты в засушливых условиях Казахстана (Волков и др., 1980) показали, что применение под яровую пшеницу суперфосфата (P₃₀) горизонтальным экраном на глубину 12—15 см дает лучшие результаты, чем поверхностное разбрасывание его под плоскорезную обработку. В целом за ротацию севооборота (один год прямого действия и два года после действия) дополнительно было получено 2,7 ц зерна.

Способы внесения удобрений в севообороте. Большинство исследований по изучению влияния способов внесения удобрения

на продуктивность растений проводится без учета его последствия и систематического применения изучаемых способов под все культуры севооборота. Поэтому особый интерес представляют исследования А. И. Горбылевой с сотр. (1974, 1976, 1978), проводимые в пятипольном севообороте на дерново-подзолистых почвах Белоруссии. Исследования проводились комплексно: изучались как растения, возделываемые в севообороте, так и изменения в почве. В одной из работ (Горбылева и др., 1976) отмечается, что при уровне насыщенности стандартными туками полей севооборота в 6 ц/га локальное внесение удобрений обеспечивает более высокую продуктивность, чем разбросной способ. Интересные результаты получены при внесении половинной дозы. В первые два-три года с начала ротации урожаи различных культур при внесении половинной дозы локально были близки к урожаям, полученным на фоне полных доз, а затем они стали заметно снижаться. По завершении ротации на делянках данного варианта был отмечен значительный дефицит в балансе азота и калия.

Представляется, что одной из основных задач агрохимиков, занимающихся изучением эффективности способов внесения основного минерального удобрения, является проведение систематических исследований в полях севооборота с глубоким изучением реакции растений и происходящих изменений в самой почве. Это тем более важно, что интенсификация земледелия, увеличение доз вносимых удобрений приводят и к таким нежелательным изменениям, как подкисление почвенной среды, уменьшение содержания гумуса, ухудшение физико-химических свойств почвы. В связи с этим существенно возрастает роль агрохимслужбы, призванной обеспечить эффективное использование средств химизации и повышение плодородия почв. По-видимому, со временем потребуются уточнение параметров, определяющих обеспеченность почв элементами минерального питания, поскольку картограммы рассчитаны на технологию разбросного внесения удобрений. При локальных способах критерии обеспеченности могут быть и несколько иными.

Засоренность и поражение посевов болезнями при различных способах внесения удобрений. В ряде работ отмечается такой неожиданный эффект локального внесения основного минерального удобрения, как меньшая засоренность посевов. Подобное явление отмечалось финскими исследователями на зерновых злаках, сое (Грицун, 1975), а также в наших опытах с яровой пшеницей (табл. 60).

Естественно предположить, что это обуславливается лучшим, чем при разбросном внесении, развитием культурных растений, подавляющих рост сорняков. Вполне возможно и то, что данное явление связано с особенностями корневых выделений в почву (Иванов, 1973). Предлагается и такое объяснение: удобрения, внесенные вразброс и заделанные в верхнем слое почвы, создают более благоприятные условия для прорастания семян сорня-

Таблица 60

Влияние способа внесения удобрения на рост сорняков, г/м² воздушно-сухой массы

| Способ внесения НРК | Выщелоченный чернозем | Серая лесная почва | Способ внесения НРК | Выщелоченный чернозем | Серая лесная почва |
|---------------------|-----------------------|--------------------|---------------------|-----------------------|--------------------|
| Вразброс | 195 | 40 | 0,5 дозы вразброс | — | 37 |
| Локально | 83 | 9 | 0,5 дозы локально | 73 | 6 |

ков и их развития, чем те, которые возникают при ленточном их размещении (Грицун, 1975). В другой работе (Кучинскас и др., 1980) указывается на уменьшение массы сорняков в посевах ячменя при повышении дозы НРК и увеличении глубины заделки нитрофоски.

Нам встретилась лишь одна работа, где проводились наблюдения за поражением картофеля фитофторой при разбросном и локальном применении $N_{90}P_{90}K_{120}$ на супесчаных дерново-подзолистых почвах (Соловьев, 1980). Выпадение обильных осадков в августе вызвало засыхание ботвы у картофеля на делянках с разбросным внесением удобрения из-за сильного поражения фитофторой. При локальном внесении ввиду меньшего поражения болезнью растения вегетировали до середины сентября. В результате урожай картофеля, сбор крахмала и сухого вещества оказались выше, чем при разбросном внесении, соответственно на 35, 23 и 76%.

Способы внесения удобрений и качество урожая

Величина урожая и его качество находятся в весьма сложной зависимости. Очень часто в естественной обстановке складываются такие условия внешней среды, которые благоприятны для формирования высокой продуктивности растений и недостаточны для синтеза, накопления и превращения веществ, определяющих качество. Общеизвестна, например, отрицательная корреляция между урожаем зерна пшеницы и содержанием в нем белка, содержанием белка и незаменимых аминокислот, урожаем корнеплодов сахарной свеклы и их сахаристостью. Подобное положение может сложиться, например, при благоприятных условиях влагообеспеченности растений или орошении без внесения нужного количества удобрений. Очень часто малые дозы туков повышают урожай, но снижают содержание белка в зерне. Аналогичное может иметь место при нарушении соотношения элементов питания. Так, одностороннее усиление фосфорного питания яровой пшеницы снижает содержание в зерне белка и клейковины. В отношении этой культуры считается, что любой способ повышения урожая, не сопровождающийся соответствующим внесением азота, имеет тенденцию понижать содержание азота в

зерне (Шлехубер, Такер, 1970; Павлов, 1972). В связи с этим вполне уместен вопрос: а не сопровождается ли увеличение урожая при локальном внесении основного минерального удобрения ухудшением его качества, ибо вносится одна и та же доза, что и при разбросном способе?

Автор не ставил задачу подробного освещения всех аспектов сложной проблемы качества урожая. Ей посвящено большое число работ, особенно по зерновым культурам. Вопросы биохимии и технологических свойств зерна изложены в ряде монографий (Княгиничев, 1951; Вакар, 1961; Пумпянский, 1971; Козьмина, 1976; и др.). Молекулярно-генетическим аспектам формирования качества зерна пшениц посвящена недавно вышедшая книга В. Г. Қонарева (1980), а также ряд статей зарубежных авторов в книге «Белки семян зерновых и масличных культур» (1977). Во многих работах обсуждаются задачи селекции в решении проблемы качества зерна (Ремесло, Блохин, 1977; Созинов и др., 1977; и др.). Большое внимание исследователей всегда привлекал поиск путей управления качеством урожая в процессе жизнедеятельности растений (Павлов, 1967; Созинов, Обод, 1970; Стрельникова, 1971; Шарاپов, 1973; Рядчиков, 1978; Минеев, Павлов, 1981).

По ходу изложения материалов относительно влияния способов внесения удобрения на урожай сельскохозяйственных культур частично затрагивались и вопросы формирования его качества. Из данных литературы можно сделать общий вывод: локальное применение основного удобрения, как правило, не приводит к ухудшению качества урожая. Так, сообщается, что способы внесения основного удобрения не влияют на содержание белка в зерне озимой ржи (Горбылева, 1974; Салимгареев, 1976) и пшеницы (Тверезовская, 1971). При небольших различиях в содержании белка могут иметь место изменения в его фракционном составе (Горбылева и др., 1976). В случае локального внесения удобрения в условиях засухи повышалось содержание в зерне озимой пшеницы спирторастворимых белков, при благоприятном увлажнении — щелочерастворимых. В этой же работе отмечается, что локальное применение удобрения приводит к уменьшению водо- и солерастворимых белков в зерне озимой ржи.

Способы применения удобрения не влияли на качество зерна ячменя (Медведев, 1980), картофеля (Демин и др., 1976), сахарной свеклы (Вильдфлуш, Сиротин, 1971; Крылова, 1976). В то же время имеется много данных о положительном влиянии локального способа на качество урожая данных культур. Так, наряду с повышением урожая клубней картофеля от ленточного размещения (НРК)₆₀ по сравнению с разбросным способом на 21 ц/га содержание крахмала и витамина С было выше соответственно на 0,4% и 2,8 мг% (Гилис, 1976). В другой работе сообщается о повышении содержания крахмала в клубнях на 1,4% (Коршунов, Филиппов, 1980). С увеличением дозы НРК

наблюдалось уменьшение содержания крахмала. Положительное влияние локального внесения НРК на сахаристость корней сахарной свеклы наблюдали многие авторы (Гилис, 1975; Пахомова и др., 1980). В опытах А. И. Мозгового (1980) на выщелоченном черноземе при внесении $N_{40}P_{180}K_{135}$ вразброс с последующей заделкой плугом содержание сахара в корнях в среднем за три года составило 18,4 (без удобрения — 19,3%), при ленточном внесении весной на глубину 10—12 см — 19,3%. Эффект от локализации в зависимости от срока внесения и глубины заделки удобрения выражался в дополнительном повышении валового сбора сахара от 3,4 до 7,1 ц/га.

Качество урожая определяется не только содержанием в нем тех или иных запасных веществ, но и возможностью их извлечения в процессе переработки. В отношении сахарной свеклы представляет интерес положительное действие локального применения удобрения на увеличение доли крупных и средних корней, а также уменьшение содержания в них небелкового азота (Вильдфлуш, Сиротин, 1971).

Указывается, что в большинстве случаев улучшается качество урожая сельскохозяйственных культур при применении основного удобрения локальным способом в системе севооборота (Горбылева и др., 1976).

Локальное применение суперфосфата в дозе P_{90} при посеве на глубину 16—20 см и 4—5 см сбоку от семян не только увеличивает урожай хлопка на 7—11 ц/га по сравнению с внесением суперфосфата вразброс, но улучшает качество волокна (крепость, штапельную длину и метрический номер) и увеличивает чистый доход (Рахматджанов и др., 1971).

Учитывая важность зерновых злаков, на долю которых приходится половина объема мирового производства белка (Thielebein, 1969), более подробно остановимся на вопросах влияния разных технологий применения удобрений на качество зерна яровой пшеницы. В общем количестве производимого в нашей стране зерна более 50% его дает пшеница (Рядчиков, 1978). При этом значительная часть приходится на долю яровой пшеницы.

Содержание белка и клейковины в зерне яровой пшеницы. Известно, что важнейшими показателями качества зерна является содержание в нем белка и клейковины. Аминокислотный состав белков определяет его питательную ценность, а физико-химические свойства белков клейковины — технологические показатели муки и теста, а отсюда и приготовляемых из них продуктов.

По данным финских исследователей (Pessi et al., 1971), локальное внесение удобрений под зерновые культуры в сравнении с разбросным снижает содержание белка, но сбор его повышается за счет увеличения урожая.

Наши многолетние наблюдения показали, что локальное внесение основного минерального удобрения под яровую пшеницу,

Таблица 61

Содержание белка в зрне яровой пшеницы при различных способах внесения нитроаммофоса на выщелоченном черноземе, %

| Вариант опыта | Саратовская 36 | | | | |
|-----------------------------|----------------|---------|---------|---------|---------|
| | 1973 г. | 1974 г. | 1975 г. | 1976 г. | среднее |
| Без удобрения | 14,25 | 13,22 | 12,79 | 13,95 | 13,55 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 14,14 | 14,25 | 12,83 | 14,50 | 13,93 |
| (NP) ₆₀ локально | 14,42 | 14,31 | 13,11 | 14,43 | 14,04 |
| (NP) ₃₀ локально | 13,96 | 13,17 | 12,76 | — | 13,30* |

| Вариант опыта | Харьковская 46 | | | | |
|-----------------------------|----------------|---------|---------|---------|---------|
| | 1973 г. | 1974 г. | 1975 г. | 1976 г. | среднее |
| Без удобрения | 17,67 | 14,99 | 15,21 | 15,65 | 15,88 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 16,99 | 16,25 | 15,76 | 15,93 | 16,23 |
| (NP) ₆₀ локально | 16,76 | 16,47 | 15,58 | 15,82 | 16,16 |
| (NP) ₃₀ локально | 16,99 | 15,56 | 15,39 | — | 15,98* |

* Среднее за три года.

как правило, не приводит к ухудшению показателей качества зерна. Об этом, в частности, свидетельствуют 4-летние данные, полученные на выщелоченном черноземе переходной лесостепи Башкирии при внесении нитроаммофоса (в 1976 г. вносился и калий в дозе 60 кг/га д. в.). Содержание белка в шроте целого зерна почти не зависело от способа внесения удобрения (табл. 61). Данная закономерность проявлялась в отношении обоих сортов яровой пшеницы. Уменьшение содержания белка в случае локального внесения половинной дозы удобрения вполне закономерно. Оно обусловлено недостатком азота, его «разбавлением» ввиду формирования сравнительно высокого урожая.

Сходные результаты были получены в опытах на серой лесной почве с сортом Красноуфимская 68. В среднем за два года содержание белка в зерне неободренных растений составило 14,54, при внесении N₇₅P₆₀K₆₀ вразброс — 15,79, локально — 15,59, N₃₈P₃₀K₃₀ локально — 14,65%.

Средние показатели по содержанию белка за ряд лет не раскрывают ряд особенностей в накоплении белка при различных способах внесения удобрения. В одной из работ А. Н. Павлов (1972) отмечает: при низких дозах азота может возрасти урожай зерна и снизиться его качество, при средних — рост урожая не сопровождается ухудшением качества и при высоких дозах может не наблюдаться повышения урожая, но возрастет содержание белка. Три случая можно наблюдать и при локальном применении удобрения. Первый — это когда небольшая прибавка урожая зерна от локального способа сопровождается повы-

Таблица 62

Содержание клейковины в зерне яровой пшеницы при различных способах внесения удобрения

| Вариант опыта | Саратовская 36 | | | | Харьковская 46 | | | |
|-----------------------------|----------------|-------|-------------------------------|-----------------------|----------------|-------|------------------------------|-----------------------|
| | клейковина, % | | растя- жи- мость, см | гидро- тация, % | клейковина, % | | растя- жи- мость, % | гидро- тация, % |
| | сырая | сухая | | | сырая | сухая | | |
| Контроль | 24,4 | 9,3 | 6,7 | 162 | 35,1 | 13,6 | 11,0 | 158 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 26,1 | 9,9 | 7,0 | 164 | 36,3 | 13,9 | 12,7 | 161 |
| (NP) ₆₀ локально | 27,1 | 10,4 | 7,7 | 160 | 36,0 | 13,9 | 12,0 | 159 |
| (NP) ₃₀ локально | 28,3 | 10,8 | 7,7 | 162 | 35,6 | 13,8 | 11,3 | 158 |

шением содержания в нем белка и клейковины. Так, в условиях острой засухи 1972 г. урожай мягкой пшеницы Лютеценс 62 повысился лишь на 1,2 ц/га по сравнению с разбросным внесением, но содержание белка было выше на 0,6%. Аналогичная картина наблюдалась и на сорте Харьковская 46 в опытах 1975 г. на серой лесной почве. На сорте Московская 35 в этих же условиях были получены следующие данные по содержанию клейковины: без удобрения — 23,2%, (NPK)₆₀ вразброс — 22,9, (NPK)₆₀ локально — 29,1%. Различий в урожае зерна по способам внесения удобрения не было.

При средних прибавках урожая зерна от локализации удобрения (2,5—3 ц/га) качество его остается таким же, что и при разбросном способе. В случае более высоких прибавок урожая качество зерна может несколько снижаться. Такое наблюдалось в опытах 1973 г. с сортом Красноуфимская 68. Урожай зерна при локальном внесении N₇₅P₆₀K₆₀ достиг 46,4 ц/га и оказался на 3,5 ц/га выше, чем при разбросном способе. Однако в первом случае снизилось содержание белка на 0,6%.

Количество клейковины и некоторые показатели ее качества в обычных средних условиях практически не зависят от способа внесения удобрения (табл. 62).

Таким образом, при ленточном внесении удобрения может сформироваться урожай на 2—4 ц/га выше, чем при разбросном способе, без снижения содержания в зерне белка и клейковины.

Каковы же причины данного явления? Основными из них, по-видимому, являются следующие. Во-первых, лучшее использование элементов питания удобрения, в том числе и азота. В полевых условиях коэффициент использования азота (разностный метод) при локальном способе может быть в 1,5 раза и более выше, чем при внесении удобрений под предпосевную культивацию. Во-вторых, наблюдается повышенная реутилизация азотистых веществ из вегетативных органов в период налива зерна у растений, выращенных по локально внесенному удобрению. Для пшеницы вторичное использование азота играет

особо важную роль: примерно $\frac{2}{3}$ белка в зерне накапливается за счет его реутилизации из вегетативных органов (Павлов, 1967). В-третьих, изменение донор-акцепторных отношений в период отложения запасных веществ в пользу зерновок, их повышенная аттрагирующая способность. Эти и, возможно, другие особенности в жизнедеятельности растений пшеницы в конечном итоге обуславливают формирование повышенного урожая зерна без снижения показателей его качества.

Таков общий вывод. Однако могут быть случаи различного влияния локального способа на показатели качества зерна. Существенное значение при этом имеют складывающиеся гидро-термические условия в период вегетации и особенно в фазу налива зерна. В тех случаях, когда данный прием не сопровождается заметным увеличением урожая, как правило, наблюдается некоторое повышение содержания белка в зерне. В вегетационных опытах с пшеницей при внесении NPK путем перемешивания со всем объемом почвы заметно повысился урожай зерна, содержание белка составило 14,54%. В варианте с внесением фосфора и половинной дозы азота в гнезда урожай был несколько ниже, чем при перемешивании с почвой, но содержание белка возросло до 19,06% (Сабинин, 1971а).

В связи с изложенным представляются очень важными исследования, направленные на разработку такого комплекса агротехнических приемов, который при локальном применении удобрений обеспечит сочетание высокой урожайности зерна с хорошими показателями его качества.

Качество зерна определяется не только относительным содержанием в зерне клейковины и белка, составляющего основную (около 80%) часть клейковинного комплекса. Исключительно велика роль качества самой клейковины. Однако до настоящего времени не известны принципиальные различия по составу и строению крепкой и слабой клейковины. Поэтому существующие знания о влиянии внешних условий на качество клейковины недостаточны для практического управления процессом накопления в зерне клейковины нужного качества (Ваккар, 1961; Павлов, 1967; Коданев, 1976). Отмечается, что для решения этой сложной задачи нужны глубокие комплексные исследования физико-химической и биохимической природы клейковины разного качества, а также специфического действия различных природных факторов на структуру белкового комплекса разнокачественной клейковины.

Важным показателем при оценке тех или иных воздействий на растения является не только относительное содержание запасных веществ, но и их выход в расчете на биологическую единицу или определенную площадь. Практически при одинаковом относительном содержании белка в зерне пшеницы как при разбросном, так и локальном способе внесения удобрения общий его сбор с гектара в последнем случае оказывается намного выше (табл. 63). В опытах с яровой пшеницей Красноуфимская 68

Таблица 63

Сбор белка при различных способах внесения нитроаммофоса под яровую пшеницу

| Вариант опыта | Выщелоченный чернозем, 1973—1975 гг. | | | | | |
|-------------------|--------------------------------------|-------|-----|-----------------|-------|-----|
| | Харьковская 46 | | | Саратовская 36 | | |
| | урожай, ц/га | белок | | урожай, ц/га | белок | |
| % | | кг/га | % | | кг/га | |
| Без удобрения | 13,4 | 15,88 | 177 | 17,6 | 13,55 | 203 |
| Вразброс | 17,1 | 16,23 | 237 | 22,0 | 13,93 | 268 |
| Локально | 21,9 | 16,16 | 298 | 26,4 | 14,04 | 325 |
| 1/2 дозы локально | 18,7 | 15,98 | 256 | 22,4 | 13,30 | 260 |

Таблица 64

Влияние сроков и способов внесения нитроаммофоса на показатели качества зерна твердой пшеницы Харьковская 46 (выщелоченный чернозем, 1974—1975 гг.)

| Вариант | Содержание, % | | | Сбор белка, кг/га |
|--|---------------|------------|-------|----------------------|
| | белок | клейковина | | |
| | | сырая | сухая | |
| Без удобрения | 15,10 | 33,8 | 13,0 | 187 |
| (NP) ₆₀ вразброс под зяблевую вспашку | 16,13 | 36,9 | 13,9 | 269 |
| (NP) ₆₀ локально осенью | 16,73 | 37,5 | 14,2 | 296 |
| (NP) ₆₀ весной под культивацию | 16,00 | 35,9 | 13,6 | 247 |
| (NP) ₆₀ локально весной | 16,02 | 36,0 | 13,7 | 288 |

на серой лесной почве способы внесения N₇₅(PK)₆₀ в среднем за два года обеспечивали практически одинаковый сбор белка.

Ленточное внесение нитроаммофоса осенью и весной оказывает одинаковое влияние на урожай зерна твердой пшеницы Харьковская 46. Однако как в условиях хорошего увлажнения, так и засухи в течение всего вегетационного периода при осеннем сроке внесения удобрения формировалось зерно с несколько большим содержанием белка и клейковины (табл. 64). Возрастал также сбор белка с единицы площади. Наименьший сбор белка был получен при разбросном внесении нитроаммофоса под предпосевную культивацию.

Фракционный и аминокислотный состав белков зерна пшеницы. Способность белков семян неодинаково растворяться в различных растворителях: воде, солевом растворе, разбавленном этиловом спирте и слабых щелочах или кислотах — послужила основой для их классификации. Водорастворимые (альбумины) и солерастворимые (глобулины) белки составляют незначительную часть суммарного белка семян злаков. Основная доля приходится на спирторастворимые (проламины) и щелочераствори-

Таблица 65

Фракционный состав белка зерна пшеницы при различных способах внесения нитроаммофоса на выщелоченном черноземе (среднее за два года)

| Вариант опыта | % азота на сухое вещество | | | | |
|-------------------|-----------------------------|--------|---------|------------|-------|
| | альбумины + глобулины | гладин | глютеин | остаточные | сумма |
| Харьковская 46 | | | | | |
| Без удобрения | 0,86 | 1,32 | 0,72 | 0,22 | 3,12 |
| Вразброс | 0,90 | 1,42 | 0,79 | 0,22 | 3,33 |
| Локально | 0,84 | 1,48 | 0,77 | 0,23 | 3,32 |
| 1/2 дозы локально | 0,85 | 1,42 | 0,76 | 0,22 | 3,24 |
| Саратовская 36 | | | | | |
| Без удобрения | 0,81 | 0,96 | 0,73 | 0,24 | 2,74 |
| Вразброс | 0,86 | 1,04 | 0,80 | 0,25 | 2,95 |
| Локально | 0,84 | 1,06 | 0,78 | 0,24 | 2,92 |
| 1/2 дозы локально | 0,83 | 1,01 | 0,77 | 0,23 | 2,84 |

| Вариант опыта | Соотношение фракций, % | | | |
|-------------------|-----------------------------|--------|---------|------------|
| | альбумины + глобулины | гладин | глютеин | остаточные |
| Харьковская 46 | | | | |
| Без удобрения | 27,6 | 42,3 | 23,1 | 7,0 |
| Вразброс | 27,0 | 42,6 | 23,7 | 6,7 |
| Локально | 25,3 | 44,6 | 23,2 | 6,9 |
| 1/2 дозы локально | 25,9 | 43,9 | 23,4 | 6,8 |
| Саратовская 36 | | | | |
| Без удобрения | 29,6 | 35,1 | 26,6 | 8,7 |
| Вразброс | 29,2 | 35,3 | 27,1 | 8,4 |
| Локально | 28,8 | 36,3 | 26,7 | 8,2 |
| 1/2 дозы локально | 29,2 | 35,6 | 27,1 | 8,1 |

мые (глютелины) белки. Проламины (гладин) и глютелины зерна пшеницы относятся к числу запасных белков и являются основными компонентами клейковинного комплекса. Неоднородность белков злаков проявляется в аминокислотном составе. Поэтому пищевая ценность продуктов зависит не только от количества белка, но и его качества — биологической полноценности, определяемой аминокислотным составом. Из общего числа аминокислот, входящих в состав белковой молекулы, восемь относятся к числу незаменимых для человека (лизин, триптофан, метионин, фенилаланин, валин, треонин, изолейцин и лейцин), а для животных еще аргинин и гистидин. Организм человека и

Таблица 66

Аминокислотный состав суммарного белка пшеницы Харьковская 46, г на 100 г белка

| Аминокислота | Без удобрения | Вразброс | Локально | Аминокислота | Без удобрения | Вразброс | Локально |
|-----------------------|---------------|----------|----------|-------------------------|---------------|----------|----------|
| Лизин | 1,99 | 1,74 | 1,92 | Валин | 3,94 | 4,00 | 3,98 |
| Гистидин | 2,01 | 1,88 | 2,14 | Метионин | 1,25 | 1,32 | 1,33 |
| Аргинин | 4,31 | 4,19 | 4,40 | Изолейцин | 3,75 | 3,29 | 3,83 |
| Аспарагиновая кислота | 4,24 | 4,07 | 4,24 | Лейцин | 6,99 | 6,63 | 7,32 |
| Треонин | 2,36 | 2,44 | 2,54 | Тирозин | 3,29 | 3,43 | 3,43 |
| Серин | 4,43 | 4,43 | 4,65 | Фенилаланин | 5,50 | 5,76 | 5,86 |
| Глутаминовая кислота | 41,11 | 44,73 | 45,60 | Триптофан | 1,15 | 0,96 | 0,92 |
| Пролин | 11,92 | 12,72 | 12,66 | Всего | 105,02 | 108,34 | 111,71 |
| Глицин | 3,54 | 3,48 | 3,61 | В том числе незаменимые | 26,93 | 26,14 | 27,70 |
| Аланин | 3,24 | 3,27 | 3,28 | | | | |

животных не может синтезировать эти аминокислоты и должен получать их в готовом виде с пищей. Недостаток любой из незаменимых аминокислот ведет к неполному использованию всех остальных, а следовательно, торможению синтеза белка в теле человека и животных, разнообразным нарушениям в обмене веществ и непроизводительному использованию пищи и кормов.

Фракции белка существенно различаются по содержанию незаменимых аминокислот (особенно бедны ими проламины пшеницы), поэтому определение их количества и соотношения может служить косвенным показателем сбалансированности белка по аминокислотному составу. Анализы показали, что фракционный состав суммарного белка пшеницы при разбросном и локальном размещении удобрений практически не претерпевает изменений (табл. 65). В связи с этим вполне естественным является то, что способ внесения основного минерального удобрения не оказывает заметного влияния на аминокислотный состав белков яровой пшеницы (табл. 66).

Локальное применение удобрения не уменьшает содержание незаменимых аминокислот, т. е. биологическая ценность белка не ухудшается. Сходные результаты были получены и на других сортах яровой пшеницы.

В связи с тем что ленточное внесение удобрения заметно повышает урожай зерна, это приводит к увеличению сбора незаменимых аминокислот с единицы площади, что видно на примере лизина (табл. 67).

Таким образом, локальный способ внесения основного минерального удобрения, оказывающий значительное влияние на многие стороны жизнедеятельности растений пшеницы и их про-

Таблица 67

Сбор белка и лизина при различных способах внесения удобрения (Харьковская 46)

| Вариант опыта | Сбор белка | | Лизин | |
|-----------------------------|------------|-----|-------|-----|
| | кг/га | % | кг/га | % |
| Без удобрения | 157 | 100 | 3,16 | 100 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 218 | 139 | 3,79 | 120 |
| (NP) ₆₀ локально | 317 | 202 | 6,80 | 212 |

Таблица 68

Технологическая оценка зерна яровой пшеницы

| Вариант опыта | Стекло- видность, % | Общий выход муки, % | Время до начала разжиже- ния, мин | «Сила» муки, 10 ⁻⁴ Дж | Объем хлеба на 100 г муки, мл |
|---------------|---------------------------|---------------------------|--|--|--|
|---------------|---------------------------|---------------------------|--|--|--|

Саратовская 36, среднее за три года,
выщелоченный чернозем

| | | | | | |
|-----------------------------|----|------|------|-----|-----|
| Без удобрения | 76 | 61,9 | 8,0 | 254 | 493 |
| (NP) ₆₀ вразброс | 80 | 60,8 | 11,2 | 248 | 497 |
| (NP) ₆₀ локально | 79 | 58,5 | 8,0 | 275 | 497 |
| (NP) ₃₀ локально | 79 | 58,6 | 8,8 | 391 | 487 |

Красноуфимская 68, среднее за два года,
серая лесная почва

| | | | | | |
|--|----|------|-----|------|-----|
| Без удобрения | 94 | 55,7 | 4,2 | 194* | 480 |
| N ₇₅ P ₆₀ K ₆₀ вразброс | 92 | 52,6 | 4,8 | 264 | 480 |
| N ₇₅ P ₆₀ K ₆₀ локально | 92 | 54,1 | 4,6 | 297 | 500 |
| N ₃₈ P ₃₀ K ₆₀ локально | 95 | 54,2 | 5,5 | 249 | 480 |

* Данные за один год.

дуктивность, не ухудшает пищевые достоинства зерна. Однако оценка качества была бы неполной без изучения технологических свойств зерна и получаемых из него продуктов.

Технологические показатели качества зерна пшеницы. Технологические свойства зерна и муки, определенные в лаборатории технологической оценки сельскохозяйственных культур Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова, также свидетельствуют об отсутствии отрицательного действия локального применения удобрения по сравнению с разбросным способом (табл. 68). Более того, в ряде случаев отмечается положительное влияние способа на объем хлеба и «силу» муки. Локализация нитроаммофоса на выщелоченном черноземе в полной и половинной дозах несколько снижала общий выход муки. Но он был выше у сорта Красноуфимская 68 на серой лесной почве при внесении НРК.

Более объективную оценку качества зерна дает использование альвеографа и фаринографа. Первый из них применяется для изучения физических свойств муки. Второй используют в основном для определения водопоглотительной способности муки и физических свойств теста. Считается, что «сила» муки из сильной пшеницы должна составлять не менее 280—300, средней силы — 200 и слабой — ниже 200 Дж. Из данных следует, что при возделывании пшеницы Саратовская 36 без удобрения и при разбросном внесении нитроаммофоса в течение трех лет не было получено зерно, отвечающее по «силе» муки требованиям сильной пшеницы. Но прослеживается некоторое положительное влияние на «силу» муки локального способа, особенно половинной дозы. Последнее отмечалось как в условиях хорошей влагообеспеченности, так и при острой засухе в течение всей вегетации. Например, «сила» муки при ленточном внесении (NP)₃₀ в 1974 и 1975 гг. составила соответственно 406 и 378 Дж, при разбросном под культивацию (NP)₆₀ — 239 и 256 Дж. В условиях хорошей влагообеспеченности в 1974 г. и сильном полегании растений наименьшая «сила» муки (200 Дж) была отмечена в зерне пшеницы Саратовская 36 при локальном внесении нитроаммофоса в дозе 60 кг/га азота и фосфора. Однако при локализации (NP)₉₀ она была выше более чем в 2 раза и составила 485 Дж. На серой лесной почве ленточное внесение туков также несколько повышало «силу» муки у сорта Красноуфимская 68. Менее эффективной оказалась половинная доза туков, что связано, вероятно, с недостаточным для формирования качественной клейковины количеством питательных веществ, особенно азота. На этих же почвах в условиях острой засухи 1975 г. при разбросном внесении под культивацию полного минерального удобрения данный показатель равнялся всего лишь 96, локально — 139 Дж (сорт Московская 35).

Несмотря на то что способы внесения удобрений оказывали некоторое влияние на отдельные показатели качества зерна, муки, теста и выпекаемого из него хлеба, общая технологическая оценка находилась в пределах одного класса.

Таким образом, на основании комплексной оценки по биохимическим и технологическим показателям можно сделать общий вывод: локализация туков не оказывает отрицательного влияния на свойства получаемого зерна пшеницы.

Вопрос о качестве зерна пшеницы имеет исключительно важное значение и требует дальнейшего всестороннего изучения и поиска эффективных приемов, направленных на его повышение. Поскольку локализация туков оказывает существенное положительное влияние на продуктивность растений, большой интерес представляет изучение сочетания данного способа с приемами, повышающими качество зерна.

До сих пор остается не изученным влияние способов внесения удобрения на посевные и урожайные свойства семян. Данный

Таблица 69

Влияние некорневой подкормки мочевиной на содержание белка в зерне яровой пшеницы, %

| Вариант опыта | Саратовская 36 | | Московская 35 | |
|------------------------------|----------------|--|---------------|--|
| | без подкормки | N ₈₀ в начале молочной спелости | без подкормки | N ₈₀ в начале молочной спелости |
| Без удобрения | 12,9 | 13,6 | 12,0 | 13,4 |
| (NPK) ₈₀ вразброс | 13,4 | 15,1 | 12,5 | 13,2 |
| (NPK) ₈₀ локально | 14,3 | 15,1 | 12,4 | 14,1 |

вопрос также имеет важное значение и должен привлечь внимание соответствующих специалистов.

Поздние некорневые подкормки азотом. Хорошо известно, что одним из путей увеличения производства белка является рациональное применение удобрений, особенно азотных. По-видимому, роль данного фактора в увеличении производства растительного белка, а на его базе и животного, со временем будет возрастать. Создание сортов сельскохозяйственных растений интенсивного типа с более высоким содержанием белка улучшенного аминокислотного состава в хозяйственно-ценной части урожая, введение в культуру новых растений само по себе не может решить проблемы белка. Высокие потенциальные возможности таких сортов и растений могут быть успешно реализованы лишь при создании еще более благоприятных условий для их произрастания, чем те, которые мы можем обеспечить в настоящее время. Поэтому проблема азотного питания растений приобретает особо важное значение. В связи с обсуждаемым вопросом большой интерес представляют поздние азотные подкормки пшеницы, впервые предложенные А. Н. Павловым (1955, 1967). С учетом ряда особенностей в распределении ассимилятов у растений при локальном применении удобрения можно ожидать и несколько иной их реакции на дополнительную дачу азота через листья, чем при разбросном внесении. В условиях, когда налив зерна пшеницы проходит при пониженных температурах и достаточном количестве влаги, некорневые подкормки мочевиной в начале налива заметно повышают содержание белка (табл. 69).

Таблица 70

Содержание белка в зерне яровой пшеницы Московская 35

| Вариант опыта | Без подкормки | N ₈₀ в колошение | N ₈₀ в начале молочной спелости |
|------------------------------|---------------|-----------------------------|--|
| Без удобрения | 15,4 | 16,0 | 16,7 |
| (NPK) ₈₀ вразброс | 16,1 | 16,1 | 16,6 |
| (NPK) ₈₀ локально | 15,8 | 16,4 | 16,4 |

В тех случаях, когда налив зерна яровой пшеницы проходит при повышенной температуре и недостатке влаги, эффект от поздних некорневых подкормок на фоне обоих способов внесения основного минерального азота незначителен или отсутствует (табл. 70). Их действие сильнее проявляется на растениях, произрастающих без удобрения. Из имеющихся данных пока не представляется возможным дать однозначное заключение относительно эффективности сочетания способов внесения удобрения с некорневой подкормкой растений мочевиной. Нужны дополнительные исследования. Возможны и сортовые различия в отзывчивости на комплексное воздействие.

Локальное применение удобрений как основа системы поэтапных воздействий в онтогенезе растений

Вопросы повышения продуктивности растений и улучшения качества урожая находятся в центре внимания биологов самых различных специальностей. Сложность процессов формирования урожая, наличие специфических этапов в онтогенезе растений, рост и развитие которых протекают при постоянно меняющихся параметрах факторов внешней среды, часто не поддающихся контролю и регуляции, создают большие трудности в достижении цели.

Важную роль в решении этих вопросов должна сыграть селекция новых сортов интенсивного типа с широкой гомеостатичностью. Однако этим не снижается роль поисковых исследований, направленных на создание условий, обеспечивающих наиболее полную реализацию наследственных свойств растения.

Для объяснения и понимания физиологического состояния растения и протекающих в нем основных биохимических процессов нельзя не учитывать и не использовать идеи и достижения молекулярной биологии. Те поразительные успехи, которых она достигла в изучении наиболее простых, элементарных процессов, протекающих на уровне молекул, в корне изменили наши представления по многим вопросам и в то же время открыли новые возможности в поиске путей и средств целенаправленной регуляции жизнедеятельности растительного организма как единой целостной системы. При этом, как отмечает А. Л. Курсанов (1972), задача физиологии более чем когда-либо состоит в определении места и значения элементарных свойств живой материи в жизни растительных организмов. «Иными словами, физиолог растений должен уметь оценивать степень и форму реализации первичных свойств живой материи (молекулярных, биохимических, генетических, субклеточных и др.) в клетке и целом растения в связи с их развитием, питанием и реагированием на условия внешней среды» (с. 907). Отсутствие жесткой детерминированности в фенотипическом проявлении признаков является той базой, на основе которой должна строиться система воздействий на растения с целью регуляции обмена веществ и их продуктивности.

В настоящее время разработаны и рекомендованы производству многие приемы воздействия на растения практически для всех основных этапов их роста и развития. Это физические и химические приемы стимуляции семян, применение физиологически активных веществ разнообразного действия, некорневые обработки растений макро- и микроэлементами, а также дефолиантами, десикантами и сеникантами с целью усиления отложения запасных веществ и ускорения созревания плодов и семян (Прокофьев, Букина, 1964; Альтерготт и др., 1966; Имамалиев, 1969; Титова, 1972; Галачалова, 1978; Brudzynski, 1973).

Однако весь большой набор воздействий на растения изучается в «чистом» виде, вне связи друг с другом, а следовательно, без необходимого учета физиологического состояния растения, от которого в значительной мере зависит отзывчивость на тот или иной вид обработки. Разрозненное изучение отдельных приемов должно сочетаться с комплексным их применением в реальной жизни, где не наблюдается сложения эффектов от суммы воздействий. В условиях отсутствия должного научного обоснования комплекса воздействий в онтогенезе растений вся ответственность по его выбору и конечной эффективности ложится на земледельца.

В одной из работ (Трапезников, 1976) на основании данных литературы и собственных исследований сформулированы основные принципы системы поэтапных воздействий в онтогенезе яровой пшеницы. Причем в основу системы воздействий кладется локальное применение удобрений, оказывающее полифункциональное действие на растение. Под влиянием очага высокого содержания ионов усиливается рост корневой системы, ее поглощающая и синтетическая функции, более активно протекают морфогенетические процессы, определяющие формирование надземных органов. Активация фотосинтетической функции, онтогенетические изменения донор-акцепторных отношений между производящими и потребляющими органами в конечном итоге обуславливают формирование более продуктивных растений. Важная роль в этом принадлежит и таким процессам, как усиленная реутилизация веществ из вегетативных органов в зерновки и повышенная аттрагирующая способность последних, что обеспечивает повышение урожая без снижения его качества. Положительное действие локализация удобрения оказывает и на устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды.

Таким образом, локальное применение основного минерального удобрения представляется сильным фактором воздействия на обмен веществ, морфогенез и продуктивность растений. Многие особенности его влияния на физиологическое состояние растений остаются нераскрытыми и заслуживают изучения. Для нас же главным в этом вопросе является то, что данный прием может и должен стать одним из важнейших фрагментов системы поэтапных воздействий в онтогенезе яровой пшеницы и других растений.

В свете современных представлений растения являют собой сложную интегрированную систему с меняющимися в процессе развития потребностями в факторах внешней среды и их напряженности. Им свойственна также неодинаковая онтогенетическая отзывчивость на те или иные воздействия (Добрунов, 1956) в связи с тем, что каждый этап онтогенеза характеризуется своими особенностями обмена веществ и морфогенетических процессов. Поэтому для наиболее полной реализации потенциальных возможностей растительного организма как единой целостной системы каждому этапу онтогенеза должны соответствовать свои условия и воздействия, составляющие единую «систему жизнеобеспечения» на протяжении всего периода роста и развития.

На наш взгляд, такой подход в наилучшей мере отвечает задачам поисковых работ, направленных на решение центральной проблемы — проблемы биологического саморегулирования (Курсанов, 1972). Отмечается, что задача состоит в том, чтобы начать глубокое изучение организации жизненных процессов у растений, направленных на выяснение средств координации и управления их деятельностью на всех уровнях. Основная особенность и преимущество такого подхода состоят в том, что эти исследования будут развиваться под знаком активного вмешательства в жизнедеятельность растений, что является переходом от констатации явлений к попыткам управлять ими.

В основе предполагаемой системы поэтапных воздействий в онтогенезе яровой пшеницы могут быть положены следующие основные принципы:

1. Система воздействий должна обеспечить повышенную гомеостатичность растения как единой целостной системы в экстремальных условиях (засуха, повышение и понижение температуры).

2. Активация (стимуляция) физиолого-биохимических и морфогенетических процессов на одном этапе должна подкрепляться созданием необходимых условий для реализации вызванных изменений в последующий период развития.

3. Система должна строиться с учетом детерминирующего эффекта факторов воздействия на метаболизм и органоброзование.

4. Необходимо создавать такие внешние и внутренние условия жизнедеятельности, которые обеспечивали бы формирование высокого урожая хорошего качества.

В онтогенезе яровой пшеницы и других злаков, учитывая наиболее характерные особенности обмена веществ, его интенсивность и направленность, а также практические возможности активного и целенаправленного вмешательства в регуляторные механизмы процессов, протекающих на всех уровнях организации живой системы, можно выделить несколько основных этапов.

В период прорастания семян протекают процессы активации ферментов, гидролиз запасных белков, жиров и углеводов с об-

разованием мономеров, являющихся энергетическим субстратом и строительным материалом для новообразования сложнейших биополимеров (нуклеиновых кислот, белков, липидов, углеводов). В это время факторы воздействия должны быть направлены на усиление процессов гидролиза и более полное использование запасных веществ семени, изменение состояния и интенсивности синтеза нуклеиновых кислот и повышение активности белоксинтезирующей системы и в конечном итоге находить отражение в ускорении ростовых процессов, в первую очередь корневой системы.

Активация метаболизма и более интенсивный рост органов, достигнутые путем воздействия на семена, с переходом растений на автотрофный тип питания могут поддерживаться на высоком уровне соответствующим режимом корневого питания, в частности локальным внесением минеральных удобрений.

На третьем этапе органогенеза, когда идет рост в длину колоса нарастания и его сегментация, т. е. закладываются структурные элементы колоса, воздействия на растения должны быть направлены на более продолжительное сохранение верхушечной меристемы в активном состоянии, что обуславливает формирование колоса с большим числом колосков.

С фазы кущения идет интенсивный рост надземных органов и накопление в них элементов питания. В данный период задача состоит в том, чтобы накопить в них возможно больший фонд пластических веществ, используемых затем на налив зерна, поддержание жизнедеятельности корневой системы и листового аппарата на высоком физиологическом уровне. Решающая роль в создании необходимых для этого условий принадлежит соответствующему режиму минерального питания, особенно азотного, и обеспеченности растений влагой. Они будут создавать необходимые внутренние условия для нормального формирования пыльцы и процесса оплодотворения.

Исключительно велика роль в формировании величины урожая и его качества фазы налива зерна. В этот период физиологически активным центром становятся зерновки, в которые идет интенсивный отток ассимилятов и продуктов гидролиза сложных соединений вегетативных органов. Известно, что синтез белков в зерновках идет за счет реутилизации азота и поглощения его корневой системой во время налива. Роль данных источников в накоплении белка существенно зависит от обеспеченности растений азотом. При его недостатке в субстрате или резком снижении деятельности корневой системы усиливается значение процесса реутилизации. Вполне возможно, что первое имеет место при локальном внесении туков, когда интенсивно растущие с начальных этапов растения значительную часть азота поглощают в вегетативный период. Возникающий в связи с этим дефицит азота какими-то путями стимулирует усиление вторичного использования данного элемента питания.

Установлено, что растения пшеницы, обеспеченные азотом до конца налива зерна, большую часть белков накапливают за счет поглощения его из почвы, т. е. экзогенный азот лучше используется на налив зерна и синтез белков (Павлов, Колесник, 1974). Но в таком случае значительная доля азота остается в вегетативных органах. На данном этапе онтогенеза пшеницы воздействия должны быть направлены на возможно лучшее обеспечение растений азотом с усилением гидролиза азотистых веществ в вегетативных органах и их реутилизации. Этого можно добиться путем сочетания некорневых подкормок и «мягкой» десикации растений (Трапезников и др., 1975). Так, в одном из опытов с сортом яровой пшеницы Красноуфимская 68 на серой лесной почве северной лесостепи Башкирии в зерне растений без удобрения содержание белка составило всего лишь 9,2%, а у растений, выращенных на фоне локального внесения полного минерального удобрения с последующей некорневой подкормкой мочевиной и «мягкой» десикацией хлоратом магния, — 17,6%. Количество клейковины возросло с 20 до 40%.

В ходе поисковых исследований вполне возможны изменения как в сторону расширения количества воздействий, так и исключения некоторых из них. При этом, естественно, необходимо учитывать природные условия. Например, в регионах с неустойчивым увлажнением основное внимание должно уделяться воздействиям, повышающим устойчивость растений к засухе. Интересно в этом плане проверить сочетание локального применения удобрения с предпосевной закалкой семян к засухе (Генкель, 1946). Подобные сочетания воздействий, повышающие устойчивость растений к экстремальным условиям, необходимо учитывать и использовать в работах по получению планируемых урожаев, тем более что для ускорения прогресса в разработке проблемы программирования урожаев и внедрения ее результатов в производство необходимо проведение длительных многофакторных балансовых опытов в различных географических зонах страны (Шатилов, 1977).

На необходимость комплексного воздействия на растения указывается и в других работах. Так, О. Н. Кулаева (1979) отмечает, что «принцип взаимного усиления действия на растения фитогормонов и факторов питания может лечь в основу разработки комплексной системы воздействия на растение регуляторами роста и элементами минерального питания в условиях дальнейшей интенсификации растениеводства» (с. 92).

При комплексном воздействии на растения можно и не получить ожидаемого эффекта от одних приемов на фоне других. И для целенаправленного управления продукционным процессом необходим поиск такой системы воздействий в онтогенезе растений, которая обеспечивала бы высокий эффект при наименьших затратах на ее проведение.

Эффективность локального применения удобрений

В настоящее время имеется большой фактический материал, свидетельствующий о том, что в преобладающем большинстве случаев локальные способы внесения основного минерального удобрения превосходят по агрономической и экономической эффективности разбросное применение с последующей заделкой его почвообрабатывающими орудиями. В наибольшей степени изучено ленточное размещение удобрения, и для многих зарубежных стран данный способ стал обычным, широко используемым приемом (Хвощева, 1974; Кук, 1975; Булаев, 1976; и др.).

По ряду причин мы не ставили перед собой задачу подробного освещения влияния всего многообразия факторов и их сочетаний на эффективность локального применения основного минерального удобрения. Одной из них является то, что агротехнические и агрохимические аспекты данного вопроса рассмотрены в ряде вышедших работ (Синягин, 1975; Гилис, 1975; Соколов, 1980; Булаев, 1981). Частично, насколько позволял объем, они были затронуты и в нашей работе. Все это, конечно, не означает, что неясных вопросов больше нет. Скорее наоборот. Поэтому представляется более важным кратко обсудить те из них, которые могут оказать существенное влияние на повышение эффективности данного способа.

До настоящего времени пока недостаточное внимание уделяется изучению отзывчивости сортов на способы внесения основного удобрения. Подтверждением важности данного вопроса является указание на то, что более требовательные к условиям корневого питания сорта интенсивного типа лучше отзываются на локальное применение удобрения, чем менее требовательные (Каликинский, 1977). Наши многолетние наблюдения свидетельствуют о более высокой относительной отзывчивости твердой пшеницы Харьковская 46 по сравнению с Саратовской 36. В среднем за четыре года локальное внесение нитроаммофоса в дозе 60 кг д. в. на гектар в первом случае повысило урожай зерна на 28, во втором — на 20%.

В условиях засушливого 1982 г. преимущество ленточного способа (НРК)₆₀ над разбросным внесением под зяблевую вспашку выразилось в дополнительном получении урожая зерна по сорту Московская 35 в количестве 2,1 ц/га, Родина — 1,2, твердой пшеницы Безенчукская 139 — 4,2 ц/га. При этом существенно сократился разрыв в урожае между сортами мягкой и твердой пшеницы: при разбросном способе он составлял 4 и более, при локальном — 1,2—2 ц/га.

Известно, что локальное применение основного удобрения заметно повышает коэффициент использования элементов питания, а для получения одних и тех же прибавок урожая сельскохозяйственных культур требуются меньшие, иногда в 2 раза, дозы, чем при разбросных способах. В целях более рационального использования пока еще ограниченных ресурсов удобрений необ-

ходима более тесная увязка способов внесения с плодородием почвы. Не исключено, что при этом потребуется внесение коррективов в существующие представления относительно обеспеченности растений элементами питания, оптимальных доз и соотношений элементов питания. На наш взгляд, заслуживает внимания изучение возможности уменьшения дозы фосфора в составе НРК, вносимого локальным способом под зерновые культуры. Реальность такого подхода подтверждается наблюдениями за распределением и содержанием данного элемента в почве в опытах с яровой пшеницей.

Изучение отзывчивости отдельных культур на способы применения удобрений, несомненно, дает важную информацию относительно их эффективности. Однако более полную и объективную оценку, по-видимому, можно получить лишь при длительном комплексном изучении способов в системе севооборотов. Крайняя ограниченность подобной информации пока не позволяет даже приблизительно прогнозировать возможные изменения плодородия почвы в случае длительного применения локальных способов в условиях возрастающей химизации земледелия.

В настоящее время все более широкое распространение находит почвозащитная система земледелия, при которой становится невозможным ежегодное внесение минеральных удобрений под глубокую зяблевую обработку почвы. Поэтому представляется перспективным поиск путей стыковки данной системы с прогрессивными способами применения основного минерального удобрения.

Экономическая эффективность способов внесения удобрений. В настоящее время в странах с высоким уровнем химизации земледелия почти половина энергетических затрат на производство продукции растениеводства приходится на минеральные удобрения. Поэтому рациональное их использование занимает важное место в экономике сельского хозяйства. В связи с этим хотя бы в краткой форме следует остановиться на том, в какой мере отвечает этим требованиям локальное применение удобрений.

В одной из работ А. В. Петербургский (1975) пишет: «...в условиях еще недостаточной обеспеченности страны минеральными удобрениями задача состоит в том, чтобы каждый килограмм питательных веществ дал максимальный эффект. А это возможно только при локальном использовании удобрений» (с. 101). Автор приводит расчеты экономической эффективности внесения удобрения на картофеле: от локального способа по сравнению с разбросным на каждом гектаре дополнительный доход составляет около 32 руб. Отмечается более высокая оплата единицы удобрения дополнительным урожаем в случае применения локального способа. Подобные данные имеются по многим культурам. Так, при внесении (НРК)₆₂ на дерново-подзолистых легкосуглинистых почвах Белоруссии под ячмень Московский 121 чистый доход за счет удобрений при разбросном способе составил 64,2 руб. с гектара посева, локальным — 90,3 руб. (Каликинский,

1977). На легких почвах Нечерноземной зоны РСФСР чистый доход от внесения нитроаммофоски в дозе (НРК)₅₀ вразброс под озимую рожь составил 63,2 руб., под ячмень — 51,3 руб. на гектар. При ленточном внесении этой же дозы удобрения одновременно с посевом чистый доход повысился соответственно до 81,1 и 75,5 руб./га (Медведев, 1980).

Показано, что локальное применение (NP)₄₀ под озимую рожь на серой и светло-серой лесной почве севера Башкирии обеспечивает в 1,5 раза больше условно чистый доход, чем разбросное внесение под культивацию (Салимгареев, 1976). Сходные результаты в условиях республики были получены и на выщелоченном черноземе в опытах с яровой пшеницей (Сулейманов, 1979).

Локальное внесение основного минерального удобрения под сахарную свеклу и яровой ячмень экономически эффективнее разбросного и на нечерноземных почвах западных районов Украины (Крылова, 1982). Наибольший эффект дает локальное применение средних доз удобрений: до 110 кг под сахарную свеклу и до 60 кг/га д. в. НРК под яровой ячмень. Аналогичные результаты были получены и другими исследователями (Каликинский, 1977; Медведев, 1980; и др.).

Таким образом, из приведенных выше примеров следует, что локальный способ оказывается намного предпочтительнее разбросного и по экономической эффективности.

Прогрессивный способ внесения минеральных удобрений находит все более широкое распространение во многих регионах страны. Большой опыт по его внедрению накоплен в Белоруссии. Использование локального способа на сотнях тысяч гектаров в большинстве случаев повышает урожай зерновых культур на 1—4 ц/га (Каликинский, 1980). В регионе Южного Урала центром широкого внедрения способа стала Башкирия (Сосновский, Трапезников, 1980). За последние годы он был применен на площади более 600 тыс. га посевов зерновых культур, что позволило дополнительно получить десятки тысяч тонн зерна. В определенной мере этому способствовало широкое изучение вопроса рядом научных учреждений и издание на основе полученных результатов практических предложений производству (Трапезников, 1976).

Высокая эффективность локального применения минеральных удобрений по сравнению с разбросным их внесением показана на многих культурах в различных зонах страны. Однако более широкое внедрение способа сдерживается из-за отсутствия или недостатка специальной техники, особенно такой, которая позволяет сочетать внесение удобрений с обработкой почвы или посевом сельскохозяйственных культур. Представляется, что решение данного вопроса будет иметь важное значение в деле повышения эффективности применения минеральных удобрений, а следовательно, выполнения задач, поставленных Продовольственной программой страны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основным отличием способов локального применения удобрений от равномерного их распределения в почве является возникновение в небольшом объеме почвы очага с повышенным содержанием доступных растениям элементов питания. Их количество в нем, особенно вскоре после внесения удобрения, превосходит обычное в десятки раз. Искусственно создаваемая гетерогенность в распределении ионов приводит к хорошо выраженной разнородности почвы и по таким показателям, как состав и численность микробного ценоза, ферментативная активность, содержание водорастворимого гумуса, свободных аминокислот, кислотности и т. д. В течение вегетации различия между очагом и соседними участками почвы по большинству из них сглаживаются или исчезают совсем. В меньшей степени это проявляется в отношении содержания подвижных форм калия и особенно фосфора. В результате место расположения ленты НРК характеризуется измененным в пользу фосфора и калия соотношением с четко выраженной тенденцией к повышению их относительного содержания в сумме $N+P+K$ в течение вегетации.

Следующей важной особенностью локального применения удобрения является то, что в контакт с очагом высокой концентрации ионов входит лишь часть корневой системы растения, а остальная — функционирует при «обычных» условиях. В результате корневая система одного и того же растения делится на две подсистемы с разным солевым статусом: «высокосолевою» и «низкосолевою» пряди. При выращивании растений в естественной обстановке подобное деление довольно условно, ибо одна часть корня высокосолевого статуса может находиться в высокосолевой среде, другая — в низкосолевой. Возникает это в том случае, когда корень, достигнув очага высокой концентрации ионов, образует в нем густую сеть мелких корешков и выходит из него, проникая в более глубокие слои почвы. Это вносит существенные изменения в систему почва—удобрение—растение.

Недостаточная изученность взаимодействия компонентов системы пока не позволяет воссоздать всю сложную картину, которая возникает при локальном применении удобрения. Так, остается пока неясной истинная роль и значение изменений численности микрофлоры в почве. Известно, что в определенных условиях она может выступать в роли конкурента растениям за элементы питания. В то же время микрофлора является продуцентом ряда соединений с высокой физиологической актив-

ностью, которые оказывают значительное влияние на поглощение ионов растениями и многие другие процессы. Неизвестна также роль самого растения, его корневой системы в формировании свойств очага высокого содержания ионов.

В настоящее время более высокая эффективность локального внесения минеральных удобрений по сравнению с разбросным объясняется в основном лучшей позиционной доступностью элементов питания, меньшим переходом их в недоступное растениям состояние в силу ограниченности контакта удобрения с почвой. Указанные особенности, по-видимому, играют немаловажную роль в минеральном питании растения. Однако подобные объяснения не раскрывают всей сложности вопроса. Упрощенность данного подхода состоит в том, что не учитывается возможная роль самого факта высокой концентрации ионов в очаге на жизнедеятельность растения как единой целостной системы. Нам представляется, что полифункциональный характер влияния локального применения удобрения обуславливается совокупным действием на часть корневой системы растения высокой концентрации ионов и связанных с ней изменений в биологической активности почвы, а также особенностями реагирования на них самого растения. В первую очередь эти особенности проявляются в неодинаковой функциональной активности корней высокосолевого и низкосолевого статусов. В тех случаях, когда вносимая доза удобрения не является ингибирующей, высокосолевыми корнями характеризуются более интенсивной поглощающей и синтетической деятельностью и меньшим, чем у низкосолевых корней, выделением пасоки. В конечном итоге они вносят основной вклад в обеспечение побега ионами и аминокислотами, а низкосолевыми — водой, т. е. имеет место своеобразное разделение функций, относительная специализация корней.

Высокосолевыми корнями, особенно в начальный период жизни растения, подвержена действию высоких ионных сил почвенного раствора и, по сути дела, находится в экстремальных условиях. Возможно, сильное разрастание корней в очаге является одним из проявлений их адаптации к необычным условиям среды. На обеспечение интенсивного роста данной части корневой системы растения, характеризующейся к тому же повышенной функциональной активностью, естественно, требуется больший приток продуктов фотосинтеза. Таким образом, на самых ранних этапах развития растений в условиях локального применения удобрений формируется сильный аттрагирующий центр с повышенным запросом на фотоассимиляты. Повышенный запрос вызывает ответную реакцию фотосинтезирующих органов растения, проявляющуюся в усилении усвоения углекислоты и направленном транспорте ассимилятов в высокосолевыми корнями. В свою очередь, деятельность корневой системы растения с ее относительной специализацией обеспечивает фотосинтезирующие органы элементами питания и продуктами метабо-

лизма в нужном количестве. В конечном итоге все это приводит к большей, чем в обычных условиях, функциональной упорядоченности системы целого растения. На ее основе происходит синхронная активация ключевых морфофизиологических процессов на начальных этапах жизни растения.

Влияние очага на физиологические процессы в растении четко прослеживается и на завершающих этапах онтогенеза, когда идет отложение запасных веществ. Растения пшеницы, выращенные по локально внесенному удобрению, характеризуются более интенсивным оттоком ассимилятов из фотосинтезирующих органов в зерновки, а также более полной реутилизацией азотистых и фосфорных соединений из вегетативных органов. Одной из причин этого является повышенная аттрагирующая способность самих зерновок. На распределение ассимилятов в период налива зерна, по-видимому, оказывают влияние особенности в жизнедеятельности высокосолевого пряди корней. Ко времени отложения веществ в запас в очаге практически не остается доступных форм азота и содержится достаточно много фосфора и калия. В этих условиях должна снижаться функциональная активность корней, а в связи с этим и запрос на ассимиляты. В результате некогда наиболее активная в метаболическом отношении часть корневой системы растения не препятствует проявлению доминирующей роли запасяющих органов в системе донорно-акцепторных отношений.

Следует отметить, что представления о влиянии локального внесения удобрения на распределение ассимилятов в период отложения запасных веществ во многом основаны на косвенных данных. Истинный механизм данного явления остается неизученным. Его познание позволит не только объяснить такие факты, как положительное действие способа на выполненность зерна, формирование более высокого урожая без снижения показателей его качества, но и определить новые подходы к усилению данного эффекта. Одним из них может явиться внесение азота в медленно действующей форме с расчетом на то, чтобы в очаге, где сосредоточена значительная часть корней, к моменту налива зерна данный элемент находился в количестве, необходимом для формирования зерна с высоким содержанием белка. Не исключено, что это позволит отказаться от поздних некорневых подкормок, проводимых с целью повышения качества зерна.

В литературе нередко приводятся факты положительного действия локального способа на устойчивость растений к недостатку влаги. Неоднократно это наблюдалось и в наших экспериментах. Несмотря на то что данный вопрос представляет исключительно большое значение для многих регионов страны, он до сих пор не привлек должного внимания исследователей.

Принципиальная возможность повышения эффективности применения минеральных удобрений путем замены разбросного способа локальным показана на многих культурах в различных

почвенно-климатических зонах страны. Однако многие вопросы, например, такие, как отзывчивость сортов, оптимальные дозы удобрения и соотношение в нем элементов питания, зависимость эффективности локальных способов от уровня плодородия почвы и др., нуждаются в уточнении или детальном изучении. К негативным моментам относится и то, что в большинстве случаев отсутствует комплексный подход к проблеме. При сравнении разных способов применения удобрения исследователи часто ограничиваются лишь учетом продуктивности растений, оставляя без внимания процессы, происходящие в почве и самом растении. Недостаток знаний по применению способов внесения удобрений в системе севооборотов не позволяет прогнозировать возможные изменения в плодородии почвы на более или менее отдаленную перспективу. Необходимость в комплексном изучении, а следовательно, объединении усилий исследователей различных специальностей диктуется самой логикой жизни.

- Абрамян А. Г., Арустамян А. В.* Зависимость фотохимической активности изолированных хлоропластов листьев от функционального состояния корневой системы.— Биол. журн. Армении, 1981, 34, № 2, с. 135—141. На арм. яз.
- Авдонин Н. С.* Критические периоды и периоды максимальной эффективности в питании растений.— Химизация соц. земледелия, 1940, № 7.
- Авдонин Н. С.* О потенциале растений и преодолении вредного действия удобрений при высоких урожаях.— Вестн. с.-х. науки, 1978, № 10, с. 52—62.
- Алексеев А. М., Гусев Н. А.* Влияние минерального питания на водный режим растений. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 223 с.
- Альтергог В. Ф., Галачалова З. Н., Марусина Т. М.* и др. Управление созреванием семени путем регулирования химических средствами старения листа.— В кн.: Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений. Новосибирск: Наука, 1966, с. 126—134.
- Альтергог В. Ф., Махоткина Г. А.* Повышение конкурентоспособности колоса через усиление старения вегетативных органов.— Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1973, № 5, вып. 1, с. 37—51.
- Альтергог В. Ф., Мордкович С. С.* Тепловые повреждения пшеницы в условиях достаточного увлажнения. Новосибирск: Наука, 1977. 119 с.
- Андреева Т. Ф., Персанов В. М.* Влияние фосфорного голодания на фотосинтетическую активность листьев, отток и использование ассимилятов в связи с ростом и продуктивностью растений.— Тр. Биол.-почв. ин-та, Владивосток, 1973, 20, с. 179—187.
- Анисимов А. А.* Факторы, определяющие интенсивность и направление транспорта ассимилятов в разных условиях минерального питания.— Тр. Биол.-почв. ин-та, Владивосток, 1973, 20, с. 168—173.
- Анисимов А. А.* Внутренние и внешние факторы, регулирующие транспорт ассимилятов.— В кн.: Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф., 5—8 июля. Горький, 1978, с. 12—13.
- Анисимов А. А., Курганова Л. Н., Каманина М. С.* и др. Регулирующее действие азотного питания на метаболические и энергетические процессы фотосинтеза.— В кн.: Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Энергетические, метаболические пути и их регуляция в фотосинтезе», Пушкино, 1981, с. 3—4.
- Артюхов И. К., Лютый Н. Г., Буряк И. Ф.* и др. Сроки и способы внесения минеральных удобрений под основные полевые культуры в степи УССР.— В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 95—100.
- Аци Д.* Сельскохозяйственная экология. М.: Госиздат, 1929.
- Барсуков А. И., Зинченко В. К.* Эффективность локального внесения основного удобрения под яровую пшеницу при различных видах обработки почвы.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 53, с. 41—46.
- Бекмухамедова Н. Б.* Синтетическая деятельность корневой системы кукурузы при аммиачном и нитратном питании.— Физиология растений, 1961, 8, № 1, с. 152—157.
- Бекмухамедова Н. Б.* К вопросу о превращении аммиачного и нитратного азота в корневой системе кукурузы.— В кн.: Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений. М.: Наука, 1964, с. 80—87.
- Беликов И. Ф.* О движении и распределении продуктов фотосинтеза у сои в период вегетации.— Физиология растений, 1955а, 2, № 4, с. 354—357.
- Беликов И. Ф.* О локальном использовании продуктов фотосинтеза у сои.— Докл. АН СССР, 1955б, 102, № 2, с. 326—379.
- Беликов И. Ф.* Распределение продуктов фотосинтеза у сои при частичном удалении бобов и листьев.— Докл. АН СССР, 1957, 117, с. 904—905.

- Беликов И. Ф.* Основные закономерности транспорта и распределения ассимилятов у сельскохозяйственных растений.—Тр. Биол.-почв. ин-та, Владивосток, 1973, 20, с. 154—160.
- Белки семян зерновых и масличных культур.* М.: Колос, 1977. 312 с.
- Блэк К. А.* Растения и почва. М.: Колос, 1973. 502 с.
- Бобко Е. В.* К вопросу о технике внесения удобрений.—Химизация соц. земледелия, 1934, № 4/5, с. 21—29.
- Богданов П. Н.* Корневая система и урожай яровой пшеницы.—Соц. зерновое хоз-во, 1946, № 2/3, с. 85—99.
- Болдырев Н. К.* Комплексный метод листовой диагностики условий питания, расчета доз удобрений, величины и химического состава урожая сельскохозяйственных культур.—В кн.: Анализ растений как метод диагностики их питания и эффективности макро- и микроудобрений. Тбилиси, 1976, с. 153—162.
- Борзенкова Р. А., Мокронос А. Т.* Эндогенные факторы, определяющие транспорт ассимилятов в клубни картофеля.—Тр. Биол.-почв. ин-та, Владивосток, 1973, 20, с. 148—152.
- Броунов П. И.* Заметки по сельскохозяйственной метеорологии.—С.-х. журн., 1897, янв.
- Бузницкий А. Г.* Корневая подкормка озимой пшеницы.—Химия в сел. хоз-ве, 1974, № 4, с. 3—6.
- Булаев В. Е.* Ленточное предпосевное внесение основного удобрения под зерновые культуры.—Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1974а, № 19, с. 8—15.
- Булаев В. Е.* Состояние техники внесения удобрений и перспективы ее усовершенствования.—Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1974б, № 19, с. 3—7.
- Булаев В. Е.* Агрохимические основы и технология локального внесения удобрений.—В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 5—40.
- Булаев В. Е.* Агротехника локального внесения удобрения. М.: Колос, 1981. 59 с.
- Булаев В. Е., Булаева В. Г.* Миграция азота и фосфора в почве из очагов удобрений.—Химия в сел. хоз-ве, 1977, № 9, с. 71—75.
- Булаев В. Е., Клецкина А. М.* Локальное внесение минеральных удобрений под картофель на серых лесных и дерново-подзолистых почвах Башкирии.—Химизация сел. хоз-ва Башкирии, 1962/1963, № 4/5, с. 157—162.
- Булаев В. Е., Овчинникова Н. Г., Клемяшова Т. Г.* и др. Приемы локального внесения удобрений под зерновые культуры на дерново-подзолистых суглинистых почвах.—В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 130—140.
- Булаев В. Е., Овчинникова Н. Г., Тищенко А. Т.* и др. Миграция и превращения в почве удобрений, внесенных локально.—В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 45—52.
- Булаева В. Г.* Влияние форм и способов внесения азотных удобрений на использование растениями фосфатов: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Горки, 1975.
- Вакар А. Б.* Клейковина пшеницы. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 252 с.
- Валеев В. М., Усманов Ю. А., Гиззатуллин С. Г.* Эффективность применения удобрений в лунки при посадке картофеля в зависимости от погодных условий.—В кн.: Физиологические и агрохимические основы локального внесения удобрений. Уфа: БФАН СССР, 1980, с. 57—63.
- Вахмистров Д. Б.* Распределительная функция корневой системы растений.—Агрохимия, 1966, № 2, с. 49—55.
- Вахмистров Д. Б.* К вопросу о функции свободного пространства корней растений: Сравнительное изучение поглотительной способности эпидермальных и корových клеток корней ячменя.—Физиология растений, 1967, 14, № 1, с. 123—128.
- Вахмистров Д. Б.* Возможные пути и механизмы рационального транспорта ионов в корнях растений.—Агрохимия, 1971, № 9, с. 138—152.
- Вахмистров Д. Б., Али-Заде В. М.* Переходные процессы при выделении пасоки корневой системы подсолнечника: Кинетический анализ.—Физиология растений, 1973, 20, № 2, с. 250—259.

- Вахмистров Д. Б., Мазель Ю. Я.* Поглощение и передвижение солей в клетках корня.— В кн.: Итоги науки и техники. Физиология растений. М., 1973, т. 1, с. 164—212.
- Вахмистров Д. Б., Штраусберг Д. В., Федоровская М. Д.* и др. Суточный ритм движения ксилемного сока в корне целого растения и после отделения побега.— Физиология растений, 1981, 28, № 5, с. 972—981.
- Вильдфлуш Р. Т.* Миграция питательных веществ в почве и особенности питания растений при локальном внесении основного минерального удобрения.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1974, № 18, с. 64—79.
- Вильдфлуш Р. Т., Минич А. Н., Сиротин Е. Г.* и др. Миграция подвижных форм азота, фосфора и калия в почве при ленточном внесении удобрений.— Науч. тр. Белорус. СХА, Горки, 1971, 74, с. 107—118.
- Вильдфлуш Р. Т., Сиротин Е. Г.* Динамика поступления и вынос питательных веществ при разбросном и ленточном внесении удобрений под сахарную свеклу.— Науч. тр. Белорус. СХА, Горки, 1971, 74, с. 95—106.
- Вильдфлуш Р. Т., Солдатенков Е. П.* Зависимость урожая и качество ячменя от доз и способов внесения нитрофоски.— Науч. тр. Белорус. СХА, Горки, 1971, 74, с. 3—20.
- Вильямс М. В., Цветкова И. В., Дерендяева Т. А.* и др. Особенности культивирования растений свеклы в условиях сбалансированного минерального питания.— Физиология растений, 1979, 26, № 1, с. 123—129.
- Вознесенский В. Л.* Некоторые вопросы интерпретации результатов исследований, проводимых с помощью радиоактивных изотопов.— Тр. Биол.-почв. ин-та, Владивосток, 1973, 20, с. 282—288.
- Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с.
- Волков Е. Д., Сычев П. Л., Ермолаев О. Г.* и др. Эффективность локального внесения фосфорных удобрений при почвозащитной системе земледелия.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 55, с. 38—42.
- Володин В. И., Седов А. И., Туровская А. А.* Дефицит белка в мировом хозяйстве и основные пути его устранения. М.: ВНИИТЭИСХ, 1976. 49 с.
- Воробьев Л. Н.* Регулирование мембранного транспорта в растениях.— В кн.: Итоги науки и техники. Физиология растений. М., 1980, т. 4, с. 1—77.
- Воробьев Л. Н., Мусаев Н. А.* Электрические характеристики клеточной оболочки и плазмалеммы клеток *Nitellopsis obtusa*. Низкочастотный импеданс.— Физиология растений, 1979, 26, № 4, с. 711—720.
- Галачалова З. Н.* Физиология созревания семян пшеницы в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. 198 с.
- Галстян А. Ш.* Ферментативная активность почв Армении. Ереван: Айстан, 1974. 275 с.
- Гашон Луи.* Теоретические основы удобрения почв.— В кн.: Тез. докл. 8-го Междунар. конгр. по минеральным удобрениям. М., 1976, с. 38—57.
- Генкель П. А.* Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. М.: Изд-во АН СССР, 1946. 237 с.
- Генкель П. А.* Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 83 с.
- Генкель П. А.* Общие закономерности физиологии устойчивости растений.— В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во МГУ, 1967, с. 87—100.
- Генкель П. А.* О состоянии и направлении работ по физиологии жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978.
- Гилис М. Б.* Рациональные способы внесения удобрений. М.: Колос, 1975. 240 с.
- Гилис М. Б.* Влияние локального внесения удобрений на рост корней и прикорневую микрофлору.— В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 41—44.
- Гирфанов В. К.* Яровая пшеница. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1976. 296 с.
- Горбылева А. И.* Сравнительная эффективность разбросного и локального способов внесения основного минерального удобрения в севообороте.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1974, № 18, с. 91—99.

- Горбылева А. И., Косьяненко А. Ф., Миронова Т. П.* Севооборот, качество урожая и способ внесения удобрений.—В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 108—116.
- Горбылева А. И., Косьяненко А. Ф., Миронова Т. П.* и др. Сравнительная эффективность способов внесения удобрений в севообороте.—Тр. ВИУА им. Прянишникова, 1978, № 4, с. 57—79.
- Грицун А. Т.* Локально-ленточный способ внесения удобрений под сою.—Сиб. вестн. с.-х. науки, 1975, № 3, с. 26—37.
- Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М.* Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наук. думка, 1973. 591 с.
- Гулякин И. В., Коровкина А. В.* Усвоение растениями фосфора удобрения в зависимости от времени внесения и свойств почвы.—Изв. ТСХА, 1958, № 3, с. 91—104.
- Гуревич А. А., Мячина О. Н.* О зависимости фотосинтеза от потребления ассимилятов растением.—Физиология растений, 1956, 3, № 4, с. 328—332.
- Дадыкин В. П.* Температура почвы как один из факторов, определяющих эффективность удобрений.—Почвоведение, 1951, № 9, с. 557—561.
- Данилова М. Ф.* Специализация тканей в корне как органе поглощения ионов.—Физиология растений, 1981, 28, № 1, с. 169—183.
- Данилова М. Ф., Стамболиця Е. Ю.* Ультраструктура дифференцирующихся клеток первичной ксилемы корня в связи с вопросом о поступлении веществ в трахеальные элементы.—Ботан. журн., 1975, 60, № 7, с. 913—926.
- Данько В. И.* Эффективность ранневесенней и прикорневой подкормки озимых на Украине.—Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 53, с. 68—70.
- Демиденко Т. Т.* Критические периоды в питании сахарной свеклы.—Докл. АН СССР, 1945, 47, № 1, с. 65—67.
- Демин Н. И., Кузьменков А. В., Янишевский Ф. В.* Эффективность новых форм твердых и жидких комплексных удобрений при локальном и разбросном внесении под картофель.—В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 78—88.
- Демолон А.* Рост и развитие культурных растений. М.: Сельхозгиз, 1961. 400 с.
- Добрунов Л. Г.* Критические периоды минерального питания растений.—Докл. АН СССР, 1938, 19, № 3, с. 215—218.
- Добрунов Л. Г.* Физиологические изменения в онтогенезе растений. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 251 с.
- Добрунов Л. Г., Трапезников В. К.* Отзывчивость кукурузы на условия минерального питания в онтогенезе.—В кн.: Тез. докл. 2-й конф. физиологов и биохимиков Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1964, с. 25.
- Евсеев И. Д.* Критические периоды в минеральном питании культурных растений.—Изв. АН СССР. Сер. VII, 1935, № 1.
- Елешев Р. Е., Джумашев С. З., Иванов А. Л.* Влияние ленточного способа внесения минеральных удобрений на фосфатный режим лугово-каштановой почвы и урожай сои.—Агрохимия, 1980, № 12, с. 36—42.
- Ефимова А. С., Балакина Н. И.* Дозы и способы внесения основного удобрения под картофель.—В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 73—77.
- Ефимова А. С., Балакина Н. И.* Отзывчивость различных сортов картофеля на удобрения и способы их внесения.—Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 53, с. 26—31.
- Жолкевич В. Н., Синицына З. А., Пейсахзон Б. И.* и др. О природе корневого давления.—Физиология растений, 1979, 26, № 5, с. 978—993.
- Журбицкий З. И.* Физиологические и агрохимические основы применения удобрений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 294 с.
- Иванов В. П.* Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов. М.: Наука, 1973. 295 с.
- Иванова Н. А.* Влияние укоренения на фотосинтетический метаболизм изолированных листьев томатов.—Учен. зап. Урал. ун-та, 1970, № 113, с. 114—120.
- Имамалиев А. И.* Дефолианты и их физиологическое действие на хлопчатник. Ташкент: ФАН, 1969. 307 с.

- Казарян В. О.* Старение высших растений. М.: Наука, 1969. 313 с.
- Казарян В. О., Дадтян О. А.* Об изменчивости фотосинтеза листьев под действием факторов, влияющих на корневую систему.— Физиология растений. 1967, 14, № 5, с. 860—865.
- Каликинский А. А.* Эффективность локального внесения основного минерального удобрения на дерново-подзолистых почвах Белоруссии.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1974, № 18, с. 80—90.
- Каликинский А. А.* Пути повышения эффективности применения минеральных удобрений под зерновые культуры (на примере Белорусской ССР): Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Рига: ЛатвНИИ земледелия и экономики сел. хоз-ва, 1977. 54 с.
- Каликинский А. А.* Эффективность локального внесения основного удобрения под сельскохозяйственные культуры на дерново-подзолистых почвах Белоруссии.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 53, с. 9—15.
- Каликинский А. А., Камовская В. М., Курилюк В. М.* Эффективность локального внесения основного удобрения под зерновые культуры в зависимости от позиционного расположения туков.— В кн.: Физиологические и агрохимические основы локального внесения удобрений. Уфа: БФАН СССР, 1980, с. 24—29.
- Каликинский А. А., Реуцкая С. Ф.* Эффективность локального внесения удобрений под яровую пшеницу.— В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 117—122.
- Каликинский А. А., Тверезовская М. Н.* Продуктивность фотосинтеза и урожай озимой пшеницы при локальном способе внесения минеральных удобрений.— В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 53—59.
- Кефели В. И.* Факторы регуляции роста и органогенеза.— В кн.: Биология развития растений. М.: Наука, 1975, с. 91—110.
- Кларксон Д.* Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978. 367 с.
- Климашевский Э. Л.* Проблема генетической специфики корневого питания растений.— В кн.: Сорт и удобрение. Иркутск, 1974, с. 11—53.
- Княгиничев М. И.* Биохимия пшеницы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1951. 415 с.
- Кобыжски Т., Ковшик-Гиндифер З., Курилович В.* Антибиотики. Варшава, 1969. 656 с.
- Коданев И. М.* Повышение качества зерна. М.: Колос, 1976. 304 с.
- Козлихин А. Д.* О критических периодах корневого питания конопли.— Лен и конопля, 1936, № 3.
- Козьмина Н. П.* Биохимия зерна и продуктов его переработки. М.: Колос, 1976. 375 с.
- Коловский Р. А.* Биоэлектрические потенциалы древесных растений. Новосибирск: Наука, 1980. 175 с.
- Колосов И. И.* Поглощительная деятельность корневых систем растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 175 с.
- Конарев В. Г.* Белки пшеницы. М.: Колос, 1980. 351 с.
- Кононова М. М.* Органические вещества почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 314 с.
- Кореньков Д. А.* Агрохимия азотных удобрений. М.: Наука, 1976. 208 с.
- Кореньков Д. А., Борисова Н. И.* Успехи и перспективы использования стабильных изотопов в агрохимии.— Вестн. с.-х. науки, 1980, № 9, с. 22—28.
- Коржуев А. С.* О способах и сроках внесения удобрений.— Химизация соц. земледелия, 1935, № 4, с. 23—28.
- Коровин А. И.* Роль температуры в минеральном питании растений. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 283 с.
- Коршунов А. В., Филиппов А. Н.* Урожай и качество картофеля в зависимости от способов внесения повышенных доз минеральных удобрений при орошении.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 55, с. 59—63.
- Красавина Е. С.* К вопросу об эквипотенциальности корковых клеток корня.— Физиология растений, 1974, 21, № 1, с. 5—11.
- Красильников Н. А.* Усвоение корнями растений продуктов жизнедеятельности микробов.— Докл. АН СССР, 1951, 79, № 5, с. 879—882.

- Красильников Н. А.* Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 462 с.
- Красовская И. В.* Физиологическая деятельность зародышевых и узловых корней.— Учен. зап. Ленингр. СХИ, 1925, 2, с. 118—164.
- Красовская И. В.* Физиологическая деятельность зародышевых и узловых корней хлебных злаков.— Учен. зап. Ленингр. СХИ, 1927, 4, с. 175—222.
- Красовская И. В.* Оценка корневой системы при помощи «плача».— Докл. АН СССР, 1947, 55, № 5, с. 457—463.
- Кретович В. Л., Евстигнеева З. Г., Асеева К. Б.* и др. Об азотистых веществах пасоки тыквы.— Физиология растений, 1959, 6, № 1, с. 13—20.
- Креффт Р.* Методика анализа эффективности применения минеральных удобрений.— Междунар. с.-х. журн., 1979, № 5, с. 19—21.
- Крылова А. И.* Эффективность различных способов внесения минеральных удобрений в условиях западных районов Украины.— В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 101—107.
- Крылова А. И.* Повышение эффективности минеральных удобрений в условиях западных районов Украины: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. М., 1982. 44 с.
- Кубарева Л. С.* Локальное внесение удобрений — один из путей повышения их эффективности.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 53, с. 3—9.
- Кубарева Л. С., Мозиндовид Л. С.* Эффективность локальных способов внесения удобрений.— Сел. хоз-во за рубежом, 1981, № 4, с. 4—8.
- Кудеяров В. Н., Соколов О. А., Бочкарев А. Н.* и др. Эффективность локального способа внесения азотных удобрений под рис.— Бюл. НТИ ВНИИ риса, 1976, № 19, с. 44—45.
- Кудзин Ю. К., Ярошевич И. В.* Влияние длительного применения удобрений на питательный режим и активность биологических процессов в черноземной почве.— В кн.: Пути повышения плодородия почв. Киев: Урожай, 1969, с. 121—128.
- Кук Д. У.* Система удобрения для получения максимальных урожаев. М.: Колос, 1975. 416 с.
- Кулаева О. Н.* Цитокинины. Их структура и функция. М.: Наука, 1973. 264 с.
- Кулаева О. Н.* Цитокинины.— В кн.: Регуляторы роста растений. М.: Колос, 1979, с. 86—117.
- Кулаева О. Н., Силина Е. И., Курсанов А. Л.* Пути первичного усвоения аммонийного азота в корнях тыквы.— Физиология растений, 1957, 4, № 6, с. 520—528.
- ✓ *Курсанов А. Л.* Взаимосвязь физиологических процессов в растении.— В кн.: 20-е Тимирязевские чтения. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 44 с.
- Курсанов А. Л.* Проблема биологического саморегулирования и физиология растений.— Физиология растений, 1972, 19, № 5, с. 906—911.
- Курсанов А. Л.* Фотосинтез и транспорт ассимилятов в листовой пластинке.— Тр. Биол.-почв. ин-та, Владивосток, 1973, 20, с. 8—25.
- Курсанов А. Л.* Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.
- Курсанов А. Л., Туева О. Ф., Верещагина А. Г.* Углеводно-фосфорный обмен и синтез аминокислот в корнях тыквы (*Cucurbita pepo*).— Физиология растений, 1954, 1, № 2, с. 12—20.
- Кучинская В., Машаускас В., Беляускас Б.* и др. Эффективность локального внесения комплексных удобрений под зерновые культуры в условиях Литвы.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 53, с. 46—50.
- Литвинов Л. С.* К вопросу о химизме пасоки растений.— Изв. Биол. НИИ при Перм. ун-те, 1927, 5, 7, 8, с. 311—329.
- Лишко В. К.* Натриевый насос биологических мембран. Киев: Наук. думка, 1977. 144 с.
- Лукашев А. И., Тишков Н. М., Прядко Н. Н.* Исследование локального способа внесения основного минерального удобрения под подсолнечник.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 55, с. 17—22.
- Любименко В. Н.* Итоги и перспективы 150-летнего изучения фотосинтеза.— Избр. тр. Киев: Изд-во АН УССР, 1963, т. 1, с. 194—202.

- Лялин О. О., Ахмедов И. С.* Электрическая проводимость плазмалеммы корневого волоска и интенсивность белкового синтеза.— Физиология растений, 1978, 25, № 3, с. 437—444.
- Лялин О. О., Ахмедов И. С., Кгиторова И. Н.* Мембранное сопротивление корневого волоска *Treanea bogotensis*.— Физиология растений, 1977, 24, № 4, с. 863—866.
- Магницкий К. П., Вехов П. А., Булаев В. Е.* и др. Применение удобрений в нечерноземной зоне. М.: Колос, 1965. 239 с.
- Максимов Н. А.* Подавление ростовых процессов как основная причина снижения урожая при засухе.— Успехи соврем. биологии, 1939, 11, № 1, с. 124—136.
- Мальцев В. Т., Конохов Р. Н.* Влияние способов внесения минеральных удобрений на урожай и качество яровой пшеницы.— В кн.: Применение удобрений в посевах зерновых культур. Иркутск, 1977, с. 64—74.
- Манасян В. А.* Техника внесения минеральных удобрений и рост корневой системы кукурузы.— Тр. ВИУА им. Прянишникова, 1960, № 36, с. 73—83.
- Медведев С. С.* Локальное внесение основного минерального удобрения под зерновые культуры на дерново-подзолистых супесчаных почвах: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М.: ВИУА им. Прянишникова, 1980. 18 с.
- Минеев В. Г.* Географическая сеть опытов с удобрениями и эффективность химизации земледелия.— Вестн. с.-х. науки, 1975, № 2, с. 36—44.
- Минеев В. Г., Павлов А. Н.* Значение основных минеральных элементов и их соотношения для накопления белков в зерне злаковых растений.— Агрехимия, 1979, № 8, с. 117—130.
- Минеев В. Г., Павлов А. Н.* Агрехимические основы повышения качества зерна пшеницы. М.: Колос, 1981. 288 с.
- Минина Е. Г.* Физиологические основы техники внесения удобрений.— Физиология растений, 1935, 1, № 8, с. 75—130.
- Минина Е. Г., Некрасова А.* Влияние техники внесения удобрений на урожай и качество зерна пшеницы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, № 8, с. 167—192.
- Мишустин Е. Н.* Удобрения и почвенно-биологические процессы.— В кн.: Агрехимическая микробиология. Л.: Колос, 1976, с. 191—203.
- Мишустин Е. Н., Петрова А. Н.* Образование свободных аминокислот на разрушающейся в почве целлюлозе.— Микробиология, 1966, 35, № 3, с. 491—495.
- Мишустин Е. Н., Черенков Н. И.* О биологическом азоте в сельском хозяйстве СССР.— В кн.: Тез. докл. 8-го Междунар. конгр. по минеральным удобрениям. М., 1976, с. 1—21.
- Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В.* О природе процесса нагнетания воды корнями растений.— Изв. ТСХА, 1972, 3, № 3, с. 3—15.
- Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В.* Соотношение между величиной компонентов корневого давления и скоростью нагнетания воды корнями.— Докл. АН СССР, 1978, 239, № 4, с. 1005—1008.
- Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В.* О движущей силе плача растений.— Физиология растений, 1979, 26, № 5, с. 994—1000.
- Мозовой А. И.* Влияние сроков и способов внесения минеральных удобрений на урожай и качество сахарной свеклы.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 55, с. 43—46.
- Мокронос А. Т.* Транспорт ассимилятов как фактор эндогенной регуляции фотосинтеза.— Тр. Биол.-почв. ин-та, Владивосток, 1973, 20, с. 76—83.
- Мокронос А. Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
- Мокронос А. Т., Иванова Н. А.* Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений.— Физиология растений, 1971, 18, № 4, с. 668—676.
- Мокронос А. Т., Иванова Л. В., Зольникова В. П.* Синтез аминокислот в корнях картофеля в разные часы суток и при разных фотопериодах.— Физиология растений, 1959, 6, № 2, с. 158—164.
- Надеждин А. М.* Эффективность основного минерального удобрения при внесении его культиватором-растениепитателем весной до посева.— Агрехимия, 1965, № 11, с. 133—143.

- Най П. Х., Тинкер П. Г.* Движение растворов в системе почва — растение. М.: Колос, 1980. 368 с.
- Нилова Н. Т., Арбузова И. Н.* Об оптимальном соотношении элементов минерального питания для растений.— *Агрохимия*, 1978, № 5, с. 138—147.
- Ничипорович А. А.* Фотосинтез и теория получения высоких урожаев.— В кн.: 15-е Тимирязевские чтения. М.: Изд-во АН СССР, 1956.
- Ничипорович А. А.* Теория фотосинтетической продуктивности растений.— В кн.: Итоги науки и техники. Физиология растений. М., 1977, т. 3, с. 11—54.
- Нобел П.* Физиология растительной клетки. М.: Мир, 1973. 287 с.
- Носатовский А. И.* Пшеница: Биология. М.: Колос, 1965. 568 с.
- Носкова А. В.* Критические периоды в питании льна азотом, фосфором и калием.— *Химизация соц. земледелия*, 1936, № 5.
- Овчаров К. Е.* Роль витаминов в жизни растений. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 286 с.
- Омельянюк Л. Л.* Использование элементов питания растениями и урожай ячменя при локальном внесении минеральных удобрений.— *Бюл. ВИУА им. Прянишникова*, 1974, № 18.
- Омельянюк Л. Л.* Локальное внесение минеральных удобрений под ячмень.— В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 127—129.
- Омельянюк Л. Л., Воронин П. И.* Повышение эффективности удобрений при локальном их внесении под озимую пшеницу.— В кн.: Физиологические и агрохимические основы локального внесения удобрений. Уфа: БФАН СССР, 1980а, с. 36—39.
- Омельянюк Л. Л., Воронин П. И.* Продуктивность ячменя при локальном внесении удобрений.— *Бюл. ВИУА им. Прянишникова*, 1980б, № 53, с. 19—22.
- Омельянюк Л. Л., Рубановский Л. Л.* Агрохимическая и экономическая эффективность локального внесения минеральных удобрений под ячмень.— *Химия в сел. хоз-ве*, 1971, № 10, с. 11—13.
- Оприлов В. А.* Распространяющееся возбуждение и транспорт ассимилятов во флоэме.— *Физиология растений*, 1978, 25, № 5, с. 1042—1054.
- Оприлов В. А., Мичурин С. В.* К экспериментальному обоснованию участия биоэлектрических потенциалов в передвижении веществ у высших растений.— *Физиология растений*, 1973, 20, № 3, с. 451—461.
- Осипова Л. В.* Изучение минерального питания пшеницы в контролируемых условиях выращивания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 18 с.
- Павлов А. Н.* Физиологическое обоснование приемов повышения содержания белка в зерне яровой пшеницы в условиях орошения: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1955.
- Павлов А. Н.* Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы. М.: Наука, 1967. 339 с.
- Павлов А. Н.* Физиолого-биохимические основы улучшения качества зерна пшеницы.— В кн.: Повышение качества зерна пшеницы. М.: Колос, 1972, с. 157—169.
- Павлов А. Н.* Отзывчивость растений на минеральные удобрения и возможности ее повышения.— *Физиология и биохимия культ. растений*, 1980, 12, № 2, с. 125—129.
- Павлов А. Н., Колесник Т. И.* О причинах, определяющих различный уровень накопления белка в зерне высоко- и низкobelковых сортов пшеницы.— *Физиология растений*, 1974, 21, № 2, с. 329—335.
- Павлов А. Н., Колесник Т. И., Лобанова Н. В.* Влияние поздних корневых и некорневых азотных подкормок на накопление белка и белковых фракций в зерне пшеницы и овса.— *Агрохимия*, 1966, № 11, с. 33—38.
- Павлов А. Н., Петрова М., Ланг Г.* и др. Влияние удобрений на качество зерна пшеницы.— В кн.: 8-й Междунар. конгр. по минеральным удобрениям: Докл. сов. участников конгр. М., 1976, ч. 2, с. 42—49.
- Павлова А., Къдрев Т.* Влияние на азотно подхранване върху белтъчното съдържание на пшеничени зърна. I. Изменения във фракционния състав.— *Физиол. на раст.* София, 1980а, т. 5, с. 170—174.

- Павлова А., Къдрев Т.* Влияние на азотно подхранване върху белтъчного съдържание на пшеничени зърна. III. Съдържание на свързани аминокиселини.— Физиол. на раст. София, 1980б, т. 5, с. 175—179.
- Панников В. Д.* Почвы, удобрения и урожай. М.: Колос, 1964. 336 с.
- Панников В. Д.* Удобрения, сорт и урожай.— *Агрохимия*, 1980, № 12, с. 3—10.
- Пахомова Л. М., Исхаков Ф. М., Садыков Я. Х.* и др. Формирование урожая и качество сахарной свеклы при разбросом, т. и локальном внесении минеральных удобрений.— *Бюл. ВИУА им. Прянишникова*, 1980, № 53, с. 36—41.
- Петербургский А. В.* Агрохимия комплексных удобрений. М.: Наука, 1975. 231 с.
- Петербургский А. В.* Новое о поглотительной и синтетической деятельности корней растений.— *Сел. хоз-во за рубежом*, 1981, № 6, с. 8—18.
- Петинов Н. С.* Физиология орошаемой пшеницы. М.: Изд-во АН СССР, 1959.
- Петинов Н. С., Бровщина В. И.* Продуктивность фотосинтеза риса при различной густоте посева.— В кн.: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М.: Изд-во АН СССР, 1964, с. 70—74.
- Петренко М. Б.* Биохимические основы взаимоотношений микроорганизмов почвы и растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1974. 45 с.
- Печенов В. А.* Отток и распределение ассимилятов у сахарной свеклы в связи с минеральным питанием.— *Тр. Биол.-почв. ин-та, Владивосток*, 1973, 20, с. 200—203.
- Пинхасов Ю. И.* Фотосинтез, транспорт продуктов фотосинтеза и разработка способов регулирования транспорта у хлопчатника.— *Изв. АН СССР. Сер. биол.*, 1981, № 3, с. 402—413.
- Писарев В. П.* Селекция на урожайность.— *Соц. реконструкция сел. хоз-ва*, 1937, № 9—10.
- Полевой В. В., Саламатова Т. С.* Протонные насосы и их функциональная роль.— В кн.: Итоги науки и техники. Физиология растений. М., 1980, т. 4, с. 78—125.
- Полимбетова Ф. А.* Физиологические свойства и продуктивность яровой пшеницы в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1972. 271 с.
- Попов П. Д.* Эффективность способов внесения азотных удобрений под озимые культуры.— *Бюл. ВИУА им. Прянишникова*, 1980, № 53, с. 62—67.
- Потапов Н. Г.* Минеральное питание пшеницы.— В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во МГУ, 1969, 4, с. 240—297.
- Приезжев Н. И., Устенко Г. П.* Удобрения как фактор повышения продуктивности фотосинтеза и урожая кукурузы.— В кн.: Физиологическое обоснование системы питания растений. М.: Наука, 1964, с. 76—82.
- Приступа Н. А., Курсанов А. Л.* Нисходящий ток ассимилятов и его связь с поглощающей деятельностью корня.— *Физиология растений*, 1957, 4, № 5, с. 417—424.
- Прокофьев А. А.* Использование дефолиантов для усиления оттока ассимилятов в семена.— *Физиология растений*, 1965, 12, с. 416—423.
- Прокофьев А. А., Букина Н. В.* Влияние дефолиантов на формирование семян подсолнечника и кледевины.— В кн.: Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1964, с. 41—42.
- Прокофьев А. А., Жданова Л. Н., Соболев А. М.* Некоторые закономерности поступления веществ из листьев в репродуктивные органы.— *Физиология растений*, 1957, 4, с. 425—431.
- Прянишников Д. Н.* Агрохимия. М.: Сельхозгиз, 1952. 691 с.
- Пумянский А. Я.* Технологические свойства мягких пшениц. Л.: Колос, 1971. 320 с.
- Ратнер Е. И.* О роли транспирации в поглощении минеральных веществ растением в связи с культурой засоленных почв.— *Изв. АН СССР. Сер. биол.*, 1945, № 5, с. 567—582.
- Ратнер Е. И.* Минеральное питание растений и поглотительная способность почв. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 319 с.

- Ратнер Е. И., Самойлова С. Л.* Об усвоении растениями нуклеиновых кислот и о внеклеточной фосфатазной активности корней.— Физиология растений, 1958, 5, № 3, с. 209—220.
- Рахматджанов У. Р., Сохова М. Н., Ерошенко Э. К.* Влияние техники внесения фосфорных удобрений на потребление азота и использование фосфора тонковолокнистым хлопчатником по фазам его развития.— Тр. ТаджНИИ земледелия, 1971, 2, с. 5—23.
- Ремесло В. Н., Блохин Н. И.* Селекция озимой пшеницы на повышение качества зерна.— В кн.: Проблема повышения качества зерна. М.: Колос, 1977, с. 11—18.
- Рядчиков В. Г.* Улучшение зерновых белков и их оценка. М.: Колос, 1978. 368 с.
- Сабинин Д. А.* Физиологические основы техники применения удобрений.— Химизация соц. земледелия, 1934, № 4/5, с. 13—20.
- Сабинин Д. А.* Влияние минерального питания на качество урожая яровой пшеницы.— Избр. тр. по минеральному питанию растений. М.: Наука, 1971а, с. 483—484.
- Сабинин Д. А.* Минеральное питание растений.— Избр. тр. по минеральному питанию растений. М.: Наука, 1971б, с. 17—317.
- Сабинин Д. А.* О значении корневой системы в жизнедеятельности растений.— Избр. тр. по минеральному питанию растений. М.: Наука, 1971в, с. 430—469.
- Салимгареев Ш. Я.* Сроки и способы внесения минеральных удобрений под озимую рожь в северной лесостепи Башкирии: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Уфа: БСХИ, 1976. 25 с.
- Саляев Р. К.* Поглощение веществ растительной клеткой. М.: Наука, 1969. 206 с.
- Самохвалов Г. К.* О потребности растений в элементах минерального питания на разных фазах развития.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1940, № 2, с. 299—320.
- Самуилов Ф. Д.* Влияние фосфорного питания на энергетический обмен и устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1978, № 6, с. 828—838.
- Самцевич С. А.* О приготвлении, применении и эффективности бактериальных удобрений в Украинской ССР.— Микробиология, 1962, 31, № 5, с. 923—933.
- Сахибгареев А. А., Абдрашитов С. А.* Эффективность припосевного и допосевного локального внесения суперфосфата под ячмень в Зауралье Башкирии.— В кн.: Физиологические и агрохимические основы локального внесения удобрений. Уфа: БФАН СССР, 1980, с. 67—72.
- Синицына З. А., Пейсахзон Б. И., Жолкевич В. Н.* О неосмотическом компоненте корневого давления.— Докл. АН СССР, 1977, 232, № 1, с. 252—255.
- Синягин И. И.* Прогрессивная технология внесения минеральных удобрений. М.: Колос, 1975. 184 с.
- Сказкин Ф. Д.* Критический период у растений к недостаточному водоснабжению.— В кн.: 21-е Тимирязевские чтения. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 51 с.
- Созинов А. А., Обод И.* Сила пшеницы. Одесса, 1970.
- Созинов А. А., Хохлов А. Н., Попереля Ф. А.* Проблема увеличения белковости зерна пшеницы.— В кн.: Проблема повышения качества зерна. М.: Колос, 1977, с. 18—30.
- Соколов А. В.* Распределение питательных веществ в почве и урожай растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 331 с.
- Соколов В. С., Гладыш О. Т., Кашеваров Н. И.* Эффективность локального внесения минеральных удобрений под кукурузу в Западной Сибири.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 53, с. 50—53.
- Соколов В. С., Смиловенко Д. А.* Локальное внесение минеральных удобрений в повышенных нормах одновременно с посевом пропашных культур.— Химия в сел. хоз-ве, 1975, 13, № 1, с. 27—28.
- Соколов О. А.* Минеральное питание растений в почвенных условиях. М.: Наука, 1980. 193 с.

- Соловьев В. А.* К вопросу о характере выхода ионов в ксилемные сосуды корня.— Физиология растений, 1978, 25, № 5, с. 1062—1069.
- Соловьев П. П.* Влияние минеральных удобрений на урожай и качество картофеля в зависимости от способов их внесения на легких почвах Владимирской области.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 53, с. 71—75.
- Сосновский В. А., Трапезников В. К.* Локальное внесение минеральных удобрений в Башкирии.— В кн.: Физиологические и агрохимические основы локального внесения удобрений. Уфа: БФАН СССР, 1980, с. 47—50.
- Станков Н. З.* Структура урожая злаков как метод изучения их в полевом и вегетационном опытах.— Селекция и семеноводство, 1938, № 11, с. 33—37.
- Станков Н. З.* Корневая система полевых культур. М.: Колос, 1964. 280 с.
- Станков Н. З., Ладонина Т. П., Ахмадеева А. К.* и др. Высокие урожаи и обеспечение их минеральными удобрениями.— Агрохимия, 1975, № 3, с. 74—78.
- Станов В., Попов Г.* Влияние на азотного и фосфорного хранения върху оттока на асимилатите при млади слънчогледови растения.— Физиол. на раст. София, 1978, 4, № 1, с. 10—18.
- Стрельникова М. М.* Повышение качества зерна пшеницы. Киев: Урожай, 1971. 180 с.
- Строгонов Б. П.* Физиологические основы солеустойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 366 с.
- Строгонов Б. П.* Метаболизм растений в условиях засоления.— В кн.: 33-е Тимирязевские чтения. М.: Наука, 1973. 51 с.
- Строгонов Б. П., Бутенко Р. Г., Шамина З. Б.* и др. Цитогенетический эффект NaCl на культуру ткани креписа (*Crepis capillaris*).— Докл. АН СССР, 1973, 209, № 1, с. 243—245.
- Сулейманов Р. Г.* Локальное (ленточное) внесение основного минерального удобрения под яровую пшеницу: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Омск: Омский СХИ им. Кирова, 1979. 18 с.
- Сытник К. М., Книга Н. М., Мусатенко Л. И.* Физиология корня. Киев: Наук. думка, 1972. 356 с.
- Тарчевский И. А., Иванова А. П., Биктемиров У. А.* К вопросу о передвижении ассимилятов у пшеницы и влиянии минерального питания на этот процесс.— Тр. Бюл.-почв. ин-та, Владивосток, 1973, 20, с. 174—178.
- Тверезовская М. Н.* Зависимость урожая и качества озимой пшеницы от способа внесения удобрений.— Науч. тр. Белорус. СХА, Горки, 1971, 74, с. 37—47.
- Теппер Е. З., Шильникова В. К., Переверзева Г. И.* Практикум по микробиологии. М.: Колос, 1972. 199 с.
- Тимирязев К. А.* Избр. соч. М.: Сельхозгиз, 1957. Т. 1. 550 с.
- Титова О. В.* Физиологические основы химической десикации пшеницы: Автореф. ... д-ра биол. наук. Пермь: Перм. ун-т, 1972. 39 с.
- Трапезников В. К.* Влияние режима минерального питания на некоторые физиологические функции и продуктивность кукурузы: Дис. ... канд. биол. наук. Уфа: БФАН СССР, 1966. 127 с.
- Трапезников В. К.* О системе поэтапных воздействий в онтогенезе яровой пшеницы.— В кн.: Влияние минерального питания и физиологически активных веществ на метаболизм и продуктивность растений. Уфа: БФАН СССР, 1976, с. 3—4.
- Трапезников В. К., Ларионова К. В., Юсупов В. Г.* и др. Накопление азотистых веществ в зерне яровой пшеницы при различных условиях минерального питания и десикации.— В кн.: Регуляция отложения запасных веществ и продуктивность растений. Уфа: БФАН СССР, 1975, с. 69—77.
- Трапезников В. К., Сосновский В. А., Сулейманов Р. Г.* Локальное внесение минеральных удобрений. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1977. 80 с.
- Трапезников В. К., Тальвинская Н. Г., Гирфанов В. К.* Распределение ¹⁴C-ассимилятов у яровой пшеницы при различных способах внесения удобрения.— В кн.: Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф., 5—8 июля. Горький, 1978, с. 164—165.
- Трапезников В. К., Тальвинская Н. Г., Шендель Г. В.* и др. Физиологические особенности формирования урожая яровой пшеницы и кукурузы при раз-

- бросном и локальном внесении удобрений.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980а, № 53, с. 16—19.
- Трапезников В. К., Тальвинская Н. Г., Шендель Г. В.* и др. Влияние способа внесения удобрений на некоторые физиологические функции растений.— В кн.: Физиологические и агрохимические основы локального внесения удобрений. Уфа: БФАН СССР, 1980б, с. 8—15.
- Трубецкова О. М., Жирнова Н. Г.* Суточный ритм подачи калия корневой системой в надземные органы растений.— Физиология растений, 1959, 6, № 2, с. 129—137.
- Трубецкова О. М., Татаренко Н. Ф.* Динамика поглощения и подача фосфора с пасок корневой системы подсолнечника.— Физиология растений, 1972, 19, № 3, с. 582—589.
- Туева О. Ф.* Фосфор в питании растений. М.: Наука, 1966. 296 с.
- Туева О. Ф., Керимов А. К.* Поглощение и передвижение с пасок фосфора и азота растениями огурцов в зависимости от условий азотно-фосфорного питания.— Физиология растений, 1979, 26, № 2, с. 343—350.
- Туркина М. В., Павлинова О. А.* Транспорт ассимилятов как фактор интеграции физиологических процессов в растении.— Физиология растений, 1981, 28, № 1, с. 184—203.
- Удовенко Г. В., Семушина Л. А.* Продуктивность, накопление солей и водно-осмотические свойства растений при чистом и смешанном засолении почвы.— Агрохимия, 1970, № 11, с. 90—101.
- Урманцев Ю. А.* Системный подход к проблеме устойчивости растений (на примере исследования зависимости содержания пигментов в листьях фасоли от одновременного действия на нее засухи и засоления).— Физиология растений, 1979, 26, № 4, с. 762—777.
- Усманов И. Ю.* Динамика биоэлектрических потенциалов корней яровой пшеницы, кукурузы и риса в связи с применением различных форм азотистых удобрений.— В кн.: Влияние минерального питания и физиологически активных веществ на метаболизм и продуктивность растений. Уфа: БФАН СССР, 1976, с. 42—49.
- Усманов И. Ю.* Изменения биоэлектрических и окислительно-восстановительных процессов некоторых злаков под действием аммонийного и нитратного азота.— Докл. ВАСХНИЛ, 1979, № 9, с. 7—10.
- Федоровский Д. В.* Микрораспределение питательных веществ в почвах. М.: Наука, 1979. 191 с.
- Федоровская М. Д., Штраусберг Д. В., Вахмистров Д. Б.* и др. Свет и темнота как датчики времени циркадного ритма плача подсолнечника.— Физиология растений, 1977, 24, № 1, с. 83—89.
- Хаджиев А. Х., Яшева Е. Я., Хидиров Т.* Технология внесения минеральных удобрений под хлопчатник туковыми сошниками одновременно на две глубины.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 55, с. 68—73.
- Хазиев Ф. Х.* Ферментативная активность почв. М.: Наука, 1976. 180 с.
- Хазиев Ф. Х.* Влияние минеральных удобрений на некоторые биохимические процессы в черноземах.— Агрохимия, 1977, № 6, с. 99—105.
- Хазиев Ф. Х.* Концептуальная модель формирования ферментативной активности почвы.— Почвоведение, 1979, № 12, с. 125—130.
- Хвощева Б. Г.* Эффективность местного внесения удобрений.— Сел. хоз-во за рубежом, 1974, № 10, с. 1—4.
- Хеймен Д. С.* Участие микроорганизмов и корней растений в круговороте фосфора.— В кн.: Почвенная микробиология. М.: Колос, 1979, с. 90—119.
- Хритонов А. М.* Сроки и способы внесения минеральных удобрений под яровые культуры.— Агрохимия, 1969, № 5, с. 58—61.
- Хусаинов С.* Механизация предпосевного внесения удобрений под хлопчатник на засоленных почвах.— В кн.: Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976, с. 210—212.
- Церлинг В. В.* Агрохимические основы диагностики минерального питания сельскохозяйственных культур. М.: Наука, 1978. 216 с.
- Чесноков В. А., Бусова Т. П., Иванова И. Л.* Регуляция оттока ассимилятов и продуктивности растений путем программирования режима минерального питания.— Вестн. ЛГУ, 1977, № 21, с. 103—110.

- Четверикова Н. И., Жемчугова В. П., Змеева В. Н.* и др. Роль экзогенных и эндогенных факторов в формировании плодов: (На примере растений гороха).— В кн.: Поглощение и передвижение веществ у растений. Владивосток, 1978, с. 27—34.
- Чижов Б. А.* Особенности развития и распределения корневых систем культурных растений в темно-каштановой и солонцовой почве.— Тр. Ин-та засухи, 1931, 1, № 2.
- Чиков В. И., Лозовая В. В., Тарчевский И. А.* Дневная динамика фотосинтеза целого растения пшеницы.— Физиология растений, 1977, 24, № 4, с. 691—698.
- Чиков В. И., Яреунов В. Г., Чемикосова С. Б.* и др. Зависимость фотосинтеза от уровня ассимилятов в клетке.— В кн.: Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Энергетические, метаболические пути и их регуляция в фотосинтезе». Пушchino, 1981, с. 62.
- Чуканов В. И.* Эффективность способов внесения минеральных удобрений под яровую пшеницу.— Сиб. вестн. с.-х. науки, 1978, с. 14—16.
- Чундерова А. И.* Биохимическая деятельность микросферы и плодородие почвы.— В кн.: Агрохимическая микробиология. Л.: Колос, 1976, с. 47—82.
- Шарапов Н. И.* Повышение качества урожая сельскохозяйственных культур. Л.: Колос, 1973. 223 с.
- Шатилов И. С.* Почвенные факторы фотосинтетической деятельности и продуктивности и принципы получения планируемых урожаев.— Итоги науки и техники. Сер. Физиология растений. М., 1977, 3, с. 126—132.
- Шелевой Г. К., Волох И. П.* Эффективность разных способов внесения основного удобрения под сою в Приамурье.— Бюл. ВИУА им. Прянишникова, 1980, № 53, с. 31—35.
- Шиленко Б. П., Ахметшин Х. С.* Эффективность прикорневой подкормки озимой ржи на выщелоченном черноземе в южной лесостепи Башкирии.— В кн.: Физиологические и агрохимические основы локального внесения удобрений. Уфа: БФАН СССР, 1980, с. 64—66.
- Шиян П. Н.* Использование сахарной свеклой азота удобрений в зависимости от норм, способов и сроков их применения.— Агрохимия, 1980, № 12, с. 21—29.
- Шконде Э. И.* Влияние растений и удобрений на характер распределения фосфатов по профилю почвы.— В кн.: Питание растений и применение удобрений. М.: 1960, с. 153—186. (Тр. ВИУА им. Прянишникова; № 34).
- Шлехубер А. М., Такер Б. Т.* Выращивание пшеницы.— В кн.: Пшеница и ее улучшение. М.: Колос, 1970, с. 140—198.
- Штраусберг Д. В.* Питание растений при пониженных температурах. М.: Наука, 1965. 143 с.
- Штраусберг Д. В., Федоровская М. Д., Соловьев В. А.* Эндогенный и экзогенный контроль циркадного ритма плача подсолнечника.— Физиология растений, 1979, 26, № 2, с. 351—363.
- Штраусберг Д. В., Федоровская М. Д., Соловьев В. А.* и др. Светочувствительность корня и ритмичность выделения пасоки подсолнечником.— Физиология растений, 1976, 23, № 5, с. 1026—1033.
- Юркин С. Н., Благовещенская З. К., Пименов А. А.* Повышение коэффициента использования удобрений: Обзор. информ. М., 1976. 80 с.
- Юрин В. М., Гончарик М. Н., Галактионов С. Г.* Перенос ионов через мембраны растительных клеток. Минск: Наука и техника, 1978. 160 с.
- Ярошевич И. В.* Влияние длительного систематического применения удобрений на активность некоторых почвенных ферментов.— В кн.: Сб. докл. симпоз. по ферментам почвы. Минск: Наука и техника, 1968, с. 372—381.
- Anderson U. P., Higinbotham N.* Electrical resistances of corn root segments.— Plant Physiol., 1976, 57, N 2, p. 137—141.
- Austin R. B., Edrich J.* Effects of ear removal on photosynthesis, carbohydrate accumulation and on the distribution of assimilated ^{14}C in wheat.— Ann Bot., 1975, 39, N 159, p. 141—152.
- Barber D. A.* Micro-organisms and the inorganic nutrition of higher plants.— Annu. Rev. Plant Physiol., 1968, 19, p. 71—88.

- Barber D. A., Lee R. B.* The effect of micro-organisms on the uptake manganese by barley plants.—Annu. Rep., ARC, Letcombe Lab., 1971/1972, p. 9—10.
- Barber S.* Application of phosphate fertilisers: Methods rates and time of application in relation to the phosphorus status of soils.—Phosph. Agr., 1977, 31, p. 70.
- Batey T., Boyd D. A.* Placement of fertilizers for potatoes.—NAAS Quart. Rev., 1967, 78, p. 47—56.
- Bowling B., Weatherley P.* Potassium uptake and transport in roots of *Ricinus communis*.—J. Exp. Bot., 1964, 15, N 45, p. 413—421.
- Boyd D. A., Hill J. M., Batey T.* The effect on yield of main crop potatoes of different methods of fertilizer application.—Exp. Husb., 1968, 16, p. 13—20.
- Brown S., Wetherell D. F., Dougall D. K.* The potassium requirement for growth and embryogenesis in wild carrot suspension cultures.—Physiol. plant., 1976, 37, N 1, p. 73—79.
- Brudzynski S.* Wpływ obcinania liści na plonowanie buraków cukrowych.—Roczn. Nauk roln., Ser. A, 1973, 99, z. 1, s. 131—141.
- Cervelli S., Nannipieri P., Sequi P.* Interactions between agrochemicals and soil enzymes.—In: Soil enzymes. L.; N. Y.: Acad. Press, 1978, p. 251—293.
- Cloupeck O.* Evaluation of the size of plant root system using electrical capacitance.—Plant Soil., 1977, 48, N 2, p. 525—532.
- Cook M. G., Evans L. T.* Effect of relative size and distance of competing sinks on the distribution of photosynthetic assimilates in wheat.—Austral. J. Plant Physiol., 1978, 5, N 4, p. 495—509.
- Cooke G. W.* Recent advances in fertilizer placement.—J. Sci. Fol. Agric., 1954, 5, N 3, p. 429—440.
- Cooke G. W., Dadd C. V.* Fertilizer placement experiments on threshed peas.—Agriculture (Gr. Brit.), 1953, 60, N 1, p. 34—38.
- Cooke G. W., Jakson M. V., Widdowson F. V., Wilcox J. C.* Fertilizer placement for horticultural crops.—J. Agric. Sci., 1956, 47, N 2, p. 249—256.
- Cooke G. W., Widdowson F. V.* Placement of fertilizers for row crops.—J. Agr. Sci., 1953, 43, N 3, p. 348—357.
- Daigger L. A., Sander D. H.* Nitrogen availability to wheat as affected by depth of nitrogen placement.—Agr. J., 1976, 68, N 3, p. 524—526.
- Dittmer H. Y.* A quantitative study of the root hairs and roots of a winter rye plant (*Secale cereale*).—Amer. J. Bot., 1937, 24, p. 417—420.
- Drew M. C., Nye P. H., Vaidyanathan L. V.* The supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. 1. Absorption of potassium by cylindrical roots of anion and leek.—Plant Soil., 1969, 30, N 2, p. 252—270.
- Drew M. C., Saker L. R.* Further studies on the modification to root growth and ion uptake caused by localized enrichment of phosphate in the rooting zone of barley.—Annu. Rep., ARC, Letcombe Lab., 1974/1975, p. 8—10.
- Epstein E.* Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. N. Y. etc., 1972. 412 p.
- Epstein E., Hagen C. E.* A kinetic study of the absorption of alkali cation by barley roots.—Plant Physiol., 1952, 27, N 3, p. 785—791.
- Foltýn J., Skorpík M., Bodek J.* Vliv rané defoliace na výnosové slôžky jarní pšenice.—Rôstl. výroba, 1978, 24, N 10, s. 1053—1065.
- Gygax D. R., Burnside O. C.* Chemical desiccation of grain sorghum.—Agr. J., 1976, 68, N 4, p. 645—649.
- Hackett C.* A method of applying nutrients locally to roots under controlled conditions and some morphological effects applied nitrate on the branching of wheat roots.—Austral. J. Biol. Sci., 1972, 25, N 6, p. 1169—1180.
- Hansen P.* ¹⁴C-studies on apple trees. VI. The influence of the fruit on the photosynthesis.—Physiol. plant., 1970, 23, N 4, p. 805—810.
- Hodges T. K.* Ion absorption by plant roots.—Adv. Agron., vol. 25, N. Y.; L., 1973, p. 163—207.
- Hylmö B.* Transpiration and ion absorption.—Physiol. plant., 1953, 6, N 2, p. 333—405.
- Kaila A., Elonén P.* Influence of irrigation and placement of nitrogen fertilizers on the uptake of nitrogen by spring wheat.—Maataloustieteell. aikak., 1970, 42, N 2, p. 123—130.

- King R. W., Wardlow I. F., Evans L.* Effect of assimilate utilisation on photosynthetic and photorespiration.— *Planta*, 1967, 77, N 3, p. 261—276.
- Kursanow A. L.* Über den einfluss Kohlenhydrate auf den Tagesverlauf der Photosynthese.— *Planta*, 1933, 20, p. 535—539.
- Libbert E., Wichner S., Schiewer U., Risch H., Kaiser W.* The influence of epiphytic bacteria on auxin metabolism.— *Planta*, 1966, 68, N 4, p. 327—334.
- Lyngsrød I., Stabbetorp H.* Sammenligning av kalkammonsalpeter og urea ved ulike goidslongmater og ulike kalking.— *Forsk. og fors. landbr.*, 1980, 31, N 3/5, s. 263—272.
- Maertens C.* Possibilités d'absorption des éléments minéraux par les racines. Conséquences sur la localisation.— *Bull. Assoc. franç. étude sol.*, 1978, N 3, p. 185—195.
- Matsel W.* Probleme der Ausnutzung des Dünger- und Bodenphosphors-Übersichtsbeitrag.— *Arch. Acker- und Pflanzenbau und Bodenk.*, 1974, 18, N 7, S. 471—487.
- McIntire G. I.* The role of nutrition in apical dominance.— In: *Integration Activ. Higher Plant. 31st Symp. Soc. Experim. Biol.*, Durham. 1976. Cambridge etc., 1977, p. 251—273.
- Mengel K., Haeder H. E.* Photosynthese und Assimilattransport bei Weizen während der Kornausbildung bei unterschiedlicher Kaliumernährung.— *Ztschr. Acker- und Pflanzenbau*, 1974, 140, N 3, S. 206—213.
- Mondal M. H., Brun W. A., Brenner M. L.* Effects of sink removal on photosynthesis and senescence in leaves of soybean (*Glycine max L.*) plants.— *Plant Physiol.*, 1978, 61, N 3, p. 394—397.
- Moorby J.* Intergration and regulation of translocation within the whole plant.— In: *Integration Activ. Higher Plant. 31st Symp. Soc. Experim. Biol.*, Durham, 1976, Cambridge etc., 1977, p. 425—454.
- Michael G., Allinger P., Wilberg E.* Einige Aspekte zur hormonalen Regulation der Korngrässe bei Getreide.— *Ztschr. Pflanzenernähr. und Bodenk.*, 1970, 125, N 1, S. 24—35.
- Nagarajah S., Posner A. M., Quirk J.* Competitive absorption of phosphate with poligalacturonate and other organic anions on kaolinite and oxide surfaces.— *Nature*, 1970, 228, N 5266, p. 83—85.
- Nelson W. L., Kranz B. A., Welch C. D., Hall N. S.* Utilisation of phosphorus as affected by placement. II. Cotton and corn in North Carolina.— *Soil Sci.*, 1949, 68, p. 137—144.
- Pessi Y., Ylänen M., Syvälahti J.* The effect of fertilization technique on the grain crop of cereals, primarily on the protein content.— *Suomen maataloustieteell. seuran julk.*, 1971, N 123, s. 206—216.
- Pinto C.* Régulation de la photosynthèse par la demande d'assimilats: mécanismes possibles.— *Photosynthetica*. 1980, 14, N 4, s. 611—637.
- Rid H.* Vergleich von Reihendüngung mit Breiddüngung bei verschiedenen Früchten.— *Ztschr. Pflanzenernähr. und Bodenk.*, 1966, 112, N 2, S. 97—101.
- Russel R. S., Shorrcks V. M.* The relationship between transpiration and absorption of inorganic ions by intact plants.— *J. Exp. Bot.*, 1959, 10, N 29, p. 301—316.
- Thielebein M.* The Worlds protein situation and crop improvement. In: *New approaches to breeding for improved plant protein*. Vienna: IAEA, 1969, p. 3—6.
- Wardlaw I. F.* The control and pattern of movement of carbohydrates in plants.— *Bot. Rev.*, 1968, 34, N 1, p. 79—105.
- Wiersum L. K.* The relationship of the size and structural rigidity of pores to their penetration by roots.— *Plant Soil*, 1957, 9, N 1, p. 75—85.

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|------------|
| Введение | 3 |
| Глава I. Распределение питательных веществ и биологическая активность почвы | 5 |
| Динамика содержания и распределения форм азота, фосфора и калия в почве | 8 |
| Биологическая активность почвы | 15 |
| Глава II. Формирование и жизнедеятельность корневой системы | 24 |
| Рост корневой системы и ее распределение в почве | 24 |
| Химический состав корней | 31 |
| Поглощение ионов из растворов разных концентраций | 36 |
| Ксилемный транспорт ионов и аминокислот | 41 |
| Функциональная дифференциация корней при локальном применении удобрений | 57 |
| Электрофизиологические процессы при адаптивной дифференциации высокосолевого и низкосолевого корней | 65 |
| Глава III. Формирование и жизнедеятельность надземных органов | 78 |
| Формирование и рост надземных органов | 78 |
| Усвоение растениями элементов минерального питания | 91 |
| Устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды | 98 |
| Критические периоды в минеральном питании растений и способы внесения удобрений | 100 |
| Распределение ассимилятов в растении | 102 |
| О возможной роли корней разного солевого статуса в распределении ассимилятов | 111 |
| Глава IV. Отзывчивость растений на локальное применение удобрений | 117 |
| Способы внесения удобрений и качество урожая | 137 |
| Локальное применение удобрений как основа системы поэтапных воздействий в онтогенезе растений | 149 |
| Эффективность локального применения удобрений | 154 |
| Заключение | 157 |
| Литература | 161 |

Валентин Кузьмич Трапезников

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЛОКАЛЬНОГО ПРИМЕНЕНИЯ УДОБРЕНИЙ

Утверждено к печати Институтом биологии Башкирского филиала АН СССР

Редактор издательства **А. А. Фролова**. Художник **Ю. С. Шлепер**

Художественный редактор **М. В. Версоцкая**. Технический редактор **С. Г. Тихомирова**

Корректоры **Д. Ф. Арапова, К. П. Лосева**

ИБ № 27167

Сдано в набор 4.06.83. Подписано к печати 24.10.83. Т-16483. Формат 60×90^{1/16}

Бумага книжно-журнальная. Гарнитура литературная. Печать высокая
Усл. печ. л. 11. Уч.-изд. л. 12,5. Усл. кр. отт. 11,25. Тираж 1950 экз. Тип. зак. 4623
Цена 1 р. 90 к.

Издательство «Наука» 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90
2-я типография издательства «Наука» 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10