АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ УНЦ РАН

В.К.Трапезников, И.И.Иванов, Н.Г.Тальвинская

ЛОКАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ



Издательство "Гилем" УФА — 1999 ББК 40.40 Т 11 УДК 631.816.3

Трапезников В.К., Иванов И.И., Тальвинская Н.Г. Локальное питание растений. Уфа: Гилем, 1999. 260 с.

ISBN 5-7501-0130-4

В книге обобщены результаты многолетних исследований авторов и данные литературы об особенностях функционирования растений при разбросном и локальном применении основного минерального удобрения. Рассматривается влияние данных способов на распределение, трансформацию элементов питания в почве и ее биологическую активность. Показано, что взаимодействие части корневой системы растения с очагом высокой концентрации ионов приводит к синхронной активации ключевых физиологических функций, оптимизации продукционного процесса и его стабилизации при неблагоприятных условиях произрастания. Обсуждаются возможные механизмы действия очага высокой концентрации ионов на физиологическое состояние растений как единой целостной системы. Локальное питание растений рассматривается как важный фактор ресурсосбережения, экологической безопасности и совершенствования технологий возделывания сельскохозяйственных культур.

Рассчитана на научных работников, специалистов сельского хозяйства, студентов вузов биологического профиля.

Табл. 75. Рис. 29. Библиограф.: 466 назв.

Ответственный редактор д-р биол. наук, проф., чл.-корр. АН РБ Ф.Х.Хазиев

Реиензенты:

д-р биол. наук, проф. О.А.Соколов, д-р биол. наук, проф. И.Ю.Усманов

T $\frac{3702050000-40}{16\Gamma(03)-99}$ Без объявл.

© Трапезников В.К., Иванов И.И., Тальвинская Н.Г., 1999

ISBN 5-7501-0130-4

© Издательство "Гилем", 1999

ВВЕДЕНИЕ

Успехи современного земледелия в значительной мере связаны с широкомасштабным применением минеральных удобрений и других средств химизации. Данный подход к решению проблемы обеспечения населения продуктами питания, базирующийся на все большем вовлечении в круговорот вещества и энергии искусственных удобрений, содержит в себе и немало негативных моментов экологического и экономического характера. Общеизвестно и то, что увеличение объемов применения минеральных удобрений не сопровождается адекватным повышением продуктивности агроценозов. Данная стратегия не всегда позволяет разрешить противоречие между величиной урожая и его качеством, создать агроценозы с высокой устойчивостью продукционного процесса при неблагоприятных условиях произрастания растений. В качестве важнейшей остается и задача повышения эффективности минеральных удобрений, их окупаемости прибавочным урожаем, коэффициента использования элементов питания и уменьшения их потерь.

Как показывают многочисленные исследования, эти и многие другие вопросы более успешно решаются на основе неравномерного распределения минеральных удобрений в почве (или иной питательной среде) в виде гнезда, ленты, экрана. Характерной особенностью данной технологии является то, что в ограниченном объеме почвы создается зона с экстремально высокой концентрацией элементов питания, во взаимодействие с которой вступает лишь часть корневой системы растения. По сравнению с разбросным внесением гетерогенное распределение элементов минерального питания в корнеобитаемой среде при фактическом равенстве доз удобрений и ресурсов внешней среды (H_2O , ΦAP , CO_2 , тепла) позволяет повысить продуктивность агроценозов на 10-30 и более процентов.

Изучение локального питания растений имеет более чем вековую историю. Казалось бы, что данную проблему можно отнести к числу достаточно исследованных. Имеется ряд обобщающих работ [Соколов, 1947; Синягин, 1975; Гилис, 1975; Соколов, 1980], где рассматриваются преимущественно агрохимические аспекты данной технологии и ее агрономическая эффективность. Наиболее глубокое обобщение осо-

бенностей распределения и трансформации азота почвы и удобрения при разбросном и внутрипочвенном их внесении представлено в работах О.А.Соколова и В.М.Семенова [1992, 1995]. Однако феномен локального питания растений с позиций физиологии продукционного процесса остается недостаточно изученным. Со времени выхода в свет одной из наших работ [Трапезников, 1983] прошло достаточно много времени. За этот период нами и другими исследователями получены сведения, существенно расширяющие и углубляющие представления о возможном механизме действия искусственно создаваемой гетерогенности корнеобитаемой среды на продукционный процесс и устойчивость растений при неблагоприятных условиях произрастания. Поэтому назрела необходимость обобщения и систематизации накопленного материала и его критического анализа.

В данной работе предпринята попытка обоснования концепции о полифункциональном действии локального "солевого" стресса на почву и продукционный процесс растений. Дается классификация физиологических, агрохимических и экологических эффектов, вызываемых гетерогенитетом среды. В литературе до настоящего времени не нашел отражения вопрос о возможной роли и месте локального питания в системе воздействий на растения, обеспечивающей наиболее полную реализацию генетического потенциала растений и эффективное использование факторов внешней среды. Представляется, что данная проблема имеет важное теоретическое и прикладное значение в вопросах совершенствования технологий возделывания культур и сортов, создании агроценозов с высоким уровнем надежности и устойчивости продукционного процесса к стрессовым воздействиям природного и антропогенного характера. В конечном итоге системное изучение данной проблемы должно способствовать разработке принципов построения моделей адаптивных ресурсосберегающих и экологически безопасных технологий возделывания сельскохозяйственных культур.

Авторы выражают искреннюю признательность всем сотрудникам лаборатории физиологии растений Института биологии Уфимского научного центра РАН, принимавшим активное участие в изучении проблемы локального питания растений.

ГЛАВА 1. ПИЩЕВОЙ РЕЖИМ ПОЧВЫ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СПОСОБАХ ПРИМЕНЕНИЯ УДОБРЕНИЙ

Корневая система растений эволюционно приспособлена функционировать в разнородной по многим параметрам почвенной среде. Способы локального распределения удобрений в почве приводят к значительному повышению ее гетерогенитета. В первую очередь это относится к содержанию в месте расположения удобрения элементов питания. Их концентрация, особенно в начальный период после внесения даже сравнительно невысоких доз удобрения, достигнет стрессовых значения. На данную особенность в 80-х годах прошлого столетия указывал профессор Харьковского университета А.Е.Зайкевич [1888]. Более высокую эффективность местного размещения суперфосфата под сахарную свеклу он связывал с тем, что удобрение располагалось в сфере деятельности корней растений в "сгущенном состоянии". Прошли десятилетия, но данная проблема продолжает привлекать внимание исследователей и до сего времени. Объясняется это ее большой актуальностью не только в смысле повышения эффективности удобрений, но и с точки зрения экологии, качества продукции, путей конструирования агроценозов, устойчивых к неблагоприятным условиям произрастания, сохранения и воспроизводства плодородия почвы.

Сравнительная эффективность того или иного воздействия на растения и почвенную среду, в нашем случае разбросного и локального применения удобрений, в принципе обусловливается соотношением присущих каждому из них положительных и негативных сторон. В качестве положительного момента технологии разбросного внесения удобрений часто указывается на более высокую производительность применяемых для этого наземной техники и авиации. Но недостатков она имеет значительно больше, чем достоинств. К числу наиболее значимых относится неравномерность распределения удобрений по поверхности почвы, которая не должна превышать 10-20%. Применяемые для этого технические средства такой равномерности не обеспе-

чивают. В результате получается: где густо, где пусто. Подобная пестрота в распределении удобрений приводит к несинхронному росту и развитию растений, полосному их полеганию при достаточном и избыточном увлажнении, неравномерному воздействию на почвенную среду. Конечным результатом такого применения удобрений, как правило, является снижение продуктивности агроценозов и качества урожая [Соколов, 1947; Федоровский, 1979; Филиппов, 1967; Останин, 1972; Минеев, 1975; Креффт, 1979; и др.]. Этому способствует и меньшая устойчивость растений к болезням и вредителям. Положение усугубляется и ограниченностью набора средств для последующей заделки вразброс внесенных удобрений: культиватор, борона, плуг. В случае применения первых двух до 50-80% гранул удобрений остается в слое почвы 0-2 см и до 100% на глубине 0-6 см [Булаев и др., 1977; Медведев, 1980; Тепляков, Федоров, 1979; Осипов и др., 1980; Тарарико и др., 1980], пересыхающем в первые же весенние дни. При таком распределении резко снижается позиционная доступность элементов питания корневым системам растений. В условиях весенней засухи, когда преобладает восходящий ток влаги, миграция элементов питания и рост корней молодых растений вообще имеют противоположную направленность. Возможность их встречи будет определяться двумя факторами: временем и количеством выпадения осадков и степенью развития вторичной корневой системы.

По данным ряда исследователей [Булаев, 1976; Булаев и др., 1977; Тепляков, Федоров, 1979; Медведев, 1980; Осипов и др., 1980], заделка удобрений плугом также не дает равномерного их распределения по профилю почвы. При использовании плуга с предплужником большая часть удобрений располагается в слое почвы высотой 10-14 см, прилегающем к плужной подошве. Более равномерное распределение удобрений по обрабатываемому слою почвы достигается при использовании плуга без предплужника.

Равномерное перемешивание удобрений с большим объемом почвы также имеет свои негативные стороны, способствуя переходу части элементов питания в недоступное растениям состояние. В первую очередь это относится к фосфору [Прянишников, 1952]. В этих условиях возрастает также необменное поглощение ионов калия и аммония [Соколов, 1947; Минеев, 1975]. Показано, что в почвах с невысоким содержанием подвижных форм калия более 50% внесенного калия удобрений переходит в недоступное растениям состояние. Это обусловли-

вает невысокий коэффициент использования (около 40%) калия удобрений [Кореньков, Борисова, 1980].

Характер распределения удобрений в почве в значительной мере определяет интенсивность и соотношение процессов мобилизации и иммобилизации азота удобрений [Соколов, Семенов, 1992], а отсюда и степень их использования растениями. 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; Вильдфлуш 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]. Обычно этот период при внесении удобрения под зяблевую вспашку составляет 8-9 месяцев. 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].

Разбросное внесение азотных удобрений и перемешивание их с верхним слоем почвы может приводить к значительным газообразным потерям азота. По имеющимся данным, они могут составлять 15-30% от внесенного количества азота удобрений [Андреева, Щеглова, 1966; Бобрицкая, Москаленко, 1969; Смирнов, 1977; и др.]. Исследованиями на серой лесной почве с различными культурами установлено, что ленточное внесение сульфата аммония на глубину 10-12 см снижало потери азота удобрений по сравнению с разбросным способом в первый год в 1,3-2,2 раза, а во второй – в 1,2-3,6 раза [Соколов, Семенов, 1992]. Технология разбросного применения удобрений на склоновых землях может сопровождаться значительными потерями элементов питания, особенно азота, за счет поверхностного смыва. При крутизне склонов в 2-3° в зависимости от дозы удобрения, физико-химических

свойств почвы, характера выпадения осадков и их величины потери азота удобрений могут достигать 20% [Юркин и др., 1978].

Перемешивание удобрений с большим объемом почвы также способствует более интенсивному усвоению элементов питания микрофлорой. Последнее может приводить к обострению конкурентных отношений за элементы питания между растениями и микроорганизмами почвы. Все вышеперечисленные недостатки поверхностного разбросного внесения удобрений, в конечном счете, предопределяют относительно невысокую их агрохимическую, экологическую и энергетическую эффективность. Вероятно, мало что изменяется в лучшую сторону и в случае внесения удобрений в виде лент различной ширины по поверхности почвы с последующей их заделкой почвообрабатывающими орудиями. Предпочтительнее в плане повышения эффективности удобрений и снижения потерь элементов питания представляется их внутрипочвенное размещение и перемешивание с ограниченным объемом почвы.

По данным многих исследований, неравномерность распределения удобрений по поверхности и профилю почвы при разбросном внесении удобрений рассматривается как негативный фактор. В то же время локальное внутрипочвенное размещение удобрений целиком и полностью основано на неравномерном его распределении в корнеобитаемой среде. К данному способу, вернее к различным его модификациям, подходит определение как равномерная неравномерность. В идеале каждое растение агроценоза должно воспринимать эту гетерогенность в одно и то же время, что позволит избежать пестроты в их росте и развитии, т.е. размещение удобрения должно быть строго ориентировано относительно семян и растений в пространстве.

Способы внутрипочвенного локального внесения удобрений отличаются большим разнообразием. К наиболее известным и широко применяемым в производстве относится внесение небольших доз удобрения, чаще всего фосфорного, вместе с семенами во время посева. По многочисленным данным, полученным в различных почвенно-климатических условиях, такое внесение удобрений обеспечивает высокую их окупаемость прибавочным урожаем.

Более высокие дозы стартового удобрения вносятся с небольшой почвенной прослойкой от семян или растений с одной или двух сторон рядка, что позволяет избежать отрицательного влияния повышенной концентрации солей на всхожесть и прорастание семян. С учетом последнего основное минеральное удобрение, применяемое в более вы-

соких дозах, требует и большей пространственной изоляции от семян. Чаще всего для этого используется ленточный способ. Ленты удобрений различной ширины располагаются глубже заделки семян на 5 и более см и в сторону от рядка на 5-7 и более см. При отсутствии техники для строго ориентированного размещения семян и лент удобрений в почве хорошие результаты дает и допосевное ленточное внесение основного минерального удобрения обычными зерновыми сеялками или культиваторами-растениепитателями. Внесение широкими лентами или сплошным экраном возможно при использовании орудий при плоскорезной обработке почвы.

Разновидностями локального способа являются гнездовое размещение удобрений при посадке клубнеплодных и овощных культур, а также подкормки пропашных культур в течение вегетации. В последние годы широкое распространение нашло прикорневое локальное внесение удобрений весной на озимых зерновых культурах, а также многолетних травах. Своеобразным способом локализации является также применение супергранул удобрений массой 0,2-0,3 г каждая [Бубнова и др., 1990].

Итак, спектр способов локального размещения удобрений в почве значительно шире и разнообразнее, чем при разбросном внесении. Имеется реальная возможность для маневрирования применения удобрений по времени внесения, коррекции минерального питания в онтогенезе растений. Возможность совмещения операций по локальному внесению удобрений с основной, предпосевной и междурядной обработкой почвы, а также посевом и посадкой является важным резервом не только экономии ресурсов, но и средством избежания избыточного уплотнения почвы.

По данным многих исследований, характер распределения удобрений в почве оказывает многообразное влияние на их взаимодействие с почвой, ее биологическую активность. Все это в конечном итоге в значительной мере предопределяет функциональную активность корневой системы как первичного акцептора происходящих в почве процессов, а следовательно, и надземной части растения. Поэтому хотя бы краткое изложение особенностей влияния способов внесения удобрения на почву и превращения элементов питания в ней необходимо для понимания их влияния на продукционный процесс растений.

Распределение, миграция и трансформация элементов питания в почве

Положительное влияние внутрипочвенного локального внесения удобрений на продуктивность растений ранее связывалось с тем, что удобрения размещаются в виде концентрированных очагов в слоях почвы с лучшей обеспеченностью влагой. Указывалось так же и на то, что при таком распределении элементов питания улучшается позиционная доступность элементов питания корневым системам растений, снижается их потребление микрофлорой почвы. При всей важности указанных факторов для продукционного процесса растений подобных сведений было явно недостаточно для объяснения возможной сложной картины взаимодействия компонентов системы: почва - удобрение растение. Специфической особенностью всех видов локального применения удобрений является то, что в ограниченном объеме почвы формируются зоны с повышенным содержанием подвижных форм элементов питания [Надеждин, 1965; Булаев, 1973; Вильдфлуш и др., 1971; Гилис, 1975]. Их концентрация в месте расположения удобрения и в соседних участках почвы определяется многими факторами. Далеко не последнюю роль в микрораспределении подвижных форм элементов питания при локальных способах внесения имеют состав вносимого удобрения, миграционная подвижность элементов питания и их способность вступать в обменные процессы в почве.

При изучении микрораспределения элементов питания из места внесения удобрения общепринятые методы отбора образцов почвы непригодны. Поэтому исследователи используют послойный их отбор в виде горизонтальных монолитов [Трапезников, 1983] или путем взятия не менее 10 индивидуальных проб на глубину до 15-20 см перпендикулярно направлению ленты [Zerkoune et al., 1993]. Для получения репрезентативного смешанного образца почвы используется отбор индивидуальных проб в рядке, в середине междурядий и около рядков [Soil sampling..., 1994]. Нередко для этого берутся образцы с большими интервалами. Включение очага удобрения с большим объемом почвы зачастую не позволяет оценить истинные параметры тех или иных признаков и свойств в очаге и соседних с ним участках почвы. Во избежание этого нами использовался мелкомасштабный отбор образцов почвы в виде горизонтальных монолитов сечением 2х2 см по схеме (рис. 1). На тяжелосуглинистом выщелоченном черноземе нитрофоску

состава 12:12:12 вносили лентой шириной 2 см на глубину 10 см в середину 15-см междурядий яровой пшеницы с помощью специального шаблона. Разбросное внесение удобрения осуществляли путем равномерного перемешивания его со слоем почвы 0-10 см. В течение вегетации проводили 4-5 отборов почвы с учетом фаз развития растений. Наблюдения, проведенные в течение нескольких сезонов, в принципе давали сходную картину динамики микрораспределения подвижных форм азота, фосфора и калия.

	Вразброс					
0			20			
5	4	3	2	3	4	21
Глубина, см	7	6	5	6	7	22
убин 9	10	9	8	9	10	23
1 ' '	13	12	11	12	13	24
13	16	15	14	15	16	25
15	В	Б	A	Б	В	Γ

Рис. 1. Схема отбора образцов почвы: А, Б, В, Γ – серии образцов, расположенных на одной вертикали. Точками обозначено положение ленты нитрофоски

В условиях наших опытов миграция N-NH₄ в течение вегетации сильнее была выражена по вертикали, чем по горизонтали. Максимальное содержание данной формы азота было приурочено к месту расположения ленты удобрения. Примерно через 2 недели после закладки опыта количество N-NH₄ в образце, включавшем ленту удобрения и по одному сантиметру сверху и снизу, доходило до 50 мг в 100 г почвы. В соседнем по горизонтали монолите оно было примерно в три раза меньше. В течение вегетации аммоний практически не мигрировал по горизонтали дальше 3-4 см. По вертикали от места внесения нитрофоски повышенное содержание аммония отмечалось в слое почвы 5-15 см. При перемешивании удобрения, имитирующем разбросной способ, некоторое увеличенное содержание аммония наблюдалось в слое почвы 0-10 см до фазы кущения. Гетерогенность в распределении N-NH₄ при ленточном внесении нитрофоски сохраняется длительное

время. В условиях наших опытов она четко прослеживалась и в период колошения яровой пшеницы. О продолжительном существовании очага повышенного содержания аммония в месте расположения ленты нитрофоски и соседних с ним участках почвы свидетельствуют данные и других исследователей [Гилис, 1975; Вильдфлуш и др., 1971].

Содержание подвижных форм азота в очаге и их миграция в соседние участки почвы существенно зависят от ширины ленты удобрения [Лыкова и др., 1980], свойств почвы и формы азотных удобрений [Кореньков, 1976; Соколов и др., 1983; Pang et al., 1973], дозы удобрения. Увеличение дозы азотных удобрений с 30 до 60 кг/га приводило к расширению зоны миграции аммония. Показано, что определенное влияние на количество и соотношение форм азота в очаге оказывает глубина экранного внесения сульфата аммония [Семенов, Соколов, 1982; Соколов, Семенов, 1992]. В местах расположения сульфата аммония (от 10 до 30 см) отмечалось повышенное содержание обменного и необменного аммония и через месяц после его внесения. При этом чем глубже заделывалось удобрение экраном, тем меньше образовывалось нитратов.

Общеизвестно, что нитратная форма азота характеризуется значительно большей подвижностью, чем аммонийная. Облегченный выход N-NO₃ из очага путем диффузии с восходящим или нисходящим потоком влаги способствует формированию более обширной зоны повышенного его содержания (рис. 2). В отличие от аммония очаг высокого содержания NO₃ сохраняется лишь в течение 3-4 недель после внесения нитрофоски. При перемешивании удобрения со слоем почвы 0-10 см отмечается более равномерное распределение N-NO₃. В условиях острой засухи, когда преобладает восходящий ток влаги, значительное количество нитратов может накапливаться в верхнем 5-сантиметровом слое почвы.

На динамику распределения минеральных форм азота в почве существенное влияние оказывает не только способ внесения удобрения, но и физико-химические свойства самого удобрения. Об этом свидетельствуют исследования [Шкиль, Трапезников, 1987], проведенные на выщелоченном черноземе Южной лесостепи Башкортостана, с обычной и капсулированной [Брук и др., 1980] мочевиной. Удобрение (гранулированный суперфосфат, калийную соль, обычную или капсулированную мочевину в дозе 60 кг/га) вносили путем перемешивания со

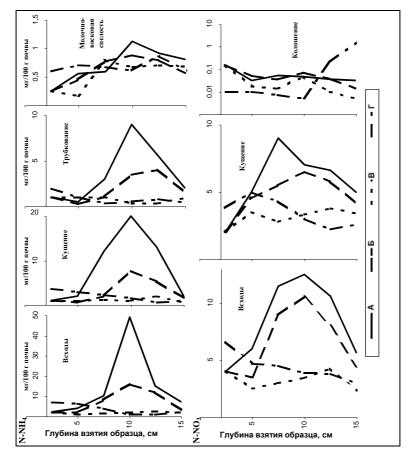


Рис. 2. Динамика содержания и распределения форм азота. А, Б, В, Γ – см. на рис. 1

слоем почвы 0-25 см и лентой шириной 2 см на глубину 10 см. Образцы почвы отбирали в виде горизонтальных монолитов сечением 2x3 см на глубину до 19 см. Характер распределения $N\text{-}NO_3$ и $N\text{-}NH_4$ по слоям почвы при разбросном внесении обычной и капсулированной мочевины в течение вегетации яровой пшеницы был сходным. Общим для обеих форм мочевины было сравнительно равномерное содержание минерального азота, особенно аммонийного, по профилю почвы. За период от фазы 1-2 листьев до кущения происходило резкое снижение в исследуемом слое почвы содержания $N\text{-}NO_3$.

В случае ленточного внесения зона расположения удобрения характеризовалась повышенным содержанием минерального азота. Однако четко выраженная гетерогенность в распределении N-NO₃ при внесении обычной мочевины отмечалась лишь до фазы кущения яровой пшеницы. В фазу 1-2 листьев повышенное содержание нитратов при внесении обычной мочевины наблюдалось в большем объеме почвы, чем при внесении капсулированной. Особенностью локального внесения капсулированной мочевины было сохранение повышенного содержания N-NO₃ в очаге до наступления молочной спелости зерна. Вероятно, локальное внесение азотных удобрений с пролонгированным действием позволит создавать более благоприятные условия азотного питания растений и на заключительных этапах онтогенеза растений.

Детальными исследованиями на серой лесной почве показано, что основные изменения в содержании и распределении форм азота при различных способах внесения сульфата аммония происходят в течение первых 3-5 недель [Соколов, Семенов, 1992]. Длительное сохранение повышенного содержания минерального азота в очаге авторы связывают с невысокой миграционной способностью N-NH₄ в почве, а также торможением процесса нитрификации. Важная роль в поддержании гетерогенитета по содержанию минеральных форм азота отводится процессу усиленной мобилизации азота органического вещества почвы в месте расположения азотного удобрения. Поэтому после достаточно большого периода времени взаимодействия удобрения и почвы, повышенное содержание минерального азота в очаге и соседних с ним зонах представлено преимущественно азотом почвы.

Известно, что наряду с процессом минерализации органического вещества почвы под влиянием азота удобрений одновременно идет и его иммобилизация за счет поглощения микрофлорой и связывания аммиака почвой. На степень ее проявления способы внесения азотных

удобрений также оказывают определенное влияние. Эти различия четко проявляются уже после нескольких дней взаимодействия азотных удобрений с почвой. Так, при перемешивании сульфата аммония со слоем почвы 0-10 см через 4 дня 21,2% азота удобрения находилось в органической форме, через 14 дней – 24,9% [Соколов, Семенов, 1992]. В то же время при ленточном внесении удобрения на глубину 10 см они составили соответственно 10,0 и 14,3%. В менее выраженной форме различия по степени иммобилизации азота удобрения в зависимости от способа его внесения сохранялись до конца вегетации гречихи.

В ряде работ показано, что локализация азотных удобрений приводит к более интенсивному образованию экстра-азота [Семенов, Мергель, 1989; Соколов, Семенов, 1992]. При этом указывается на несколько путей формирования фонда экстра-азота в почве: химический (как результат воздействия высокой концентрации на почву), биохимический (разложение органического вещества микробиологически) и физиологический (как результат повышения поглотительной способности корней низкосолевого статуса вследствие контакта высокосолевых корней с очагом удобрения).

Степень мобилизации азота почвы при локальном внесении азотных удобрений определяется рядом факторов. К числу таковых относятся исходные запасы минерального азота и качественный состав азотного фонда почвы. Предполагается, что действие локально внесенных удобрений на формирование фонда экстра-азота ограничено по силе и затрагивает лишь небольшую часть способных к мобилизации азотистых соединений почвы [Соколов, Семенов, 1992].

В исследованиях по распределению элементов питания и их трансформации при различных способах внесения основного минерального удобрения обычно обращается внимание на очаг (место расположения удобрения в почве) и смежные с ним участки почвы, т.е. изучением охватывается ограниченный объем корнеобитаемой среды. Исходя из данных о силе влияния гетерогенного распределения на трансформацию техногенного азота и азота самой почвы, можно было предполагать, что его действие распространяется и на ее более глубокие слои. Наблюдения за динамикой запасов минерального азота в метровом слое почвы, проведенные на тяжелосуглинистом черноземе Южной лесостепи Башкортостана, подтвердили данное предположение [Трапезников и др., 1996].

Запасы минерального азота (N-NO $_3$ + N-NH $_4$) в метровом слое до перехода температуры почвы через $+10^\circ$ в среднем за три года соста-

вили 238 кг/га. Из них на долю N-NO₃ приходилось 167 кг, или 70%. Распределение нитратного азота по профилю было довольно равномерным с максимальной концентрацией в слоях 20-40 и 40-60 см (соответственно 15,5 и 16,5 мг/кг почвы). В слоях 0-20 и 80-100 см содержание нитратов различалось незначительно (10,0 и 11,5 мг/кг). Распределение аммонийного азота по профилю носило иной характер. Наибольшее количество его приходилось на верхний 20-см слой почвы (8,8 мг/кг) с плавным снижением по глубине до 3,9 мг в слое 80-100 см (табл. 1).

Внесение нитрофоски оказывало заметное влияние на суммарные запасы минерального азота. В наиболее яркой форме это проявлялось при разбросном применении удобрения. Так, через 2,5-3 недели (фаза 3 листьев) в метровом слое они были выше, чем в контроле, на 63 кг/га (табл. 1). Последнее обусловливалось преимущественно повышенной концентрацией нитратного азота в слое 0-20 см (37 мг/кг). По данным показателям вариант с ленточным внесением нитрофоски занимал промежуточное положение.

 $\label{eq:Tadinuta} \mbox{ Таблица 1}$ Запасы минерального азота в слое 0-100 см, $\kappa z/za$ (среднее за три года)

Вариант опыта	N мин.	В т.ч. N-NO3		N мин.	В т.ч. N-NO3	
Бариант опыта		кг/га	% от Имин.	ім мин.	кг/га	% от Имин.
		Три лис	та	Цветение		
Без удобрения	224	142	63	100	61	61
Вразброс	287	210	73	134	69	52
Локально	258	181	70	105	49	47
HCP ₀₅	56	36		34	20	
		Кущені	ие	Молочная спелость		
Без удобрения	133	99	74	93	57	61
Вразброс	214	162	77	92	58	63
Локально	144	102	71	84	56	67
HCP ₀₅	64	42		21	15	
	Трубкование			Восковая спелость		
Без удобрения	96	59	61	105	60	57
Вразброс	176	132	75	140	98	70
Локально	131	71	54	161	125	78
HCP ₀₅	41	31		26	24	

Наиболее значимые по вариантам опыта различия в запасах и соотношении форм минерального азота в метровом слое зафиксированы

в период кущение — цветение растений пшеницы. При разбросном внесении нитрофоски фонд $N_{\text{мин.}}$ был значительно выше, чем без удобрения и ленточном способе. Эти различия обусловливались преимущественно нитратной формой азота. Так, в фазы кущения и трубкования в метровом слое почвы при разбросном внесении удобрения содержалось N-NO $_3$ в 1,5 и более раза больше, чем при локальном способе (табл. 1).

Особенности в трансформации азота, обусловленные характером распределения удобрения в почве, предопределяют и неодинаковые суммарные запасы минерального азота и соотношение его форм в данный период вегетации яровой пшеницы. При ленточном внесении нитрофоски соотношение N-NO₃ и N-NH₄ смещается в пользу восстановленного азота. Анализ данных свидетельствует о том, что выявленные различия по способам внесения удобрения связаны преимущественно с особенностями превращения и использования азота в верхнем гумусированном 0-40 см слое почвы. Причем в слое 20-40 см они были более существенными, чем в верхнем 0-20 см. Так, например, в кущение запасы минерального азота в слое 20-40 см при разбросном внесении составили 74, локальном – всего лишь 28 кг/га, из них на долю N-NO₃ приходилось соответственно 57 и 20 кг/га. Сходная картина сохранялась и в фазу трубкования: 41 и 32 кг N-NO₃ при разбросном, 21 и 11 кг/га N-NO₃ при ленточном внесении нитрофоски. В последнем случае в фазы кущения и выхода в трубку в данном слое почвы запасы минерального азота и его нитратной формы были практически такими же, как и в варианте без внесения удобрения. При ленточном способе удобрение взаимодействует с ограниченным объемом почвы, поэтому большая часть почвы остается в естественном состоянии и слабо подвержена влиянию технического азота. Представляется, что менее интенсивные процессы минерализации органического вещества почвы имеют важное экологическое значение. Сходные результаты были получены и в экспериментах на черноземе типичном выщелоченном карбонатном [Середа и др., 1997]. Запасы минерального азота в метровом слое почвы в начале вегетации пшеницы при внесении N_{90} лентами были заметно ниже, чем под культивацию и особенно под зяблевую вспашку. При этом в составе минерального азота возрастала доля аммонийной формы.

Характер распределения удобрения в почве отражается на запасах минерального азота и на заключительных этапах развития яровой пшеницы. Так, к моменту наступления восковой спелости зерна при раз-

бросном внесении удобрения в слое почвы 0-40 см содержалось 66 кг минерального азота, из них на долю N-NO $_3$ приходилось 45 кг/га. На фоне ленточного распределения нитрофоски они составили соответственно 40 и 24 кг/га. Вероятно, эти различия по способам внесения удобрения обусловливались не только особенностями трансформации азота в почве, но и интенсивностью его использования растениями.

Существенные различия по запасам минерального азота в период налива зерна были зафиксированы и в более глубоких подпочвенных слоях, но противоположной направленности. При ленточном внесении в фазу молочной спелости зерна в слое 60-100 см они были выше, чем на фоне разбросного применения. В восковую спелость эти различия проявлялись наиболее рельефно: на фоне локального применения содержалось 96 кг минерального азота, в т.ч. N-NO₃ – 76 кг/га. Для варианта с разбросным внесением они составили соответственно 40 и 31 кг/га, т.е. были ниже более чем в два раза. Последнее нашло отражение и в общих запасах минерального азота и его форм в метровом слое (табл. 1). Повышенные запасы N-NO₃ в слое 60-100 см в данный период при локальном внесении нитрофоски в принципе могут быть связаны с двумя противоположно направленными процессами: миграцией из верхних слоев почвы или поступлением с восходящим потоком влаги из слоев, расположенных глубже 100 см. Второе объяснение представляется более предпочтительным по следующим соображениям. В двух опытах из трех заключительные этапы онтогенеза яровой пшеницы протекали при явном недостатке влаги в почве. При ленточном внесении удобрения запасы влаги в метровом слое, как правило, оказываются ниже, чем при разбросном. Не были исключением и обсуждаемые опыты. Так, например, к фазе цветения суммарные запасы влаги в метровом слое при ленточном внесении нитрофоски были на 200 т/га ниже, чем при разбросном. Вероятно, более мощный восходящий поток влаги и является причиной обогащения слоя 60-100 см дополнительным количеством нитратов. Последнее может вносить определенный вклад как в формирование более высокого урожая зерна яровой пшеницы без снижения биохимических и технологических показателей его качества [Трапезников, 1983], так и уменьшение миграции N-NO₃ с грунтовыми водами в соседние с агроценозами территории.

Представляется, что ленточное внесение нитрофоски на выщелоченном черноземе в меньшей степени затрагивает естественный ход трансформации азота в слое почвы 0-100 см. Поэтому данную технологию можно рассматривать и как одно из средств сохранения уровня

плодородия почвы. Подтверждением тому являются и результаты длительного использования локальных методов внесения азотных удобрений в системе севооборота [Соколов, Семенов, 1992]. Отмечается, что при данной технологии исключается возможность постоянной и более интенсивной деградации устойчивых азотсодержащих органических соединений и тем самым ухудшения азотного режима и плодородия почв.

Топография распределения подвижных форм фосфора и калия в почве при различных способах применения минеральных удобрений привлекала внимание многих исследователей. В лабораторных опытах на средневыщелоченном черноземе за 125 суток фосфорная кислота передвигалась от места внесения удобрения на 7-8 см [Гилис, 1975]. В краткосрочных лизиметрических и микрополевых опытах на дерновоподзолистых почвах фосфор нитроаммофоски почти полностью оставался в пределах 2-4 см от места внесения удобрения [Булаев и др., 1976а]. Содержание подвижного фосфора в месте расположения удобрения в зависимости от его дозы достигало 200-450 мг Р₂О₅ на 100 г почвы. В микрополевых опытах незначительная часть фосфора через три недели после внесения удобрения мигрировала на расстояние до 5-6 см. На миграцию фосфора из очага оказывает влияние и форма совместно внесенного азотного удобрения. Показано, что подвижность фосфора повышается под влиянием сульфата аммония. Противоположное действие оказывает мочевина, что объясняется подщелачиванием среды продуктами ее гидролиза [Булаева, 1975]. В экспериментах на дерново-подзолистой легкосуглинистой почве при ленточном внесении смеси простых удобрений (аммиачная селитра, суперфосфат, калий хлористый) основная масса фосфорной кислоты сосредоточивалась в радиусе 4 см [Каликинский, Тверезовская, 1976]. На большее (до 8 см) расстояние мигрировал из очага калий. Показано, что с увеличением дозы калийного удобрения зона миграции калия расширяется, а распространение его от очага фиксировалось на расстоянии 6-7 см как в горизонтальном, так и вертикальном направлениях [Булаев и др., 1976б]. Сообщается, что в зависимости от дозы фосфорного удобрения повышенное содержание подвижного фосфора в месте расположения ленты сохраняется до трех лет [Zerkoune et al., 1993]. При этом примерно 90% фосфора удобрения обнаруживалось на удалении до 5 см от точки внесения.

Результаты наших наблюдений за динамикой распределения подвижных форм фосфора и калия, проведенных в микрополевых опытах

на выщелоченном черноземе [Трапезников, 1983; Трапезников и др., 1977], в принципе согласуются с данными литературы. При обоих способах внесения нитрофоски в дозе 60 кг/га основное количество фосфора и калия сосредоточивалось в том участке почвы, куда вносилось удобрение (рис. 3). При ленточном размещении удобрения повышенное содержание данных элементов питания было приурочено к самому очагу и в радиусе 3-5 см от него. Через 1,5-2 недели содержание подвижного фосфора непосредственно в очаге достигало 120, а калия более 80 мг на 100 г почвы. Уровень миграции фосфора из очага во многом определяется составом удобрения. При совместном внесении двойного суперфосфата и мочевины усиливалась диффузия подвижного фосфора из ленты [Fan, MacKenzie, 1993]. В свою очередь, фосфор замедлял гидролиз мочевины и ослаблял повышение рН около ленты удобрения.

Гидротермические условия в течение вегетации по годам оказывали слабое влияние на характер распределения данных элементов питания. Более контрастные различия наблюдались в изменении абсолютного содержания подвижного фосфора в очаге. Так, в условиях острого дефицита влаги в течение всего вегетационного периода 1975 г. содержание P_2O_5 со 120 мг в 100 г почвы в фазу кущения пшеницы снизилось к началу молочно-восковой спелости зерна лишь на 20%, а в более благоприятном по увлажнению 1976 г. – в два раза. Менее выраженные различия в динамике содержания доступного растениям фосфора выявляются и в случае определения его по слоям почвы с интервалами в 20 см [Середа и др., 1998]. Через месяц (фаза кущения яровой пшеницы) после внесения нитрофоски вразброс концентрация фосфора в слое 0-20 см составила 13.7 мг/100 г, лентой -16.9, в фазе трубкования соответственно – 15,1 и 17,0 мг/100 г почвы. Установлено, что прочность связи фосфора удобрений с почвой при локальном их внесении ниже, чем разбросном [Фатеев, 1993], а в слое внесения удобрения образуется значительное количество наиболее доступных для растений фосфатов железа и кальция [Анчихорова, 1991].

Распределение калия в почве в принципе было сходным с распределением фосфора. Небольшие различия состояли в том, что ионы калия мигрируют из ленты на несколько большее расстояние, чем фосфора. Высокое содержание калия в очаге сохраняется практически до конца вегетации яровой пшеницы, хотя и уменьшается по сравнению с первоначальным его количеством примерно в четыре раза. Сходные результаты по миграции и распределению элементов питания при ло-

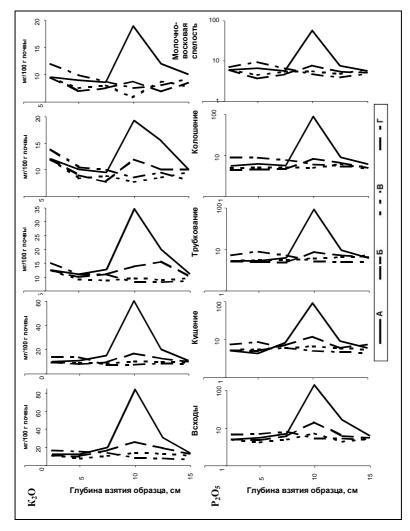


Рис. 3. Динамика содержания и распределения калия и фосфора. Условные обозначения см. на рис. 1, 2

кальном внесении нитроаммофоски ленточным способом были получены и в экспериментах на дерново-подзолистой супесчаной почве [Медведев, 1980].

Сравнительное изучение способов разбросного и ленточного внесения основного минерального удобрения в системе севооборота показало, что последний не приводит к ухудшению плодородия почвы. В силу более интенсивного использования растениями элементов питания, внесенных локально, отмечается некоторое снижение в почве к концу ротации, по сравнению с разбросным способом, содержания подвижного фосфора [Горбылева и др., 1976]. Сообщается, что при длительном применении ленточного способа внесения на дерновоподзолистой легкосуглинистой почве содержание и запасы водорастворимого, легкоподвижного, обменного и необменных форм калия были выше, чем при разбросном [Нгуен, 1992].

Неравномерное распределение удобрений в почве вызывает гетерогенность среды не только по признаку содержания элементов питания. Наблюдения показывают, что та часть корневой системы растения, которая формируется в зоне размещения нитрофоски, функционирует в условиях с иным соотношением доступных форм элементов питания, чем низкосолевая или корневая система при разбросном способе внесения. В последнем случае заметных различий в соотношении элементов питания в верхних слоях почвы (0-15 см) в течение вегетации не наблюдается. Например, в слое почвы 9-11 см на долю калия в сумме N_{мин} +P₂O₅+K₂О приходится около 60%, минерального азота и подвижного фосфора соответственно – около 10 и 30%. В случае ленточного внесения нитрофоски в очаге отмечается значительное преобладание подвижного фосфора (рис. 4). Характерно, что в течение вегетации яровой пшеницы происходит увеличение относительного содержания данного элемента питания с 50% в фазу кущения до 75-80% в колошение. В этот период на долю калия приходится 16-20% и всего лишь несколько процентов составляет минеральный азот. Таким образом, для части корневой системы растения в случае локального внесения комплексных удобрений создаются условия неограниченного питания с измененным в пользу фосфора и калия соотношением. Представляется, что основной причиной гетерогенитета почвы по признаку соотношения элементов питания является различная миграционная способность доступных форм азота, фосфора и калия. Определенный формирование специфического соотношения элементов в очаге должны вносить также различия в соотношении мобилиза-

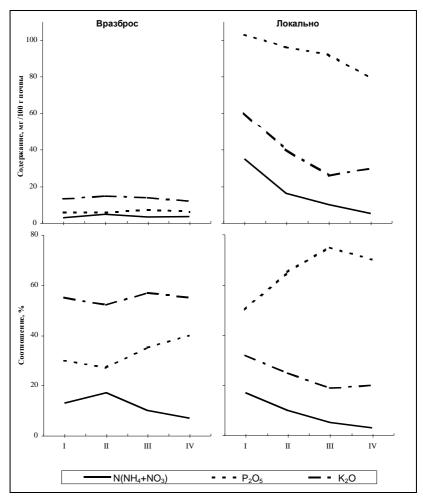


Рис. 4. Содержание и соотношение подвижных форм элементов питания в месте расположения ленты нитрофоски (образец 8 рис. 1) и соответствующем участке почвы при разбросном внесении:

I – кущение, II – трубкование, III – колошение, IV – молочно-восковая спелость

ционных и иммобилизационных процессов, отдельных элементов питания и степени использования их растениями.

Итак, при локальном распределении удобрения в почве в ограниченном ее объеме создается зона с необычно высоким содержанием доступных форм элементов минерального питания. В случае внесения трех основных элементов (азот, фосфор, калий) данная зона характеризуется к тому же и резко измененным в пользу фосфора соотношением. Естественно, что все это должно оказывать определенное влияние и на многие составляющие биологической активности почвы.

Биологическая активность почвы

Олной из важнейших составляющих биологической активности почвы является состав и численность микрофлоры, их функциональная активность. Не вдаваясь в описание деталей сложных взаимодействий микроорганизмов и высших растений, необходимо отметить, что на одном гектаре окультуренной почвы сухая масса микроорганизмов может достигать 6-9 ц, а их суммарная 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]. Д.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 вещества неизвестной природы, 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]. 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]. Вероятно, перечисленные выше процессы и взаимодействия растений с почвенной микрофлорой в условиях гетерогенного распределения удобрений должны иметь свои особенности по сравнению с гомогенной средой. Этого можно было ожидать хотя бы из тех данных, которые получены при изучении действия засоления почвы на численность и видовой состав микрофлоры в зависимости от концентрации и химического состава солей [Строгонов, 1973].

Действие дискретного распределения удобрений в почве на параметры ее биологической активности до недавнего времени не привлекало внимания исследователей. Работа М.Б.Гилиса [1975], возможно, является одной из первых, где приводятся данные о положительном действии очага удобрения на прикорневую микрофлору растений. Однако учет численности микроорганизмов проводился без разделения ее на отдельные физиологические группы. Попытка более детального изучения вопроса в свое время была предпринята и в наших исследованиях [Трапезников, 1983]. Однако в силу ряда обстоятельств наблюдения за численностью микроорганизмов по слоям почвы начинались лишь в фазу трубкования яровой пшеницы, т.е. по прошествии более чем месячного срока после внесения удобрения. Из данных следует, что ленточное внесение нитрофоски на выщелоченном черноземе повышало в зоне очага высокого содержания элементов питания численность аэробных спорообразующих бактерий. Наиболее ярко это проявлялось в фазы колошения и молочно-восковой спелости зерна яровой пшеницы. В фазу колошения место расположения нитрофоски характеризовалось более значительной, по сравнению с соседними участками почвы, численностью аммонифицирующих и денитрифицирующих микроор-

ганизмов. В следующие сроки наблюдений (трубкование, колошение, цветение) очаг отличался повышенной численностью и нитрифицирующих бактерий. Последнее противоречит более поздним результатам исследований других авторов. Так, в экспериментах на дерновосреднеподзолистой тяжелосуглинистой почве показано, что внесение азотных удобрений подавляло размножение денитрифицирующих бактерий в очагах внесения на 50-60% в первые 20 дней после внесения [Вьюкова, 1983]. В другой работе [Соколов, Семенов, 1992] показано, что в течение двух недель локализация сульфата аммония на дерновоподзолистой почве обеспечивала устойчивое (56-64%) торможение нитрификации N-NH₄ удобрений. Через пять недель ингибирующий эффект локализации сульфата аммония уменьшался до 26-40%. Возможно, отмеченное выше противоречие является результатом того, что исследования проводились на различных типах почв и ином составе удобрения. Существенно различными были и интервалы времени от момента внесения удобрений до начала наблюдений.

Достаточно четко выраженная гетерогенность почвы при ленточном внесении (NPK)₆₀ наблюдалась нами по численности фитинразлагающих микроорганизмов [Трапезников, 1983]. В фазу трубкования пшеницы в месте расположения удобрения она составляла 6,8 тыс. на 1 г почвы, а в окружающих очаг участках колебалась от 7,9 до 12,9 млн. При разбросном внесении удобрения в аналогичных участках почвы численность данной группы микроорганизмов была практически одинаковой с колебаниями от 4,1 до 4,7 тыс. на 1 г почвы. Ингибирующее действие высокой концентрации элементов питания на численность фосформинерализующих микроорганизмов отмечалось и в последующие фазы развития пшеницы вплоть до молочно-восковой спелости зерна.

Биохимические превращения в почве, обусловливающие ее плодородие, в значительной мере определяются интенсивностью и направленностью ферментативных процессов. Показатели ферментативной активности почвы широко используются при решении диагностико-индикационных вопросов почвоведения, динамики содержания питательных веществ в почве и минерального питания растений, оценки эффективности систем удобрения [Ярошевич, 1968; Галстян, 1974; Чундерова, 1976; Хазиев, 1977; Cervelli et al., 1978]. В свою очередь, минеральные удобрения как химически активные агенты оказывают большое влияние на ферментативные процессы в почве. Их действие на ферментативный потенциал почвы может быть прямым через изме-

нение состояния имеющихся в почве ферментов (ингибирование, активация, деструкция) и косвенным — путем изменения ферментативного пула за счет ингибирования или стимуляции жизнедеятельности почвенных микроорганизмов и растений, являющихся продуцентами ферментов [Хазиев, 1979]. Состав вносимых удобрений или длительное применение повышенных доз могут стать причиной снижения активности отдельных ферментов. Подобное, например, наблюдается в отношении фосфатазы в случае применения повышенных доз фосфорных удобрений [Кудзин, Ярошевич, 1969; Хазиев, 1977].

В условиях неравномерного распределения минеральных удобрений, приводящего к формированию зоны с экстремально высоким содержанием подвижных форм элементов питания, можно было ожидать и существенных различий в топографии ферментативной активности почвы. При перемешивании $(NPK)_{60}$ с верхним слоем почвы 0-10 см и за пределами очага при ленточном внесении показатели ферментативной активности были достаточно близкими (табл. 2). Вероятно, это

Таблица 2
Топография ферментативной активности почвы в зависимости от способа внесения нитрофоски (среднее за три года)

№	Ма	Сахараза, г глюкозы/г поч	чвы	Фосфатаза, мг фенолфталеина/г почвы					
образца	кущение	колошение	молвоск. спелость	кущение	колошение	молвоск. спелость			
			Локально						
2	10.0	21.7		5.0		4.1			
2	19,0	21,7	16,9	5,9	6,5	4,1			
8	30,3	27,7	20,0	6,2	4,3	3,6			
10	20,3	24,0	20,1	7,8	6,8	6,7			
14	25,3	24,3	21,0	6,5	6,0	6,8			
Вразброс									
21	18,2	23,5	19,6	6,0	4,1	6,3			
23	22,0	23,0	16,3	7,6	6,3	6,2			
25	22,3	22,3	16,8	6,9	6,5	6,1			

Примечание. Обозначения образцов см. рис. 1.

обусловливалось практически одинаковым содержанием в почве подвижных форм элементов питания, относительно небольшими различиями в численности микрофлоры и сравнительно равномерным распределением биомассы корней. Иная картина складывалась в зоне расположения ленты нитрофоски. Для нее была характерна пониженная

активность фосфатазы, что связано с высоким содержанием подвижного фосфора, подавляющего активность и численность фосформинерализующих микроорганизмов. Этому могло способствовать и то, что в подобных условиях по принципу обратной связи корни растений меньше продуцируют внеклеточных фосфатаз [Ратнер, Самойлова, 1958], а имеющиеся фосфатазы подвергаются частичной инактивации избыточно высокой концентрацией минеральных фосфат-ионов. В условиях наших опытов содержание подвижного фосфора достигало 100 и более мг на 100 г почвы.

Наблюдения также показали, что зона размещения нитрофоски, по крайней мере до фазы колошения яровой пшеницы, характеризуется более высокой активностью сахаразы, являющейся показателем напряженности протекающих в почве метаболических процессов [Галстян, 1974]. Это может обусловливаться микробиологическим фактором, в частности повышенной численностью и активностью целлюлозоразрушающих микроорганизмов, а также переходом в подвижное состояние части органического вещества почвы. Подтверждением этого является повышенное содержание в очаге через четыре недели после внесения нитрофоски и в последующие периоды водорастворимого гумуса, щелочногидролизуемого азота [Трапезников, 1983]. Установлено, что локальное внесение (NPK)₉₀ на черноземе типичном повышает лабильность органического вещества почвы [Фатеев и др., 1992].

В случае локального внесения односторонних азотных удобрений на дерново-подзолистой почве отмечается ингибирование в зоне очага активности аспарагиназы, протеазы и уреазы, что обусловливается высокой концентрацией аммония или изменением других физикохимических параметров [Соколов, Семенов, 1992]. Авторы отмечают, что со временем уровень ферментативной активности в очаге восстанавливается. Поскольку очаг занимает незначительные объемы (менее 5% 20-сантиметрового слоя почвы) отрицательные последствия от инактивации почвенных ферментов при локальном внесении азотных удобрений проявляются в меньшей степени, чем при разбросном.

В экспериментах на выщелоченном черноземе при локальном внесении нитрофоски гетерогенность почвы проявляется и в топографии распределения свободных аминокислот, накапливаемых на целлюлозных полотнах размером 20х25 см, заложенных в почву. В фазу кущения яровой пшеницы в них накапливалось в расчете на лейцин при разбросном внесении удобрения 184 мг, локальном – в два раза больше [Трапезников, 1983]. При этом четко выделялась зона повышенного

содержания аминокислот, приуроченная к месту расположения нитрофоски. В последующий период отмечалось сглаживание различий в содержании аминокислот по слоям почвы. Исследованиями на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве показано, что локальное внесение NPK оказывает положительное влияние на биологическую активность почвы [Ладонин и др., 1996], оцениваемую по комплексу показателей: активности почвенных ферментов, интенсивности продуцирования почвой CO_2 и несимбиотической азотфиксации, а также продуктивности растений.

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 [Айсенси, Уолш, цит. по Булаеву, 1976а].

Значительное подкисление среды отмечалось в опытах с локальным внесением сернокислого и азотнокислого аммония. В очаге удобрений и над ним исходная величина рНвод 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 рН_{сол} на 0,1-0,4 в очаге отмечалось и при локальном внесении нитрофоски на выщелоченном черноземе [Трапезников и др., 1977]. Аналогичное снижение рН наблюдалось при локальном внесении (NPK)₉₀ на черноземе типичном и оподзоленном [Фатеев и др., 1992]. При этом отмечалась тесная отрицательная связь между повышенной кислотностью и численностью нитрификаторов и бактерий, использующих минеральный и органический азот. Повышение кислотности, по-видимому, обусловливается не только внесенным удобрением и особенностями миграции элементов питания, но и кислыми выделениями корней самих растений. Локальное внесение сульфата аммония и аммиачной селитры приводит к подкислению. Подщелачивающее действие оказывает применение безводного аммиака [Bagchi et al., 1982]. По прошествии трех недель pH почвы в очаге возвращается в первоначальное состояние. Ленточное внесение нитрофоски на темно-серой оподзоленной почве приводило первоначально к подкислению почвы в радиусе 10 см с последующим расширением этой зоны до 15 см. К концу вегетации различия между очагом и окружающими участками почвы нивелируются, рН в очаге возвращается к исходному уровню [Крылова, 1980].

Показано, что на серой лесной почве при локальном внесении сульфата аммония и последующей нитрификации N-NH₄ происходит существенное снижение pH в месте расположения удобрения, возрастание величины гидролитической кислотности и уменьшение содержания обменных Ca^{2+} и Mg^{2+} . При смешивании удобрения с почвой изменения данных показателей оказываются менее выраженными [Соколов, Семенов, 1992]. На изменение подвижности катионов в зоне размещения азотных удобрений указывается и в ряде других работ.

Создание высококонцентрированного очага азота в модельном опыте путем внесения супергранул мочевины приводило на 7-й день к подщелачиванию почвы до рН 7,15 в месте расположения удобрения [Бубнова и др., 1990], что было сопряжено с значительным повышением содержания ионов NH₄. По истечении 18 дней после внесения мочевины в зоне очага происходило подкисление почвы до рН 6,7. Столь быстрые изменения в топографии кислотности почвы обусловливаются сложным сочетанием интенсивно протекающих процессов миграции, трансформации азота и сменой состава микробного сообщества. Показано, что эффект подкисления почвы в месте размещения мочевины может быть устранен при совместном внесении удобрения с цеолитом [Щербаков и др., 1995].

Таким образом, анализ наших результатов и данных литературы свидетельствует о том, что неравномерное распределение удобрений в почве приводит к значительному усилению ее природной гетерогенности не только по содержанию доступных форм элементов питания, но и по целому ряду других свойств.

Зона размещения удобрения, составляющая незначительную часть корнеобитаемой среды растения, характеризуется экстремально высоким осмотическим потенциалом, более интенсивно протекающими физико-химическими и биологическими процессами трансформации элементов питания и органического вещества почвы. Направленность и напряженность протекающих в очаге процессов во многом определяются составом вносимого удобрения, свойствами почвы, а также функциональной активностью корневой системы растений. Как будет пока-

зано далее, гетерогенность почвы при локальных способах внесения удобрения является причиной морфофизиологической дифференциации корневой системы растений, оказывающей существенное влияние на ключевые функции растений и продукционный процесс.

Вопрос о возможной роли уровня пространственной неоднородности почвенной среды в функционировании корневых систем, а следовательно, и целого растения имеет общебиологический характер. Отмечается [Фокин, 1994], что традиционные земледельческие технологии направлены, в большинстве случаев, на создание гомогенного пахотного слоя. Природа решила данный вопрос иначе. Профиль целинных почв, лесных и травянистых экосистем сильно дифференцирован по органическому веществу и распределению основной массы функционально активных корней. Следовательно, технология локального применения минеральных удобрений в агроценозах является биологически более совершенной, чем их относительно равномерное распределение в почве.

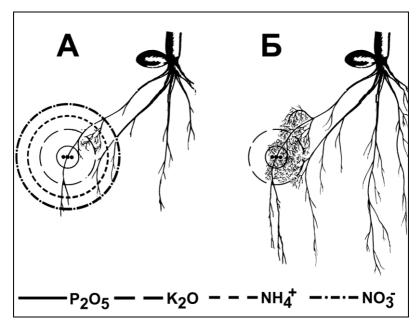


Рис. 5. Многообразие солевых статусов корней растений при локальном применении NPK. А – начальные, Б – заключительные этапы онтогенеза

Итак, при локальном размещении удобрения в почве формируется очаг с повышенным содержанием доступных форм элементов минерального питания, во взаимодействие с которым входят лишь отдельные корни растения, условно называемые высокосолевыми. В случае локального внесения трех основных макроэлементов (азота, фосфора и калия), характеризующихся различной миграционной способностью и степенью трансформации и использования их растениями и почвенной микрофлорой, формируется широкий спектр статусов корней. Одни из них функционируют в условиях повышенного содержания всех трех элементов, другие - нитратного и аммонийного азота (рис. 5). Солевой статус одного и того же корня может быть существенно различным и по его оси. Изменяется во времени не только сила воздействия, но и ее качество ввиду резкого смещения во времени соотношения элементов питания в очаге в пользу фосфора и калия. Поэтому часть корней растения или отдельно взятого корня продолжительный период времени функционирует в условиях повышенных концентраций лишь этих двух элементов питания. Представляется, что многообразие солевых статусов корней растений при локальном применении удобрений является важным фактором в использовании ресурсов питания, влаги и света растениями в ходе продукционного процесса.

ГЛАВА 2. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Естественная гетерогенность корнеобитаемой среды дискретным распределением в ней элементов минерального питания доводится до такой степени, что часть корневой системы растений функционирует в условиях экстремально высокого их содержания. Место расположения удобрения характеризуется также и отличными от соседних участков почвы параметрами ряда показателей ее биологической активности. Напряженность воздействия на высокосолевую часть корневой системы изменяется во времени и пространстве как в количественном, так и в качественном отношениях. Поскольку растение представляет собой открытую целостную и саморегулирующуюся систему, подобные изменения должны находить отражение в ее функциональной активности.

Рост и развитие растений являются интегральными признаками, итогом сложного взаимодействия организма с внешней средой. Данные функции в значительной степени определяют ход продукционного процесса и его конечные результаты. Так как органом, воспринимающим информацию о гетерогенитете среды, является корневая система растения, то логично начать изложение проблемы с особенностей роста и жизнедеятельности данного органа. Тем более что корень является одним из наиболее активных в метаболическом отношении органов растения [Курсанов, 1960].

Рост корневой системы

На пути изучения роста и жизнедеятельности корневой системы имеется немало трудностей. Основная из них состоит в том, что взаимодействие корней с почвой изучено значительно хуже, чем взаимодействие побегов с атмосферой. К тому же система корень – почва не только сложна, но и слишком труднодоступна для непосредственных наблюдений и измерений [Най, Тинкер, 1980]. Представляется, что

данный тезис еще в большей степени справедлив для случаев гетерогенного распределения элементов питания в почве.

Корневая система растений эволюционно приспособлена к поиску и поглощению элементов питания, содержащихся в почве, как правило, в небольших количествах. Проявлением данной приспособленности, по-видимому, является 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 почв, где он встречает больше питательных веществ" (с.550). По-видимому, фенотипическим проявлением данного признака является отмечающееся многими исследователями усиленное ветвление корней в зоне расположения очага удобрения [Манасян, 1960; Трапезников, 1967; Омельянюк, 1974, 1978; Гилис, 1975; Cooke, 1954; Wiersum, 1957]. На характере роста корневой системы в очаге высокого содержания элементов питания отражается состав удобрения. Отмечается, 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. Априорно можно предполагать, что более интенсивное их ветвление (рис. 6) обеспечивает формирование большей поглощающей поверхности с начальных этапов развития растений. По-видимому, в этот период растения по локально внесенному удобрению формируют и более мощную 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 вносили под предпосевную культивацию и лентой до посева. В среднем за два года сухая масса корней ста растений в слое почвы 0-20 см в фазу кущения составила соответственно 3,0 и 3,9 г. При изолированном питании в сосудах без дна значительное повышение концентрации питательных веществ в почве в сочетании с естественным дефицитом влаги приводило к торможению роста прядей корней высокосолевого статуса (рис. 6). Основная их масса сосредоточивалась в зоне расположения NPK, резко ограничивалось их проникновение в более

глубокие слои почвы. Ингибирующее действие супероптимальной дозы удобрения в подобных условиях отражается не только на росте высокосолевой части корневой системы растений пшеницы, но и надземных органов. Та же доза нитрофоски, внесенная путем равномерного перемешивания со всем количеством почвы сосудов без дна (около 8 кг), не вызывала угнетающего действия на рост корневой системы и органогенез надземных органов.

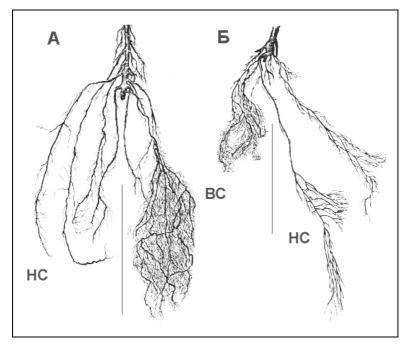


Рис. 6. Ветвление корневой системы при локальном питании растений кукурузы (A) и пшеницы (Б): ВС – корневые пряди, контактирующие с очагом удобрения, НС – корни вне очага

Наиболее благоприятные условия для наблюдений за ростом корневой системы при гомогенном и гетерогенном распределении элементов питания создаются в водной культуре. Выращивание растений пшеницы на растворе Кнопа при изолированном питании показало, что повышение концентрации питательной среды в высокосолевой части сосуда в 5-7 и особенно в 10 раз ингибирует рост корней в длину и

усиливает их ветвление (рис. 7). Тотальное воздействие высокими концентрациями (7 и 10 норм Кнопа) на корневую систему пшеницы тормозит рост не только корней, но и надземной части растения.

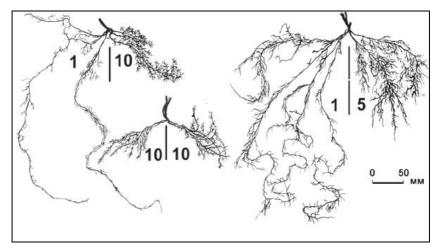


Рис. 7. Развитие корневой системы яровой пшеницы при выращивании на питательной смеси Кнопа различных концентраций: 1, 5 и 10 – кратность концентрации питательного раствора

Более детальное изучение влияния характера распределения элементов питания в водной культуре, проведенное сотрудником лаборатории В.П.Усовым [1993], позволило выявить ряд морфологических особенностей в формировании высокосолевых (ВС) и низкосолевых (HC) прядей корней. Семена сортов Московская 35 (T. aestivum) и Безенчукская 139 (Т. durum) предварительно проращивали до 4-6-ти дневного возраста на 0,05-нормальном растворе Хогланда-Арнона 1 с микроэлементами [Гродзинский, Гродзинский, 1973]. Данный питательный раствор оставался контрольным на весь период опыта. В опыте гетерогенитет среды создавался путем замены питательного раствора в одном из отсеков сосуда на 3-нормальный состав. Наблюдения за динамикой роста корней первого порядка показали быструю ответную реакцию на гетерогенитет питательной среды растений обоих сортов пшеницы (рис. 8). Общим для обоих генотипов было торможение роста ВС корней по сравнению с низкосолевыми практически через сутки после перевода части корней на концентрированный питательный раствор. Генотипические различия проявились в том, что у мягкой пшеницы Московская 35 интенсивность ростовой функции на гетерогенной питательной среде была значительно выше, чем на гомогенной, до конца опыта. У твердой пшеницы к моменту его завершения отмечалась противоположная зависимость.

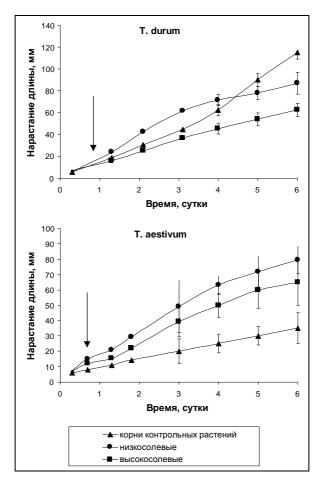


Рис. 8. Рост корней первого порядка пшеницы Безенчукская 139 (Triticum durum) и Московская 35 (Triticum aestivum) на питательном растворе Хогланда-Арнона І. Стрелкой отмечен момент внесения концентрированного питательного раствора (3 нормы)

Более детальный анализ морфологических изменений, вызываемых гетерогенитетом среды, также показал наличие различий в ответных реакциях растений и по ряду других признаков (табл. 3). Превосходство гетерогенной среды особенно четко проявилось по массе корней и надземной части растений, величине поверхности корней и суммарной их длине.

Таблица 3 Морфологические показатели растений твердой и мягкой пшеницы [Усов, 1993]

	Растения на 0,05 нор-	Растения на гетерогенной питательной среде				
Показатели	мальной	целое рас-		они		
	питатель-	тение	BC	НС		
	ной среде	Tellife	ВС	110		
	Безенчук	ская 139				
Масса надземной части, ϵ	0,38	0,45				
Масса корня, г	0,20*	0,17*	0,07**	0,10**		
Площадь поверхности корней, <i>см</i>	27,60*	18,80*	7,00**	11,80**		
Длина корней, <i>м</i>	3,02*	1,66*	0,56**	1,10**		
Обеспеченность корневой поверхностью 1 г надземной части, $cm^2/2$	72,60*	41,80*				
	Москов	вская 35				
Масса надземной части, г	0,35	0,48				
Macca корня, ε	0,14	0,20	0,15	0,05		
Площадь поверхности корней, <i>см</i>	15,0	24,1	18,1	6,0		
Длина корней, м	1,26	2,30	1,74	0,56		
Обеспеченность корневой поверхностью 1 г надземной части, $c M^2/c$	42,8*	50,2*				
корней, <i>см</i> Длина корней, м Обеспеченность корневой поверхностью 1 г надзем-	1,26	2,30		0,56		

Примечание. * и ** отмечены пары значений, где вероятность различий ниже 90%

Гетерогенное распределение элементов минерального питания в почве, вероятно, оказывает более глубокое влияние, чем простое усиление ветвления отдельных корней. В условиях изолированного питания картофеля внесение NPK экраном в одну часть сосуда приводило к интенсивному росту высокосолевой пряди, а образование столонов и клубней было приурочено к низкосолевой части (рис. 9). Подобная дифференциация в формировании органов запаса и отложения веществ

представляется интересной и заслуживает более углубленного изучения.

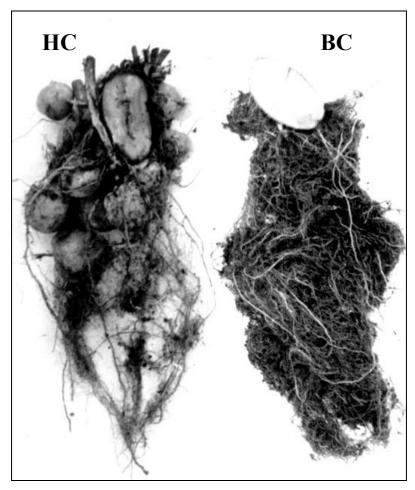


Рис. 9. Корневая система картофеля при локальном питании: BC – отсек сосуда с удобрением, HC – отсек сосуда без удобрения

Многими исследователями неоднократно отмечалось положительное действие очага экстремально высокого содержания элементов пи-

тания на пролиферацию корней. Однако до сего времени в литературе нет должного объяснения данному феномену. Так, Най и Тинкер [1980] по этому поводу писали, что "... биологические и физиологические механизмы, вызывающие эту пролиферацию, недостаточно ясны. Пока не проведено даже строго сравнительного изучения этого процесса у различных видов" (с.230). Очевидным является то, что формирование густой сети мелких корешков в очаге возможно лишь при более высокой митотической активности меристемы и репликации ДНК.

В чем заключен физиологический смысл подобного неспецифического реагирования части корневой системы растения на повышенную концентрацию ионов, затрагивающего молекулярный уровень организации клеток корня? Можно предположить, что подобным образом интенсифицируется поиск элементов питания методом перехвата [Барбер, 1979], однако в этом у растений нет необходимости, поскольку данная часть их корневой системы функционирует практически в условиях неограниченного питания. Тем более что интенсивность поглощения элементов питания единицей объема высокосолевых корней возрастает до 200 раз по сравнению с низкосолевыми [Минина, 1935]. Возможно, ингибирование линейного роста высокосолевых корней, активация их ветвления являются адаптивной реакцией на стресс, обусловленной изменением характера гормонального взаимодействия апексов побега и корней.

Имеется мнение, что активация пролиферации клеток корней под влиянием повышенной концентрации солей обусловливается снятием апикального доминирования. Представляется, что это не может быть единственной причиной. Свидетельством тому являются данные, полученные на каллусной ткани солодки голой. Относительный прирост сырой биомассы на 23 день культивирования ткани на границе раздела питательной среды с одинарной и двойной концентрацией солей по Мурасиге и Скугу был в два раза выше, чем на гомогенной среде с одинарной или двойной концентрацией солей [Мардамшин и др., 1998].

В обстоятельном обзоре В.Б.Иванова [1987], посвященном пролиферации клеток в растениях, обсуждается влияние ряда внешних факторов на данный процесс. Но в обзоре практически отсутствуют сведения о том, какое действие на пролиферацию оказывает уровень обеспеченности растений элементами питания. В другом обзоре [Хвощева, 1974] указывается, что состав удобрения оказывает большое влияние на характер роста корней. 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 мелких корешков. При ленточном внесении мочевины также сначала наблюдается кольцеобразное разрастание корней по периферии очага. В случае повышения концентрации азота в питательной среде (2-3 нормы) для всей корневой системы молодых растений кукурузы отмечается ингибирование пролиферации клеток корня [Албегов, 1981], нарушаются процессы деления и растяжения клеток. При ленточном внесении (NPK)60 нередко можно наблюдать некроз апекса корней первого порядка и образование большого числа боковых корней второго порядка [Трапезников, 1983]. Последние, проникая в зону очага, образуют густую сеть мелких корней. В экспериментах с раннеспелыми гибридами кукурузы показано, что ленточное внесение азотного и фосфорного удобрения на 5 см в сторону от рядка и глубже семян усиливало рост корневой системы на 70% в ленте и на 24% в корнеобитаемой зоне [Marsh, Pierzynski, 1993]. Локальная пролиферация боковых корней не всегда способствует повышению уровня использования мобильных нитратов в почве, но улучшает использование менее мобильных фосфатов [Robinson, 1996]. В условиях изолированного питания большое влияние на рост корней и побегов оказывает состав питательной среды, в частности форма азота [Schortemeyer, Feil, 1996; Fell, 1994], а также уровень содержания фосфора [Zhu et al., 1993].

О различном влиянии характера распределения элементов минерального питания на рост корневой системы в песчаной и почвеннопесчаной культуре свидетельствуют наши наблюдения. Так, в среднем по четырем опытам с яровой мягкой пшеницей Московская 35 к началу трубкования масса корней целого растения при гетерогенном распределении питательной смеси Хогланда-Арнона 1 в соотношении 3:7 была на 17% выше, чем на гомогенной среде. Достигалось это преимущество за счет усиления роста низкосолевой пряди корней: их масса была почти на 30% выше массы высокосолевых. Характерно, что в этих условиях рост побега активизировался в большей степени, чем рост корней. Масса надземной части превосходила таковую на гомогенной среде на 43%. Сходные результаты с этим сортом были получены при выращивании растений и на почвенно-песчаной смеси. В фазу кущения сухая масса низкосолевых корней была достоверно выше массы высокосолевых и составила соответственно 0,56 и 0,32 г на 10 растений. На более поздних этапах развития растений различия по массе корней разного солевого статуса нивелируются.

При изучении ростовой функции растений часто используется показатель корнеобеспеченности побега. Наблюдения показали, что способ распределения элементов питания оказывает определенное влияние на данный признак у растений мягкой и у двухнедельных проростков твердой пшеницы (табл. 4). Наибольшее отношение массы корней к массе надземной части отмечалось в условиях пониженного содержания элементов питания. Тотальное повышение концентрации до 1 и 3 норм приводило к заметному снижению корнеобеспеченности побега. При гетерогенном распределении смеси растения занимают по данному признаку промежуточное положение или находятся на уровне растений, произрастающих на обедненной питательной среде.

 $\label{eq: Таблица 4}$ Влияние состава и способа распределения питательной смеси Хогланда-Арнона 1 на рост растений твердой пшеницы Безенчукская 139, сырая масса 10 растений, z

Способ распределения смеси	Состав	Надземная часть		Корни		<i>т</i> корней <i>т</i> надземной части	
		1 опыт	2 опыт	1 опыт	2 опыт	1 опыт	2 опыт
	0,05 н	4,08	3,13	2,86	1,28	0,70	0,41
Равномерный	1,00 н	5,73	_	3,22	_	0,56	_
	3,00 н	4,86	3,28	2,74	1,17	0,56	0,36
	0,05 н			(1,72)	(0,82)		
Неравномерный	0,05 11	4.98	3,83	3.18	1.64	0.64	0,43
	3,00 н	.,,,	2,00	(1,46)	(0,83)	-,0.	-,
HCP ₀₅		0,46	0,46	0,36	0,27	0,05	0,04

Наблюдения за ростом корневой системы в условиях изолированного питания и почвенной культуры в последующий период развития растений яровой пшеницы не всегда дают столь однозначные результаты. В преобладающем большинстве случаев локальное внесение NPK положительно влияет как на рост корней, так и побега. В фазу кущения, молочной спелости отношение их масс находится на одном уровне или корнеобеспеченность побега при перемешивании удобрения оказывается несколько выше, чем при локальном внесении.

Корневая система зерновых злаков состоит из зародышевых (первичных), колеоптильных и узловых (вторичных) корней. В литературе нет единства взглядов на роль и значение первичных и вторичных корней в продукционном процессе и его устойчивость при дефиците влаги.

Вероятно, справедливым остается вывод о том, что данный вопрос недостаточно изучен и до сего времени [Колосов, 1962; Станков, 1964]. Имеются сведения, что удаление зародышевых корней у ячменя в период образования узловых вызывает торможение роста главного побега, уменьшение массы соломы и зерна [Красовская, 1925, 1927]. В более поздних работах автор приходит к выводу, что зародышевые и узловые корни принимают участие в обеспеченности питательными веществами и водой главного стебля и побегов кущения.

По другим данным [Чижов, 1931], основная роль в формировании урожая принадлежит жизнедеятельности первичных корней. Их роль особенно велика при недостаточном увлажнении. При нормальной водообеспеченности растений получение высокого урожая во многом определяется степенью развития и деятельностью узловых корней [Богданов, 1946]. В экспериментах с использованием ³²Р было показано, что зародышевые и узловые корни транспортируют поглощенные элементы питания во все побеги и органы растений пшеницы. На основании этих данных делается заключение, что формирование надземных органов растения и его урожай зависят от степени развития и зародышевых, и узловых корней.

По мнению ряда исследователей [Иванов, 1954; Гирфанов, 1976], яровая пшеница формирует менее мощную, чем другие злаковые культуры, корневую систему. Рост и развитие вторичных корней в значительной степени зависят от уровня обеспеченности растений влагой и элементами минерального питания. По нашим данным [Трапезников, 1983], на интенсивность формирования вторичных корней большое влияние оказывает и способ внесения удобрения.

При ленточном внесении нитроаммофоса в дозе (NP)₆₀ количество узловых корней к началу трубкования и колошения было в полтора и более раза выше, чем при разбросном способе. Более поздние наблюдения на ряде сортов яровой пшеницы в принципе подтвердили данный вывод (табл. 5). При этом были выявлены генотипические различия в реагировании как на дозы удобрения, так и способы их внесения. Общим для растений всех сортов было то, что максимальное количество узловых корней при разбросном способе отмечалось при более низких дозах внесения нитрофоски, чем при ленточном. У растений сортов Жница и Безенчукская 139 наибольшее число узловых корней к фазе трубкования образовалось на фоне ленточного внесения самой высокой дозы удобрения.

Таблица 5 Влияние доз и способа внесения нитрофоски на количество узловых корней растений яровой пшеницы в фазу трубкования

	Доза		Со	рт	
Вариант опыта	NPK, кг/га	Московская 35	Симбирка	Жница	Безенчукская 139
Без удобрения	0	4,6	3,8	1,1	4,9
Вразброс	23	4,5	5,6	1,4	7,0
Лентой	23	7,3	8,1	3,8	7,2
Вразброс	70	5,7	4,3	1,8	6,8
Лентой	70	7,9	7,9	3,4	7,7
Вразброс	140	5,5	5,1	2,6	6,8
Лентой	140	7,6	9,5	4,9	7,4
Вразброс	280	5,8	5,5	2,8	6,0
Лентой	280	6,8	8,2	6,7	8,1
HCP ₀₅		1,1	1.1	0,8	1,0

Таким образом, неравномерное распределение элементов питания в корнеобитаемой среде является действенным фактором регуляции роста корневой системы растений. Наряду с этим гетерогенность среды оказывает, как это будет показано далее, и не менее существенное влияние на функциональную активность данного органа, в значительной мере определяющую ход продукционного процесса и его конечные результаты.

Распределение корней в почве. Закономерности роста и распределения корней в почве изучались многими исследователями. Показано, что их распределение и глубина проникновения в почву в значительной степени определяются агрофизическими свойствами почвы, обеспеченностью растений влагой и элементами питания. Отмечается, в частности, что растения яровой пшеницы при наличии достаточных запасов влаги в начале вегетации используют в основном воду верхних горизонтов почвы; в период интенсивного роста надземных органов и колошения с глубины 50-70 см и во время формирования и налива зерна — из слоев 100-120 см [Носатовский, 1965]. В районах недостаточного и неустойчивого увлажнения растения пшеницы в этот период обеспечиваются водой в основном из глубоких горизонтов.

Особенности роста и распределения корней при неравномерном распределении удобрения в почве исследованы еще недостаточно, что, вероятно, связано с трудностями изучения данного вопроса. Однако большинство исследователей, занимавшихся проблемой локального питания растений, отмечают факт мощного разрастания корней в зоне повышенного содержания элементов питания. Наши наблюдения свидетельствуют, что локальное распределение удобрения в почве является фактором, в значительной мере изменяющим топографию распределения массы корней в пахотном слое почвы (табл. 6). В фазу цветения значительная часть корневой системы растений приурочена к месту расположения удобрения, особенно при ленточном его внесении.

Таблица 6
Влияние способа внесения нитрофоски на распределение массы корней яровой пшеницы Московская 35 в пахотном слое почвы, %

		Способ внесения							
Глубина, см	перемешано	перемешано	лентой на	сплошным					
1 лубина, см	со слоем	со слоем	глубину	экраном на					
	0-10 см	0-25 см	10 см	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					
Масса сухих корней, г/растение	0,03	0,04	0,05	0,04					

В экспериментах с ячменем при локальном внесении (NPK)₇₀ основная масса корней (46,3%) размещалась под рядком в пятисантиметровой полосе на расстоянии 2,5 см по обе стороны рядка в слое почвы 0-10 см [Картамышев и др., 1989].

Представляется, что в условиях засухи, когда формируется слабая вторичная корневая система или она отсутствует вовсе, данное явление играет определенную положительную роль в обеспечении побега водой и элементами питания. Поскольку активная поглощающая зона первичных корней по мере развития растений уходит в более глубокие слои почвы, то при слабо развитой вторичной корневой системе они не могут эффективно использовать влагу верхних слоев почвы при выпа-

дении в период вегетации осадков порядка 5-10 мм. В подобных случаях первичные корни зерновых злаков как бы берут на себя функцию узловых корней по поглощению из верхних слоев почвы влаги и элементов минерального питания. Этому, вероятно, способствует и то, что влажность почвы в месте расположения удобрения, как правило, оказывается несколько выше, чем в соседних участках почвы.

При дефиците влаги гранулы комплексных удобрений долгое время остаются неразрушенными. При осторожном препарировании корней из почвы нередки случаи нахождения гранул нанизанных как бусинки на мелкие корешки яровой пшеницы. Данный факт свидетельствует о высокой степени адаптации меристемы корней высокого порядка ветвления к осмотическому воздействию. Возможно и то, что какая-то часть элементов питания, особенно фосфора и калия, может поглощаться корнями непосредственно из гранул, минуя почвенную фазу.

Рост и накопление биомассы надземными органами

Рост, органогенез и накопление биомассы надземными органами являются важными интегральными показателями отзывчивости растений на антропогенные воздействия. Относительно влияния на данные процессы локальных способов внесения удобрений накоплен большой фактический материал. О положительном действии данной технологии на накопление растениями биомассы сообщается во многих работах [Сабинин, 1934; Минина, 1935; Гилис, 1975; Синягин, 1975; Артюхов и др., 1976; Трапезников, 1983].

Как показано выше (табл. 3, 4), гетерогенность среды в водной культуре может оказывать стимулирующее действие на накопление биомассы надземной частью растения через несколько дней после начала воздействия. Значительные различия по высоте и массе на ранних этапах жизни растений отмечаются и при выращивании их в полевых условиях. Так, например, при внесении на выщелоченном черноземе нитрофоски в дозе (NPK)₇₀ достоверные различия на фоне разбросного и ленточного внесения нитрофоски фиксируются у яровой пшеницы с фазы 2-3 листьев (рис. 10).

Характерно, что с повышением дозы до 90 кг/га NPK эффект локализации не затухает, наоборот, молодые растения накапливают значительно большую массу, чем при пониженных дозах. Об этом, в частно-

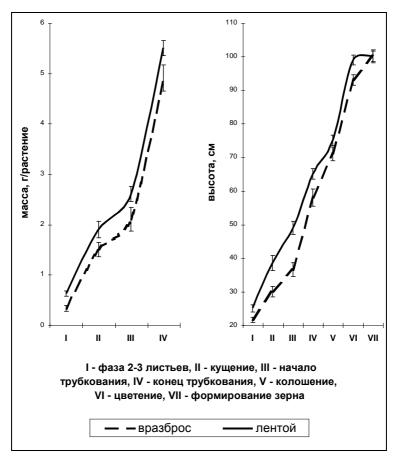


Рис. 10. Динамика роста и накопления биомассы растениями пшеницы Безенчукская 139 при разбросном и локальном внесении удобрения

сти, свидетельствуют данные В.С.Соколова и Д.А.Смиловенко [1975], полученные на дерново-подзолистой среднеокультуренной супесчаной почве. На 24-26 день после посева масса растений кукурузы при ленточном внесении (NPK) $_{60}$ и (NPK) $_{90}$ была выше, чем по дозе (NPK) $_{30}$, – соответственно на 10 и 25%, ячменя – 8 и 21, кормовой свеклы – 22 и 43, редиса – 16 и 116%. Сходные результаты были получены авторами и на более взрослых растениях. Положительное действие внутрипоч-

венного внесения удобрений на накопление органического вещества растениями часто наиболее рельефно проявляется в условиях недостаточной влагообеспеченности. Активация роста корневой системы и надземных органов позволяет растениям с наибольшей эффективностью использовать ресурсы внешней среды (воду, элементы минерального питания, инсоляцию) для формирования фотосинтетического аппарата и закладки органов плодоношения. В конечном итоге все это обеспечивает формирование агроценозов с более высокой потенциальной продуктивностью, которая достаточно полно реализуется и в условиях засухи при внесении повышенных доз минерального удобрения. Об этом, в частности, свидетельствуют результаты опыта с твердой пшеницей в условиях острейшей почвенной и воздушной засухи 1975 г. (табл. 7).

Таблица 7 Масса сухого вещества растений твердой пшеницы Харьковская 46 в полную спелость при различных дозах и способах внесения нитрофоски, г/100 растений

Доза NPK, кг/га	Солома		Колос		Зерно		Вся надзем- ная часть	
	1	2	1	2	1	2	1	2
30	48,0	66,6	62,5	82,6	41,3	54,8	110, 6	149, 5
60	67,0	100, 2	82.0	122, 7	52,7	83,0	148, 9	223, 0
90	74,4	96,9	93,7	139, 6	62,4	93,1	168, 1	236, 4
Среднее по способам	63,1	87,9	79,4	115, 0	52,1	77,0	142, 5	202, 9
НСР ₀₅ для частных средних	21,5		33,0		23,3		53,8	
НСР ₀₅ для способов	12,7		20,1		14,1	•	31,9	

Примечание. 1 – вразброс, 2 – лентой.

При благоприятном водном режиме различия в накоплении растениями биомассы и их росте в высоту по способам внесения, как правило, оказываются не столь контрастными. Но практически во всех случаях наблюдается такая закономерность, как сглаживание этих различий к фазе колошения и цветения яровой пшеницы. Об этом, в частности, свидетельствуют наблюдения за динамикой изменения высоты твердой пшеницы Безенчукская 139 (рис. 10).

Активация роста растений в высоту при избыточном увлажнении может приводить и к негативным последствиям: более раннему и сильнее выраженному полеганию зерновых злаков.

Известно, что торможение ростовых процессов является основной причиной снижения урожаев при засухе и других неблагоприятных условиях внешней среды [Максимов, 1939]. Поскольку локальное внесение удобрений активирует ростовую функцию с начальных этапов онтогенеза, то данная технология выступает в качестве эффективного средства оптимизации и стабилизации продукционного процесса и при недостаточной обеспеченности растений влагой. Усиление ростовых процессов при локальном питании во многом предопределяет интенсивность формирования листового аппарата - основного фотосинтезирующего органа растения. Известно, что его размеры и продолжительность активного функционирования являются факторами, в значительной мере определяющими продуктивность растений [Ничипорович, 1956, 1977]. Ускорение формирования фотосинтетического аппарата у растений особенно важно для регионов с коротким вегетационным периодом и для культур с продолжительным периодом вегетации и медленным нарастанием размеров листового аппарата в начале вегетации. К числу последних относятся кукуруза, сахарная свекла, просо и ряд других культур.

Результаты наших наблюдений, данные литературы свидетельствуют, что локальное внесение удобрения оказывает большее положительное влияние на темп формирования и размеры площади листьев, чем разбросное [Трапезников, 1967, 1983; Артюхов и др., 1976; Каликинский, Тверезовская, 1976; Бахтизин, Исмагилов, 1992]. На фоне локального питания формируется более высокий фотосинтетический потенциал. Так, например, при внесении удобрения вразброс под культивацию у озимой ржи по чистому пару он равнялся 1,42 млн м 2 /га, локально — 1,64; занятому пару соответственно — 0,92 и 1,40 млн м 2 /га [Бахтизин, Исмагилов, 1992].

Положительное действие локального питания на размеры листового аппарата молодых растений кукурузы проявляется не столь быстро и явно, как у озимой ржи и яровой пшеницы. Вероятно, это обусловлено генотипическими особенностями реагирования растений данных видов на высокую концентрацию элементов питания в очаге. Освоение очага корнями кукурузы протекает медленнее, чем корнями пшеницы. Нередко можно наблюдать у кукурузы гибель меристемы корней первого порядка, достигших места расположения удобрения. Тем самым

требуется дополнительное время для адаптации растений к специфическим условиям локального питания. В годы с хорошим увлажнением почвы, нормальными и пониженными температурами период адаптации менее продолжителен, преимущество локального способа в формировании листового аппарата проявляется раньше, чем в засушливые. При этом большой вклад в формирование величины фотосинтетического потенциала вносят побеги кущения [Трапезников, 1967].

Формирование побегов кущения у зерновых злаков является важным показателем соответствия условий внешней среды потребностям растения. По данным многих исследователей, яровая пшеница относится к числу растений с невысокой способностью к кущению [Иванов, 1954; Носатовский, 1965; Гирфанов, 1976; и др.]. Вопрос о вкладе побегов кущения в формирование величины урожая зерна яровой пшеницей до сих пор остается дискуссионным [Кумаков, 1980]. В связи с этим изучение влияния локального питания растений на взаимоотношения главного побега и побегов кущения в процессе формирования урожая представляется актуальным, имеющим важное прикладное значение. К сожалению, данный вопрос с позиций физиологии продукционного процесса остается пока недостаточно исследованным.

Имеющиеся в литературе сведения свидетельствуют о том, что технология локального применения минеральных удобрений в целом оказывает большее положительное влияние на общую и продуктивную кустистость зерновых злаков, чем разбросное [Минина, Некрасова, 1936; Омельянюк, 1974; Булаев, 1974б; Гилис, 1975; Бахтизин, Исмагилов, 1992]. Наши многолетние наблюдения на ряде сортов яровой пшеницы в принципе подтверждают данный вывод [Трапезников, 1983, 1986]. По наблюдениям на большом наборе сортов, проведенным по природным зонам Республики Башкортостан, в зависимости от складывающихся в период вегетации гидротермических условий от 10 до 25% урожая зерна яровой пшеницы формируется за счет продуктивных побегов кущения [Гирфанов, 1976]. При малых запасах продуктивной влаги в почве и незначительных осадках в период кущения - трубкования вклад боковых побегов незначителен или отсутствует вовсе. Однако подобные данные не отрицают возможной положительной роли побегов кущения в продукционном процессе вообще по ряду обстоятельств. Во-первых, формирование узловых корней напрямую связано с интенсивностью кущения растений. Более развитая вторичная корневая система дает определенные гарантии и надежность получения приличного урожая и в условиях недостаточной влагообеспеченности

посевов в последующий период. Во-вторых, непродуктивные боковые побеги являются местом временного депонирования продуктов фотосинтеза и элементов минерального питания, используемых в период налива зерна колосьев главного побега. По данному вопросу нельзя не согласиться с мнением В.Д.Кумакова [1980] о том, что нет оснований говорить об отрицательном значении для величины урожая яровой пшеницы даже непродуктивного кущения. Поэтому активацию кущения под влиянием локального питания следует рассматривать как доказательство лучшей обеспеченности растений элементами питания, влагой, а также оптимизации донорно-акцепторных взаимодействий главного и боковых побегов.

Технология локального внесения удобрений способствует сохранению образовавшихся побегов кущения, обеспечивая нормальное развитие колоса и налив зерна в большей степени, чем это имеет место при перемешивании удобрений с почвой. Так, например, в условиях острой засухи 1975 г. к моменту полной спелости ячменя на серой лесной почве на фоне ленточного внесения нитрофоски в дозе $N_{75}P_{60}K_{60}$ продуктивные побеги кущения имелись у 28% растений против 8% растений на фоне разбросного способа.

В регионах с неустойчивым выпадением осадков в течение вегетации, к таковым относится и Южный Урал, после засухи в мае и июне может наступить период с избыточным выпадением осадков, вызывающим позднее образование побегов кущения. Подобная картина четко проявилась в больших масштабах на территории Республики Башкортостан в 1973 г., когда желтеющие посевы яровой пшеницы, ячменя неожиданно становились вновь зелеными. Из-за острого дефицита влаги сформировались низкорослые основные побеги и побеги кущения превзошли их по высоте на 15-20 см и более, но с большим отставанием в развитии. Наблюдения показали, что на фоне разбросного применения NPK в посевах яровой пшеницы и ячменя большинство растений имели поздно развившиеся побеги кущения. У отдельных растений побеги формировались из узлов соломины, расположенных выше уровня почвы. В то же время при ленточном внесении той же дозы подобное наблюдалось у единичных растений. Вероятно, сочетание острой засухи и данного способа применения удобрений в предшествующий период вызвали необратимые процессы старения растений, предотвратившие рост и развитие вторичных побегов в столь поздний период.

Анализ результатов собственных исследований и данных литературы свидетельствует о том, что гетерогенное распределение элементов минерального питания в корнеобитаемой среде является действенным средством ускорения роста корневой системы и надземной части растения. Этот эффект, в свою очередь, в значительной мере определяет и степень использования растениями внесенных удобрений. По данному вопросу П.Х.Най и П.Г.Тинкер [1980] отмечают: "... 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).

Формирование репродуктивных органов. Общеизвестно, что количество плодов на растении и их средняя масса являются важнейшими составляющими величины урожая. Их параметры определяются генотипом культуры и сорта и в значительной степени условиями произрастания, что открывает возможность регуляции всего процесса плодоношения. У зерновых злаков размер колоса в значительной степени определяется уровнем корневого питания и гидротермическими условиями [Писарев, 1937; Станков, 1938; Носатовский, 1965; Гирфанов, 1976; Кумаков, 1980 и др.]. Общие вопросы формирования генеративных органов плодоношения у зерновых злаков детально представлены в работе Ф.М.Куперман [1984], вычленяющей в индивидуальном развитии растений 12 этапов органогенеза. Размер колоса, число колосков в колосе определяются на III-IV этапах органогенеза. Пониженные температуры, оптимальная обеспеченность растений влагой и азотом в этот период приводят к повышению функциональной активности апикальной меристемы и к формированию более крупного колоса. На последующих трех этапах органогенеза происходит формирование генеративной сферы: цветков и пыльцы. Иными словами, потенциал продуктивности у злаков, в том числе и яровой пшеницы, закладывается в начальный период жизни растений в течение непродолжительного временного интервала. Естественно, что оптимизации условий произрастания в этот период придается большое значение. Всякое последующее улучшение условий не в состоянии изменить число колосков в колосе. По данным ряда исследователей, локальное применение минеральных удобрений большее оказывает положительное влияние на формирование элементов колоса, чем разбросное [Вильдфлуш, Солда-

тенков, 1971; Булаев и др., 1976б; Каликинский, 1977; Трапезников и др., 1977]. Особый интерес представляет вопрос о силе влияния локального питания на органогенез в условиях дефицита влаги. По нашим наблюдениям, локальное внесение даже в два раза меньшей дозы нитроаммофоса оказывает большее положительное действие на формирование числа колосков в колосе главного побега твердой пшеницы Харьковская 46, чем полная доза, внесенная вразброс под культивацию [Трапезников, 1983]. Значительно возрастает и озерненность колоса. Последующие наблюдения на ряде сортов при внесении нескольких доз удобрения на типичном черноземе в принципе подтверждают данный тезис (табл. 8). В условиях нарастающей почвенной и воздушной засухи выявилась неодинаковая реакция сортов. Так, максимальное количество колосков в колосе у растений мягкой пшеницы Московская 35 на фоне ленточного внесения NPK формировалось на минимальной дозе, а у растений твердой пшеницы Безенчукская 139 – на максимальной. Тогда как эта же доза, внесенная обоими способами, оказывала негативное влияние на данный признак у растений мягкой пшеницы Жнипа.

Таблица 8 Влияние доз и способов внесения нитрофоски на количество колосков в колосе главного побега и их озерненность

До Вариант опыта NP			Московская 35		бирка Жница		Безенчукская 139		
	кг/га	1	2	1	2	1	2	1	2
Без удобрения	0	14,7	19,3	13,0	21,1	15,2	25,7	13,0	26,6
Вразброс		15,0	20,1	13,2	19,8	15,7	32,6	12,6	32,1
Лентой	23	16,6	14,9	13,6	18,2	16,0	22,9	13,7	23,8
Вразброс Лентой	70	15,6 16,5	18,1 17,9	13,2 15,2	17,7 10,4	16,4 16,7	25,9 20,9	13,8 14,1	25,4 21,0
Вразброс Лентой	140	16,6 16,4	18,0 12,4	14,0 15,0	18,9 9,0	16,1 17,2	25,7 17,8	13,8 14,3	17,2 15,6
Вразброс Лентой	280	15,2 16,3	22,0 16,2	14,8 15,3	13,3 5,6	15,6 16,4	30,6 23,4	13,7 14,6	21,8 11,8
HCP ₀₅		0,8	4,4	0,6	3,4	0,6	4,0	0,6	4,5

Примечание. 1 – количество колосков в колосе основного побега; 2-% неозерненных колосков

Формирование генеративной сферы у яровой пшеницы и рост колоса совпадают с началом интенсивного роста надземной части растения. Дефицит влаги и элементов минерального питания в этот период приводит к обострению донорно-акцепторных отношений между производящими и потребляющими органами. Внесение минеральных удобрений, особенно ленточным способом, в значительной мере снимает эту напряженность, система целого растения в состоянии обеспечить более гармоничное формирование всех органов. Если у растений в контроле 20-25% колосков в главном колосе остаются стерильными, то применение минеральных удобрений позволяет существенно снизить количество неозерненных колосков (табл. 8). Достоверные различия по данному признаку в зависимости от способа распределения удобрения в почве у трех сортов из четырех проявились при минимальной дозе (NРК)23. Исключением был лишь сорт мягкой пшеницы Симбирка. В отличие от других сортов положительное действие ленточного внесения на озерненность колосков растений сорта Симбирка сохранялось и при максимальной дозе NPK в количестве 280 кг действующего вещества каждого из вносимых элементов питания. При этом количество неозерненных колосков было минимально низким, составляя лишь 5,6%, или почти в четыре раза меньше, чем у растений без внесения удобрения. Естественно, что внесение столь высокой дозы удобрения под яровую пшеницу неприемлемо для практики. Однако и при значительно меньшей дозе (70 кг NРК/га) количество неозерненных колосков снижается в два раза по сравнению с неудобренным фоном. О степени влияния характера распределения удобрений в почве на формирование генеративной сферы и оплодотворения цветов свидетельствуют вегетационные опыты с яровой пшеницей [Сабинин, 1971/1937]. В случае перемешивания удобрения (NPK) с почвой в колосе главного побега и побегов кущения сформировалось соответственно по 32,7 и 18,7 цветка. В варианте, где калий и 0,5 дозы N перемешивали с почвой, а фосфор и вторую половину азота вносили гнездами сбоку от семян на глубину 7 см, количество цветков было намного выше: 37,3 и 26,2. Однако по количеству оплодотворенных цветков наблюдалась противоположная картина. В первом случае процент цветков, образовавших зерновки, составил в колосе главного побега 68,7, побега кущения – 50. При гнездовом внесении фосфора и половины дозы азота озерненность оказалась почти в два раза ниже: 39,2 и 27,8% соответственно. Данные результаты свидетельствуют 0 большой

чувствительности формирования половых клеток к повышенному содержанию элементов питания в очаге, чем ростовых процессов. При более жестких условиях, наблюдавшихся в наших вегетационных опытах при экранном внесении NPK, растения яровой пшеницы при торможении роста вообще формировали неозерненные колосья.

Механизм действия локального питания на формирование генеративной сферы, опыление и развитие зародыша не изучен. Можно предполагать, что его протекторное влияние обусловливается комплексом причин, оптимизирующим водный и пищевой режим целого растения, а также систему гормональной регуляции.

В условиях нарастающей почвенной и воздушной засухи озерненность колоса главного побега растений яровой пшеницы в значительной степени определяется как дозой минерального удобрения, так и способом его внесения (табл. 9). Положительное действие ленточного

Таблица 9 Озерненность колоса главного побега растений яровой пшеницы

Вариант опыта	Доза NPK,		овская 5	Сим	бирка	Жн	ица		укская 39
	кг/га	1	2	1	2	1	2	1	2
Без удобрения	0	21,7	100	17,5	100	22,0	100	15,9	100
Вразброс	23	22,1	102	17,9	102	17,8	81	13,6	86
Лентой		27,4	126	26,2	150	23,1	105	18,2	114
Вразброс	70	25,7	118	20,4	117	22,2	101	17,4	109
Лентой		27,7	128	28,2	161	25,2	115	20,6	130
Вразброс	140	26,7	123	22,0	126	22,5	102	20,6	130
Лентой		29,6	136	28,4	162	29,3	133	22,0	138
Вразброс	280	22,6	104	25,0	143	19,2	87	17,6	111
Лентой		30,0	138	33,0	189	25,8	117	23,4	147
HCP ₀₅		4,1	19	2,7	15	2,9	13	2,4	15

Примечание. 1 – количество зерновок в колосе основного побега; 2-% к варианту без удобрения

размещения удобрения на данный признак в той или иной мере проявилось практически при всех испытывавшихся дозах нитрофоски. Наиболее значимые различия по способам внесения удобрения отмечались на фоне минимального количества примененного удобрения. У

растений сортов Жница и Безенчукская 139 при разбросном внесении $(NPK)_{23}$ отмечалась даже меньшая озерненность колоса по сравнению с неудобренным фоном. К заметному снижению озерненности колоса приводило также разбросное применение самой высокой в опыте дозы — $(NPK)_{280}$. Исключением были лишь растения сорта Симбирка. Растения Жницы в данных условиях отрицательно реагировали как на тотальное, так и локальное повышение концентрации почвенного раствора. Эти и другие данные свидетельствуют о необходимости специального изучения отзывчивости генотипов не только на дозы удобрений, но и способы их внесения.

В годы с благоприятными гидротермическими условиями столь больших различий в формировании элементов структуры урожая и генеративной сферы при обоих способах внесения основного минерального удобрения, как при засухе, не наблюдается. В условиях Южного Урала, где гидротермические условия в период вегетации растений очень сильно колеблются, оптимальное для продукционного процесса сочетание факторов внешней среды — явление достаточно редкое. Поэтому проверка эффективности влияния способов внесения удобрения на рост, развитие и формирование элементов структуры урожая культур, требовательных к влаге и теплу, представляет особый интерес. Ранее нами было показано, что ленточное внесение основного минерального удобрения оказывает большее, чем разбросное, положительное влияние на количество початков и число зерен в них у растений кукурузы [Трапезников, 1976]. Представляются интересными в этом плане результаты полевых опытов с двумя сортами сои, различающимися по продолжительности вегетационного периода (табл. 10).

В условиях избыточного увлажнения и большого недобора суммы положительных температур на фоне разбросного внесения растения обоих сортов по всем изучавшимся показателям незначительно превосходили растения без удобрения. В условиях острого дефицита влаги данная технология практически не оказала положительного действия ни на число бобов на растении, ни на количество в них семян. Повышение массы 1000 семян у позднеспелого сорта Ласточка было связано с выпадением осадков в конце вегетации. К этому времени растения раннеспелого сорта СибНИИк 315 уже завершили свое развитие, и масса 1000 семян оказалась даже ниже, чем у растений в контроле. В противоположность разбросному способу ленточное внесение удобрения оказалось эффективным в оба года, и особенно заметно преимущество данной технологии проявилось при засухе. Естественно, что все

Таблица 10 Элементы структуры урожая растений сои при различных условиях питания

	C	ибНИИк 31	5	Ласточка				
Вариант опыта	количество		масса	колич	ество	масса		
Вариант опыта	бобов	семян	1000 семян, г	бобов	семян	1000 семян, г		
Из	вбыточное у	влажнение,	пониженны	е температу	/ры			
Без удобрения	26,8	54,1	139,4	26,1	53,3	104,9		
$N_{30}P_{60}K_{30}$ вразброс	27,8	58,3	148,7	29,2	60,8	111,0		
$N_{30}P_{60}K_{30}$ лентой	34,6	70,7	156,7	32,5	67,5	118,6		
HCP ₀₅	4,3	8,4	11,5	5,3	12,3	8,3		
	Дефиц	ит влаги, вь	ісокие темп	ературы				
Без удобрения	21,3	40,6	143,0	21,7	49,9	115,7		
$N_{30}P_{60}K_{30}$ вразброс	217	42,8	132,8	21,4	48,2	123,7		
$N_{30}P_{60}K_{30}$ лентой	27,3	54,0	141,0	27,6	64,3	135,7		
HCP ₀₅	1,7	3,8	6,9	3,3	6,8	11,1		
% от года с избыточным увлажнением								
Без удобрения	79	75	103	83	94	110		
N ₃₀ P ₆₀ K ₃₀ вразброс	78	73	89	73	79	111		
$N_{30}P_{60}K_{30}$ лентой	79	76	90	85	95	114		

это нашло отражение и в формировании неодинакового по величине урожая соевых бобов. Сравнение параметров элементов структуры урожая растений сои в контрастные по гидротермическим условиям вегетационные периоды также свидетельствует о различном влиянии способов внесения удобрения и генотипа сорта на органогенез. Засуха практически в одинаковой степени снижала количество бобов на растении и сформировавшихся в них семян во всех вариантах опыта. У позднеспелого сорта Ласточка на фоне разбросного внесения удобрения отрицательное действие дефицита влаги сказывалось на данных признаках значительно сильнее, чем без удобрения и ленточном способе.

Анализ литературы и собственных исследований позволяет заключить, что в преобладающем большинстве случаев гетерогенное распределение элементов минерального питания в корнеобитаемой среде является фактором активации ростовой функции как корневой системы, так и надземных органов. При этом создаются более благоприятные условия для органогенеза репродуктивных органов и более полной реализации потенциала продуктивности растений, формирующегося на

ранних этапах онтогенеза (например, размер колоса, число колосков и цветков у зерновых злаков), в период отложения запасных веществ. При локализации чрезмерно высоких доз удобрения и неоптимальном размещении семян (растений) и очага удобрения может происходить сильно выраженное ингибирование ростовой функции вегетативных органов. Последнее в сочетании с нарушениями в формировании генеративной сферы будет приводить к снижению продуктивности растений

Развитие растений. Темп развития растений, особенно в регионах с укороченным периодом вегетации и при возделывании культур с продолжительным периодом продукционного процесса, имеет исключительно большое значение. При выращивании ряда культур (картофель, овощи) большой интерес представляет получение ранней товарной продукции. Поэтому характер влияния способа внесения удобрений на развитие растений важен не только в познавательном, но и в чисто прикладном плане. Из наших многолетних наблюдений следует, что в большинстве случаев локальное внесение основного минерального удобрения оказывает положительное действие на темп развития и созревания растений. Так, фаза полного колошения у растений яровой пшеницы, как правило, наступает на 1-3 дня раньше, чем при разбросном внесении, т.е. все предыдущие этапы органогенеза проходят за более короткий промежуток времени. При этом закладывается более крупный колос с большим числом колосков, что может быть связано с более высокой функциональной активностью апикальной меристемы растений. Последующие этапы развития (формирование зерна, налив) также проходят с некоторым опережением. Особенно наглядно это проявляется в годы с острым дефицитом влаги. Так, например, в 1975 г. полная спелость растений пшеницы наступила на 5-7 дней раньше, чем на фоне разбросного внесения (NP)60. При этом урожай зерна в зависимости от сорта сформировался на 3,3-4,2 ц/га (27%) выше. Иными словами, процессы формирования зерновок и их налив в данном случае протекали в относительно более благоприятных условиях влагообеспеченности, чем у растений без удобрения или разбросном их внесении. Ускорение развития растений в подобных условиях выступает в качестве важного фактора стабилизации продукционного процесса. На ускорение развития растений яровой пшеницы при гнездовом внесении фосфорного или азотно-фосфорного удобрения указывается в работе Е. Мининой и А.Некрасовой [1936]. Если при перемешивании NPK с почвой выход в трубку наблюдался у 2,7% растений, то в варианте с внесением K_2^1 N и P_2^1 N в гнездо на глубину 7 см – 48,5%.

Ускорение развития растений кукурузы при ленточном внесении NPK обеспечивает получение более высококачественной зеленой массы, что особенно важно при возделывании культуры в регионах с коротким периодом вегетации. В подобных условиях отмечается положительное действие данной технологии и на созревание корнеплодов сахарной свеклы. В отдельные годы ленточное внесение половинной дозы NPK обеспечивает формирование корнеплодов с более высокой (на 2-2,5%) сахаристостью, чем при разбросном внесении полной дозы удобрения [Пахомова и др., 1980].

Ленточное внесение удобрения на 5 см в сторону и на 2,5 см ниже семян обеспечивает более раннее созревание овощей [Сооке, Dadd, 1953, Cooke et al., 1956]. Интересные сведения по данному вопросу содержатся в одной из работ В.Е.Булаева [1974а]. На 20 июля урожай клубней раннего картофеля при разбросном и локальном внесении удобрения составил соответственно 6,2 и 66,0 ц/га, а 7 августа — 41,8 и 107,0 ц/га. Данный эффект локального питания представляет определенную ценность для пригородных хозяйств и регионов с укороченным вегетационным периодом. Исключением из общего правила является реакция растений сои на ленточное размещение удобрения. В наших опытах на выщелоченном черноземе ленточное внесение $N_{30}P_{60}K_{30}$ задерживало опадение листьев у растений сои и созревание бобов в зависимости от гидротермических условий на 2-4 дня.

Итак, взаимодействие части корневой системы с очагом повышенного и экстремально высокого содержания элементов питания, не превышающего адаптивных возможностей растения, вызывает активацию ростовой функции как самих корней, так и надземных органов. Все это в конечном итоге в значительной степени предопределяет формирование и более продуктивных агроценозов.

ГЛАВА 3. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Рост и развитие растений являются наиболее общими интегральными показателями их жизнедеятельности, результатом сложных процессов усвоения ресурсов внешней среды в процессе реализации генетической информации. В предыдущей главе было показано, что способ распределения элементов минерального питания в почве оказывает значительное влияние на ростовую функцию и развитие растений. В зависимости от напряженности (силы) воздействия очага на часть корневой системы растений может иметь место активация их роста и развития или, наоборот, ингибирование. Направленность действия определяется уровнем осмотического потенциала, интенсивностью протекающих в очаге агрохимических и биологических процессов, этапом онтогенеза, в котором находится растение к моменту начала его взаимодействия с очагом экстремально высокого содержания элементов питания.

В силу особенностей самого фактора воздействия рассмотрение жизнедеятельности растений логично продолжить с особенностей функционирования корневой системы как первичного акцептора гетерогенитета среды, органа поглощения, трансформации и транспорта элементов питания и метаболитов в побег.

Концентрация ионов в среде, их поглощение и усвоение растениями

Поглощение ионов обусловливается сложной системой взаимодействий растения с питательным субстратом и микрофлорой. Зависит оно и от физиологического состояния растения, протекающих в нем морфогенетических процессов, складывающихся в онтогенезе донорноакцепторных отношений между органами и тканями. Д.Кларксон [1978], обсуждая факторы, влияющие на поглощение ионов высшими

растениями, отмечает, "... что скорость поглощения ионов определяется не только собственной "пропускной способностью" транспортной системы, но также целым рядом довольно тонких влияний, в частности, ростом и теми потребностями, которые он порождает. Этот 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 их концентрация в наружном растворе. Автор отмечает, что реакция транспортных процессов на изменения данного параметра интересна и с физиологической, и с экологической точек 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, Мазель, 1973; Кларксон, 1978; Воробьев, 1980; Най, Тинкер, 1980; Данилова, 1981; Hodges, 1973]. В данном случае мы коснемся этих вопросов в той мере, в какой необходимо, чтобы сложилось возможно полное представление о характере поглощения и усвоения растениями элементов минерального питания прядями корней разного солевого статуса и возможном их взаимодействии в ходе продукционного процесса.

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 происходит по свободному пространству, под которым понимается часть ткани, приходящаяся на клеточные оболочки и межклетники, на долю которого 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

плазмалемму 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 плазмалеммы клетки корня. 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 плазмалемму осуществляется с помощью ионных насосов или ионактивирующих АТФ-аз и переносчиков ионов. Сам перенос может быть активным или пассивным. В первом 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 концентрации ионов в среде (для K^+ ниже 0,2 мМ), механизм II - приконцентрациях 0,2 мМ и выше. До настоящего времени пока еще нет единого мнения относительно природы переносчиков и их локализации в клетке [Вахмистров, Мазель, 1973; Кларксон, 1978]. Однако сам факт ускорения поглощения ионов при повышении их концентрации в питательной среде получал многократные подтверждения. По-видимому, 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 может вносить больший вклад в

обеспечение побега растения ионами, чем низкосолевая. Следовательно, 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, 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 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]. Последующие исследования подтвердили данный вывод. В обычных условиях, при сравнительно низких концентрациях ионов в наружной среде, поглощение осуществляется, главным образом, ризодермисом [Вахмистров, 1991]. Наличие большого числа диссоциирующих карбоксильных групп в целлюлозно-пектиновой оболочке обусловливает 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. Отмечается, что под ионным контролем среды находится не только пассивная проницаемость клеточной оболочки и плазмалеммы, но и регулируется транспортная активность насосов [Воробьев, 1980]. Выше отмечалось, что в зоне расположения ленты удобрения может наблюдаться подкисление среды. Кислотность почвенного раствора влияет на поглощение некоторых катионов и форм азота, усиливает К+/H+ обмен через Н+-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 обеспечение растения элементами питания. Ряд авторов делают 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. 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 суммарное поглощение и накопление элемента в корнях и надземной части во втором случае оказалось в 7-8 раз выше, чем в первом [Russel, Shorrcks, 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 корней лука и внесении KH_2PO_4 в почву, а остальной части корней – в песок, не содержащий солей калия, отмечалось усиление поглощения калия этой малой частью [Drew et al., 1969]. Очаговое внесение удобрения для части 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 часа накопилось 38,3 и равномерном внесении – 1,15 мкМ ^{32}P [Drew, Saker, 1974/1975].

В экспериментах с яровой пшеницей сравнивалось поглощение фосфора небольшой прядью узловых корней и всеми узловыми корнями растений. В первом случае объем корней был в 30 раз меньше, чем во втором. Однако количество поглощенного и накопленного в надземной части ³²Р оказалось лишь в полтора раза ниже. Данный эффект обусловливался резким, почти в 20 раз, усилением поглотительной деятельности небольшой изолированной пряди корней [Ратнер, 1958]. Об активации поглощения фосфора при неравномерном распределении

удобрения в среде свидетельствуют и более поздние исследования [Jackson et al., 1990; Duke, Caldwell, 1994].

Угнетающее действие слишком высоких концентраций ионов на рост и развитие растений – давно установленный факт. Однако имеются работы, в которых ставится вопрос о вредном действии на растения сравнительно невысоких доз удобрений, порядка 90-120 кг действующего вещества NPK 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 качестве возможных путей увеличения эффективности повышенных доз минеральных удобрений авторы называют такие, как дробное их внесение в течение вегетации и более широкое изучение способов локального применения удобрений.

Интерес исследователей к изучению действия повышенных концентраций ионов на жизнедеятельность растений в дальнейшем, повидимому, будет возрастать, хотя до недавнего времени вопросу влияния концентрации почвенного раствора в питании растений уделялось мало внимания. 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.

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; Маертенс – цит. по Гашону, 1976]. Исследование Е.Г.Мининой [1935] по данному вопросу представляется весьма важным и на нем следует остановиться несколько подробнее. Экспериментами с изолированным питанием (водная культура) на питательной смеси Цинцадзе моделировали условия локального питания растений кукурузы. Низкосолевые корни находились в

смеси, разбавленной в 10 раз, для высокосолевых создавали условия пятикратного повышения концентрации за счет внесения солей отдельных элементов питания. В итоге отношение концентрации растворов внешнего и внутреннего сосудов составляло 1:50. При таких условиях различия в поглощении элементов питания на единицу объема корней из концентрированного и разбавленного растворов достигали 200 раз. Поскольку высокосолевые корни составляли лишь незначительную часть от общего количества их у растения, то был сделан вывод, что небольшая часть корней, которая функционирует в очаге с высокой концентрацией солей, может обеспечить потребности растения в элементах питания в неменьшей степени, чем вся корневая система в условиях низкого содержания питательных веществ.

Сходные результаты были получены и в наших экспериментах с изолированным питанием (песчаная культура) яровой мягкой пшеницы Московская 35 [Трапезников, 1992; Усов, 1993]. Питательную смесь Хогланда-Арнона с микроэлементами [А.Гродзинский, Д.Гродзинский, 1973] распределяли по отсекам сосудов равномерно или гетерогенно в соотношении 0,3:0,7 нормы. Изотопную метку (15 N-мочевина) вводили в питательную среду в один из отсеков сосуда, когда растения находились в фазе начала выхода в трубку. Наблюдения показали, что неравномерное распределение питательной смеси существенно ускоряло процесс накопления растениями азота (табл. 11). Причем наблюдалось это в обоих случаях, т.е. когда метка вводилась в отсек с низко- или высокосолевыми корнями. При часовой экспозиции в целом растении содержалось соответственно в 2,5 и 7,0 раз больше меченого азота, чем в растениях на гомогенной среде. Из этих данных следует вывод принципиальной важности: гетерогенитет корнеобитаемой среды по элементам питания индуцирует поглотительную функцию не только высокосолевой, но низкосолевой пряди корней. Данный тезис подтверждается результатами, полученными и при более длительной (24 часа) экспозиции.

Большее накопление растениями азота на гетерогенной среде может быть связано не только с интенсивностью его поглощения единицей поверхности или массы корней, но и общим их развитием, суммарным размером поглощающей поверхности. Расчеты показывают, что и при данном подходе высокосолевая прядь корней обеспечивает в три раза большее накопление растениями азота, чем корни на гомоген-

 ${\rm Taблицa} \ \ 1 \ 1$ Накопление $^{15}{\rm N}$ растениями пшеницы при равномерном и гетерогенном распределении питательной смеси в сосудах

Часть растения	Эксі	позиция 1 час	Эксп	озиция 24 часа
часть растения	мг/сосуд	распределение, %	мг/сосуд	распределение, %
	Pa	вномерное распределе	ение	
Побег	2,7	48,2	40,5	68,6
Корни	2,9	51,8	18,5	31,4
$B T.4. + {}^{15}N$	2,3	41,1	17,0	28,8
$-{}^{15}N$	0,6*	10,7	1,5	2,6
Всего	5,6		59,0	
	Ге	терогенное распредел	ение	
Побег	5,1	37,0	124,9	73,1
Корни	8,7	63,0	45,9	26,9
в т.ч. HC + ¹⁵ N	8,2	59,4	40,9	24,0
BC	0,5*	3,6	5,0	2,9
Всего	13,8		170,8	
Побег	15,6	40,5	237,6	71,5
Корни	22,9	59,5	94,6	28,5
в т.ч. НС	1,8*	4,7	2,8	0,9
$BC + {}^{15}N$	21,1	54,8	91,8	27,6
Всего	38,5	,	332,2	

Примечание. Результаты различаются по частям растения с вероятностью 95%. * – вероятность различий 75-90%

ной среде. Низкосолевые корни по данному показателю занимали промежуточное значение (табл. 12).

Способ внесения смеси оказывал определенное влияние и на распределение поглощенного растениями азота между корнями и побегом.

Таблица 12 Интенсивность поглощения ¹⁵N-мочевины корнями яровой пшеницы различного солевого статуса, мг/г сухой массы корней за 1 час

Способ распределения	Экспозиция					
питательной смеси	1 час	24 часа				
Равномерный	29,4	12,9				
Гетерогенный						
HC	35,4	18,2				
BC	94,0	33,8				

Наиболее заметные различия по данному показателю наблюдались при часовой экспозиции. На гомогенной среде метка распределялась между побегом и корнями практически поровну, на гетерогенной – транспорт азота в надземную часть в относительных величинах был менее интенсивным (табл. 11). По истечении суток различия по вариантам опыта были незначительными, с тенденцией более интенсивного транспорта азота в побег у растений на гетерогенной среде. При часовой экспозиции более выраженным был и переток изотопной метки в прядь корней, находившуюся в отсеке без ¹⁵N. На фоне гомогенной среды в них аккумулировалось около 11% метки, гетерогенной – около 4-5%. По истечении суток относительные количества ¹⁵N в прядях корней, функционирующих в среде без метки, уменьшались. В наибольшей мере это относилось к низкосолевой пряди корней при неравномерном распрелелении питательной смеси.

Доказательством активации усвоения элементов минерального питания корнями, не испытывающими прямого действия повышенной концентрации, являются эксперименты с пшеницей и кукурузой, проведенные методом изолированного питания [Семенов, Мергель, 1989]. Внесение сульфата аммония локально в отсек с песком существенно повышало, по сравнению с разбросным способом, общее потребление растениями азота и азота почвы, включая экстра-азот из другой части сосуда. В условиях отсутствия прямого взаимодействия удобрения с почвой локальное внесение азотного удобрения в песок повышало усвоение азота почвы по сравнению с разбросным способом на 53%. В полтора раза возрастало потребление растениями пшеницы и экстраазота. Еще более значимые различия были получены на кукурузе. При разбросном внесении азотного удобрения в песок биомасса растений составила 15,8 г/сосуд, общий вынос азота – 221,2 мг, в т.ч. из почвы 128,8 мг, из них 37 мг экстра-азота. При локальном внесении сульфата аммония в песок эти показатели составляли соответственно: 38,7 г, 580,5 мг, 345,3 мг и 253,5 мг.

В последние годы вопрос о физиологических изменениях в корнях при локализованном обогащении почвы или иной питательной среды привлекал внимание большого числа исследователей. Наряду с изучением особенностей поглощения ионов корнями разного солевого статуса предпринимались попытки изучения их взаимодействия. Известно, что поглощенные корнями элементы питания подвержены рециркуляции по ксилеме и флоэме [Воробьев, 1980; Люттге, Хигинботам, 1984; Phlak, 1987]. Отмечается, что до 75% калия, поглощенного кор-

нем, циркулирует в осевых органах на уровне: зона поглощения корня— нижнее междоузлие стебля [Зялалов, Газизов, 1995]. Циркуляция обеспечивает гармоничное сопряжение транспорта воды и калия. Из всего количества азота, поступившего в растения через корни, около 50% может принимать участие в цикле корень— стебель— корень [Соорег, Clarkson, 1989]. По другим сведениям, возврат азота из побега в корне может достигать 25-55% [Agrell et al., 1994].

В экспериментах с проростками кукурузы при изолированном питании, где высокосолевые корни функционировали в условиях повышенного содержания элементов питания (от одной до пяти норм Хогланда-Арнона), а низкосолевые - при 0,1 нормы, показано, что электропроводимость высокосолевых корней была в 3,5-5 раза, а проводимость мембран в 1,7 раза выше, чем низкосолевых [Усманов и др., 1983]. При этом отмечалось изменение проводимости и низкосолевых корней, что фиксировалось в первые же часы после начала интенсивного поглощения питательных веществ высокосолевыми корнями (табл. 13). Вероятно, это обусловливалось рециркуляцией ионов из высокосолевой части корней в низкосолевую. Функциональные характеристики корней высоко- и низкосолевого статуса различаются по большому числу показателей [Усманов и др., 1986]. В условиях изолированного питания низкосолевые корни кукурузы (0,1 норма Хогланда-Арнона) существенно различались по биомассе, оводненности, электропроводности, скорости поглощения ионов и другим признакам от высокосолевых корней (3 нормы). Низкосолевые корни характеризовались значительно более высокой эвапотранспирацией, чем высокосолевые. В качестве доказательства взаимодействия прядей приводятся данные о том, что "отключение" флоэмного тока путем срезания побега на высоте 1,5-2 см от корневой шейки не вызывало повышения проводимости низкосолевых корней. Авторы полагают, что в условиях гетерогенитета среды транспорт воды в высокосолевые корни может составлять до 7-10% от ее количества, поглощенного низкосолевыми корнями. Во многом сходные результаты по взаимодействию прядей корней разного солевого статуса были получены в экспериментах с яровой твердой пшеницей [Усов и др., 1991, 1992].

Таким образом, локальное воздействие повышенной концентрацией элементов питания на корневую систему активирует поглотительную функцию не только данной ее части, но и той, которая условно называется низкосолевой. Тем самым достигается наиболее полная реализация поглотительного потенциала корней и усвоение ресурсов

Таблица 13 Особенности поглотительных систем высокосолевых и низкосолевых корней кукурузы [Усманов и др., 1983]

Показатель	К	орни
Показатель	высокосолевые	низкосолевые
Биомасса, сухое вещество, мг	23±6	42±8
Оводненность, г/г	5,1±1,2	9,5±1,5
Суммарная электропровод- ность корня, <i>нСм</i>	715±65	240±35
Скорость поглощения К+	1020±40	180±50
ионов, <i>мкм/раст.•сут:</i> NO-3	1420±180	220±60
Время протонирования апопласта, мин	11,7±1,3	4,9±0,5
Объем пасоки, мкл/ч	28±9	72±15
Гидравлическая проводимость, см ³ /г•ч	1,21	1,71
Электропроводность пасоки, мСм	5,47±0,71	2,66±0,44
Концентрация ионов в пасоке, неорганические соединения + аминокислоты, мэкв/л	63,3±5,5	29,4±3,7
Водный потенциал пасоки, $\kappa\Pi a$	-199±15	-97±8

элементов питания, находящихся в почве и вносимых в форме минеральных удобрений.

Гетерогенное распределение удобрений в почве вносит существенные коррективы в механизмы поиска и обеспечение корня питательными веществами. Применительно к почве различают три таких механизма [Барбер, 1979]. Первый обусловливается ростом корней, обеспечивающим всевозрастающий контакт с частицами почвы, и называется корневым перехватом. Второй состоит в том, что корни, поглощая воду, создают ток почвенного раствора с содержащимися в нем элементами питания по направлению к корню, его поверхности. Так создается второй механизм обеспечения корней элементами питания, именуемый массовым потоком. Если два первых механизма не обеспечивают потребности корня в элементах питания, поглощение последних будет сопровождаться уменьшением их концентрации у поверхности корня. Тем самым создаются условия для возникновения градиента концентрации и диффузного передвижения питательных веществ к корню. Относительная роль каждого из этих механизмов в обеспечении расте-

ний элементами питания определяется интенсивностью их поглощения единицей поверхности корня, обеспеченностью почвы элементами питания, их соотношением, а также возрастом растения. Наиболее интенсивно поглощают элементы питания корни молодых растений. Считается, что фосфор и калий являются элементами питания, которые становятся доступными корням растений преимущественно благодаря их диффузии по градиенту концентрации. Обсуждаемые механизмы поиска элементов питания корнями растений рассматриваются применительно к условиям относительно равномерного их распределения в почве.

В случае же неравномерного распределения удобрений в ограниченном объеме почвы создается концентрация элементов питания на порядок и более выше, чем в окружающей среде. Проникающие в очаг отдельные корни растений интенсивно ветвятся, пронизывая весь его объем. Тем самым высокосолевые корни (в случае внесения NPK) механизм поиска элементов питания методом перехвата реализуют в наиболее полной мере. В значительной степени облегчается и поиск элементов питания массовым потоком в силу минимального расстояния между функционально активной частью корней и местонахождением питательных веществ. При ленточном внесении нитрофоски гранулы сохраняются продолжительное время. Наиболее часто это наблюдается при средней и низкой обеспеченности растений влагой. В таких условиях нередки случаи, когда гранулы удобрения оказываются нанизанными на мелкие корешки пшеницы как бусины на нитки. Можно предполагать, что при таком тесном контакте часть элементов питания поглощается, минуя почвенный раствор. В то же время данный факт свидетельствует об исключительно высокой степени адаптивности апекса корней к концентрации ионов.

Высокая концентрация ионов солей в очаге, создающая большой перепад в концентрационном градиенте почва — поверхность корня, должна облегчать поиск элементов питания методом диффузии. В целом все вышеуказанные особенности, присущие дискретному распределению удобрения в среде, существенно оптимизируют процесс поиска элементов питания корневой системой растения в почве по сравнению с их относительно равномерным распределением в пространстве. Это должно быть "выгоднее" растению с точки зрения энергетических затрат на корневое питание. Вероятно также и то, что гетерогенность в распределении ионов в среде создает условия меньшей зависимости

процесса корневого питания растений от уровня их обеспеченности влагой.

Ксилемный транспорт веществ

Из предыдущего изложения следует, что уровень содержания элементов питания в среде оказывает значительное влияние на интенсивность их первичного поглощения корневыми системами растений. Активация поглотительной функции высокосолевыми корнями, вероятно, не сопровождается принципиальными отклонениями в пространственной организации радиального транспорта ионов до проводящих элементов ксилемы. Однако уровень содержания элементов питания в среде должен находить свое отражение в формировании состава ксилемного экссудата корнями различного солевого статуса в онтогенезе растений. Данный тезис базируется на ряде известных фактов. К числу таковых относятся и представления об участии в создании ксилемного экссудата самих сосудов на заключительных этапах их формирования [Hylmö, 1953; Данилова, Стамболцян, 1975]. Сосуды ксилемы формируются из клеток с хорошо развитой центральной вакуолью и цитоплазмой путем разрыва тонопласта и образования перфораций на поперечных стенках и вносят существенный вклад в состав пасоки [Данилова, 1981]. Поскольку высокосолевые корни характеризуются повышенной пролиферацией, большим, чем низкосолевые, числом меристематических окончаний корней, то должна возрастать и роль данного фактора в формировании состава пасоки.

Радиальный транспорт первично поглощенных ионов к сосудам ксилемы во многом определяется и уровнем насыщенности ими тканей корня. При избыточном уровне питания избыток ионов изымается из симпластного потока и аккумулируется в вакуолях, главным образом, коры и к сосудам подается нормальное для побега количество питательных веществ. При недостатке элементов питания в среде равновесие в потоке ионов смещается в сторону симпласта и дефицит возмещается за счет ионов, ранее накопленных в вакуолярном пуле [Вахмистров, 1991]. При гетерогенном распределении элементов питания в среде, ведущем к формированию корней с различной насыщенностью ионами, это также должно находить определенное отражение и в составе пасоки. Наши наблюдения, проведенные в онтогенезе растений кукурузы, подтверждают данное предположение (табл. 14). Растения,

Таблица 14 Влияние способа внесения нитрофоски на содержание элементов питания в пасоке кукурузы, мг в 10 мл

			Азот						
Способ				орга	анический	P_2O_5			
внесения	общий	NO_3	NH_4	МΓ	% от обще-	F ₂ O ₅			
				MI	ГО				
Фаза 10-11 листьев									
Вразброс	2,30	1,56	0,45	0,29	13	1,42			
Локально	2,50	1,68	0,40	0,42	17	1,42			
Выметывание метелки									
Вразброс	3,65	2,10	0,50	1,05	29	1,85			
Локально	4,30	1,45	0,35	2,50	58	2,70			
		Цве	гение початі	ca					
Вразброс	4,38	0,65	0,15	3,58	82	4,50			
Локально	4,12	0,65	0,15	3,32	81	3,82			
		Форм	ирование зе	рна					
Вразброс	3,42	0,70	0,12	2,60	76	1,66			
Локально	2,80	0,70	0,11	1,99	71	1,50			

произраставшие на фоне ленточного внесения нитрофоски, отличались более высоким содержанием в пасоке общего азота и особенно его органической формы. Но подобная связь состава пасоки со способом внесения удобрения отмечалась лишь до фазы выметывания метелки. С учетом объема пасоки в надземную часть растений при гетерогенном внесении удобрения поступало больше азота, фосфора и в абсолютных количествах (табл. 15). С фазы цветения початка наблюдалась противоположная картина: более интенсивным транспортом элементов питания с ксилемным экссудатом характеризовались растения при разбросном способе внесения нитрофоски. За 6 часов сбора пасоки при ленточном внесении удобрения в надземную часть поступало почти в полтора раза меньше азота и фосфора. Сходная картина наблюдалась и в отношении содержания и транспорта с пасокой органического азота. Известно, что объем пасоки, выделяемый корневыми системами, и ее химический состав не остаются постоянными в течение суток [Трубецкова, Жирнова, 1959; Мокроносов и др., 1959; Сытник и др., 1972; и др.]. Наши наблюдения [Трапезников, 1983], проведенные с использованием разных приемов сбора пасоки в течение суток (с однажды де-

Таблица 15 Поступление элементов питания с пасокой у кукурузы, мг/растение

Способ		A	30Т						
внесения (NPK) ₆₀	общий	NO_3	NH_4	органическ.	P_2O_5				
		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				
HCP ₀₅	0,90	0,45	0,25	0,50	0,35				
Выметывание метелки									
Вразброс	8,94	5,15	1,23	2,57	4,53				
Локально	9,25	3,12	0,75	5,38	5,81				
HCP ₀₅	0,15	0,47	0,33	0,46	0,39				
		Шветени	е початка						
Вразброс	8,10	1,20	0,28	6,62	8,33				
Локально	6,80	1,07	0,25	5,48	6,30				
HCP ₀₅	0,68	0,15	0,06	0,51	0,70				
		Формиро	вание зерна						
Вразброс	1,47	0,30	0,05	1,12	0,72				
Локально	1,04	0,26	0,04	0,74	0,56				
HCP ₀₅	0,31	0,05	0,02	0,26	0,11				

капитированных растений и срезании побегов через каждые 4-6 часов), показали, что при ленточном внесении нитрофоски объем ксилемного экссудата и содержание в нем форм азота и общего фосфора подвержены меньшим колебаниям, чем при разбросном. Например, в фазу выметывания метелки на фоне разбросного внесения нитрофоски за 6 часов (с 12 до 18 часов) с пасокой выделялось 0,59 мг органического азота на растение. Это было почти на порядок меньше по сравнению с максимальным количеством (5,31 мг/растение), приходившимся на ночной (0-6 ч) период суток. У растений, выращенных при ленточном внесении удобрения, минимальное и максимальное поступление органического азота в течение суток различалось лишь в два раза. Представляется, что относительная стабильность ксилемного транспорта в течение суток при гетерогенном распределении удобрений в почве обусловливается более выраженной буферностью корневой системы.

Ключевую роль в этом должна играть высокосолевая прядь корней, содержащих больший фонд элементов питания в вакуолярном пуле.

Общеизвестно, что корень растения является не только органом поглощения воды и элементов минерального питания, но и местом синтеза сложных органических соединений. По вопросу синтетической деятельности корневой системы имеется обширная литература. Из нее следует, что составной частью ксилемного экссудата 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]. Наряду с этим корень является продуцентом соединений с высокой физиологической активностью. К числу таковых относятся цитокинины и абсцизовая кислота [Кулаева, 1973; Полевой, 1985; Дерфлинг, 1985; Pilet, 1982; и др.].

Влияние уровня минерального питания на ксилемный транспорт аминокислот изучалось многими исследователями [Бекмухамедова, 1961; Станков, 1964; Туева, 1966; Казарян, 1969; и др.]. Однако эти и другие работы по данному вопросу проводились в условиях равномерного (разбросного) внесения удобрений. Исходя из данных о влиянии способа распределения элементов питания в корнеобитаемой среде на ксилемный транспорт ионов вообще, органического азота в особенности, можно было ожидать заметных изменений и в поступлении в побег аминокислот. При изучении данного вопроса использовали метод сбора пасоки, предложенный Д.А.Сабининым [1923]. Надземную часть растений срезали в 6 часов, сбор пасоки продолжался в течение 4-6 часов. Всего было идентифицировано 23 аминокислоты. Такие аминокислоты, как цистеиновая, β-аланин, цитрулиновая и пролин обнаруживались в следовых количествах. Не во всех случаях удавалось определить у- и ааминомасляные кислоты. Наблюдения показали, что концентрация свободных аминокислот в пасоке кукурузы и ее изменения в онтогенезе были тесно сопряжены с содержанием органического азота. До фазы цветения початка концентрация большинства аминокислот при ленточном внесении нитрофоски была значительно выше, чем при разбросном способе (табл. 16). Показателем уровня минерального питания растений является содержание в пасоке основных аминокислот и амидов, характеризующихся высоким отношением в их структуре азота к углероду. В фазу 10-11 листьев и выметывания метелки концентрация аспарагина и глутамина в пасоке растений при ленточном внесении нитрофоски в некоторых случаях была в 1,5-3 раза выше,

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

Таблица 16

Аминокислота	10-11 J	пистьев	Выметыван	ие метелки	Цветени	е початка	Формиров	ание зерна
Аминокислота	вразброс	локально	вразброс	локально	вразброс	локально	вразброс	локально
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	2,12	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
ү-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	26,09	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	107,42	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	0,96	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	4,96	4,98	7,45	11,76	1,74	1,53
ВСЕГО	167,01	273,67	49,95	141,29	176,69	287,52	54,68	37,25

при перемешивании с почвой. Снижение содержания аминокислот и амидов в фазу выметывания метелки по сравнению с предшествующим сроком при обоих уровнях питания было связано с резким снижением температуры. Однако степень влияния данного неблагоприятного фактора была различной. Более устойчивыми в сохранении состава пасоки оказались растения, произраставшие при ленточном размещении удобрения.

Многократные наблюдения в полевых и вегетационных опытах показали, что объем пасоки, выделенной корневыми системами растений при различных способах распределения удобрения в среде, как правило, существенных различий не имеет [Трапезников, 1983]. Поэтому более высокая концентрация в ксилемном экссудате минеральных и органических веществ отражает и общее суммарное их поступление в побег. Оно оказывается более высоким при гетерогенном распределении удобрения. В годы с недостаточной обеспеченностью растений кукурузы влагой это преимущество проявляется не всегда и в фазу формирования зерна может наблюдаться противоположная картина. Причиной тому могут быть затрудненное поглощение влаги высокосолевой прядью корней, а также ускоренное старение корней, расположенных в зоне очага, в силу резко смещенного соотношения доступных форм элементов питания в пользу фосфора и калия.

Четкие различия по уровню функциональной активности корней на фоне различных способов внесения нитрофоски были получены в опытах с кукурузой Буковинская 3 при фотосинтетическом введении ¹⁴СО₂. В фазу выметывания метелки растения экспонировали в атмосфере $^{14}{\rm CO}_2$ в течение 30 минут. Декапитацию стеблей проводили через 1 и 2 часа после окончания экспозиции. Объем выделенной пасоки и ее активность определяли через каждые четыре часа в течение суток. Наблюдения показали, что кинетика транспорта меченых по углероду продуктов в обоих случаях в течение суток была сходной. Однако амплитуда колебаний в транспорте ¹⁴С-продуктов корнями растений во времени при разбросном внесении была сглаженной, не столь резкой, как это наблюдалось при ленточном размещении нитрофоски. В первые два срока количество меченых продуктов в пасоке значительно превосходило таковое в контроле (рис. 11). Представляется, что выявленные различия можно объяснить следующими фактами. При ленточном внесении удобрения растения активнее усваивали углекислоту и большее количество сахарозы, как основного продукта флоэмного транспорта, поступало в корневую систему. Этому мог способствовать

и повышенный запрос на новообразованные фотоассимиляты со стороны высокосолевой пряди корней. Второй причиной массированного поступления меченых продуктов в ксилему в первые часы могла быть и скорость метаболизации продуктов фотосинтеза в корневой системе. Ключевую роль в этом, вероятно, играла высокосолевая часть корневой системы.

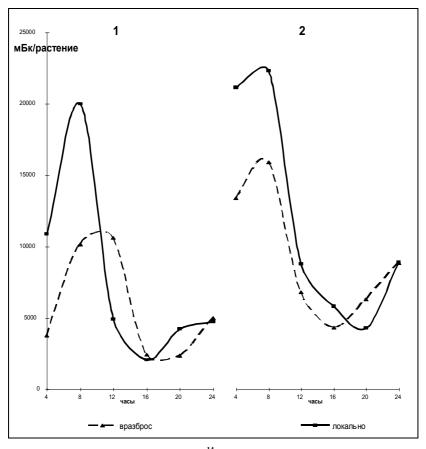


Рис. 11. Кинетика транспорта ¹⁴С-продуктов с пасокой кукурузы при фотосинтетическом введении ¹⁴СО₂:

1 – стебли срезаны через 1 час; 2 – через 2 часа после экспонирования в атмосфере ¹⁴СО₂

Одним из важных критериев метаболической активности корневой системы при различных условиях произрастания является ксилемный транспорт синтезируемых в ней фитогормонов. Исходя из совокупности данных литературы и собственных исследований по влиянию способов внесения удобрения на отдельные функции и конечные результаты продукционного процесса, можно было ожидать определенных различий и по гормональному состоянию растений. Для проверки данной гипотезы были использованы растения кукурузы сорта Воронежская 47. Анализ пасоки проводили методом биотестирования [Власов и др., 1979]. Использование данного далекого от совершенства метода позволило выявить определенные различия в цитокининовой активности бутанольной фракции пасоки растений при разбросном и ленточном внесении удобрения (рис. 12). В фазу цветения початка и в период формирования зерна пасока растений на фоне локального размещения нитрофоски в почве характеризовалась более высокой цитокининовой активностью, чем при разбросном внесении. В последующих исследованиях был использован иммуноферментный метод определения содержания фитогормонов в пасоке [Кудоярова и др., 1988, 1990; Веселов, Кудоярова, 1990]. Их результаты однозначно свидетельствуют о том, что характер распределения в почве оказывает достоверное влияние на концентрацию в пасоке кукурузы зеатинподобных веществ и абсцизинов и их суммарное поступление в надземную часть (рис. 13). Характерно, что для обоих фитогормонов наибольшие различия по обоим показателям отмечались на более позднем этапе развития (цветение початка), чем в предшествующий период.

Из изложенных данных следует, что результатом взаимодействия части корневой системы растения с очагом экстремально высокого содержания элементов питания является активация их поглотительной и синтетической функции, ксилемного транспорта ионов и продуктов метаболизма в побег. Однако интегральный подход к оценке функциональной активности корневой системы в условиях гетерогенитета среды без учета вклада ее частей (высокосолевой и низкосолевой) в жизнедеятельность целого растения недостаточен. Поэтому в целях более глубокого понимания механизма оптимизации продукционного процесса при локальном применении удобрений был проведен цикл исследований, посвященный выяснению степени функциональной дифференциации корней разного солевого статуса в пределах одного растения.

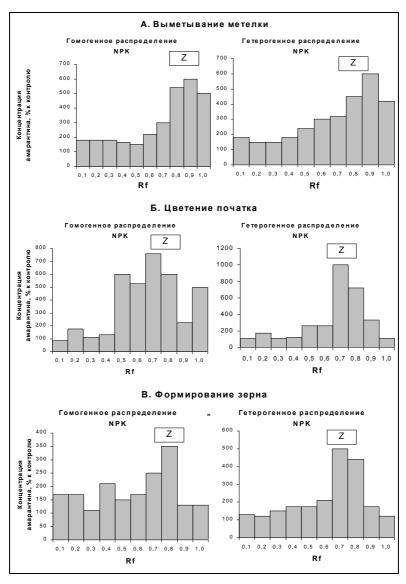


Рис. 12. Цитокининовая активность бутанольной фракции пасоки кукурузы Воронежская 47 при гомогенном и гетерогенном распределении удобрения в почве:

Z – зона хроматограммы, соответствующая Rf зеатина

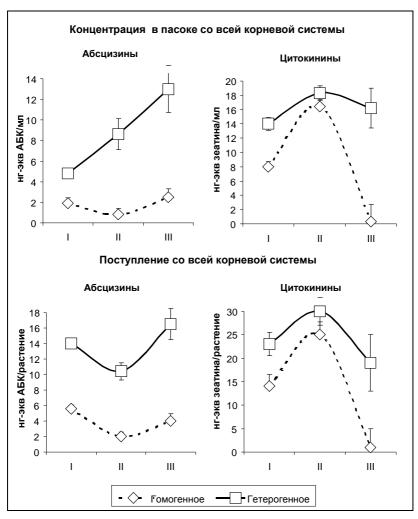


Рис. 13. Концентрация и количество абсцизинов и цитокининов в пасоке кукурузы Воронежская 47, поступивших за 4 часа при гомогенном и гетерогенном распределении удобрения в почве:

I – развертывание верхнего листа, II – выметывание метелки, III – цветение початка

Относительная функциональная специализация корней

Гетерогенное распределение элементов минерального питания в почве приводит к формированию в ограниченном ее объеме очага высокой концентрации ионов, локальному изменению многих показателей ее активности. Поскольку эти измененные условия действуют лишь на часть корневой системы растения, то это должно находить отражение и в функциональной активности различающихся по солевому статусу корней. Относительно влияния неравномерного распределения элементов питания в среде на их поглощение имеется обширная литература. Значительно слабее изучена дифференциация корней в пределах растения по другим параметрам их жизнедеятельности.

Исследованиями по солеустойчивости растений показано, что высокие осмотические силы почвенного раствора затрудняют поступление в корни воды [Генкель, 1954; Строгонов, 1973; и др.]. В связи с этим представляет интерес вопрос о том, как решается растениями противоречие между поглощением корнями воды и ионов. Тем более, что между этими важнейшими функциями существует высокий уровень сопряженности [Ратнер, 1945]. Участие потока воды в поглощении ионов может быть несущественным при низких концентрациях и играть решающую роль у высокосолевых растений. З.И.Журбицкий [1963] без приведения каких-либо экспериментальных данных писал: "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). Наряду с указанными функциями представляло большой интерес изучение и таких процессов, как синтетическая деятельность корней разного солевого статуса, их роли в системе донорноакцепторных отношений органов растения в онтогенезе, устойчивости к неблагоприятным условиям произрастания. Отсутствие или крайняя ограниченность сведений по этим вопросам в литературе, естественно, не дают возможности представить хотя бы в самой общей форме механизм оптимизации продукционного процесса под влиянием локального воздействия гиперконцентрации ионов на корневую систему растений. Поэтому нами и был проведен цикл исследований по выяснению степени дифференциации корней в условиях локального питания растений. В качестве объекта исследования были взяты растения томатов. Вегетационные опыты (почвенная и песчаная культуры) проводили методом изолированного питания. В почвенной культуре нитрофоску в количестве 0,3 г/кг воздушно-сухой почвы вносили сплошным экраном в один из отсеков сосуда Федоровского [Федоровский, 1979]. В песчаной культуре питательную смесь Хогланда-Арнона распределяли по отсекам сосуда в соотношении 1:9. Использовали рассаду томатов с хорошо развитой корневой системой. У растений перед посадкой в сосуды удаляли тонкую часть центрального корня, оставшуюся равномерно расчленяли вдоль и помещали в разные части сосуда. За сутки до сбора пасоки увеличивали продольный разрез нижней части стебля, что позволяло проводить раздельный ее сбор с каждой пряди [Трапезников, 1983; Трапезников и др., 1986].

В песчаной культуре повышенная концентрация солей тормозила рост боковых корней и снижала объем выделяемой пасоки как на прядь, так и в расчете на единицу массы сухих корней (табл. 17).

Таблица 17 Действие способа распределения питательной смеси на массу сухих корней томатов и объем пасоки, выделенной растениями за 6 часов

		Цветение		Плодообразование			
Способ распределения смеси	масса пряди, ε	объем пасоки, <i>мл</i>	мл пасо- ки /г корней	масса пряди, <i>г</i>	объем пасоки, <i>мл</i>	<i>мл</i> пасо- ки /г корней	
Равномерный	0,67	1,48	2,21	1,79	1,14	0,63	
Очаговый							
НС корни	0,71	2,78	3,91	1,38	2,36	1,71	
ВС корни	0,36	0,52	1,44	1,13	0,51	0,45	
HCP ₀₅	0,07	0,60	0,30	0,10	0,17	0,21	

Меньший объем воды, поглощаемый высокосолевой прядью, компенсировался более интенсивной работой низкосолевой части. По сравнению с растениями, выращенными на гомогенной среде, т.е. при равномерном распределении питательной смеси по отсекам сосуда, объем пасоки у низкосолевых корней был практически в два раза выше.Значительные различия по прядям корней были выявлены и по содержанию в ксилемном экссудате элементов минерального питания, органического азота, аминокислот и амидов (табл. 18). Концентрация

Таблица 18 Содержание элементов питания и аминокислот в пасоке томатов, мг/10 мл

		Α	30T				Амино-			
Статус пряди	общий	NO ₃	NH ₄	орга- нич.	P ₂ O ₅	K ₂ O	кислоты			
			Цветени	e						
Низкосолевой	2,25	1,60	0,44	0,21	0,44	6,50	6,40			
Высокосолевой	8,85	3,77	1,38	3,70	8,35	26,00	23,20			
	Плодообразование									
Низкосолевой	1,99	0,96	0,25	0,78	1,50	11,00	8,20			
Высокосолевой	8,50	4,50	1,48	2,52	5,80	22,30	40,40			

Примечание. Результаты достоверно различаются по группам соединений с Р ≥ 95%

последних в пасоке высокосолевой пряди в период плодообразования была в 5-7 раз выше, чем в пасоке низкосолевой [Трапезников, 1983; Трапезников и др., 1989]. При меньшем объеме выделяемой пасоки высокосолевая прядь заметно превосходила низкосолевую по транспорту в побег абсолютного количества аминокислот и амидов. Так, в период цветения в пасоке ВС пряди, выделяемой за 6 часов, оно составляло 1,72 мг, плодообразования — 5,26 мг; у низкосолевой — 1,21 и 1,24 мг на прядь соответственно.

В принципе сходные результаты при анализе ксилемного экссудата с разделенных прядей были получены нами и на другом объекте – кукурузе. Для получения пасоки с разделенных прядей различного солевого статуса растения кукурузы выращивали в почве при естественных условиях. Для этого проросшие семена кукурузы с отделенным центральным зародышевым корнем размещали на вертикально закопанной пластине высотой 50 см. С одной стороны стенки широкой лентой вносили нитрофоску, с другой – корни функционировали в обычной почвенной среде. Распределение корней носило спонтанный характер. За несколько дней до срезания побега делали продольный разрез основания стебля до верхнего края стенки.

Из данных анализа следует, что пасока высокосолевых прядей корней кукурузы, как правило, характеризовалась наибольшей концентрацией суммы аминокислот и амидов во все сроки определения (табл. 19). По данным показателям пасока низкосолевых прядей в условиях гетерогенитета среды занимала промежуточное положение, несколько уступая пасоке растений, произраставших на фоне переме-

Таблица 19 Содержание аминокислот в пасоке кукурузы в зависимости от солевого статуса пряди, мг в 10 мл

A	NDV proofings	NPK J	тентой						
Аминокислоты	NPK вразброс	НС прядь	ВС прядь						
Развертывание верхнего листа									
Всего,	15,73±1,20	14,31±1,11	18,36±1,40						
в т.ч.									
Аспарагин	$2,27\pm0,13$	$2,11\pm0,10$	$2,27\pm0,15$						
Глутамин	$10,62\pm0,91$	$9,62\pm0,75$	$12,68\pm0,82$						
	Выметыван	ние метелки							
Всего,	$13,12\pm0,80$	11,31±0,65	15,61±1,20						
в т.ч.									
Аспарагин	$1,47\pm0,09$	$1,57\pm0,08$	$1,79\pm0,10$						
Глутамин	$9,60\pm0,55$	$7,51\pm0,61$	$11,65\pm1,00$						
	Цветени	е початка							
Всего,	15,35±1,10	$14,52\pm0,88$	17,67±1,35						
в т.ч.									
Аспарагин	$3,69\pm0,22$	2,91±0,17	$4,09\pm0,28$						
Глутамин	$7,06\pm0,38$	6,97±0,32	8,51±0,60						

шивания нитрофоски с почвой. Общее поступление аминокислот с учетом объема пасоки за 6 часов при полосном внесении удобрения было заметно выше, чем при разбросном способе (рис. 14). В силу различий функционального состояния прядей корней разного солевого статуса в пределах растения при локальном питании их вклад в обеспечение побега водой, элементами питания и метаболитами существенно различается. Иллюстрацией тому являются, например, данные, полученные на томатах [Трапезников и др., 1989]. Из них следует, что основной вклад в обеспечение побега элементами питания и аминокислотами вносит высокосолевая прядь корней, а низкосолевая — водой (табл. 20). При выращивании растений на песчаной среде вклад низкосолевой пряди в поглощение и транспорт воды оказывается заметно выше, чем на почве [Трапезников и др., 1986].

Особенности функционирования корневой системы растений в условиях гетерогенного распределения элементов минерального питания трудно представить без участия в их формировании гормональной системы регуляции. Проверка этой гипотезы, проведенная на растениях твердой пшеницы Безенчукская 139 в водной культуре, нашла свое

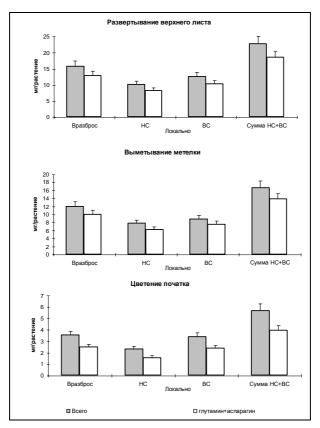


Рис. 14. Транспорт аминокислот и амидов с пасокой прядями корней кукурузы разного солевого статуса

подтверждение. До семидневного возраста проростки пшеницы находились на 0,05н смеси Хогланда-Арнона. Затем опытные растения ставились на гетерогенную среду, контрольные оставались на том же растворе. Наблюдения показали, что в быстрые ответные реакции на гетерогенитет питательной среды вовлекалась вся корневая система проростков (рис. 15). Резкий всплеск в содержании АБК у высокосолевых корней отмечался на 6 час после начала воздействия. Аналогичное явление наблюдалось и по количеству зеатинподобных веществ,

Таблица 20 Вклад корней разного солевого статуса томатов

Cramic ranges	H ₂ O		A	30Т		P ₂ O	K ₂	Амино-	
Статус пряди	п2О	общий	NO_3	NH_4	органич.	5	О	кислоты	
			Цвет	ение					
Низкосолевой	72	39	52	45	13	12	40	22	
Высокосолевой	28	61	48	55	87	88	60	78	
		Γ	Ілодообі	разован	ие				
Низкосолевой	53	21	20	16	26	23	36	19	
Высокосолевой	47	79	80	84	74	77	64	81	

в обеспечение побега водой, ионами и аминокислотами, %

Примечание. Результаты достоверно различаются по группам соединений с Р≥95%

но у низкосолевой пряди корней. В то время как для высокосолевых корней было характерно постепенное увеличение содержания данного фитогормона. В целом процесс адаптации к гетерогенитету питательной среды продолжается около 5 суток. Этот период характеризуется колебательным характером содержания фитогормонов в корнях. Затем было проведено определение содержания фитогормонов после перехода растений в относительно стационарное состояние, т.е. через 7 суток после начала воздействия повышенным содержанием солей в среде.

По средним данным из пяти опытов, как тотальное, так и локальное повышение концентрации солей до 3 норм Хогланда-Арнона сопровождалось значительным увеличением концентрации АБК в корнях по сравнению с гомогенной средой с изначально низким содержанием солей (рис. 16). Неспецифичность реакции растений, выражающаяся в резком возрастании концентрации АБК в ответ на стрессовые воздействия различной природы, факт давно установленный [Кефели и др., 1989]. В этом плане наши результаты вполне согласуются с данными литературы.

Концентрация зеатинподобных веществ у ВС корней под влиянием повышенной концентрации солей изменялась сходным, как и АБК, образом. Наряду с вышеперечисленными особенностями в опытах было выявлено два следующих момента. Первый — это пониженное, по сравнению с растениями на гомогенной среде 0,05 нормы, содержание обоих фитогормонов в низкосолевых корнях растений, находившихся на среде гетерогенной. В этом плане на данном этапе как бы проявилась относительная независимость, автономность НС прядей.

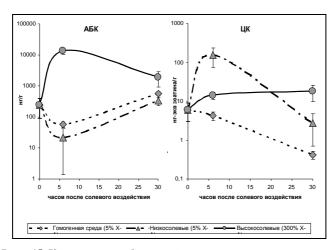


Рис. 15. Концентрация абсцизовой кислоты и цитокининов в корнях пшеницы Безенчукская 139 при локальном воздействии питательной смесью Хогланда-Арнона (X-A) с повышенным содержанием солей

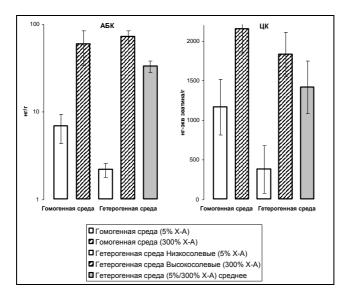


Рис. 16. Концентрация абсцизовой кислоты и цитокининов в корнях пшеницы Безенчукская 139 через 7 суток гомо- и гетерогенного воздействия питательной смесью Хогланда-Арнона (X-A) с повышенным содержанием солей

Сколь долго во времени сохраняется это положение — остается неизвестным. Вторая особенность состоит в том, что значительные изменения по содержанию фитогормонов в корнях под влиянием повышенной концентрации солей не сопровождались сколько-нибудь существенными отклонениями в их содержании в листьях. Причиной тому могли быть два фактора. Первый — это повышенная потребность самих корней в фитогормонах, обусловленная необходимостью адаптации к стрессовому воздействию. И второе — торможение, в силу каких-то обстоятельств, транспорта фитогормонов в побег. Проверка последнего предположения на растениях пшеницы не представлялась возможной. Для этого были использованы растения кукурузы.

Вегетационными опытами с использованием метода изолированного питания и раздельного сбора и анализа пасоки показано, что относительная специализация прядей корней при гетерогенном распределении элементов питания в среде четко проявляется и по поступлению абсцизинов и цитокининов. Концентрация абсцизинподобных соединений в пасоке кукурузы при гомогенном распределении NPK в почве на всех этапах онтогенеза была практически одинаковой с нечетко выраженным максимумом в период цветения початка (рис. 17). По концентрации абсцизинов низкосолевые и высокосолевые пряди почти не различались в первые два срока определения, но заметно превосходили относительное содержание гормонов в пасоке растений на гомогенной среде. Наиболее значительные различия между прядями корней разного солевого статуса в пределах одного и того же растения как по относительному содержанию, так и абсолютному поступлению отмечались в фазу цветения початка.

В отличие от абсцизинов содержание зеатинподобных веществ в пасоке высокосолевой пряди было намного выше, чем в пасоке низкосолевой, во все сроки определения. Для высокосолевой пряди было характерным возрастание концентрации обоих фитогормонов по мере развития растений кукурузы. У низкосолевой она изменялась по типу одновершинной кривой с максимумом в период выметывания метелки. С учетом объема пасоки ксилемный транспорт зеатинподобных веществ высокосолевой прядью был намного выше, чем низкосолевой. Поэтому, как и в случае с абсцизинами, основной вклад в обеспечение побега цитокининами приходился на высокосолевую прядь корней, взаимодействующей с очагом повышенного содержания элементов минерального питания.

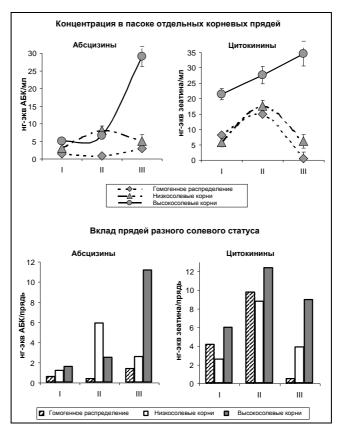


Рис. 17. Концентрация и количество абсцизинов и цитокининов, поступивших с пасокой кукурузы Воронежская 47 с корневых прядей разного солевого статуса:

 ${f I}$ — развертывание верхнего листа, ${f II}$ — выметывание метелки, ${f III}$ — цветение початка

Таким образом, неравномерное распределение элементов минерального питания в среде вызывает четко выраженную гетерогенность в функциональной активности корней различного солевого статуса, их относительной специализации в обеспечении побега водой, элементами минерального питания и метаболитами различной природы: аминокислотами, амидами, фитогормонами. Более интенсивный ксилемный транспорт последних высокосолевой частью корней растения может быть обусловлен несколькими причинами. Включение минерального

азота в состав органических соединений, вероятно, обусловлено более высокой активностью ферментативных систем, обеспечивающих процесс его метаболизации. Повышенное содержание цитокининов в высокосолевых корнях и в выделяемой ими пасоке в определенной степени может быть связано и с особенностями их морфологии. Индуцированная очагом повышенного содержания элементов питания пролиферация клеток корней, лежащая в основе образования густой сети мелких корешков, является структурной основой для синтеза фитогормонов данного класса. Известно, что их образование происходит в окончаниях корней, их меристематической зоне. Представляется, что процесс разрастания корней в зоне очага сопровождается вовлечением большего числа клеток корней в формирование сосудов ксилемы. Содержимое цитоплазмы и ядра, компонентами которых являются такие сложные полимеры, как белки и нуклеиновые кислоты, после его деструкции может быть дополнительным источником аминокислот, а возможно, и цитокининов. Независимо от доли различных механизмов формирования состава ксилемного экссудата само явление относительной функциональной специализации корней разного солевого статуса представляется важным фактором оптимизации продукционного процесса растений.

ГЛАВА 4. ПОТРЕБЛЕНИЕ РАСТЕНИЯМИ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Поиск путей наиболее полного и рационального использования растениями элементов минерального питания удобрений и почвы во все времена оставался одной из главных задач науки и практики. Столь пристальное внимание к данной проблеме обусловлено тем, что уровень и качество минерального питания растений во многом определяют их урожай и его качество. Потребление растениями элементов питания в онтогенезе определяется многими факторами. Наиболее значимыми из них являются неравномерность роста и развития, обусловленная геособенностями культур И сортов, климатические условия произрастания. Из последних наиболее важным для потребления элементов питания является уровень обеспеченности растений влагой и теплом. С целью повышения доступности элементов питания разработаны разнообразные приемы обработки почвы, накопления и сохранения влаги в почве. Важное место в решении этого вопроса отводится дробному применению минеральных удобрений, приуроченности их внесения к периоду наибольшей потребности растений в элементах питания, особенно азота [Кореньков, 1976].

Из предыдущего изложения следует, что гетерогенное распределение удобрений в почве оказывает большое влияние на трансформацию элементов питания, рост и развитие растений, функциональную активность корневой системы. Все это, естественно, должно находить отражение и в степени использования элементов питания удобрений и почвы растениями. Свидетельством тому являются многочисленные исследования, проведенные на различных культурах в самых разнообразных почвенно-климатических условиях [А.Соколов, 1947; Вильдфлуш, Сиротин, 1971; Каликинский, 1974; Гилис, 1975; О.Соколов, 1980; Трапезников, 1983; Мальцев, 1985; Соколов, Семенов, 1992; Buresh et al., 1984; и др.].

Накопление и усвоение элементов питания растениями

Наши наблюдения показали, что ленточное внесение нитроаммофоса на выщелоченном черноземе наряду с положительным влиянием на ростовую функцию растений пшеницы в начале онтогенеза также повышало содержание в надземной части общего азота и фосфора (табл. 21). Большее содержание этих элементов в листьях по сравнению с разбросным внесением сохранялось до фазы колошения. К фазе цветения растения яровой пшеницы накапливают основное количество элементов питания. В дальнейшем с началом формирования и налива зерна происходит снижение относительного их содержания в вегетативных органах. Из данных следует, что на фоне локального размещения удобрения процесс реутилизации идет более интенсивно, чем при разбросном способе (табл. 21). К фазе кущения растения яровой пшеницы при разбросном и локальном внесении, как правило, заметно различаются и по абсолютному количеству накопленных элементов питания (табл. 22). В рассматриваемых экспериментах ко времени наступления фазы кущения при ленточном размещении удобрения растения накапливали в надземной части на 20 % больше азота и на 41 % фосфора, чем при разбросном способе. При внесении половинной нормы нитроаммофоса растения накапливали почти такое же количество элементов питания, что и при полной дозе вразброс. Сравнимые результаты по данным вариантам были получены и в фазу восковой спелости зерна. Однако наличие очага высокого содержания элементов питания в почве на самых ранних этапах онтогенеза растений может тормозить их потребление растениями. Подобное действие наблюдалось нами на кукурузе [Трапезников, 1967]. Кратковременное отставание в темпах потребления азота в первую неделю после всходов при локальном внесении азотных удобрений сопровождается значительным увеличением количества накапливаемого азота растениями кукурузы на более поздних этапах онтогенеза [Соколов, Семенов, 1992]. В конечном итоге вынос азота из удобрений и почвы с урожаем зеленой массы при локальном внесении сульфата аммония оказался в 1,9 и 1,3 раза выше, чем при разбросном способе.

Замедленный процесс накопления элементов питания на самых ранних этапах онтогенеза растений при гетерогенном распределении удобрения по сравнению с перемешиванием его с почвой обусловлен

94

Таблица 21 Влияние способов внесения удобрения на содержание элементов минерального питания в органах яровой твердой пшеницы Харьковская 46, %

Donyaya oryyma	V		Колошение		M	олочная спело	СТЬ	Восковая	Восковая спелость	
Вариант опыта Кущение		листья	соломина	колос	листья	соломина	колос	соломина	колос	
					N					
Без удобрения	4,12	3,28	1,42	2,29	3,05	1,13	1,98	0,89	2,68	
(NP) ₆₀ вразброс	4,58	3,45	1,38	2,19	2,71	1,08	1,98	0,98	2,70	
(NP) ₆₀ локально	4,85	3,69	1,38	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_2O_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	0,19	0,64	0,24	0,91	
(NP) ₆₀ локально	0,84	0,41	0,278	0,78	0,31	0,18	0,63	0,18	0,98	
$(NP)_{30}$ локально	0,73	0,35	0,30	0,70	0,33	0,21	0,73	0,18	0,95	

Таблица 22 Динамика накопления элементов питания растениями яровой твердой пшеницы Харьковская 46, *г*/100 растений

Dominous oriuma		Кущение			Колошение		Молочная спелость		Восковая спелость			
Вариант опыта	N	P_2O_5	K ₂ O	N	P_2O_5	K ₂ O	N	P_2O_5	K ₂ O	N	P_2O_5	K ₂ O
Без удобрения	0,34	0,04	0,32	1,82	0,31	1,80	2,14	0,44	1,75	2,24	0,70	1,22
(NP) ₆₀ вразброс	0,75	0,12	0,54	2,44	0,44	2,97	2,62	0,60	2,41	3,74	1,14	1,94
(NP) ₆₀ локально	0,90	0,17	0,64	2,74	0,51	3,75	2,83	0,66	2,71	4,32	1,34	2,17
$(NP)_{30}$ локально	0,68	0,12	0,46	2,15	0,45	3,41	2,75	0,70	2,24	3,47	1,14	1,92

несколькими причинами. На первое место, вероятно, следует поставить временную потребность корневых систем для адаптации к экстремально высокому содержанию элементов питания в месте расположения удобрения. Этот период у несолеустойчивых растений, к числу которых относится и кукуруза, должен быть более продолжительным, чем у солеустойчивых. При достижении очага может наблюдаться некроз окончаний корней кукурузы, и лишь корни, образующиеся выше точки отмирания, могут проникать в очаг, интенсивно ветвиться и нормально функционировать [Трапезников, 1983]. Данный этап онтогенеза, вероятно, можно определить как период временной физиологической недоступности элементов питания удобрений, несколько затрудняющий переход растений к полноценному автотрофному питанию. Из этого вытекает необходимость соответствующего пространственного разобщения семян и очага удобрений, а также соблюдения определенных требований к дозе и составу вносимого удобрения. Чрезмерно высокая концентрация азота в очаге может препятствовать проникновению в него корней и сдерживать его поглощение и совместно вносимых с ним других элементов питания.

На уровень потребления элементов питания удобрений на начальных фазах роста и развития растений оказывает влияние как объем почвы, с которым перемешивается удобрение при разбросном его внесении, так и глубина расположения очага при локальном способе. В опытах на яровой пшенице наиболее интенсивное потребление ¹⁵Nмочевины, внесенной совместно с фосфором и калием до начала кущения, отмечалось при перемешивании удобрений со слоем почвы 0-10 см (рис. 18). Перемешивание удобрения со слоем почвы 0-25 см тормозило поглощение азота удобрения до начала интенсивного роста надземной части растения. В случае размещения удобрения лентой на глубину 10 см растения к началу трубкования накапливали азота заметно больше, чем при разбросном внесении в слой 0-10 см. Данное преимущество сохранялось до конца вегетации. Наиболее длительная депрессия в потреблении растениями азота удобрения в начале онтогенеза наблюдалась при внесении его сплошным экраном на глубине 25 см. Представляется, что основной причиной этого было ухудшение позиционной доступности элементов питания корневым системам растений.

Существенное влияние на динамику накопления азота оказывает способ внесения сульфата аммония на гречихе [Соколов, Семенов, 1992]. Через 14 дней после посева потребление растениями гречихи

азота сульфата аммония, внесенного лентой на глубину 10 см, было в 2,8 раза ниже, чем при перемешивании со слоем почвы 0-10 см.

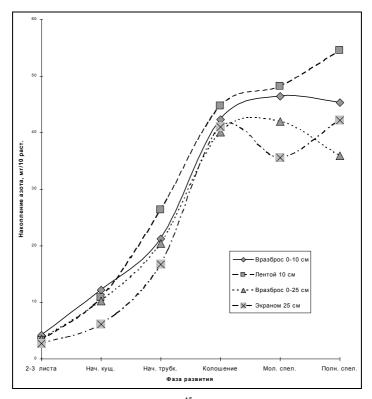


Рис. 18. Динамика накопления $^{15}{
m N}$ яровой пшеницей в зависимости от способа внесения NPK

К концу третьей недели после посева растения усваивали примерно одинаковое количество азота удобрений. В последующий период растения на фоне ленточного внесения значительно превосходили по общему выносу азота растения, где удобрение вносилось в слой почвы 0-10 см. В полную спелость он равнялся соответственно 1,61 и 1,20 г на сосуд. По данным авторов, уровень потребления азота в онтогенезе при локальных способах внесения удобрения в значительной степени зависит от глубины слоя почвы, в котором размещается удобрение, и генотипических особенностей культуры. Положительный эффект лока-

лизации удобрений по признаку накопления азота на гречихе в наибольшей степени проявляется при более глубокой его заделке (до 30 см), но локальное размещение азотных удобрений в нижних слоях почвы ограничивает его использование картофелем. Для растений с преимущественным потреблением азота в первую половину вегетации, к числу которых относится и ячмень, внесение удобрений на глубину 20 и 30 см снижает доступность азота на начальных этапах онтогенеза. Активация его потребления в последующий период не компенсирует ранее возникшее отставание в усвоении азота. Авторы считают, что наиболее благоприятные условия для продукционного процесса ячменя складываются при размещении удобрений с небольшой почвенной прослойкой от семян.

Сильное регуляторное действие на потребление растениями элементов питания оказывает не только способ их распределения в среде, но и доза вносимого удобрения. В лабораторных опытах с картофелем нитрофоску в дозе 0.3 и 0.6 г N, P_2O_5 и K_2O на 1 кг почвы вносили экраном на глубину 7 см в один из отсеков сосуда. Учет накопления растениями биомассы и элементов питания проводили через месяц после закладки опытов. Удвоение дозы удобрения заметно ингибировало рост побега и в большей степени корневой системы целого растения (табл. 23). Однако в последнем случае это происходило за счет высоко-

Таблица 23 Дифференциация корневой системы картофеля по содержанию элементов питания в условиях изолированного питания

	Magaz	Содержание						
Часть растения	Масса, г/растение		%	мг/растение				
	гристение	N	P_2O_5	N	P_2O_5			
		Одна доза 1	NPK					
Надземная часть	4,26	5,10	1,41	217,3	60,1			
Корни	0,48	_	_	20,9	4,8			
низкосолевые	0,28	3,93	0,63	11,1	1,8			
высокосолевые	0,20	4,83	1,47	9,8	3,0			
		Две дозы N	IPK					
Надземная часть	3,03	4,53	0,82	137,3	24,8			
Корни	0,31	_	_	14,5	2,4			
низкосолевые	0,27	3,60	0,47	9,7	1,3			
высокосолевые	0,06	7,30	1,65	4,8	1,1			

солевой части корней, масса которых оказалась в три с лишним раза ниже, чем при одинарной дозе. Данная прядь корней характеризовалась значительным повышением содержания азота и в меньшей степени фосфора. Усиление напряженности воздействия на часть корневой системы не сопровождалось увеличением относительного содержания и абсолютного накопления в низкосолевой пряди и побеге азота и фосфора. Более того, оно оказалось даже несколько ниже, чем при одинарной дозе. Из данного эксперимента, если он не носит частный характер, а является отражением какой-то более общей закономерности, можно сделать предположение: в экстремальных условиях, создаваемых для части корневой системы растения повышением концентрации элементов питания, включаются защитные механизмы, препятствующие распространению отрицательного действия фактора на все растение. Более высокий уровень потребления элементов минерального питания растениями в онтогенезе и их вынос с урожаем при локальном питании растений, чем при разбросном способе, подтверждается многими исследованиями. Однако, как отмечал Д.А.Сабинин [1934], значение способа внесения удобрений нельзя сводить только к влиянию его на количество усвоенных растением питательных веществ. На основании вегетационных опытов с кукурузой было сделано заключение, что значительное повышение урожая зерна при гнездовом внесении удобрения может быть достигнуто и без увеличения выноса элементов питания (табл. 24). Подобные результаты, вероятно, были обусловлены какимито специфическими условиями эксперимента. Но они представляются важными в следующих аспектах. Во-первых, гнездо-

Таблица 24 Влияние способа внесения удобрения на урожай зерна кукурузы и вынос азота и фосфора, *г/растение* [Сабинин, 1934]

Dominous our mo	Dag gamyra	Вы	нос
Вариант опыта	Вес зерна	N	P_2O_5
Без удобрения	-	0,324	0,052
NPK смешано со всей поч- вой	25,2	1,178	0,376
NK смешано с почвой Р в гнездо	40,1	0,931	0,429
NP 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

вое внесение любого из трех макроэлементов давало практически близкие прибавки урожая зерна по сравнению с перемешиванием NPK со всем объемом почвы. Это позволяет говорить о неспецифическом действии очага высокой концентрации ионов на продукционный процесс. Во-вторых, локализация одного из трех элементов питания приводила к снижению потребления азота, особенно в случае внесения азотного удобрения в гнездо, и увеличению выноса фосфора, перемешанного вместе с азотом со всем объемом почвы. Последнее наиболее сильно проявилось при внесении в гнездо калийного удобрения. Результаты данного эксперимента свидетельствуют о значительных возможностях гетерогенного распределения удобрений в регуляции поглощения и усвоения растениями элементов питания. Поиск оптимальных сочетаний элементов питания, вносимых локальными способами в различных почвенно-климатических условиях, представляется важным как в научном, так и в прикладном плане.

Включение поглощенных и накопленных в растении элементов минерального питания в состав органических соединений является одной из важнейших функций, определяющих продукционный процесс. В первую очередь, это относится к азоту, уровень метаболизации которого в значительной мере предопределяет не только величину урожая, но и качество продукции многих сельскохозяйственных культур. Поскольку характер распределения удобрения в корнеобитаемой среде существенно влияет на трансформацию в ней азота, соотношение его форм, а также включение в состав органических соединений в корневой системе и последующий их транспорт в побег, то все это должно находить отражение и в усвоении данного элемента растениями. В лабораторных опытах с яровой пшеницей Саратовская 46 нитрофоску перемешивали со всем объемом почвы или вносили лентой на глубину 10 см. В оба срока определения растения по локально внесенному удобрению характеризовались более высоким, чем при перемешивании удобрения с почвой, содержанием не только общего, но и белкового азота (табл. 25). Наиболее значимые различия по содержанию небелкового азота в листьях по вариантам опыта наблюдались в начале активного накопления растениями биомассы, т.е. в период трубкования. При ленточном распределении нитрофоски оно было почти в два раза ниже, чем при перемешивании со всем объемом почвы. Представляется, что взаимодействие части корневой системы растений с очагом высокого содержания ионов в силу ряда причин активирует функционирование белоксинтезирующей системы. Подтверждением тому яв-

Таблица 25 Содержание форм азота в органах яровой пшеницы Саратовская 46, %

Способ внесения NPK	Часть расте- ния	Общий N	Небелковый N	Белковый N
		Кущение		
Вразброс	Надземная	4,99±0,11	1,68±0,09	3,31±0,13
Лентой	часть	$5,23\pm0,13$	$1,67\pm0,08$	3,56±0,11
	На	ачало трубкования	Ī	
Вразброс	Листья	$4,88\pm0,10$	$1,47\pm0,06$	$3,41\pm0,10$
	Соломина	$2,85\pm0,08$	$0,75\pm0,04$	$2,10\pm0,07$
Лентой	Листья	$4,76\pm0,09$	$0,87\pm0,05$	$3,89\pm0,11$
	Соломина	3,36±0,12	$0,89\pm0,05$	2,47±0,09

ляются также данные о количестве полисом в листьях яровой пшеницы, которые были получены в одном из наших опытов Ф.М.Шакировой: на фоне ленточного внесения удобрения их было заметно больше, чем при разбросном способе. Важным показателем интенсивности усвоения азота является активность фермента нитратредуктазы. Наши наблюдения показали, что ленточное внесение нитрофоски заметно повышает активность данного фермента у растений яровой пшеницы. В фазу кущения у растений без удобрения она составляла 17,4; (NPK)₆₀ вразброс -33,8; (NPK)₆₀ лентой -37,6 мкг NO₂ на 1 г сырых листьев за 30 мин [Трапезников и др., 1977].

Небелковый азот в растении представлен преимущественно нитратной формой, которая локализована в активном (цитоплазматическом) и запасном (вакуолярном) пулах. Соотношение последних варьирует в широких пределах и зависит от комплекса факторов [Соколов, Семенов, 1992]. Отмечается, что повышение доли активного фонда нитратов является свидетельством интенсивности включения неорганического азота в процесс синтеза органических веществ. Ленточное внесение азотных удобрений приводит к перераспределению нитратов в фондах клеток листьев озимой пшеницы в пользу активного фонда [Тимченко, Соколов, 1987]. В результате такого перераспределения создаются условия для ускоренной метаболизации нитрат-ионов и снижения их суммарного содержания в тканях растений. Последнее зависит также от "емкости" запасного фонда, характерного для каждого вида растений и зависящего от почвенно-экологических условий и минерального питания. В целом же уровень содержания нитратов в

растениях определяется действием более тридцати факторов [Семенов, 1996]. При этом один или несколько действующих факторов могут иметь в конкретных условиях определяющую роль в аккумуляции нитратов посредством прямого или косвенного влияния на рост и развитие растений, процессы поглощения и ассимиляции азота, соотношение его аммонийной и нитратной форм в почве.

Общеизвестно, что высокое содержание нитратов в продукции растениеводства, а через корма и животноводства представляет серьезную опасность для здоровья человека. Поэтому поиск путей снижения содержания нитрат-ионов в продуктах питания является важной медикобиологической проблемой. Исследования последних 10-15 лет свидетельствуют о том, что технология локального применения азотных удобрений является одним из эффективных способов решения данного вопроса [Семенов, Соколов, 1986; Трапезников и др., 1989; Соколов и др., 1990; Соколов, Семенов, 1992; Семенов, 1996; Амелин, Соколов, 1997; Амелин и др., 1997а,6; Paschold, Hungt, 1986; и др.].

Трехлетние наблюдения в онтогенезе яровой пшеницы показали, что в преобладающем большинстве случаев при ленточном размещении нитрофоски содержание нитрат-иона в органах было ниже, чем при разбросном способе [Трапезников и др., 1996]. И лишь в фазу кущения листья, а в период интенсивного накопления биомассы (трубкование) соломина характеризовались наибольшей концентрацией данной формы азота (табл. 26). На заключительном этапе развития растений (восковая спелость) содержание нитратов в соломине при локальном питании было в 2,5 раза ниже, чем в контроле. Аналогичная картина наблюдалась и с соей сорта Ласточка в опытах на выщелоченном черноземе (табл. 27). Различие состояло в том, что меньшее, чем в контроле, содержание нитратов отмечалось с начальных этапов развития растений. В тех же условиях столь четко выраженного положительного влияния на данный показатель усвоения азота на раннеспелом сорте СибНИИк не наблюдалось.

На большом наборе овощных и кормовых культур показано, что нитратный статус растений определяется не только способом внесения, но и формой азотного удобрения, а также его дозой [Соколов, Семенов, 1992]. В качестве достаточно простого и эффективного пути снижения содержания нитратов в продукции растениеводства рассматривается возможность снижения на 30-50 % при локальном способе доз вносимых азотных удобрений. Данный прием позволяет получать не мень-

Таблица 26 Содержание нитратов в органах яровой пшеницы, мг/кг сухой массы

Часть растения	Кущение	Выход в трубку	Цветение	Восковая спе-		
	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·					
		Без удобрения				
Лист	6602	1600	1658	591 [*]		
Соломина	_	741	1748	629 [*]		
Колос	_	_	261*	242^{*}		
Зерно	_	_	-	78 [*]		
		(NPK) ₆₀ вразброс				
Лист	12545	6002	3520	878^{*}		
Соломина	_	1738	4945	1020		
Колос	_	_	365	305		
Зерно	-	-	-	59 [*]		
		(NPK) ₆₀ локально				
Лист	14840	4128	2669	644*		
Соломина	_	6918	3335	412*		
Колос	_	_	275*	252^*		
Зерно * Р	-	-	_	56 [*]		

*Различия по органам достоверны с вероятностью ниже 90 %.

Таблица 27 Содержание нитратов в органах сои сорта Ласточка, мг/кг сухой массы

Часть растения	Без удобрения	N ₃₀ (PK) ₆₀ вразброс	N ₃₀ (PK) ₆₀ лентой	HCP_0				
Tue 1B pue renns	вез удоорения	1130(111)00 bpusopoe	1130(111)00 310111011	5				
	Фаза пе	рвого тройчатого лист	a					
Надземная часть	2089	1760	1530	150				
		11						
		Цветение						
Листья	364	389	316	43				
Стебель	732	832	537	75				
	Начало образования бобов							
Листья	93,5	92,3	30,6	25,0				
Стебель	23,8	188,3	27,0	11,0				
Бобы	27,2	24,2	18,6	4,0				

шее количество продукции, чем при полных дозах, вносимых вразброс, но лучшего качества.

Коэффициент использования элементов питания и эффективность удобрений

Вынос элементов питания с урожаем не дает достаточно полной характеристики эффективности применения удобрений. Параметры эффективности азотных удобрений при разных способах их применения наиболее полно и детально рассмотрены в ряде недавних работ [Соколов, Семенов, 1992; Семенов, 1996]. Данные подходы в полной мере применимы и к другим видам удобрений. Из показателей эффективности наиболее значимыми являются коэффициент использования азота (или другого элемента), рассчитываемый изотопным или разностным методами. Последний не дает точных сведений о степени использования элемента из удобрения, но более точно отражает общую эффективность его потребления растениями [Семенов, 1996]. Физиологическая эффективность удобрения определяется как отношение количества граммов зерна (или биомассы) на количество граммов потребленного азота, агрохимическая эффективность – отношением величины урожая к количеству внесенного элемента питания.

Повышение коэффициента использования элементов питания из удобрений издавна считалось одной из важнейших задач 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 на 40 %. Для обеспечения фактического выноса элементов с урожаем нужно вносить в 1,5-2 раза большие дозы с удобрением. 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, то есть 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 ³²Р 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 Р₂О₅ вносили вразброс, локально лентами и горизонтальным экраном на глубину 5-7 и 15-17 см. Наблюдения за использованием ³²Р показали, что наиболее высокий коэффициент использования фосфора был в случае ленточного размещения суперфосфата ниже семян на 2-3 см, он достигал 17-18%, а при разбросном способе – лишь 12,8 % [Шамрай, 1978]. На черноземе типичном и оподзоленном локальное внесение удобрений повышало коэффициент использования ³²Р кукурузой в 1,5 раза [Фатеев, 1993]. По данным финских исследователей [Kaila, Elonen, 1970], при внесении азота под яровую пшеницу вразброс коэффициент его использования равнялся примерно 30, лентой на глубину 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 опытах с орошаемым хлопчатником. При разбросном внесении растения использовали 14 % азота удобрения, при внесении мочевины с поливной водой -27%, ленточном способе - 45%. В последнем случае был получен и более высокий урожай.

В среднем за три года при разбросном внесении удобрения под предпосевную культивацию коэффициент использования азота растениями озимой ржи составил 68, фосфора – 6,7; калия – 33,2%, а при локальном внесении той же дозы соответственно – 67,7; 22,8 и 50,4% [Бахтизин, Исмагилов, 1992]. Технология локального применения удобрения (нитроаммофос) в наших опытах способствовала существенному повышению коэффициента использования азота и фосфора яровой пшеницей (табл. 28). Наиболее четко это проявляется при внесении меньшей дозы удобрения. По-видимому, данная особенность

Таблица 28 Вынос яровой пшеницей элементов питания с урожаем

Вариант опыта		Вынос, кг/га	Коэффициент использо- вания, %		
	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	10
$(NP)_{60}$ локально	93,7	27,5	48,5	65	17
$(NP)_{30}$ локально	77,1	23,6	38,6	75	22

и коэффициент их использования из удобрения

является одной из причин многократно подтвержденного факта, что одних и тех же урожаев сельскохозяйственных культур можно добиться при внесении значительно меньших доз удобрения локальным способом. В принципе сходные результаты по использованию азота удобрения были получены в микрополевых опытах и в сосудах без дна на выщелоченном черноземе с использованием азотной метки (табл. 29). Различные способы локального внесения NPK обеспечивали повышение коэффициента использования азота яровой пшеницей по сравнению с перемешиванием удобрения с почвой на 15 и более процентов.

Таблица 29 Вынос и коэффициент использования ¹⁵N яровой пшеницей при различных способах внесения NPK

Способ внесения	Микрополе	вой опыт	Опыт в сосудах без дна		
Спосоо внесения	мг/делянка	%	мг/сосуд	%	
Без удобрения	1720	_	1170	_	
Вразброс, 0-10 см	2950	20,2	1360	26,5	
Лентой, 10 см	3230	50,8	1640	46,9	
Вразброс, 0-25 см	2740	30,8	1080	26,9	
Экраном, 25 см	3090	45,7	1300	48,4	

Известно, что уровень использования элементов питания из почвы и внесенных удобрений в значительной степени зависит от обеспеченности растений влагой. Локальное питание растений облегчает их поиск и усвоение в условиях нарастающей в течение вегетации почвенной засухи. Свидетельством тому могут быть данные опыта в сосудах без дна в условиях острозасушливого лета 1975 года. Растения яровой пшеницы по локально внесенному нитроаммофосу имели на 20%

большую биомассу и значительно превосходили по выносу азота и фосфора растения, произраставшие при перемешивании удобрения со всем объемом почвы (табл. 30). При ленточном внесении удобрения дефицит влаги в меньшей степени тормозил накопление растениями азота и фосфора в период формирования и налива зерна, чем при разбросном. После цветения растения усвоили 42,6% азота и 54,1% фосфора от их суммарного количества за вегетацию, в случае перемешивания удобрения с почвой – соответственно 33,5 и 49,1%.

Таблица 30 **Потребление азота и фосфора яровой пшеницей в условиях** дефицита влаги

Способ	Вес сухого вещества, г/10 растений		Вынос, мг/10 растений			В т.ч. за период: цветение – полная спелость		
внесения удобрений	pacm	ении	азот		фосфор			
удоорении	всего	в т.ч. зерно	всего	в т.ч. зерно	всего	в т.ч. зерно	азот	фосфор
Перемешано с почвой	15,2	5,3	286	195	57	46	96	28
Лентой	18,2	6,9	385	270	77	63	164	43
HCP ₀₅	1,7	0,8	35	22	15	8	25	6

Отзывчивость на локализацию удобрений в значительной степени зависит от генотипических особенностей культуры и сорта [Соколов, Семенов, 1992]. По степени использования азота авторы выделяют три группы культур. К первой относят растения, у которых коэффициент использования от локализации возрастает до 20 и более процентов (картофель, озимая пшеница, рис, салат). Ко второй группе – культуры, у которых коэффициент повышается на 10-20% (гречиха, кукуруза, овес, редис, хлопчатник, шпинат). В третью группу культур, у которых коэффициент использования азота возрастает не более чем на 10 %, входят кострец безостый, сорго, ячмень. Использование элементов питания зависит и от продолжительности вегетационного периода растений. На выщелоченном черноземе у раннеспелого сорта сои СибНИИк 315 коэффициент использования азота при ленточном внесении $N_{30}P_{60}K_{30}$ был даже несколько ниже, чем при разбросном способе (табл. 31). В то же время у более позднеспелого сорта Ласточка при локальном внесении удобрения он был в два раза выше. Положительное влияние локального способа на степень использования фосфора и калия отмечалось у растений обоих сортов.

Таблица 31 Влияние способа внесения удобрения на вынос элементов питания и коэффициент их использования растениями сои

Рорионт опита	Вынос, кг/га			Коэффициент использования, %		зования, %
Вариант опыта	N	P_2O_5	K ₂ O	N	P_2O_5	K ₂ O
		СибНИ	Ик 315			
Без удобрения	143,5	45,3	57,3	_	_	_
N ₃₀ P ₆₀ K ₃₀ вразброс	172,3	50,0	63,1	96,0	7,8	19,3
$N_{30}P_{60}K_{30}$ лентой	170,2	52,4	66,2	89,0	11,8	29,7
		Лас	гочка			
Без удобрения	125,2	51,9	67,9	_	_	_
N ₃₀ P ₆₀ K ₃₀ вразброс	141,0	53,0	83,1	52,7	1,8	50,7
N ₃₀ P ₆₀ K ₃₀ лентой	156,4	64,0	90,7	104,0	20,2	76,0

На фоне различных способов внесения удобрения четкие сортовые различия наблюдались и по отзывчивости на инокуляцию семян сои ризоторфином (штамм 634б). У раннеспелого сорта СибНИИк 315 коэффициент использования от инокуляции на фоне разбросного внесения удобрения снижался почти в два раза (49,7 % против 96,0 % без обработки), у растений сорта Ласточка он уменьшился примерно на четверть (40,0 и 52,7 %). Значительно меньше от инокуляции семян снижался коэффициент использования азота при ленточном внесении удобрений: у СибНИИк 315 - на 14, Ласточка - 10%. Вероятно, характер распределения удобрения в почве оказывал влияние не только на степень использования растениями сои элементов питания удобрений и почвы, но и на интенсивность симбиотической азотфиксации. Тем более что локальное размещение удобрения оказывало некоторое стимулирующее действие на образование клубеньков. Данный эффект в наибольшей степени проявлялся на раннеспелом сорте (табл. 32). Положительное влияние локального внесения аммонийного азота на глубину 15 см на образование клубеньков, симбиотическую азотфиксацию, вынос ¹⁵N удобрения и продуктивность сои отмечалось и в других работах [Шабаев, Смолин, 1995].

Эффективность использования азота удобрений при различных способах их внесения хорошо представлена в обобщении результатов

Таблица 32

Количество клубеньков на одном растении сои
при различных способах внесения удобрения

	(СибНИИк 315			Ласточка		
Вариант опыта	3 листа	начало образов. бобов	налив	3 листа	цветение	начало образов. бобов	
Без удобрения	$0,6\pm0,2$	$7,3\pm1,0$	$44,3\pm2,5$	$1,2\pm0,3$	$6,2\pm1,0$	15,7±1,4	
$N_{30}P_{60}K_{30}$ вразброс	$0,3\pm0,1$	$3,5\pm0,9$	$16,3\pm1,7$	$0,4\pm0,2$	$5,1\pm1,2$	16,5±1,5	
$N_{30}P_{60}K_{30}$ лентой	$0,9\pm0,3$	$9,1\pm1,2$	16,8±1,9	$1,9\pm0,4$	$5,0\pm1,4$	$18,2\pm1,7$	

большого числа опытов, сделанном В.М.Семеновым [1996]. Коэффициенты использования азота растениями, вычисленные как изотопным, так и разностным методами, во всех случаях были выше при локальном внесении удобрения (табл. 33).

Таблица 33 Эффективность потребления азота растениями при разных способах внесения азотных удобрений [Семенов, 1996]

Культура	Коэффициент ¹⁵ N, % от	использования внесенного	Разностный коэффициент использования азота удобрений, %		
	вразброс	локально	вразброс	локально	
Озимая пшеница	31	43	60	102	
Яровая пшеница	29 39		64	76	
Ячмень	35 44		45	65	
Гречиха	43	56	69	111	
Кукуруза на зел. корм	35	44	52	68	
Овес	34	42	36	44	
Картофель	50 75		106	161	
Кормовая свекла	43 51		77	101	
Редис	34 44		49	82	
Салат, шпинат	32	44	49	86	

Из изложенного следует, что технология локального применения минеральных удобрений является действенным средством повышения коэффициента использования элементов питания растениями многих культур.

Физиологическая, агрохимическая и энергетическая эффективность удобрений. Одним из важных параметров эффективности удобрений является отношение количества сухого вещества или хозяйственно ценной части урожая к количеству потребленного азота или другого элемента минерального питания. Ранее в полевых опытах с кукурузой отмечался несколько меньший расход элементов питания на создание единицы сухого вещества при ленточном внесении $N_{75}P_{60}K_{60}$ по сравнению с разбросным способом [Трапезников, 1967]. В микрополевых опытах на серой лесной почве с этой же культурой физиологическая эффективность в расчете на зерно при разбросном внесении азотного удобрения составляла 32 единицы, локальном — 29. При расчете на всю биомассу надземной части растений наблюдалась противоположная картина и эффективность равнялась соответственно 74 и 80 г биомассы на грамм потребленного азота [Семенов, 1996].

Заметное повышение физиологической эффективности наблюдалось нами при локальном внесении нитроаммофоса на выщелоченном черноземе под яровую пшеницу (табл. 34). В наибольшей степени это проявлялось в отношении фосфора. В опытах с сахарной свеклой при внесении вразброс под зяблевую вспашку вынос на один центнер сахара составил по азоту – 1,94; P_2O_5 – 0,17; K_2O – 5,39; S – 0,66 кг; по половинной дозе удобрения, внесенного локально, эти показатели равнялись соответственно 1,65, 0,15, 4,68 и 0,34 кг [Пахомова и др., 1980]. Локальное применение удобрения обеспечивало более экономное использование элементов питания в процессе формирования урожая и отложения запасных вешеств.

Таблица 34 Физиологическая эффективность способов внесения нитроаммофоса на яровой пшенице, г зерна на 1 г потребленного элемента питания

Вариант опыта	N	P_2O_5
(NP) ₆₀ вразброс	23,8	76,9
(NP) ₆₀ локально	25,6	83,3
(NP) ₃₀ локально	26,3	83,3

По данным многих исследователей, способы внесения удобрений оказывают значительное влияние на окупаемость внесенных удобрений прибавочным урожаем или их агрохимическую эффективность [Гилис, 1975; Каликинский, 1977; Медведев, 1980; Соколов, Семенов, 1992; Семенов, 1996; и др.]. Подтверждением тому являются и результаты наших опытов на ряде сортов яровой пшеницы (табл. 35). На вы-

щелоченном черноземе ленточное внесение нитроаммофоса или нитрофоски на глубину 8-10 см обеспечивало более высокую (для некоторых сортов в 2-3 раза) окупаемость удобрений, чем при разбросном способе. При этом были выявлены и существенные сортовые различия. На основании многолетних наблюдений, пониженная окупаемость удобрений у растений сорта Симбирка при локальном способе обусловлена более развитой корневой системой, способной достаточно эффективно осуществлять поиск и поглощение элементов питания и в случае разбросного внесения удобрения. У сорта Московская 35 пониженная, по сравнению с другими сортами, окупаемость внесенных удобрений прибавочным урожаем, обусловлена, вероятно, сложностями в адаптации корневой системы к очагу повышенного содержания элементов питания. Данное предположение представляется достаточно логичным, учитывая северное происхождение сорта и тип почвы с невысоким содержанием доступных форм элементов питания в месте выведения сорта.

Таблица 35 Окупаемость внесенных удобрений урожаем зерна яровой пшеницы

Сорт	Доза,	Прибавка от локаль-	Кг зерна на 1 к	? NPK удобрения
Сорт	кг/га	ного способа, ц/га	вразброс	локально
Саратовская 36	$(NP)_{60}$	4,4	3,7	7,3
Харьковская 46	$(NP)_{60}$	4,8	2,1	7,1
Московская 35	$(NP)_{10-70}$	2,7	1,1	2,5
Безенчукская 139	$(NP)_{60-70}$	4,4	1,7	3,9
Симбирка	(NP) ₆₀₋₇₀	2,6	3,6	4,6

Важным показателем оценки эффективности удобрений является соотношение совокупных энергетических затрат на их производство и применение с энергией, получаемой в прибавочном урожае. Из наших многолетних наблюдений следует, что разбросное внесение минеральных удобрений на некоторых сортах яровой пшеницы энергетически неэффективно. Наиболее низкий показатель отмечался у сорта Московская 35 (табл. 36). Технология локального применения удобрений на выщелоченном черноземе позволяет повысить данный показатель примерно в два раза.

Таблица 36 Энергетическая эффективность удобрений на сортах яровой пшеницы при различных способах внесения

Сорт	Кол-во опытов	Доза, кг/га	Вразброс	Локально
Саратовская 36	4	(NP) ₆₀	1,23	2,46
		()00		
Харьковская 46	4	$(NP)_{60}$	1,04	2,39
Московская 35	9	$(NPK)_{63}$	0,44	1,10
Безенчукская 139	9	(NPK) ₆₃	0,69	1,78
Симбирка	4	(NPK) ₆₅	1,47	2,09
Средние значения			0,98	1,97
Вероятность различий (Р)			0,9	97

Итак, обширный объем информации, полученной на различных культурах в самых разнообразных почвенно-климатических условиях, свидетельствует о том, что технология локального внесения удобрения является эффективным способом регуляции корневого питания растений. Естественно, что регуляторное действие гетерогенного распределения элементов питания в корнеобитаемой среде должно находить свое отражение в функциональной активности и надземных органов растения.

ГЛАВА 5. ФОТОСИНТЕЗ, ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС И ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ ОРГАНОВ РАСТЕНИЯ

Усвоение углекислоты

Из изложенного выше материала следует, что по сравнению с равномерным гетерогенное распределение удобрения в корнеобитаемой среде является действенным фактором активации роста и органогенеза, поглощения и накопления растениями элементов питания. Конечным итогом взаимодействия части корней растений с очагом высокого содержания ионов является формирование более продуктивных ценозов. Учитывая тесную связь и взаимообусловленность корневого и воздушного питания растений, естественно предположить, что оптимизация продукционного процесса при локальном внесении удобрений не представляется возможной без изменений в формировании и функционировании фотосинтетического аппарата. Основанием для такого предположения являются представления о том, что интенсивность формирования размеров листового аппарата, продолжительность его активной жизнедеятельности являются факторами, во многом определяющими продуктивность растений [Ничипорович, 1956], а улучшение условий питания и водоснабжения приводят к увеличению размеров площади листьев, главного органа усвоения углекислоты [Ничипорович, 1977]. Наличие тесной связи листового аппарата с продуктивностью растений отнюдь не означает необходимости его чрезмерного увеличения сверх оптимальных параметров. Ибо за этим следует взаимное затенение листьев, ухудшение аэрации посева и обеспечения фотосинтезирующих органов углекислотой, снижение утилизации фотосинтетически активной радиации солнечного света.

Наряду с размером фотосинтетического аппарата важную роль в продукционном процессе играет и интенсивность усвоения углекислоты единицей площади листьев или других органов растения. Однако прямая связь между интенсивностью фотосинтеза и продуктивностью

растений отсутствует. Отмечается, что только общая площадь листьев и фотосинтетическая продукция целого растения могут находиться в более или менее значительной положительной корреляции с продуктивностью [Мокроносов, 1981]. В то же время имеются сведения, что улучшением условий минерального питания можно оказывать положительное влияние и на интенсивность фотосинтетической функции [Приезжев, Устенко, 1964; Казарян, 1969; и др.].

На фоне глубокой изученности механизма усвоения углекислоты растениями роль и значение данной функции в оптимизации продукционного процесса в условиях локального питания в литературе освещены очень слабо. Информация по данному вопросу содержится лишь в считанном числе публикаций. Отставание в уровне изученности данной функции по сравнению с корневым питанием при гетерогенитете среды, естественно, не способствует созданию достаточно полной целостной картины взаимодействия растения с очагом высокого содержания ионов в корнеобитаемой среде. Необходимость в таком обобщении очевидна, и авторы данной работы попытались представить ее настолько, насколько для этого имеются возможности.

В наших ранних работах по проблеме локального питания растений на выщелоченном черноземе было показано, что ленточное внесение азотно-фосфорно-калийного удобрения по сравнению с разбросным способом повышает фотосинтетический потенциал растений кукурузы [Трапезников, 1966]. В условиях хорошей влагообеспеченности большой вклад в формирование его величины вносили побеги кущения. В среднем за вегетацию в зависимости от гидротермических условий года продуктивность фотосинтеза была на 0,4-0,5 г/м² выше, чем при разбросном применении удобрения. Наиболее значимые различия по данному показателю отмечались в одном из опытов при резком понижении температуры в период налива зерна, когда они составили 2,2 г/м² в пользу локального применения удобрения. Положительное влияние ленточного внесения NPK на площадь листового аппарата кукурузы отмечалось и в других работах [Чумак, Коцарь, 1979]. О возможности сочетания более развитого листового аппарата с повышенной продуктивностью фотосинтеза при локальном питании свидетельствуют данные, полученные на озимой пшенице (табл. 37). 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 пери-

Таблица 37

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

	Плош	адь лист	ьев, тыс.	м ² /га	Чистая продуктивность фото- синтеза, z/m^2 в сутки			
Способ внесения	кущение	выход в трубку	колоше- ние	цветение	кущение– выход в трубку	выход в трубку– колошение	колоше- ние- 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	

од кущения - выхода в трубку, когда идет формирование колоса, интенсивное нарастание биомассы корней, сочетающееся с высокой их функциональной активностью. Заметное превышение чистой продуктивности фотосинтеза при локальном способе наблюдалось и в период колошение – цветение. В конечном итоге разбросное и локальное внесение одной и той же дозы основного минерального удобрения в сочетании с некорневой подкормкой N_{40} обеспечило повышение урожая зерна соответственно на 6,9 и 10,8 ц/га. За счет изменения технологии применения удобрения дополнительно было получено 3,9 ц/га зерна. Положительное влияние локального внесения удобрений на формирование площади листьев и фотосинтетический потенциал выявлено на озимой ржи [Бахтизин, Исмагилов, 1992]. При разбросном внесении удобрения по занятому пару фотосинтетический потенциал составил 0,92, локальном – 1,40 млн м²/га; по чистому пару соответственно – 1,24 и 1,64 млн м²/га. Несмотря на несколько пониженную чистую продуктивность фотосинтеза при высоком фотосинтетическом потенциале в случае локального внесения удобрения формировался урожай зерна по чистому пару на 2,7, занятому – 3,5 ц/га выше, чем при разбросном способе.

Сходные результаты по интенсивности фотосинтеза получены при различных способах внесения специального гранулированного комплексного удобрения на льне на дерново-подзолистой легко- и среднесуглинистой почве [Кузьменко, 1996]. В среднем за два года при лен-

точном внесении N10P50K60B0,3 чистая продуктивность в период бутонизации – цветения составила 9,7; разбросном – 9,2 г/м2 в сутки. Положительное влияние локализации удобрений на формирование фотосинтетического потенциала растений и его функциональную активность отмечено и в других работах [Соколов, Семенов, 1986; Соколов, 1986].

Определенную роль в усвоении углекислоты растениями играет содержание в фотосинтезирующих органах хлорофилла. Наши наблюдения на кукурузе не выявили значимой связи данного показателя в течение вегетации со способами внесения NPK [Трапезников, 1967]. Аналогичное наблюдалось и на растениях яровой твердой пшеницы в фазу кущения растений. Однако в фазу колошения в двух верхних листьях при ленточном внесении нитрофоски количество хлорофилла а и в было заметно выше, чем при перемешивании удобрения со слоем почвы 0-12 см. В первом случае оно составляло соответственно 2,11 и 0,70; во втором – 1,84 и 0,60 мг на один грамм сырых листьев. Концентрация каротиноидов в листьях в этот период была также более высокой при гетерогенном распределении удобрения: 1,02 мг против 0,83 мг.

Интересные сведения получены коллективом авторов при изучении влияния условий азотного питания на фотохимическую активность хлоропластов, выделенных из листьев шпината [Агаев и др., 1985]. При локальном внесении сульфата аммония скорость транспорта электронов и фотофосфорилирование были значительно выше, чем при перемешивании удобрения с почвой.

Итак, данные свидетельствуют о том, что локальное распределение элементов питания в среде может оказывать сильное воздействие не только на такие интегральные признаки, как величина фотосинтетического аппарата и содержание в нем пигментов, но и затрагивает более тонкие механизмы усвоения углекислоты, протекающие на молекулярном уровне. Данная проблема представляется в высшей степени актуальной и заслуживает более углубленного изучения.

Использование метода радиоактивных изотопов внесло неоценимый вклад в изучение механизмов корневого и воздушного питания растений, транспорта веществ и донорно-акцепторных взаимодействий органов в системе целого растения. Применение в наших исследованиях радиоактивного углерода позволило показать, что способ внесения удобрения оказывает значительное влияние на интенсивность усвоения углекислоты растениями [Трапезников и др., 1980, Трапезников, Таль-

винская, 1990; Трапезников, 1983]. Фотосинтетическое включение $^{14}\mathrm{CO}_2$ первоначально изучали в микрополевых опытах на сорте мягкой пшеницы Саратовская 36. На выщелоченном черноземе нитрофоску в дозе (NPK) $_{60}$ вносили вразброс путем перемешивания со слоем почвы 0-10 см и лентами на глубину 10 см с межленточными интервалами в 15 см. Растения экспонировали в атмосфере $^{14}\mathrm{CO}_2$ в течение 20 минут. Образцы фиксировали жидким азотом, подсушивали и определяли их активность. Наблюдения показали, что при локальном размещении нитрофоски в почве все фотосинтетически активные части растений усваивали $^{14}\mathrm{CO}_2$ более интенсивно, чем при перемешивании удобрений с почвой (табл. 38). Об этом свидетельствуют данные как по удельной

Таблица 38 Фотосинтетическое включение $^{14}\mathrm{CO}_2$ и перераспределение $^{14}\mathrm{C}$ -ассимилятов в надземной части растений пшеницы в фазе трубкования при различных способах внесения удобрения

		20 мин		24 ч			
Орган	Бк		распредел.	Б	κ	распредел.	
Орган	на 1 г	на орган	распредел. ¹⁴ С, %	на 1 г	на орган	распредел. ¹⁴ С, %	
			D				
			Вразброс				
1 лист	1066	78	24,7	537	39	15,1	
2 лист	1082	69	21,9	487	31	12,0	
3 лист	1257	67	21,1	288	15	5,8	
Соломина	99	20	6,4	558	113	43,6	
Побеги кущения +нижние листья	399	82	25,9	297	61	23,5	
ВСЕГО	-	316	100	_	259	100	
			Локально				
1 лист	1452	109	22,6	820	62	15,1	
2 лист	1390	97	20,3	458	32	7,9	
3 лист	1488	68	14,2	289	16	4,0	
Соломина	181	49	10,1	818	220	54,2	
Побеги кущения +нижние листья	839	158	32,8	407	77	18,8	
ВСЕГО	_	481	100	_	407	100	

активности, так и в расчете на тот или иной орган. После 20-минутной экспозиции надземная часть растений в первом случае усвоила углекислоты в 1,5 раза больше, чем во втором. Наибольшие различия по интенсивности усвоения углекислоты были зафиксированы по первому

верхнему листу, соломине вместе с влагалищами листьев, а также побегам кущения и нижним листьям. Принципиальных различий по вариантам опыта в распределении ¹⁴С-ассимилятов в надземной части растений не наблюдалось. По истечении суток основная масса меченных по углероду ассимилятов сосредоточивалась в соломине. Наиболее сильно это проявлялось у растений по локально внесенному удобрению, в соломине которых аккумулировалось более половины метки, или на десять процентов больше, чем при перемешивании удобрений с почвой. При локальном питании формирование колоса у растений пшеницы идет с некоторым опережением и он, как правило, бывает больших размеров, чем у растений при разбросном внесении. Возможно, повышенный запрос на новообразованные фотоассимиляты и определяет их большее относительное и абсолютное накопление в данной части растения.

Через сутки после фотосинтетического введения ¹⁴CO₂ суммарное количество метки в надземной части растений уменьшалось при обоих способах внесения удобрений, но несколько в большей степени при ленточном его распределении. Предполагалось, что это могло быть связано с более интенсивным транспортом ассимилятов в корневую систему, обусловленным повышенным запросом на них высокосолевой ее частью. Проверка данного предположения была проведена в вегетационных опытах в условиях изолированного питания, позволявших вычленить поступление меченых метаболитов в корни разного солевого статуса. Растения в атмосфере ¹⁴CO₂ экспонировали в течение 10 минут, чтобы к минимуму свести ксилемный транспорт меченых продуктов в надземную часть. Результаты данного эксперимента в принципе подтвердили положительное действие очагового распределения элементов питания на интенсивность фотосинтеза (табл. 38), наблюдавшееся в микрополевых опытах.

Увеличение нагрузки на фотосинтетический аппарат влечет за собой активацию усвоения растениями углекислоты [Мокроносов, 1981]. В случае локального внесения удобрения повышенный запрос на ассимиляты на начальных этапах онтогенеза в значительной степени формируется за счет высокосолевой пряди. Именно в эту часть корневой системы и поступало большее количество ¹⁴С- ассимилятов (табл. 39). Низкосолевые корни, как и в случае с поглощением ¹⁵N, занимали промежуточное положение, т.е. удельное содержание радиоактивного углерода в них было ниже, чем у высокосолевых корней, и выше,

Таблица 39 Усвоение и распределение $^{14}\mathrm{CO}_2$ растениями яровой пшеницы в начале выхода в трубку, *Бк/г сухого вещества*

Способ распреде-			Корни			
1 1	Листья	Соломина	целого	в том	числе	
ления смеси			растения	НС	BC	
		10 мин				
Равномерный	2755±267	168±15	14 ± 2	_	_	
Неравномерный	3252±95	188±31	19±2	18±2	21±2	
		24				
		24 ч				
Равномерный	863±24	1630±74	626±54	_	_	
Неравномерный	956±54	1700±8	697±64	590±38	867±38	

чем в корнях при равномерном распределении элементов питания в среде. На ориентацию транспорта ассимилятов в корни растений оказывает влияние и состав питательной смеси. Показано, что размещение части корней кукурузы в полном питательном растворе с 0,1 мМ фосфора, а основной части в питательном растворе без фосфора приводило к большему поступлению ¹⁴С-ассимилятов в первую прядь, чем в корни, находившиеся в среде без данного элемента [Zhu et al., 1993]. Сходные результаты в распределении ¹⁴С-ассимилятов были получены и в случае неравномерного обеспечения корней калием [Zhu et al., 1994]. Зона корней кукурузы, находившаяся в среде без калия, характеризовалась меньшим поступлением ассимилятов.

Положительное действие гетерогенного распределения элементов питания на фотосинтетическую функцию проявляется не только в период интенсивного нарастания биомассы растений яровой пшеницы, но и на заключительных этапах онтогенеза. Подтверждением тому являются данные по усвоению углекислоты в период налива зерна. После 10-минутной экспозиции растений в атмосфере ¹⁴CO₂ удельная активность листьев и элементов колоса растений в условиях неравномерного распределения элементов питания в среде была заметно выше, чем у растений на гомогенной среде (табл. 40). Как и на ранних этапах онтогенеза в корни растений в первом случае поступало больше меченых продуктов, чем во втором. Различия по содержанию ¹⁴CO₂ в корняхразного солевого статуса после непродолжительной экспозиции были менее значительными, чем в период трубкования. Вероятно, данный факт может быть связан с опережающим старением высокосолевой

Таблица 40 Влияние способа распределения элементов питания на усвоение $^{14}\mathrm{CO}_2$ растениями яровой пшеницы в фазе молочной спелости зерна, Бк/г сухого вещества

Способ					Корни		
	Листья	Листья Соломина		я Соломина Полова	целого	в том	числе
распределения				растения	HC	BC	
Вразброс	109±16,7	44 ± 0.9	$29\pm1,4$	$2\pm0,03$	_	_	
Локально	$134\pm4,6$	$44\pm3,8$	$36\pm1,9$	$5\pm0,10$	$4\pm0,18$	$6\pm0,41$	

пряди корней в силу изменения в среде соотношения элементов питания в пользу фосфора и калия, снижением ее функциональной активности. Ограниченность информации не позволяет представить достаточно полную картину влияния гетерогенного распределения элементов минерального питания в корнеобитаемой среде на фотосинтетическую функцию и фотосинтетическое обеспечение роста как одного из важнейших факторов продукционного процесса. В недавнем прошлом отмечалось, что данные вопросы вообще относятся к числу малоизученных областей фитофизиологии [Мокроносов, 1981]. Тем не менее имеющиеся общие сведения по эндогенной регуляции фотосинтеза и факторов внешней среды, включая и характер распределения элементов питания в почве, позволяют сделать некоторые обобщения. Первое заключается в следующем. Гетерогенитет корнеобитаемой среды по элементам минерального питания положительно влияет не только на экстенсивную составляющую усвоения углекислоты (величину фотосинтетического потенциала растений и динамику его формирования в онтогенезе), но и активную составляющую – интенсивность усвоения СО2 единицей площади или массы листа и других органов. Бесспорным является факт, что локальное внесение удобрений оптимизирует процесс корневого питания растений, чем, очевидно, создаются более благоприятные условия для формирования и функционирования всех звеньев цепи усвоения СО2, начиная от первичного акцептирования углекислоты до включения первичных продуктов фотосинтеза в сложные полимеры (белки, липиды, нуклеиновые кислоты и т.д.) в самих фотосинтезирующих клетках и тканях и вовлечения их в транспортные потоки целого растения. Общеизвестно, сколь велика роль уровня обеспеченности растений азотом в содержании хлорофилла в фотосинтезирующих органах. Важным фактором механизма влияния азота на фотосинтетическую функцию листа является изменение концентрации

отдельных метаболитов. Показано, что оптимизация азотного питания вызывает повышение активности ферментов углеродного метаболизма — РДФ и ФЭП-карбоксилазы, НАДФ-дегидрогеназы, интенсифицирует процесс транспорта ассимилятов [Анисимов и др., 1981].

Эффективным способом регуляции фотосинтетической функции является изменение величины запроса на ассимиляты. Неоднократно было показано, что частичное удаление листьев у растения активирует фотосинтетическую функцию оставшихся листьев [Любименко, 1963; Петинов, Бровцина, 1964; Мокроносов, Иванова, 1971; Чиков и др., 1981, Чиков, 1987] или затемнение части фотосинтезирующих органов [Kursanov, 1933, цит. по Мокроносову, 1981]. В случае снижения запроса на ассимиляты, достигаемого удалением репродуктивных или запасающих органов растения, наоборот, интенсивность усвоения углекислоты снижается [Гуревич, Мячина, 1956; Мокроносов, 1981; Чиков, 1987; King et al., 1967; Hansen, 1970]. О возможности влияния на эндогенные механизмы активации усвоения СО2 в целом растении свидетельствуют данные о повышении фотосинтеза при изменении соотношения массы листьев и корней в пользу последних [Казарян, Дадтян, 1967; Абрамян, Арустамян, 1981]. Активация фотосинтеза наблюдается и при укоренении листьев томатов [Иванова, 1970]. Представляется, что в условиях гетерогенного распределения элементов питания в среде активация усвоения СО2 происходит не только за счет простого изменения отношения массы корней к массе фотосинтезирующих листьев. Определяющую роль в этом играет повышенная функциональная активность высокосолевой пряди корней. Формирование центра с повышенным запросом на ассимиляты, в свою очередь обеспечивающего по принципу обратной связи [Pinto, 1980] фотосинтетический аппарат необходимыми ресурсами, играет ключевую роль в активации усвоения СО2 с начальных этапов онтогенеза до отложения веществ в запас. Важную положительную роль в поддержании фотосинтеза на более высоком уровне в течение дня, вероятно, играет и лучшая обеспеченность побега водой. На растениях кукурузы при ленточном внесении удобрения отмечается меньший спад в объеме пасоки в дневные часы. Представляется, что это должно снижать уровень полуденной депрессии фотосинтеза, обычно наблюдаемой в жаркие дни.

Фактором повышения эффективности фотосинтеза, в смысле наибольшей аккумуляции усвоенной растением ФАР в хозяйственно ценной части урожая, может быть меньший расход на дыхание и поддержание гомеостаза в экстремальных условиях. Основанием для тако-

го предположения являются данные по интенсивности дыхания листьев в онтогенезе яровой пшеницы (табл. 41).

Таблица 41 Интенсивность дыхания листьев яровой пшеницы, мг CO₂ в час на 1 г сухого вещества

Вариант опыта	Начало кущения	Трубкование	Цвете- ние	Начало налива зерна	Тестообразная 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					

Определенное влияние на интенсивность усвоения углекислоты при локальном питании растений должен оказывать их гормональный статус, который, как будет показано ниже, существенно отличается от такового у растений, произрастающих на гомогенной среде. Известно, например, что абсцизовая кислота причастна к размыканию гликолатного цикла и усилению использования экспортируемых из хлоропластов фосфотриоз в синтезе органических кислот и аминокислот в ущерб синтезу сахарозы [Макеев и др., 1990]. Показано, что цитокинины стимулируют синтез белков, вызывают функциональные и структурные изменения фотосинтетического аппарата, усиливают интенсивность фотосинтеза, образование хлорофилла и каротиноидов, повышают активность ферментов пентозофосфатного цикла [Чернядьев, 1993]. Представляется, что фотосинтез как ключевая функция в продукционном процессе заслуживает детального изучения и в условиях локального питания растений. Без этого не представляется возможным понимание феномена оптимизации продукционного процесса, имеющего место при локальном воздействии гиперконцентрацией ионов на часть корневой системы растения.

Гормональный статус растений

Условия минерального питания влияют практически на все стороны жизнедеятельности растительного организма. Это – мощный фактор воздействия на рост, развитие и продуктивность растений. В регуляции перечисленных процессов современная физиология растений большую роль отводит специализированным веществам - фитогормонам. До последнего времени исследования, посвященные изучению влияния условий минерального питания на функционирование системы гормональной регуляции, были крайне малочисленны и разобщены [Weaver, Johnson, 1985]. Большей частью работы по этому вопросу связаны с дефицитом элементов питания. Выявлено, что соли азота, фосфора, калия способствуют биосинтезу ауксина [Булатова, Ищенко, 1977], влияют на передвижение индолилуксусной кислоты из побегов в корни [Булатова, Анисимов, 1978], могут приводить к увеличению ауксиновой активности подземных и надземных органов растения [Буренок, 1985; Середина, 1988]. Недостаток любого из этих элементов понижает уровень эндогенных ауксинов, при этом наибольший эффект оказывают азотные удобрения [Середина, Поздняков, 1985]. Дефицит азота сильнее снижает содержание ауксинов в надземных органах, а фосфора и калия – в корневой системе [Анисимов, Булатова, 1982]. В корнях при недостатке азота отмечалось повышение уровня ауксинов [Казарян и др., 1989].

Снижение концентрации питательного раствора приводит к понижению содержания цитокининов в листьях и повышению в корнях растений. К дефициту элементов минерального питания наиболее чувствительны травянистые растения [Казарян и др., 1988]. Азот в регуляции уровня цитокининов также играет определяющую роль. Азотное питание способствует накоплению эндогенных цитокининов в колосьях [Любарская и др., 1982]. Исключение азота из питательной среды приводит к снижению уровня цитокининов в ксилемном экссудате [Göring, Mardanov, 1976; Horgan, Wareing, 1980] и к увеличению цитокининовой активности тканей корня [Sattelmacher, Marschner, 1978]. Однако в некоторых случаях корреляции между количеством азота в среде и концентрацией цитокининов в пасоке обнаружить не удавалось [Fubeder et al., 1988].

При гетерогенном распределении удобрения в среде часть корневой системы растения функционирует в условиях локального "солевого стресса", создаваемого несколькими или одним элементом питания.

Известно, что засоление в его обычном понимании (хлоридом натрия) приводит к снижению уровня активных ауксинов [Косарева, 1986] и цитокининов [Воисаиd, Ungar, 1976]. Количество абсцизовой кислоты в растении при этом возрастает [Mizrahi et al., 1972; Downton, Loveys, 1981]. Сходные гормональные изменения в тканях растений отмечаются и при засухе [Sivacumarum, Hall, 1978]. Накопление АБК в растении наблюдается не только при избытке солей, но и при пониженном их содержании. Дефицит азота, например, повышает содержание АБК в надземных органах [Goldbach et al., 1975; Daie et al., 1979; Казарян и др., 1989]. В целом же гормональный ответ растений на условия минерального питания носит достаточно сложный характер [Кудоярова, Усманов, 1991]. Авторы обзора отмечают наличие определенной взаимосвязи системы гормональной регуляции растений с условиями их минерального питания.

Действие локального питания на гормональный статус растений до недавнего времени не привлекало вниманит исследователей. Нашими исследованиями в лабораторных условиях (гл. 3) было показано, что гетерогенитет корнеобитаемой среды по концентрации элементов минерального питания оказывает существенное влияние на содержание фитогормонов в корнях молодых растений яровой пшеницы разного солевого статуса. Однако это не находило отражения в надземной части растения. Относительная независимость гормонального статуса побега от характера распределения нитрофоски в почве была зафиксирована и в микрополевых опытах на молодых растениях твердой пшеницы Безенчукская 139. До фазы кущения растения при ленточном внесении нитрофоски содержали меньше АБК и цитокининов, чем при разбросном способе (табл. 42). Наиболее логично различия в относительном содержании этих гормонов, синтезирующихся в корневой системе растений, связать с особенностями функционального состояния ВС корней, находящихся в условиях жесткого осмотического стресса. Адаптивные перестройки ВС корней, их более высокая поглотительная, и синтетическая деятельность, интенсивная пролиферация, т.е. формирование в зоне очага густой сети мелких корешков, - все это не могло не отразиться на транспорте гормонов в надземную часть растения. Повышенная потребность в гормонах на собственные нужды корневой системы (в первую очередь - ВС корней), возможно, является основной причиной более низкого их содержания в надземных органах растений на начальных этапах его развития. Динамика вышеназванных процессов охватывает, по-видимому, довольно длительный период

Таблица 42 Концентрация фитогормонов в надземных органах пшеницы Безенчукская 139 в различные периоды онтогенеза, нг/г сырого веса

Способ	Иасть	Часть ИУК		AE	БК	Зеатин-
внесения NPK	растения	свободная	связанная	свободная	связанная	подобные
Bilecollina 141 It	ристепня	СВОООДПИЯ	СБИЗЦІПЦИ	СВОООДПИЯ	СБИЗЦППИИ	вещества
		Фаза	2-3 листьев			
NPК вразброс	Надземная	$32,2\pm4,9$	81,3±11,1	2990±1120		339±25
NPK локально	часть	$32,6\pm1,3$	$75,6\pm0,2$	1160±380		268±16
		К	ущение			
NPK вразброс	Надземная	2350±950	4470±40	$62,4\pm14,8$	146 ± 21	$2,56\pm1,28$
NPK локально	часть	1560±380	3840±190	$68,3\pm24,9$	117±10	$1,96\pm0,18$
		Начало	трубковани	Я		
NPK вразброс	Надземная	$8,28\pm1,34$	28,5±3,8	$41,4\pm9,8$	59,6±28,7	$0,62\pm0,2$
NPK локально	часть	$8,58\pm0,98$	$35,7\pm2,5$	33±4,9	$77,4\pm23,5$	$1,14\pm0,2$
		Тру	бкование			
NPK вразброс	TT.	47,5±16,5	$36\pm1,6$	36±6	39±19	196±39
NPK локально	Листья	49,2±15,8	84,1±21,1	119±76	202±90	508±52

(3-4 недели) и завершается к началу наиболее интенсивного роста и морфогенеза надземной части растения. В фазу кущения большим содержанием связанной ИУК в побеге характеризовались растения при равномерном распределении NPK. Эти результаты согласуются с преобладанием в растениях этого варианта абсцизовой кислоты в предыдущий срок. Имеются данные о том, что АБК стимулирует конъюгацию ИУК [Evans, 1984]. Поскольку конъюгаты образуются из свободной ИУК, резонно предположить, что в какой-то момент между первым и вторым отбором проб концентрация индолилуксусной кислоты была достоверно выше в растениях этого варианта, чем при локальном питании, а к фазе кущения различия по этому показателю стали менее значимыми. Известно, что снижение концентрации ауксинов в растении приводит к уменьшению апикального доминирования и появлению дополнительных побегов. Возможно, с более низким содержанием ауксинов в главном побеге можно связать столь часто наблюдающийся эффект повышения числа побегов кущения при локальном внесении удобрений.

В непродолжительный период между кущением и началом выхода в трубку у растений при локальном питании, вероятно, завершаются

становление гормонального статуса, соответствующего условиям гетерогенного распределения элементов минерального питания, процессы адаптации корневой системы к очагу повышенного содержания ионов, стабилизируются донорно-акцепторные отношения между надземной частью и корнями, формируется более высокий уровень согласованности ключевых физиологических функций, определяющих продукционный процесс. Показателем завершения этих процессов является то, что в начале трубкования содержание связанной ИУК и зеатинподобных веществ в надземной части растений при локальном питании заметно выше, чем у растений на фоне разбросного внесения удобрения. В фазу трубкования, т.е. в период активного роста соломины и листового аппарата, концентрация всех исследованных гормонов в молодых листьях растений в условиях гетерогенитета корнеобитаемой среды была в два и более раза выше, чем при равномерном распределении NPK. Различий не было лишь по удельному содержанию свободной индолилуксусной кислоты (табл. 42).

В условиях гетерогенного распределения NPK в почве растения характеризуются более интенсивной ростовой функцией, основу которой составляют активно протекающие митотические процессы. Повышенное содержание цитокининов в надземных органах в этот период может быть одним из условий, обеспечивающих данный процесс, поскольку известно, что цитокинины могут влиять на активность клеточного деления и ростовые параметры. Исходя из результатов наблюдений за ксилемным транспортом, можно предполагать, что основным донором зеатинподобных веществ являются высокосолевые корни. В период активного роста злаков усиливается рост средних междоузлий, листовых пластинок, изменяется соотношение между ростом сосудистых пучков в листьях и клеток листовой паренхимы. На этом этапе онтогенеза происходит также формирование цветков, образование микро- и макроспор в клетках внутреннего слоя оболочки пыльника, идет процесс усиленного роста генеративных органов [Куперман, 1984]. Таким образом, гормональный баланс растения на данном этапе развития определяет не только рост вегетативных органов, но и влияет на формирование генеративных, детерминируя структурные элементы структуры колоса. Лучшая обеспеченность колоса связанной ИУК и зеатинподобными веществами в период колошения (рис. 19), по нашему мнению, является показателем метаболической активности органа. Известно, что повышение концентрации цитокининов активизирует синтетические процессы [Кулаева и др., 1984].

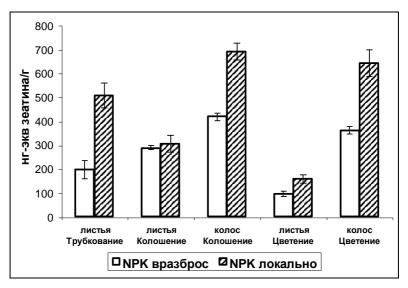


Рис. 19. Концентрация цитокининов в органах яровой пшеницы Безенчукская 139 при разбросном и равномерном распределении внесении NPK

Цветение – один из наиболее "чувствительных" этапов в онтогенезе большинства растений. Гормональный баланс влияет на сроки зацветания, пол цветков и их количество [Чайлахян, 1988]. Экзогенные цитокинины на данном этапе приводят к увеличению числа завязывающихся семян и их последующих размеров [Кулаева и др., 1984]. Высокое содержание цитокининов в тканях колоса растений при локальном питании в период колошения и цветения согласуется с данными лучшей озерненности колоса и большей массы зерновок. Неодинаковое влияние условий минерального питания на концентрацию фитогормонов в органах растений пшеницы четко прослеживается и на заключительных этапах онтогенеза. В период формирования и налива зерновок доминирующее положение в донорно-акцепторных отношениях занимают колос и формирующиеся в нем зерновки. С появлением зерновок, мощных аттрагирующих центров, в содержании и соотношении абсцизовой кислоты и зеатинподобных веществ в вегетативных и генеративных органах растений пшеницы возникали заметные различия. Если в фазе цветения большее содержание цитокининов отмечалось в листьях растений, развивавшихся в условиях гетерогенной среды, то в период формирования зерна, наоборот, больше цитокининов обнаруживалось в листьях контрольных растений (рис. 20). По концентрации АБК в вегетативных органах во время цветения значимых различий между растениями обоих вариантов опыта не установлено,

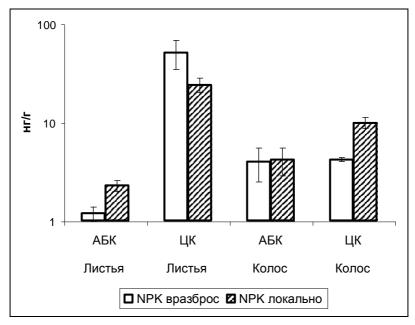


Рис. 20. Концентрация фитогормонов в органах яровой пшеницы Безенчукская 139 в период формирования зерновок при разбросном и локальном внесении удобрения

а в период формирования зерна при локальном питании отмечена повышенная концентрация свободной АБК в листьях. Цитокининовый статус колосьев растений при локальном питании в этот период был стабильно выше, чем в контроле. Таким образом, в период формирования зерна локальное питание приводит к резким различиям в гормональном статусе вегетативных и запасающих органов (рис. 21): в листьях содержится больше абсцизовой кислоты и меньше цитокининов, а в колосе накапливается значительно больше цитокининов, чем у контрольных растений. Поскольку абсцизовая кислота способствует старению листьев злаков, а цитокинины, напротив, задерживают этот

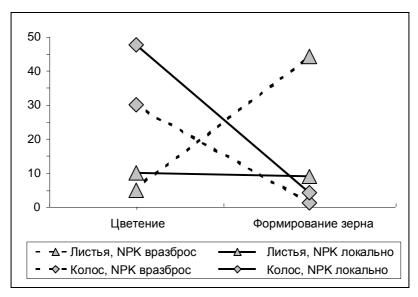


Рис. 21. Соотношение ЦК/АБК в органах яровой пшеницы Безенчукская 139 при разбросном и локальном внесении удобрения

процесс [Maitra, Sen, 1987], создаются более благоприятные условия для оттока ассимилятов и продуктов гидролиза сложных полимеров вегетативных органов в колосья. Такую оптимизацию гормонального баланса под влиянием локального питания можно, по-видимому, считать основной причиной повышенной реутилизации веществ из вегетативных органов в зерновки и ускоренного экспорта ¹⁴С-продуктов из верхних листьев, наблюдающихся при использовании данной технологии внесения удобрений [Трапезников, 1983; Трапезников и др., 1989].

На этом и последующих этапах онтогенеза содержание фитогормонов в колосьях определяется главным образом их уровнем в развивающихся зерновках [Michael, Beringer, 1980]. Иммуноанализ зерновок молочной спелости показал еще более существенное, чем это наблюдалось в вегетативных органах, влияние способа внесения удобрений на содержание гормонов. Так, при локальном питании уровень ауксинов в зерновках был вдвое, зеатинподобных веществ – в пять, а абсцизовой кислоты – почти в десять раз выше, чем при равномерном распределении элементов питания в почве (рис. 22). Связь ауксинов и ци-

токининов с аттракцией ассимилятов общеизвестна. Ниже будет показано, что колосья растений при локальном питании характеризуются и более высокой аттрагирующей способностью. Повышенная концентрация абсцизовой кислоты в зерновках в период их формирования и налива, вероятно, играет свою положительную роль, поскольку АБК в этот период участвует в регуляции флоэмного транспорта ассимилятов в зерновки [Hein et al., 1984; Brenner et al., 1985; Clifford et al., 1986; и др.].

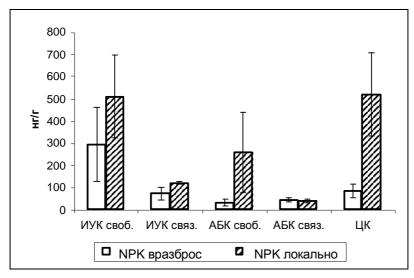


Рис. 22. Концентрация фитогормонов в зерновках молочной спелости яровой пшеницы Безенчукская 139 при разбросном и локальном внесении удобрения

Таким образом, гормональный ответ растений на локализацию элементов питания в среде как бы подразделяется на два основных этапа: первый – когда изменения гормонального статуса происходят пре-имущественно в корневой системе растения; второй – когда ощутимые сдвиги в системе гормональной регуляции проявляются в надземной части. Первичный эффект локального воздействия повышенной концентрацией ионов на гормональный статус корней фиксируется через несколько часов. Приблизительно через неделю после начала воздействия, наряду с формированием морфофункционального солевого статуса корневых прядей, стабилизируется и его фитогормональная

составляющая. При этом в ответные реакции на локальное воздействие минеральных солей вовлекается и низкосолевая прядь, т.е. участвует вся корневая система растения. Высокая мобильность изменений в гормональном статусе корневых прядей на первых порах практически не затрагивает надземные органы растения. Сравнительно устойчивые различия в концентрации отдельных фитогормонов в надземной части контрольных и опытных растений пшеницы фиксируются лишь после фазы кущения, достигая максимума в период трубкования, цветения, формирования и налива зерна. Сходные результаты были получены и при исследовании ксилемного транспорта гормонов в растениях кукурузы.

Представляется, что изложенные результаты позволяют считать локальное питание достаточно действенным фактором регуляции и оптимизации гормонального статуса растений на всех этапах их жизнедеятельности. В начальный период развития это находит отражение в более активно протекающих ростовых и морфогенетических процессах. На заключительных этапах онтогенеза лучшая обеспеченность запасающих органов и тканей фитогормонами, как факторами аттракции веществ, должна оказывать положительное влияние на донорноакцепторные взаимодействия в целом растении.

Транспорт веществ и донорно-акцепторные отношения органов растения

Транспорт веществ, наряду с электрофизиологическими процессами, является одной из ключевых функций, лежащей в основе интеграции отдельных органов растения в единую целостную систему. Уровень взаимодействия органов, особенно корневой системы и побега, согласованности и синхронности их функциональной активности определяет в конечном итоге величину урожая и его качество. Вероятно, важностью данной проблемы и объясняется то большое внимание, которое уделялось ее изучению многими исследователями. Вопросы транспорта веществ в высокодифференцированной системе, каковой является растение, детально рассмотрены в ряде специальных работ [Курсанов, 1960, 1973, 1976; Кларксон, 1978; Най, Тинкер, 1980; Люттге, Хигинботам, 1984; Вахмистров, 1991]. Транспорт веществ охватывает все уровни организации растительного организма: от органоидно-

го до взаимодействия функционально различных органов. В нашем случае наибольший интерес представляют особенности донорно-акцепторных отношений между корнем и побегом растения, произрастающего в условиях искусственно создаваемого гетерогенитета среды. Данная ограниченность задачи обусловливается недостаточной изученностью возможной специфики транспорта веществ в растении, когда часть его корневой системы функционирует в условиях экстремально высокого содержания элементов минерального питания.

Передвижение веществ в целом растении во многом обусловлено различными функциями побега и корня. Наиболее характерной функцией корня является поглощение элементов минерального питания и воды. Наряду с этим корень является местом синтеза ряда гормонов (АБК, цитокининов) и других метаболитов. Тем самым корневая система растения является донором важнейших для функционирования побега веществ. Основная функция побега заключается в преобразовании солнечной энергии в химическую в процессе ассимиляции СО2 и распределении ее по всему растению, в том числе в корни. Взаимообмен веществом и энергией данных частей растения осуществляется посредством флоэмной и ксилемной транспортных систем, с помощью которых происходит перераспределение веществ от места их образования (донора) к месту потребления (акцептору). До настоящего времени пока еще нет единства взглядов в отношении движущей силы аттракции фотоассимилятов в растении. В обширном и детальном труде А.Л.Курсанова [1976], посвященном транспорту ассимилятов в растении, рассматриваются три возможных фактора, определяющих интенсивность и направленность данного процесса: 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 меристематические ткани посылают запрос в производящие органы в виде биоэлектрических сигналов. Это более быстрый путь передачи информации, чем скорость передвижения фитогормонов, и он более соответствует скорости ответных реакций на запрос [Приступа, Курсанов, 1957]. 3. Согласно третьему мнению [Wardlaw, 1968], сила запроса той или иной ткани или органа определяется скоростью и полнотой использования ею поступивших ассимиля-TOB.

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. Отмечается, что изучение таких смещений приближает нас к возможности регуляции использования ассимилятов для роста или для отложения их в запас [Курсанов, 1976]. На каждом этапе развития растения обычно имеют несколько аттрагирующих зон [Курсанов, 1976; Мокроносов, 1981]. К их числу относятся верхушечная меристема стебля, кончики корней, формирующиеся плоды и запасающие паренхимные ткани. В онтогенезе растения происходит последовательная, генетически обусловленная смена аттрагирующих центров, обеспечивающая синхронизацию синтеза ассимилятов и их потребления [Прокофьев и др., 1957; Беликов, 1955, 1973]. К перераспределению ассимилятов в пользу запасающих 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 [Foltýn et al., 1978].

Вопросы влияния уровня минерального питания на распределение ассимилятов у растений привлекали внимание многих исследователей. Наиболее подробно они излагаются в ряде обзоров [Анисимов, 1973; Курсанов, 1976; Moorby, 1977] и отдельных статьях [Анисимов, 1978; Тарчевский и др., 1973; Печенов, 1973; 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 цитокининами наливающихся зерновок в накоплении ими белков и углеводов [Michael et al., 1970]. Отмечается, что у картофеля транспорт 14С-ассимилятов к клубням сопряжен с содержанием в них ауксинов [Борзенкова, Мокроносов, 1973]. Ориентирующее действие на флоэмный транспорт ассимилятов оказывают и гиббереллины. На примере яровой пшеницы показано, что полив растений в фазу колошения индолилмасляной (ИМК) и индолилуксусной (ИУК) кислотой усиливает транспорт ¹⁴С-ассимилятов в корни и значительно повышает массу целых растений, включая зерновки [Чиков, 1987]. Данное воздействие вызывало изменения в интенсивности и направленности транспорта ассимилятов, сходные с действием удаления части колоса.

Многочисленными экспериментами показана реальная возможность активного вмешательства во взаимодействия производящих и запасающих органов, регулирование их конкурентных отношений. В принципе конкурентные отношения потребляющих органов между собой могут решаться либо путем усиления метаболической активности одних, либо подавления - 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]. В ряде работ показано, что после фазы цветения - формирования семян пшеницы наблюдается снижение фотосинтеза, обусловленное затуханием функциональной активности корневой системы. Умеренное сокращение числа колосков у яровой пшеницы и ячменя активизирует рост корней и повышает биомассу надземных органов [Коновалов, 1966, 1981]. Экспериментами на нескольких сортах яровой пшеницы установлено, что удаление части колосков в фазу колошение-цветение существенно изменяет топографию распределения ассимилятов в растении [Чиков, 1987]. Во всех случаях подобная операция приводила к увеличению массы вегетативных органов и выполненности зерновок. А при удалении трех верхних колосков достигалось и общее повышение урожая зерна по сравнению с контролем до 30%. Изменение соотношения емкости акцептора, достигаемое путем удаления части колоса у сортов озимой пшеницы, и доноров ассимилятов (листьев) приводит к существенным изменениям в распределении азотистых веществ в период налива зерна [Pérez et al., 1989].

¹⁴Cдетерминированность поступления Четко выраженная 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. Большая часть ассимилятов у молодых растений подсолнечника поступает в корни и в том случае, когда они испытывают недостаток в питательной среде азота и фосфора [Станов, Попов, 1978]. 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]. Представляется интересной точка зрения, что регуляция системы донор и акцептор ассимилятов в растении может осуществляться через взаимодействие флоэмного потока транспортируемых веществ с ксилемным [Чиков, 1990].

Краткий экскурс в историю изучения процесса распределения продуктов фотосинтеза в растении, в значительной мере определяющего величину и качество урожая, позволяет сделать некоторые обобщения. Генетическая детерминированность взаимодействия производящих и потребляющих ассимиляты органов в онтогенезе растения не является абсолютной. Изменением условий произрастания, в частности уровня минерального питания, открывается реальная возможность для усиления усвоения растениями углекислоты и коррекции распределения ассимилятов между органами. Многими исследователями подчеркивается большая роль функциональной активности корневой системы в период отложения веществ в запас, когда конкурентные отношения между органами запасания веществ (колос, клубень, корнеплод) и корневой системой достигают наибольшей напряженности. В этот период даже несильно выраженная переориентация транспорта ассимилятов в пользу корней в конечном итоге приводит к повышению биологической продуктивности растения, включая его хозяйственно ценную часть. Значительная роль в ориентации транспорта ассимилятов отводится уровню содержания в органах растения фитогормонов.

Из предыдущего изложения следует, что гетерогенное распределение элементов минерального питания в корнеобитаемой среде является мощным фактором активации многих физиологических функций (поглощающей и синтетической деятельности корней, ксилемного транспорта веществ, фотосинтеза, роста и органогенеза). Поскольку все эти процессы прямо или косвенно зависят от уровня энергетического обеспечения, то можно было ожидать и определенных изменений в транспорте и распределении фотоассимилятов в растении при локальном питании. Использование метода изотопных индикаторов (¹⁴CO₂) позволило выявить ряд важных отличий в распределении ¹⁴С-ассимилятов у растений, произраставших в условиях гомогенного и гетерогенного распределения элементов минерального питания в среде.

Первые наблюдения за распределением 14 С-ассимилятов и его зависимости от способа внесения нитрофоски были проведены на растениях яровой пшеницы Саратовская 36. Удобрения в дозе (NPK) $_{60}$ вносили вразброс с перемешиванием со слоем почвы 0-10 см и лентой на

глубину 10 см. При ленточном размещении удобрения растения в фазу трубкования характеризовались повышенной интенсивностью усвоения ¹⁴CO₂ (табл. 43). Некоторые различия по вариантам опыта наблю-

Таблица 43 Влияние способа внесения нитрофоски на фотосинтетическое включение $^{14}\mathrm{CO}_2$ в надземные органы яровой пшеницы в фазе трубкования, $\mathcal{S}\kappa$

Opposi	Вразброс		Локально	
Орган	на 1 г	на орган	на 1 г	на орган
1 лист сверху	1066	78	1452	109
2 лист сверху	1082	69	1390	97
3 лист сверху	1257	67	1488	68
Соломина +влагалище	99	20	181	49
Побеги кущения +нижние листья	399	82	839	158
ВСЕГО	_	316	_	481

Примечание. Различия по способам внесения удобрения достоверны при Р≥0,95

дались и в распределении новообразованных ассимилятов, особенно через 24 часа после введения $^{14}\mathrm{CO}_2$ (табл. 44). У растений по локально внесенному удобрению донорская функция третьего листа сверху, а также боковых побегов и нижних листьев была выражена более рельефно, чем при разбросном способе. Так, например, относительное количество $^{14}\mathrm{C}$ в третьем листе в первом случае уменьшилось за сутки в пять раз, во втором — в три раза. Сходная картина наблюдалась и в отношении побегов кущения и нижних листьев. Вероятно, эти различия были обусловлены более высоким уровнем завершенности роста данных органов, чем у растений на фоне перемешивания удобрения с почвой. Из литературы известно, что листья растений становятся

Таблица 44

Распределение ¹⁴С-ассимилятов в надземной части растений яровой пшеницы в фазе трубкования, %

Operavi	Вразб	брос	Локально		
Орган	20 минут 24 час		20 минут	24 часа	
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	
Побеги кущения +нижние листья	28,2	22,8	33,5	17,4	

донорами ассимилятов для других органов лишь по достижении ими не менее двух третей своей обычной величины [Курсанов, 1976). Через сутки после введения $^{14}\mathrm{CO}_2$ основная масса $^{14}\mathrm{C}$ в обоих случаях аккумулировалась в соломине вместе с влагалищами листьев. Но наиболее рельефно это проявлялось у растений при ленточном размещении нитрофоски: почти две трети $^{14}\mathrm{C}$ -ассимилятов от их общего количества в надземной части приходилось на соломину, в то время как на контроле оно не достигало и 50%. Представляется, что эти различия во временном депонировании новообразованных ассимилятов в определенной степени обусловливались более высоким уровнем запроса на них формирующегося колоса. Известно, что на фоне гетерогенитета среды у растений яровой пшеницы обычно закладывается более крупный колос с большим числом колосков.

В этих же экспериментах на почве были выявлены значительные различия по вариантам опыта по содержанию в побеге 14С в течение суток. При разбросном внесении нитрофоски оно изменялось незначительно (рис. 23). В то же время у растений при ленточном внесении нитрофоски через 6 часов после введения ¹⁴CO₂ количество меченых продуктов снижалось более чем в три раза по сравнению с предшествующим сроком определения и заметно возрастало через 24 часа. Более интенсивный возврат меченых продуктов в побег с ксилемным экссудатом был подтвержден в экспериментах на кукурузе (рис. 11). Последующие эксперименты показали, что при гетерогенном распределении элементов питания в среде в корни растений поступает больше ассимилятов, чем при равномерном (табл. 39, 40). При этом в качестве основного акцептора ассимилятов выступает высокосолевая прядь корней, характеризующаяся, как это было показано в предыдущих разделах книги, наиболее высокой функциональной активностью. Определенный вклад в формирование силы запроса вносит также и низкосолевая прядь корней. В нее поступает ассимилятов больше, чем в корни растений на гомогенной среде. Эти результаты согласуются с рядом других показателей, характеризующих функциональную активность данной части корневой системы растения: поглощением 15N, содержанием фитогормонов и т.д. Сходные результаты в распределении 14Сассимилятов в корни разного солевого статуса были получены на молодых растениях картофеля и томатов [Трапезников, 1983]. Высокосолевая прядь корней характеризовалась значительно более высокой удельной и общей активностью, чем низкосолевая. По данным показателям через сутки после усвоения ¹⁴СО₂ корни растений томатов раз-

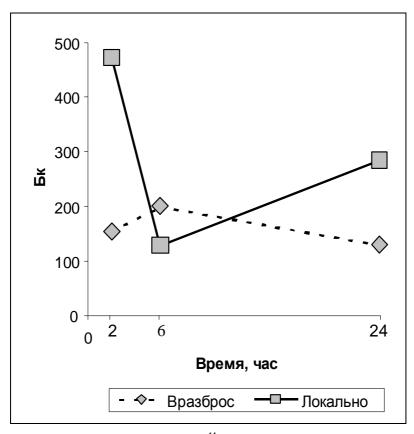


Рис. 23. Изменение содержания 14 С-продуктов в надземной части растений яровой пшеницы в течение суток при различных способах внесения (NPK) $_{60}$

личались в два – три раза. В высокосолевой пряди содержалась и относительно большая доля меченого углерода от его суммарного количества в целом растении (рис. 24).

Влияние способа внесения элементов минерального питания на интенсивность усвоения углекислоты и распределение ассимилятов не ограничивается начальными этапами онтогенеза растений пшеницы. Оно сохраняется и в период отложения веществ в запас, т.е. тогда, когда в растении сформирован и функционирует такой мощный центр

аттракции ассимилятов, как зерновка. В микрополевых опытах было установлено, что в начале налива зерна растения яровой пшеницы Саратовская 36 на фоне ленточного внесения (NPK) $_{60}$ ассимилировали $^{14}\mathrm{CO}_2$ примерно в 1,5 раза больше, чем при перемешивании со слоем почвы 0-10 см. Позднее сходные результаты были получены и в условиях вегетационного опыта (песчаная культура), где гетерогенность корнеобитаемой среды создавалась путем неравномерного (в соотношении 0,3:0,7) распределения питательной смеси Хогланда-Арнона.

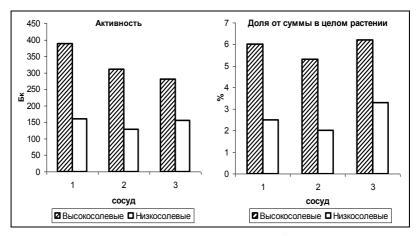


Рис. 24. Общая активность и распределение 14 С-ассимилятов по прядям корней разного солевого статуса у растений томатов через сутки после введения 14 СО $_2$

Наблюдения за распределением 14 С-ассимилятов по органам растений в микрополевом опыте позволили выявить ряд особенностей. Через 20 минут экспонирования растений в атмосфере 14 СО $_2$ в соломине растений при ленточном размещении нитрофоски содержалась почти половина меченых продуктов от их общего количества в надземной части (табл. 45). У растений при разбросном внесении удобрений доля 14 С-ассимилятов, аккумулированных в соломине, была заметно ниже. По прошествии 12 часов после введения метки наблюдалась противоположная картина: у растений при локальном питании в соломине оставалось менее трети, а при разбросном внесении в данном органе сосредоточивалась половина меченых продуктов. Резкое снижение доли 14 С-ассимилятов в соломине у опытных растений (на 20% по сравнению с

Таблица 45

Распределение ¹⁴C-ассимилятов в надземной части яровой пшеницы

Распределение ¹⁴С-ассимилятов в надземной части яровой пшеницы Саратовская 36 при фотосинтетическом включении ¹⁴СО₂ в начале налива зерна, %

Орган	(N	(NPK) ₆₀ вразброс				(NPK) ₆₀ локально			
Орган	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	38,2	
Зерно	0,7	3,9	18,8	31,2	0,5	4,2	31,9	40,2	

их первоначальной величиной после 20-минутной экспозиции) сопровождалось заметно большим поступлением метки в зерновки.

О положительном действии локального питания на распределение новообразованных ассимилятов свидетельствуют также данные о динамике их экспорта из фотосинтезирующих органов в течение суток (рис. 25). Известно, что в период налива основной вклад в транспорт веществ в зерновки вносят верхние листья. Значительные различия в скорости оттока меченых продуктов из первых трех верхних листьев контрольных и опытных растений наблюдаются уже через два часа после усвоения ¹⁴СО₂. Характер распределения элементов питания в среде, вероятно, оказывает определенное влияние и на роль соломины в дальнем транспорте ассимилятов и временном их депонировании. В соломине при разбросном способе внесения NPK через два часа после введения ¹⁴СО₂ отмечалось увеличение количества метки по сравне нию с 20-минутной экспозицией, а на гетерогенной среде оно уменьшилось примерно на 30%. По прошествии 12 часов в первом случае оно оставалось практически на уровне, который был зафиксирован сразу после окончания введения метки, а во втором – снизилось до 30%. Резкий спад затем сменялся подъемом содержания ¹⁴СО₂, и через сутки он превышал 40%-й уровень. При меньших интервалах между определениями интенсивности оттока ассимилятов из фотосинтезирующих органов в потребляющие, вероятно, была бы получена более детальная картина происходящих изменений. Однако и имеющиеся данные позволяют предполагать о положительном влиянии гетерогенитета среды на дальний транспорт ассимилятов по флоэме. Механизм

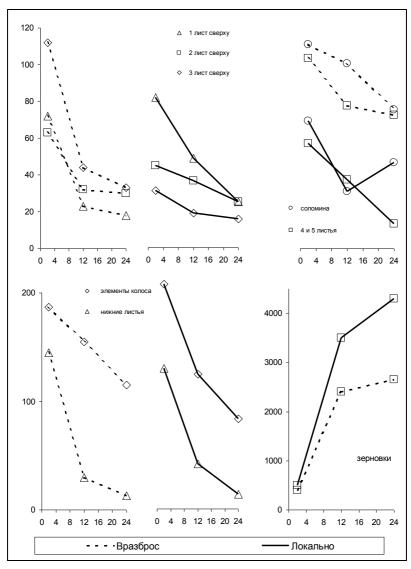


Рис. 25. Экспорт 14 С-ассимилятов из вегетативных органов яровой пшеницы и их поступление в зерновки, % от их количества после 20 мин экспонирования в атмосфере 14 CO₂

данного явления не известен. Возможно, что высокая мобильность в содержании и распределении ассимилятов в соломине пшеницы в период налива обусловливается повышенной аттрагирующей способностью основных потребителей ассимилятов: зерновок и корневой системы.

При равномерном распределении элементов минерального питания также менее выражены изменения в интенсивности поступления и оттока ассимилятов, чем на гетерогенной среде. Но в последнем случае наблюдается более интенсивное поступление ¹⁴С-продуктов в зерновки (рис. 25). Данный факт подтверждается и экспериментами на отделенных от растений колосьях с частью верхнего междоузлия путем постановки их на раствор ¹⁴С-лейцина [Павлов, Колесник, 1974]. Для этого использовали растения, выращенные в микрополевых опытах при разбросном и ленточном внесении нитрофоски в дозе 60 кг д.в. на 1 га. Наблюдения за динамикой накопления 14С-лейцина в течение суток показали, что зерновки растений обоих сортов яровой пшеницы при локальном внесении удобрения характеризовались более высокой аттрагирующей способностью, чем при его перемешивании с верхним слоем почвы (рис. 26). Последнее согласуется с более высоким содержанием в зерновках зеатинподобных веществ, являющихся мощным фактором аттракции ассимилятов. Из изложенного следует, что локальное питание растений при определенных условиях является действенным фактором регуляции интенсивности усвоения растениями углекислоты и распределения новообразованных ассимилятов по органам растения. Обобщение имеющихся результатов позволяет представить общую картину взаимосвязи и взаимообусловленности корневого и воздушного питания растений в специфических условиях неравномерного распределения элементов питания в среде.

Наличие очага повышенного содержания элементов питания, в контакт с которым через несколько дней после прорастания семян входит часть корневой системы, существенно облегчает их поиск и усвоение. Результатом активации поглотительной и синтетической функций корней и интенсивной пролиферации является формирование надежного донора элементов питания и метаболитов, включая фитогормоны, для побега. Тем самым создаются благоприятные условия для формирования фотосинтетического аппарата. Повышенный запрос на ассимиляты со стороны корневой системы активирует фотосинтетическое усвоение углекислоты и более жестко детерминирует распределение ассимилятов, ориентируя их поток преимущественно в высокосолевую

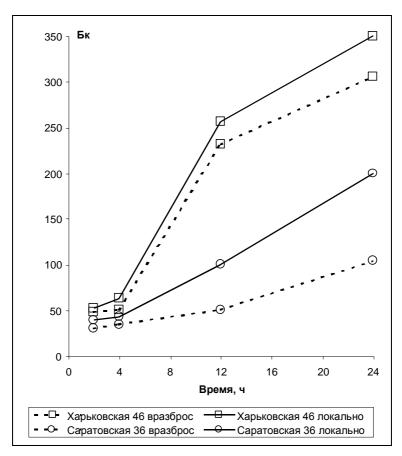


Рис. 26. Влияние способа внесения (NPK) $_{60}$ на аттрагирующую способность зерновок яровой пшеницы

часть корней. Последнее наблюдается не только на начальных этапах жизни растения, но и в период отложения запасных веществ. Тем самым на высоком уровне поддерживается функциональная активность корневой системы, что, в свою очередь, положительно сказывается и на интенсивности фотосинтеза. Все это в конечном итоге должно приводить к снижению уровня конкуренции за ассимиляты между корневой системой и запасающими органами. Фонд ассимилятов в этот напряженный для донорно-акцепторных отношений период достаточен

для поддержания нормального функционирования как производящих, так и запасающих органов растения.

Данные по ксилемному и флоэмному транспорту веществ, относительной функциональной специализации прядей корней разного солевого статуса позволяют представить специфику донорно-акцепторных отношений в целом растении в условиях локального питания в виде следующей схемы (рис. 27). Наряду с распределением потока веществ,

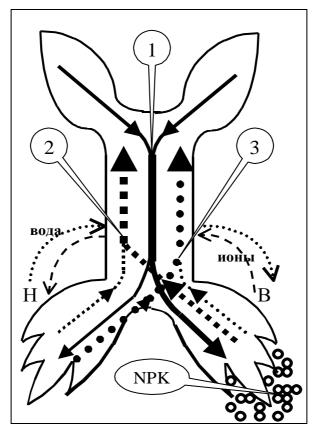


Рис. 27. Схема основных транспортных потоков в растении при локальном применении удобрения:

В – высокосолевые корни, Н – низкосолевые корни. 1 – продукты фотосинтеза; 2 – ионы, аминокислоты, АБК, ЦК; 3 – вода (Толщина линий соответствует интенсивности потока)

отражающих особенности взаимодействия побега и корневой системы в условиях локального питания растений, имеются экспериментальные данные, позволяющие отразить и взаимодействие отдельных ее прядей. При определенных условиях высокосолевая прядь корней может быть донором азота, калия и, возможно, других ионов для низкосолевой. Последняя, в свою очередь, может быть донором воды для корней, испытывающих жесткий осмотический стресс. Представляется, что данная принципиальная схема донорно-акцепторных взаимодействий верна для тех случаев, когда сила воздействия очага повышенного содержания ионов на корневую систему не будет превышать адаптивные возможности растения к данному фактору. Чрезмерно высокая доза локально внесенного удобрения может стать причиной ингибирования роста побега, нарушений нормального хода формирования колоса и его генеративной сферы, что наблюдалось нами на яровой пшенице. На растениях картофеля в период клубнеобразования и на растениях кукурузы в фазу цветения початка при локальном внесении высокой дозы нитрофоски отмечалась переориентация потока ¹⁴С-ассимилятов в пользу низкосолевой пряди корней [Трапезников, 1983]. Негативное влияние на физиологическое состояние растений и продукционный процесс могут оказывать и нарушения в метаболизме азота высокосолевых корней, подобные тем, которые происходят у растений при засолении [Строгонов, 1962].

Для взаимодействия побега и корневой системы важное значение должно иметь и то, какая часть последней будет подвержена локальному "солевому стрессу". При одной и той же концентрации элементов питания эффект локализации с повышением доли корней, подвергаемых воздействию, может меняться в широких пределах. Представляется, что это имеет важное методическое значение, особенно при постановке экспериментов с ограниченным объемом корнеобитаемой среды.

Направленность транспорта ассимилятов определяется не только силой запроса акцептора, но и выталкивающей или нагнетающей составляющей, от которой зависит интенсивность транспорта ассимилятов из хлоропластов и их загрузка в флоэмные окончания [Курсанов, 1976]. На основании ряда косвенных данных можно предполагать, что локально питание оказывает положительное влияние на механизмы регуляции транспорта ассимилятов и на данном уровне.

Важным эндогенным механизмом интенсификации фотосинтетической функции и детерминации потока ассимилятов в потребляющие и запасающие органы растения является скорость их использования в

синтезе более сложных соединений: аминокислот, амидов, белков, крахмала, жиров и т.д. Исходя из ряда данных, можно предполагать, что локальное питание прямо или косвенно действует на метаболизацию сахарозы, являющейся основной транспортной формой фотоассимилятов. Представляется, что данные вопросы заслуживают внимания и детального изучения.

Общеизвестно, что величина и качество урожая во многом определяются уровнем использования веществ, накопленных растением задолго до формирования запасающих органов (зерновок, клубней, корнеплодов). По вопросу реутилизации веществ существует обширная литература. Примерно две трети белка в зерновках пшеницы синтезируются за счет использования азота вегетативных органов [Павлов, 1967, 1984]. По другим данным, в составе зерновок количество реутилизированного азота колеблется от 30 до 70% [Кондратьев, 1990]. Между количеством азота в вегетативной массе пшеницы в фазе колошения – цветения и белковостью зерна в полную спелость существует прямая корреляция. Поэтому воздействия, направленные на увеличение фонда азота в вегетативных органах (усиление азотного питания) или изменение соотношения массы вегетативных органов и колоса приводят к повышению белковости зерна. Существует мнение, что реутилизация веществ у яровой пшеницы имеет место только при неблагоприятных условиях произрастания [Кумаков и др., 1991; Кумаков, 1980]. При засухе, полегании, болезнях, снижающих прирост сухого вещества после колошения, дополнительно мобилизуются запасы, созданные до цветения, и за счет этих вторичных источников может создаваться до 50% массы зерна [Кумаков и др., 1991].

Наши наблюдения показали, что реутилизация элементов минерального питания и ¹⁴С –продуктов в растениях пшеницы в определенной степени зависит и от способа внесения основного минерального удобрения. Первыми фактами, побудившими обратить внимание на данное явление, послужили результаты по химическому составу вегетативных органов яровой пшеницы в полную спелость. У растений по локально внесенному удобрению содержание общего азота, фосфора было ниже, чем у растений при разбросном способе. Позднее было показано, что относительное количество азотистых и фосфорных соединений в зерновках яровой пшеницы от их общего количества в надземной части оказывается более высоким, чем при разбросном внесении удобрения (табл. 46). Положительный эффект локального питания на распределение данных элементов наблюдался как на серой лесной

Содержание азота и фосфора в зерне, % от их общего количества в надземной части яровой пшеницы

Crossic processing virialization	Красноуф	оимская 68	Харьковская 46		
Способ внесения удобрения	N	P_2O_5	N	P_2O_5	
Без удобрения	82,3	87,9	67,0	71,4	
Вразброс	71,4	81,4	65,5	73,7	
Локально	80,0	88,4	70,8	79,9	

почве (сорт Красноуфимская 68), так и выщелоченном черноземе (сорт Харьковская 46). По степени аккумуляции азота и фосфора в зерновках растения при ленточном внесении NPK приближались к растениям, произраставшим без внесения удобрений, или даже превосходили их, как это наблюдалось у твердой пшеницы. Из литературы известно, что растения твердой пшеницы характеризуются более слабым оттоком веществ из вегетативных органов в зерновки по сравнению с растениями мягкой [Полимбетова, 1972]. В данном случае локальное питание выступает в качестве фактора оптимизации генетически обусловленного недостатка, свойственного растениям данного вида. Представляется, что наблюдаемое явление в значительной мере обусловливается изменениями, происходящими в гормональном статусе вегетативных органов и зерновок. Как было показано выше, локальное питание значительно повышает содержание в колосе и зерновках ауксинов и цитокининов, обладающих мощным аттрагирующим эффектом. Это и приводит к более жестко выраженной детерминации направленности транспорта как новообразованных фотоассимилятов, так и продуктов распада сложных полимеров и минеральных веществ, накопленных растением до налива зерновок. Известно, что реутилизация веществ в наиболее яркой форме проявляется в условиях дефицита элементов минерального питания в среде. Сходная ситуация может возникать и при слабой их доступности корневым системам, например, при засухе.

При гетерогенном распределении удобрения большая часть корневой системы растений функционирует в условиях невысокого содержания элементов питания и по данному показателю приближается к растениям неудобренным. Возможно, информация, поступающая в побег от низкосолевых корней в форме электрофизиологических сигналов об относительном дефиците элементов минерального питания в среде, также дает импульс к активации процесса реутилизации. Усиле-

ние реутилизации веществ в зерновки является одним из важных факторов формирования при локальном питании более высокого урожая зерна без снижения показателей его качества, хотя в обоих случаях вносится одна и та же доза удобрений. О практической значимости оптимизации данного процесса свидетельствуют и расчеты: за счет усиления реутилизации азота из вегетативных органов в урожае зерна с одного гектара посева яровой пшеницы при локальном питании дополнительно накапливается до 50 кг белка.

Многими исследователями подчеркивается важная роль в наливе зерна верхнего (флагового) листа. Наблюдения за изменением массы флагового листа в период от цветения до полной спелости на четырех сортах яровой пшеницы и четырех дозах нитрофоски также свидетельствуют о положительном влиянии локального питания на реутилизацию веществ. У растений без удобрения масса верхнего листа в полную спелость в среднем составляла 51,6% от ее величины в фазу цветения, при разбросном внесении нитрофоски – 77,2, ленточном – 59,4%. Связь способа распределения элементов питания в среде с изменением массы корней в период налива зерна наблюдалась нами в вегетационном опыте. При равномерном распределении питательной смеси Хогланда-Арнона масса корней уменьшалась от середины молочной к полной спелости в несколько меньшей степени, чем при гетерогенном (табл. 47). На гетерогенной среде наибольший отток веществ, предположительно в зерновки, происходит преимущественно из высокосолевой пряди корней.

Более высокий уровень реутилизации веществ в условиях гетерогенного распределения элементов минерального питания в почве подтверждается и данными, полученными методом радиоактивных изотопов. Фотосинтетическое введение $^{14}\mathrm{CO}_2$ осуществляли в фазу трубкования растений пшеницы и оставляли до полной спелости зерна.

Таблица 47 Относительная масса корней яровой пшеницы в полную спелость, % от их массы в середине периода налива зерна

Способ распределения смеси		Корни	
спосоо распределения смеси	всего	HC	BC
Равномерный	62,1	_	_
Гетерогенный	55,6	61,9	50,6

Содержание метки и ее распределение между вегетативными органами и зерновками в значительной степени определялись способом внесения нитрофоски (табл. 48). Суммарная активность вегетативной части рас-

 $\begin{tabular}{ll} $Taблицa$ 48 \\ \begin{tabular}{ll} \begin{tabular}{ll} $Pacnpegenehue$ ^{14}C в растениях яровой пшеницы в фазе полной спелости при фотосинтетическом включении $^{14}CO_2$ в период трубкования \\ \end{tabular}$

	(NPK) ₆₀ 1	вразброс	(NPK) ₆₀ локально			
Часть растения	суммарная	распределе-	суммарная	распределе-		
	активность, Бк	ние, %	активность, Бк	ние, %		
Вегетативные органы	91	89,1	106	75,4		
Зерно	11	10,9	35	24,6		
ВСЕГО	102	100	140	100		

тений по способам внесения нитрофоски была близкой. Но в зерновках при ленточном размещении нитрофоски содержание метки оказалось в три раза выше, чем при перемешивании удобрения со слоем почвы 0-10 см. Иным было и распределение меченых продуктов между зерновками и вегетативной частью растений. В первом случае в зерновках аккумулировалась почти четверть, а во втором – десятая часть метки. Остаточная активность надземной части растений в полную спелость по сравнению с таковой после 20-минутной экспозиции в атмосфере ¹⁴CO₂ в период трубкования была практически одинаковой: 32,2% при разбросном и 29,2% при локальном внесении нитрофоски. Однако доля меченых продуктов в зерновках в полную спелость от первоначального их количества в первом случае составляла 3,5%; во втором – 7,2%. Показателем более эффективного использования веществ вегетативных органов во время налива зерна при локальном питании растений является также масса зерновок. При разбросном внесении нитрофоски масса 1000 зерновок колоса главного и боковых побегов составляла соответственно 42,0 и 15,4 г; при ленточном – 45,8 и 32,4 г.

Определенную роль в распределении ассимилятов в целом растении и детерминации их транспорта в запасающие органы может играть и изменение концентрации элементов питания в среде. На растениях картофеля показано, что перевод их в фазу бутонизации с полной питательной смеси на разбавленную в 10 или 25 раз существенно ускоряет формирование клубней, сопровождающееся усилением распада белковых веществ листьев и оттоком продуктов в клубни [Чесноков и др., 1977]. Нечто подобное, но лишь для высокосолевой части корневой

системы, может иметь место и при локальном внесении удобрения. На начальных этапах жизни растений корни высокосолевого статуса функционируют при очень высоких концентрациях ионов в очаге. По мере их использования растениями, миграции в соседние участки почвы концентрация почвенного раствора постепенно снижается, что, возможно, также является фактором активации отложения веществ в запас.

Изложенный выше материал свидетельствует, что гетерогенное распределение элементов минерального питания в среде является действенным фактором активации фотосинтетической функции, оптимизации гормонального статуса растений и донорно-акцепторных отношений в системе целого растения. Общая картина взаимодействия части корневой системы растения с очагом повышенной концентрации ионов представляется достаточно ясной. Однако многие тонкие механизмы регуляции отдельных процессов и физиологических функций остаются неизученными. Их познание представляется важным не только для более глубокого понимания природы данного явления, но и практического использования технологии локального применения удобрений. Особую значимость это имеет в том случае, когда локальное питание растений рассматривается не как изолированное воздействие, а как часть системы воздействий в онтогенезе растений, составляющих суть технологии возделывания культуры.

ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ СПОСОБОВ ВНЕСЕНИЯ УДОБРЕНИЯ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ И ЭКОЛОГИЧЕСКУЮ УСТОЙЧИВОСТЬ АГРОЦЕНОЗОВ

Из предыдущего изложения следует, что неравномерное распределение элементов минерального питания в среде оказывает сильное влияние на ключевые физиологические функции растений. Однако практическая значимость данного приема оценивается по другим критериям. Ключевым из них, естественно, является величина и качество урожая. Исключительно важное значение в определении целесообразности использования обсуждаемого технологического приема имеют показатели окупаемости вносимых удобрений прибавочным урожаем. Важной и трудно решаемой проблемой растениеводства является стабилизация продуктивности сельскохозяйственных культур по годам. Особенно острой она остается для регионов с рискованным земледелием. К их числу относится и Южный Урал, составной частью которого является Республика Башкортостан. За последнюю четверть века урожай такой важнейшей зерновой культуры, как яровая пшеница, в республике колебался от 7,3 до 24,6 ц/га. Наряду с экологической устойчивостью агроценозов не менее важной является и экологическая безопасность применения средств химизации. Ответ на вопрос - в какой мере технология локального внесения основного минерального удобрения отвечает вышеперечисленным требованиям - и будет предметом обсуждения заключительной главы

Урожай

Зерновые культуры. Исключительно высокая важность данной группы культур в обеспечении населения продовольствием общеизвестна. С этим связано и то большое внимание исследователей и практиков, которое уделялось ими в процессе изучения и внедрения техно-

логии локального внесения удобрений. В конечном счете это позволило получить обширный материал, свидетельствующий о более высокой, за редким исключением, эффективности гетерогенного распределения удобрения по сравнению с перемешиванием его с почвой. Подтверждением тому являются данные (табл. 48), полученные в географической сети опытов за 1973-1977 гг. [Кубарева, 1980]. Из них следует, что за счет изменения способа внесения одних и тех же доз удобрений на различных типах почв достигается повышение урожая озимых и яровых зерновых культур на три и более центнера с гектара.

Таблица 48 Влияние способа внесения основного минерального удобрения на урожай зерновых культур, *u*/га [Кубарева, 1980]

		Способ н	внесения	Прибавка от	Число
Культура	Без удобрения	вразброс	лентами	локализации	опы-
		вризорос	310111433111	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	TOB
		Черноземы			
Озимые	27,9	38,5	42,1	3,6	11
Яровые	26,6	32,3	36,2	3,9	38
	Дерново-подзол	пистые сугли	нистые почв	Ы	
Озимые	22,6	37,2	40,1	2,9	4
Яровые	21,6	34,7	38,4	3,7	18
	Дерново-подзо	листые супес	счаные почві	Ы	
Озимые	15,8	24,2	27,3	3,1	17
Яровые	15,2	22,1	25,2	3,1	15

Высокая отзывчивость озимых зерновых культур на локальный способ отмечалась во многих экспериментах. Так, в опытах на выщелоченном черноземе Полтавской области при разбросном внесении под вспашку (NPK)₃₀ в среднем за четыре года урожай озимой пшеницы составил 48,8 ц/га, при ленточном размещении удобрения на двойную глубину заделки семян – 54,4 ц/га. При применении удвоенной дозы удобрения урожай зерна составил соответственно 49,8 и 58,5 ц/га, т.е. прибавка урожая за счет способа достигла 8,7 ц/га. Увеличение дозы удобрения при внесении под вспашку повысило урожай зерна всего лишь на 1, а при локальном способе на 4,1 ц/га [Омельянюк, Воропин, 1980]. Авторы отмечают, что повышение урожая обусловливалось пре-имущественно за счет продуктивного кущения и увеличения

массы 1000 зерновок, которая в отдельные годы была выше, чем при разбросном внесении, на 5-10%.

Преимущество локальных способов внесения удобрения под озимые проявляется и при более высоких дозах [Медведев, 1980]. На дерново-подзолистой супесчаной почве вносили нитроаммофоску до посева вразброс под культивацию, сплошным экраном и лентами шириной 10 см с интервалами между ними 16,5 см. При разбросном внесении (NPK)₅₀ урожай озимой ржи по сравнению с контролем повысился на 6,3, локальном – 7,7-7,9 ц/га. При удвоенной дозе удобрения прибавка урожая зерна составила соответственно 8,1 и 11,2-11,4 ц/га; утроенной – 10,2 и 12,6-13,5 ц/га. Следовательно, и при достаточно высокой дозе внесения удобрения локальными способами депрессии в продукционном процессе не наблюдалось.

В наших опытах на выщелоченном черноземе [Трапезников и др., 1977] внесение нитроаммофоса в дозе (NP)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 (NP)₆₀ и (NP)₃₀. 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, $(NP)_{60}$ локально – 4,2 и $(NP)_{30}$ локально – 7,8 кг. В экспериментах на светло-серой и серой лесной среднеоподзоленной почве северной лесостепи Башкортостана внесение (NP)₄₀ вразброс под культивацию в среднем за пять лет повысило урожай озимой ржи по сравнению с контролем на 5,8, лентой на глубину 10-12 см – на 8,7 ц/га [Салимгареев, 1976]. Отмечалось положительное действие локального способа на размер листового аппарата, выживаемость растений в процессе перезимовки, потребление элементов минерального питания. Сходные результаты на озимой ржи были получены и в опытах на выщелоченном черноземе [Бахтизин, Исмагилов, 1992].

Высокая эффективность локального внесения NPK под озимые культуры выявлена на дерново-подзолистых почвах Белоруссии [Каликинский, 1977; Каликинский и др., 1980]. Преимущество данного способа над разбросным выражалось в формировании более высокого, на 3,0-7,5 п/га, урожая зерна. В другой работе [Пономарев, 1996] сообщается, что ленточное внесение различных доз NPK повышало урожай озимой ржи по сравнению с разбросным внесением на 2,5-4,2 п/га. В экспериментах на бедной почве эффективность припосевного ленточ-

ного внесения фосфорного удобрения на озимой пшенице была в 2-4 раза выше, чем внесения его вразброс [Fiedler et al., 1989]. Вопрос о внесении всей дозы азота под озимые зерновые культуры носит дискуссионный характер и не имеет однозначного решения. Технология их возделывания предусматривает дробное внесение азота, в том числе две-три подкормки в течение вегетации. Основным аргументом подобного дробления является то, что одноразовое внесение с осени может приводить к большим потерям азота в осенне-весенний период. Вероятность этого особенно велика на почвах легкого механического состава промывного или полупромывного типа. В свою очередь, многократное внесение азотного удобрения имеет ряд негативных сторон: увеличиваются затраты, уплотняется почва. Исследованием О.А.Соколова и В.М.Семенова [1992] показано, что эффективность однократного внесения всей дозы азотного удобрения во многом определяется способом его применения. Важную роль при этом играют форма и доза азотного удобрения. Показано, что локализация аммонийной формы азота обеспечивает его высокую эффективность при осеннем внесении под озимую пшеницу. Исключительно важные результаты получены авторами при изучении влияния сроков и способов внесения возрастающих доз мочевины на урожай озимой пшеницы и использование растениями азота удобрений и почвы (табл. 49). Из данных следует, что локальное внесение всей дозы азота с осени обеспечивало повышение урожая озимой пшеницы на 13,9-36,0% по сравнению с разбросным способом, а наиболее высокий урожай формировался при локальном размещении азота в дозе 180 кг/га. Авторы полагают, что при определенных условиях локальное применение аммонийных и амидных форм азотных удобрений с осени может быть альтернативой дробного их применения под озимые культуры. Естественно, что это должно приводить к значительному снижению энергетических затрат на внесение удобрений.

Сроки и способы внесения основного минерального удобрения имеют важное агрономическое и организационное значение и на посевах яровых культур. Наши эксперименты с яровой твердой пшеницей Харьковская 46 на выщелоченном черноземе показали, что эффективность данных факторов во многом определяется гидротермическими условиями вегетации (табл. 50). 1974 год характеризовался хорошим, а в отдельные периоды вегетации и избыточным увлажнением, вызвавшим сильно выраженное полегание растений. В этих условиях срок и способ внесения удобрения не имели принципиального значе-

Таблица 49

Влияние сроков и способов внесения возрастающих доз мочевины на урожай и использование азота озимой пшеницей [Соколов, Семенов, 1992]

	Урожай	Прибавка,	N y	добрений	N	почвы
Вариант опыта*	зерна, г/м²	зерна,		% от внесенного	г/м²	экстра- азот
				•		
РК-фон	150,8	_	-	_	4,56	_
N ₆ вразброс	186,8	24	0,96	16,0	4,96	0,40
N ₆ локально	254,0	68	1,28	21,3	6,60	2,04
N ₁₂ вразброс	241,2	60	1,28	21,3	6,60	2,04
N ₁₂ локально	274,8	82	2,72	22,7	4,88	0,32
N_6 вразброс осе- нью + N_3 + N_3 в подкормку	293,6	95	3,52	29,3	5,52	0,96
N_6 локально осенью + N_3 + N_3 в подкормку	244,0	62	3,72	31,0	4,56	Нет
N ₁₈ вразброс	283,2	88	3,04	16,9	4,80	0,24
N ₁₈ локально	330,8	119	4,00	22,2	5,56	1,00
N_6 вразброс $+ N_3 + N_6$ $+ N_3$ в подкормку	324,4	115	7,04	39,1	4,16	Нет
N ₆ локально + N ₃ + N ₆ + N ₃ в подкормку	313,6	108	7,36	40,9	4,24	""

^{*}Дозы азота в $z/м^2$

ния для определения величины урожая зерна. Однако при остром дефиците влаги в течение всего вегетационного периода в 1975 г. эффективность ленточного внесения нитроаммофоса весной до посева проявилась достаточно рельефно. Данная технология, по-видимому, будет иметь некоторое преимущество и перед разбросным внесением удобрения осенью под вспашку зяби и уж тем более перед применением весной с последующей заделкой культиваторами.

Более детальное изучение эффективности способов применения основного минерального удобрения на яровой пшенице проводилось нами при весеннем сроке внесения. В полевых опытах удобрение враз-

Таблица 50 Влияние сроков и способов внесения нитроаммофоса на урожай зерна яровой твердой пшеницы, *ц/га*

Вариант опыта	1974	1975	Среднее	Прибавка
Без удобрения	19,1	9,9	14,5	_
(NP) ₆₀ под зяблевую вспашку	25,4	13,2	19,3	4,8
(NP) ₆₀ локально осенью по зяби	26,5	14,4	20,4	5,9
(NP) ₆₀ под предпосевную культивацию	23,4	12,3	17,8	3,3
(NP) ₆₀ локально весной	26,0	15,6	20,8	6,3
(NP) ₃₀ локально весной	25,5	13,7	19,6	5,1
HCP ₀₅	1,6	1,3		

брос вносили под предпосевную культивацию, в мелкоделяночных – путем перемешивания его со слоем почвы 0-10 см. Результаты исследований однозначно свидетельствуют о преимуществах ленточного размещения удобрения над разбросным способом его внесения (табл. 51).

 $\label{eq:Tadinuqa} \begin{tabular}{ll} $Tadinuqa$ 51 \\ \begin{tabular}{ll} Bлияние способа внесения нитроаммофоса на урожай яровой пшеницы \\ (южная лесостепь, выщелоченный чернозем), $u/2a$ \\ \end{tabular}$

Вариант		Сар	оатовс	кая 36			Харьковская 46				Среднее по опытам		
опыта	1973	1974	1975	1976	среднее	1973	1974	1975	1976	среднее	уро- жай	при- бавка	
Без удоб- рения	22,3	16,3	13,7	18,3	17,6	10,3	19,1	9,9	14,2	13,4	15,5	_	
(NP) ₆₀ вразброс	31,3	20,9	15,2	20,8	22,0	14,9	23,4	12,3	17,7	17,1	19,6	4,1	
(NP) ₆₀ локально	38,6	22,7	19,4	24,9	26,4	22,0	26,0	15,6	24,1	21,9	24,1	8,6	
(NP) ₃₀ локально	31,5	19,1	16,6	_	22,4*	16,8	25,5	13,7	_	18,7*	20,5	_	
HCP ₀₅	1,4	1,5	1,3	3,4		1,4	1,4	2,0	2,3				

^{*} Среднее за три года.

Гидротермические условия в годы проведения опытов были существенно различными. Весна и начало лета (до 20 июня) 1973 г. характеризовались острой засухой. Последующий период вегетации проте-

кал при хорошей влагообеспеченности. Растения по локально внесенному удобрению сформировали более крупный, чем при разбросном способе, колос. Обильные осалки способствовали наиболее полной реализации заложенного потенциала. Например, в средних колосках колоса у растений сорта Саратовская 36 сформировалось до 4-5 зерновок. Тем не менее масса 1000 зерновок оказалась на 4 г выше, чем при внесении нитроаммофоса вразброс. Позднее обильное выпадение осадков в текущем сезоне вызвало редко наблюдающееся в таких масштабах и по силе проявления позднее образование 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 Башкортостана, 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.

Вегетационный период 1974 г., как отмечалось выше, был аномальным по количеству осадков. Избыток влаги вызвал сильное полегание растений, что снивелировало действие способов внесения удобрения на урожай зерна. Сезон 1975 г. был полной противоположностью предшествующему. В условиях острой почвенной (к середине вегетации пшеницы почвенный покров в силу образования трещин глубиной до 60 см был расчленен на отдельные монолиты) и воздушной засухи (примерно третья часть вегетационного периода характеризовалась относительной влажностью воздуха в 30% и ниже) ленточное внесение удобрения повысило урожай на 3-4 ц/га по сравнению с разбросным. В условиях отсутствия осадков в мае 1976 года с последующим хорошим увлажнением эффективность ленточного внесения удобрения также проявилась достаточно четко (табл. 50). Особенно высокой она была на твердой пшенице Харьковская 46.

Последующие эксперименты на выщелоченном черноземе, но с более высоким уровнем плодородия и другим набором сортов и внесением NPK в принципе подтвердили ранее полученные результаты (табл. 52). При достаточно высоких урожаях в контроле (27-29 ц/га) эффективность ленточного внесения в среднем за ряд лет выражалась в повышении урожая зерна по сравнению с разбросным способом на 2,6-4,4 ц/га. Наиболее устойчиво положительное действие локального питания проявлялось на твердой пшенице Безенчукская 139. Менее стабильным оно было на сортах мягкой пшеницы Московская 35 и Симбирка: в отдельные годы урожай зерна оставался без изменения или даже был несколько ниже, чем при разбросном внесении нитрофоски.

Таблица 52 Отзывчивость сортов яровой пшеницы на способы внесения удобрения в дозе (NPK)₆₀₋₇₀

Сорт	Число	Уро	ожай, <i>ц/га</i>		Прибавка от ло-
		Son viroSnovina	вразброс	помоль но	кального способа и
	опытов без удобрен		вразорос	локально	ее колебания, у/га
Московская 35	9	27,3	29,1	31,8	2,7(-0,7-+7,1)
Безенчукская 139	9	29,7	32,5	36,9	4,4 (1,8 – 9,1)
Симбирка	4	29,3	35,5	38,1	2,6 (-2,9 - +6,1)

Высокая эффективность локального внесения основного минерального удобрения под яровую пшеницу показана в ряде работ зарубежных исследователей [Kaila, Elonen, 1970; Pessi et al., 1971]. Обобщение данных финских исследователей [Булаев, 1976] показало, что высокие прибавки урожая зерна яровой пшеницы от локального способа могут быть получены при внесении как средних, так и высоких доз NPK (табл. 53). В ряде работ изучалась эффективность локального внесения отдельных видов удобрений. На фоне хорошей обеспеченности растений фосфором и калием, вносимым 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 результаты 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 Р₄₀ под зябь

Таблица 53 Эффективность способов внесения удобрений под яровую пшеницу [Булаев, 1976]

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

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.

Интересные результаты получены по эффективности способов внесения возрастающих доз NPK на урожай яровой пшеницы на дерновоподзолистых легкосуглинистых почвах [Вильдфлуш, 1995]. На искусственно созданных фонах обеспеченности почвы подвижным фосфором и калием локализация удобрений под яровую пшеницу Белорусская 80 способствовала повышению урожая зерна при самом низком уровне плодородия на 2,5-2,7 ц/га; среднем – на 2,7-3,4 и на самом высоком (с содержанием $P_2O_5 - 280-300$ и $K_2O - 240-280$ мг/кг почвы) – на 1,3-4,0 ц/га. Отмечается, что повышение урожайности при ленточном внесении удобрений по сравнению с разбросным было обусловлено более интенсивным накоплением растениями сухих веществ, увеличением количества продуктивных побегов, лучшей озерненности колоса. Тем самым автором показано, что локальное внесение удобрений эффективно и на хорошо окультуренных почвах. Однако применять локальное внесение удобрений целесообразнее прежде всего на почвах средней и низкой окультуренности, на которых достигается наибольший эффект [Вильдфлуш, 1995]. Мнения о целесообразности локального внесения минеральных удобрений на почвах с высоким уровнем плодородия придерживаются и другие авторы [Сендряков и др., 1984; Кочергин, 1986; и др.].

Изучение способов внесения в зонах рискованного земледелия имеет особую значимость в решении вопроса стабилизации продукционного процесса при дефиците влаги или ее избытке. Многими исследованиями, проведенными в регионах Западной Сибири и Урала, показано, что локальное применение удобрений заметно эффективнее раз-

бросного. Ленточное или экранное размещение аммиачной селитры на выщелоченном черноземе обеспечивало увеличение прибавки урожая зерна яровой пшеницы по сравнению с разбросным внесением в 1,7 раза [Гамзиков, Емельянова, 1986]. Локальные способы заметно повышали интенсивность потребления растениями ¹⁵N, вынос азота с урожаем. Отмечалось более эффективное усвоение растениями азота удобрений и почвы, в 1,3 и 1,6 раза снижались потери азота почвы. Положительный эффект на яровой пшенице выявлен и при ленточном внесении полного минерального удобрения на оподзоленном черноземе [Прозоров, 1986, 1987]. Ленточный способ внесения $N_{60}P_{40}K_{50}$ в среднем за пять лет повысил урожай зерна по сравнению с внесением вразброс на 3,7 ц/га. Отмечается положительное действие локального способа на ростовую функцию, усвоение растениями элементов питания, коэффициент их использования из удобрений. Сходные результаты были получены на яровой пшенице в случае локального внесения нитрофоса или одного фосфорного удобрения [Кочергин, 1986; Танделов, Кильби, 1986; Рыбина, 1986].

Высокая эффективность наклонно-ленточного способа внесения удобрений на яровой пшенице, овсе и ячмене выявлена в экспериментах С.Г.Гиззатуллина и В.М.Валеева [Валеев, Гиззатуллин, 1990; Гиззатуллин, Валеев, 1995]. Прибавка урожая зерна по сравнению с разбросным способом в зависимости от культуры достигала 3,7-5,7 ц/га. Изучение способов и сроков внесения удобрений в зоне неустойчивого увлажнения лесостепи Поволжья показало, что наиболее высокие урожаи зерна твердая пшеница формировала при локальном внесении удобрений весной [Ермохин, Крончев, 1995]. В условиях средиземноморского климата выявлено положительное действие на урожай твердой пшеницы ленточного внесения одного фосфорного удобрения [Matar, Brown, 1989]. По мнению авторов, наибольшая эффективность данного способа проявляется в районах с засушливым климатом. Более высокая отзывчивость на внесение фосфорных удобрений с семенами и инжектированием по сравнению с разбросным на лессовых почвах на яровой пшенице выявлена канадскими исследователями [Walters et al., 1992]. Авторы считают, что важным фактором эффективности фосфорных удобрений является фосфат-буферная способность почв и исходное содержание лабильного фосфора в почве.

Наряду с положительным действием локального способа внесения удобрений на урожай яровой пшеницы имеются данные, свидетельствующие об отсутствии преимуществ перед разбросным применением.

При внесении $N_{50}P_{120}K_{160}$ сбоку рядка семян и на 5 см ниже глубины их заделки урожай зерна составил 36,4, вразброс — 38,6 ц/га [Rid, 1966]. В экспериментах на дерново-подзолистой почве локальное внесение (NPK)₄₈ не имело преимуществ перед разбросным способом. Прибавка урожая зерна яровой пшеницы в 2 ц/га была получена лишь при большей в два раза дозе удобрения [Каликинский, Реуцкая, 1976]. Способы внесения оказывали слабое влияние и на эффективность азотных удобрений в экспериментах канадских исследователей [Сатрbell et al., 1993]. Эффективность использования азота в большей степени зависела от влагообеспеченности, чем от способов его внесения.

Представляется, что отдельные случаи отсутствия эффекта от локализации удобрений под яровую пшеницу могут обусловливаться комплексом причин. К числу таковых можно отнести повышенную дозу удобрения, неблагоприятное соотношение элементов питания в составе вносимого удобрения, тип почвы и уровень ее плодородия. Не последнюю роль может играть и генотипическая устойчивость растений к повышенной концентрации ионов в месте расположения удобрения, пространственное размещение семян и удобрений. Полагаем, что отсутствие положительного эффекта от локального способа или его негативное действие на продуктивность растений подчеркивают необходимость более углубленного и всестороннего изучения данной технологии.

Большой объем информации по эффективности способов внесения удобрений в различных экологических условиях накоплен по таким зерновым культурам, как овес и ячмень. 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 междурядие 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., 1976б]. Отзывчивость на способы внесения во многом определяется генотипом сорта [Каликинский, 1977]. Сообщается о положительном действии рядкового внесения одних азотных [Lingsrad, Stabbetorp, 1980] или фосфорных удобрений [Сахибгареев, Абдрашитов, 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. Выявлено также положительное влияние ленточного внесения азотного удобрения на фоне $P_{60}K_{30}$ на урожай ячменя в условиях предуральской степи Башкортостана [Сахибгареев, Гареев, 1997].

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 NPK локально на овсе (табл. 54). 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 половинной дозы. Много лет спустя в опытах с другим сортом овса и на другой почве проявилась та же закономер-

Таблица 54 Урожай ячменя и овса при различных способах внесения удобрения (серая лесная почва), *u/га*

Ромионт опито	Ячм	ень Носовси	сий 6	Овес Надежный		
Вариант опыта	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
NPK локально	39,2	22,0	30,6	36,6	17,5	27,0
½ NPK локально	40,5	20,3	30,4	45,4	19,5	32,4
HCP ₀₅	3,8	1,3		3,8	1,3	

ность. Речь идет о засушливом 1981 г. Опыт проводили на выщелоченном черноземе с сортом Урал. При локальном внесении нитроаммофоски в дозе (NPK) $_{90}$ урожай составил 32 ц/га, а (NPK) $_{60}$ – 36,2 ц/га. По-видимому, это обусловливается 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 (NPK) $_{60}$, но четко проявилось положительное действие локализации на ячмене. Урожай зерна в данном варианте

составил 36,0 ц/га, вразброс под культивацию — 29,9 ц/га. По другим данным [Омельянюк, 1976], в засушливом 1968 г. внесение (NPK) $_{30}$ 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.

Высокая эффективность ленточного внесения различных доз азотного удобрения выявлена в экспериментах с ячменем на дерновосреднеподзолистой тяжелосуглинистой почве нечерноземной зоны. Эффект локализации азотного удобрения на фоне разбросного внесения $P_{120}K_{120}$ выражался в дополнительном повышении урожая зерна по сравнению с разбросным способом: при $N_{60} - 4.0$, $N_{120} - 2.7$ ц/га [Вьюкова, 1983]. Повышенную эффективность ленточного внесения азотного удобрения автор связывает с изменениями в трансформации азота в почве, в частности, торможением процесса нитрификации, меньшими в 1,5-2 раза потерями азота удобрений. Коэффициент использования азота удобрений возрастал по сравнению с разбросным способом на 10-11%. Положительные результаты от локального применения удобрений на ячмене, овсе получены в исследованиях, проведенных в прибалтийских странах [Машаускас, Кучинскас, 1990; Кярблане, Рээманн, 1990]. По данным первых двух авторов, в среднем по 12 опытам ленточный способ заделки нитрофоски обеспечивал повышение урожая зерна на 3,0 ц/га по сравнению с внесением вразброс под культивацию. Экспериментами на черноземе Южной степи Украины показано, что локальное внесение полного минерального удобрения обеспечивает формирование более высокого урожая ярового ячменя по сравнению с разбросным внесением независимо от способа и глубины основной обработки почвы [Гармашов и др., 1988].

Пропашные и технические культуры. Под многие пропашные культуры удобрения вносятся в более высоких дозах, чем под зерновые, а ленты удобрений размещаются с большими интервалами, что неизбежно ведет к значительному повышению концентрации ионов в ограниченном объеме почвы. Существует мнение, что размещение любого удобрения лентой на расстоянии 5 см от семян и на 2,5 см глубже их заделки безопаснее и эффективнее для культур, выращиваемых с широкими междурядьями [Кук, 1975]. Однако часто предлагаются и другие параметры пространственного размещения удобрений и семян.

Важную роль в этом играют также доза и состав вносимого удобрения, биологические особенности культуры, физико-химические свойства почвы.

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, Гилис, 1975; Булаев, 1976; Валеев 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 $N_{90}P_{120}K_{120}$. 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 NPK [Ефимова, Балакина, 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 рекомендуется вносить удобрения в две ленты с обеих сторон клубней. В экспериментах с картофелем выявлено положительное действие локального внесения удобрения на интенсивность формирования клубней [Булаев, 1974а]. На 20 июля урожай клубней в контроле, при разбросном и локальном внесении удобрения составил соответственно 6, 18 и 66 ц/га, 7 августа – 41, 81 и 107 ц/га. Представляется, что данное явление имеет важное практическое значение и заслуживает изучения его физиологических аспектов. Данными более поздних исследований на картофеле в целом подтверждается преимущество локальных способов внесения удобрений над разбросным [Кярблане и др., 1990; Chowdhury et al., 1991; Lewis, Kettlewell, 1993; Westermann, Sojka, 1993]. Характерно, что преимущество ленточного способа проявляется не только при внесении твердых, но и жидких минеральных удобрений [Платонов и др., 1986; Lewis, Kettlewell, 1993].

Значительный объем исследований по определению эффективности способов внесения удобрений проведен на кукурузе. Локальное внесение относительно высоких доз удобрения на некотором удалении от семян способствует формированию более высокого урожая зерна, чем их разбросное внесение [Cooke, Dadd, 1953; Cooke, Widdowson,

1953]. Показано, что локализация минеральных удобрений позволяет дополнительно получать 30-40 ц/га зеленой массы или 3-5 ц/га зерна [Манасян, 1960; Надеждин, 1965; Трапезников, 1967; Соколов и др., 1980]. Показано, что достоверная прибавка урожая при локальном внесении фосфора перед посевом достигается при средней и высокой обеспеченности почвы фосфором [Matzel, Suntheim, 1988]. Сравнительное изучение влияния возрастающих доз фосфорного удобрения до 100 кг/га при разбросном и ленточном его внесении в штате Флорида (США) показало, что в последнем случае растения сахарной кукурузы более эффективно использовали фосфор удобрений. Повышался урожай и его качество [Sanchez et al., 1991]. Отмечается связь эффективности локального внесения фосфорного удобрения с содержанием фосфора в почве. При высокой обеспеченности почвы данным элементом эффективность обоих способов была примерно одинаковой. Вопрос о связи эффективности способов внесения минеральных удобрений с уровнем содержания в почве элементов минерального питания особенно актуален в отношении азота в силу его высокой лабильности и невозможности накопления его подвижных форм в значительных количествах. Исследованиями О.А.Соколова и В.М.Семенова [1992] показана весьма сложная зависимость влияния технологий применения возрастающих доз азотных удобрений на фонах с различной обеспеченностью почвы доступным азотом. На почве с повышенным содержанием доступного азота локальное внесение азотных удобрений в целом оказывало положительное влияние на урожай зеленой массы кукурузы. Однако этот способ не обеспечивал прибавки урожая по сравнению с внесением вразброс.

Высокие дозы минеральных удобрений вносятся под важнейшую техническую культуру — сахарную свеклу. Естественно, задача рационального их использования не могла не привлечь внимания ученых. 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 ($N_{60}P_{50}K_{80}$), внесенной вразброс. Существенно и то, что при локальном способе корнеплоды бывают более выравненными по массе, 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 приме-

няют более глубокую заделку удобрений (15-18 см) культиваторамирастениепитателями с расстоянием между лентами в 30-40 см.

Перспективным является послойно-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 сахарной 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, усиливающим сахаронакопление. В одном из опытов автора полное минеральное удобрение вразброс под культивацию вносилось в дозах: N - 90, $P_2O_5 -$ 60 и К₂О – 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. Локализация только РК и NK 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 Башкортостана 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 оставался 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 выщелоченном 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.

На использование азота удобрений при локальном их внесении большое влияние оказывает глубина заделки. При внесении их на дно борозды или глубже снижается использование азота растениями сахарной свеклы в начале вегетации и возрастает в последующий период вплоть до уборки урожая [Шиян, 1980]. Но интенсификация потребления азота в этот период не компенсирует его недостаток в молодом возрасте и снижает урожай корнеплодов. В другой работе [Шиян, Васильев, 1995] сообщается, что локальное внесение фосфорного и калийного удобрения на черноземе осенью в уменьшенной на одну треть дозе не вызывало существенного снижения продуктивности культуры по сравнению с внесением полной дозы. На серой лесной почве при локализации $N_{170}P_{190}K_{170}$ осенью по вспашке урожай корнеплодов и сбор сахара возрастали по сравнению с разбросным внесением под вспашку соответственно на 43 и 4.4 п/га.

Создание оптимальных условий минерального питания с учетом биологических особенностей культуры особенно важно в условиях укороченного периода вегетации. Этого можно достигнуть путем дифференцированного, с учетом фаз роста, внесения минеральных удобрений: усиленное азотное питание в первой половине вегетации и фосфорное и калийное — во второй [Балахонцев, 1988]. Однако для этого требуется 4-5-кратное внесение удобрений в течение вегетации, что сопряжено с большими затратами. Кроме того, особенно при дефиците влаги, снижается усвоение растениями элементов питания, что может и

не приводить к повышению урожая по сравнению с разовым внесением удобрения. Результаты вегетационных и полевых исследований показали, что ленточное внесение удобрений даже в меньшей дозе обеспечивает формирование такого же урожая, что и при более высокой дозе, внесенной вразброс или дробно в течение вегетации. Отмечается положительное действие локального питания на сахаристость корнеплодов.

Выявлено положительное действие локального способа применения удобрений и на урожай подсолнечника. Многолетние исследования на среднемощном малогумусном черноземе показали, что внесение вразброс $N_{40}P_{60}K_{40}$ под зяблевую вспашку повысило урожай подсолнечника по сравнению с контролем на 3,1 ц/га, под культивацию – 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 семян [Лукашев и др., 1980].

В ряде работ выявлено положительное влияние локального внесения удобрений на продуктивность льна. Так, исследованиями А.А.Каликинского [1974] установлено, что локализация $N_{40}P_{50}K_{60}$ на легкосуглинистой почве повышала урожай льносемян по сравнению с разбросным способом на 3,1, льносоломки – 5,3 ц. При этом несколько возрастал выход длинного волокна. Последующее более углубленное изучение эффективности способов применения удобрений в условиях Белоруссии проводилось на трех искусственно созданных уровнях обеспеченности почвы фосфором и калием [Ходянкова, 1989]. Внутрипочвенное ленточное внесение основной дозы минеральных удобрений под лен-долгунец стимулировало рост побегов и корневой системы, повышало выживаемость растений и потребление элементов питания, а также биологическую активность почвы. Технология ленточного внесения способствовала значительному повышению коэффициента использования элементов питания и более экономному их использованию на формирование урожая. Уменьшенные в 1,5-2 раза дозы удоб-

рения обеспечивали примерно такие же прибавки урожая, как и полные дозы при внесении вразброс. Повышение урожая семян и волокна сочеталось с более высокими показателями их качества (возрастал номер льнотресты и содержание жира в семенах на 0,2-0,5%). Ленточный способ оказывал положительное влияние и на посевные качества семян: энергию прорастания, всхожесть и силу роста. Выявлены оптимальные параметры пространственного размещения семян и лент удобрений. Наибольший эффект локальный способ давал при расположении лент на глубине 10 см вдоль посевных рядков с межленточным расстоянием 15 см, а также лентами поперек рядков семян на ту же глубину с шириной междурядий 7,5 см. Во многом сходные результаты по влиянию способов внесения минеральных удобрений под лен-долгунец получены в исследованиях на дерново-подзолистой легко- и среднесуглинистой почвах [Кузьменко, 1996]. При оптимальной глубине заделки удобрений (5 см ниже семян) оплата 1 кг питательных веществ прибавкой урожая волокна была в 3,5 раза выше, чем при разбросном внесении, и составляла соответственно 1,25-1,50 кг и 0,33-0,42 кг.

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 4,6-5,0 ц/га, или на 30-40% выше по сравнению с разбросным его внесением. Отмечается сильное влияние локального применения удобрения на топографию распределения корневой системы в почве: количество корней уменьшается в слое 0-10 см и возрастает в слое почвы 10-22 см, где сосредоточивается до 40% корней вместо 18% в контроле или 28,7% при разбросном внесении. Считается, что данный эффект оказывает благоприятное влияние на использование растениями влаги и элементов минерального питания, что способствует формированию более высокого урожая.

Высокая эффективность ленточного применения фосфорных и калийных удобрений на сое выявлена и в опытах, проведенных в Казахском НИИ земледелия [Елешев и др., 1980]. Авторы проводили эксперименты при двух режимах орошения, мы воспроизводим результаты, полученные лишь на фоне повышенного увлажнения (табл. 55). В качестве фона под предпосевную культивацию вносили по 30 кг/га азота,

Таблица 55 Урожай зерна сои в зависимости от способов внесения фосфорно-калийных удобрений, *u/га* [Елешев и др., 1980]

Вариант опыта	Урожай	Прибавка
Без удобрения	26,3	-
P ₆₀ K ₃₀ вразброс	29,4	2,9
P ₆₀ K ₃₀ лентами	34,3	8,1
P ₁₂₀ K ₆₀ вразброс	33,9	7,6
$P_{120}K_{60}$ лентами	32,4	6,1
$P_{60}K_{30}$ вразброс + $P_{60}K_{30}$ лентами	36,8	10,5
HCP ₀₅	1,7–1,8	

фосфорные и калийные удобрения — вразброс осенью под вспашку или лентами весной на глубину 12-14 см с интервалами между лентами 30 см. Приведенные 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. Эффект локализации минеральных удобрений в значительной степени зависит и от генотипа сорта. На бурых лесных глеевых почвах локальное внесение аммофоса в повышенной дозе $N_{34}P_{120}$ наиболее эффективным было на сорте Октябрь 70 [Волох и др., 1991]. Прибавка урожая по сравнению с неудобренным контролем составила 4,6 ц/га, в то время как при разбросном внесении — 1,8 ц/га. У менее отзывчивого на применение удобрений сорта Смена при разбросном внесении урожай бобов был на уровне контроля, при локальном способе — выше на 2.1 п/га.

За последние годы возник интерес к сое в регионах, не относящихся к традиционным зонам ее возделывания. К числу таковых относится и Южный Урал. Неразработанность вопросов минерального питания сои в Республике Башкортостан побудила нас к проведению исследований по эффективности способов внесения основного минерального

удобрения на нескольких сортах сои различной скороспелости. Удобрение в дозе $N_{30}P_{60}K_{30}$ (нитрофоска с добавлением гранулированного суперфосфата) в мелкоделяночных опытах вносили вразброс с последующим рыхлением верхнего слоя почвы на 12-15 см и лентами на глубину 10-12 см и в сторону от рядка семян на 5-7 см. Трехлетние наблюдения показали, что сорта СибНИИк 315 и Ласточка даже без удобрения на выщелоченном черноземе могут формировать урожай бобов до 24 ц/га. Менее урожайными были сорта Аврора и Рассвет, но первый из них отличался повышенной отзывчивостью на локальное внесение удобрения [Трапезников и др., 1992]. Однако в силу их позднего созревания эти сорта были исключены из последующего изучения. На двух оставшихся сортах достаточно четко проявилось положительное действие локального питания на продуктивность растений (табл. 56). В значительной степени это обусловливалось количеством

Таблица 56
Влияние способа внесения удобрений на урожай соевых бобов (среднее по трем опытам)

	СибН	СибНИИк 315			Ласточка		
Вариант опыта	урожай, <i>ц/га</i>	прибавка		урожай, <i>ц/га</i>	прибавка		
	урожан, ц/ги	ц/га	%	урожан, ц/ги	ц/га	%	
Без удобрения	23,6	_	_	23,9	_	_	
N ₃₀ P ₆₀ K ₃₀ вразброс	24,5	0,9	3,8	26,3	2,4	10,0	
$N_{30}P_{60}K_{30}$ локально	28,1	4,5	19,1	30,2	6,3	26,4	
HCP ₀₅	2,0-3,4			1,6-5,1			

сформировавшихся на растении семян и их массой. Так, в одном из опытов растения сорта СибНИИк 315 без удобрения имели в среднем 54,1 семян с массой 1000 бобов — 139,4 г, при разбросном внесении — 58,3 и 148,7 г, локальном — 70,7 и 156,7 г. По сорту Ласточка эти показатели равнялись соответственно 53,3 и 104,9 г, 60,8 и 111,0 г, 67,5 и 118,6 г. Эффект локального питания на данные признаки аналогичен тому, что наблюдается и на растениях яровой пшеницы. Это положительное действие проявлялось в оптимизации процесса формирования генеративной сферы, меньшего сброса плодоэлементов.

Из литературы известно, что внесение повышенных доз азотных удобрений, особенно в нитратной форме, ингибирует формирование клубеньков на корнях сои. С учетом специфики локального питания, когда часть корневой системы растения не испытывает непосредствен-

ного воздействия элементов минерального питания, возникло предположение, что данная технология не должна препятствовать процессу формирования клубеньков и, возможно, симбиотической фиксации атмосферного азота. Наблюдения показали, что при инокуляции семян ризоторфином (штамм 634б) ленточное внесение $N_{30}P_{60}K_{30}$ по сравнению с растениями без удобрения или при разбросном его внесении стимулирует на начальных этапах онтогенеза образование клубеньков. Насколько это отражается на уровне усвоения атмосферного азота неизвестно. В литературе имеются данные, что ленточное внесение сульфата аммония на фоне фосфорных и калийных удобрений на серой лесной почве и инокуляция семян бактериями В. japonicum 110 в чистом виде и в сочетании с псевдомонадами оказывает значительное влияние на соотношение в растениях сои "биологического" азота, азота почвы, удобрения, его трансформацию и урожай [Шабаев, Смолин, 1995]. Увеличение урожая сои при локализации азота происходит вследствие большего выноса азота из почвы и удобрения. По данным авторов, локальное внесение в почву азотного удобрения при двойной инокуляции сои клубеньковыми бактериями с микроорганизмами, стисимбиотическую азотфиксацию, нецелесообразно вследствие снижения в растениях "биологического" азота.

Эффективность ленточного внесения удобрений изучалась и на других бобовых культурах. Положительное влияние оно оказывает на урожай бобов [Cooke, Widdowson, 1953], семян клевера лугового [Каликинский, Персикова, 1992]. На дерново-подзолистых легкосуглинистых почвах ленточное внесение подкормки в дозе $P_{40}K_{60}$ повышало урожай семян на 0,4-0,6 ц/га по сравнению с разбросным способом, что сочеталось с улучшением их посевных свойств. Сообщается, что при локальном внесении минеральных удобрений урожай зеленой массы клевера повышался по сравнению с разбросным способом на 12-37% [Нурмухаметов, Кираев, 1995]. Разбросной способ внесения азотных удобрений менее эффективен, чем локальный на травосмеси люцерны с костром и житняком [Алексеев, 1994]. Однако не выявлено положительного влияния ленточного внесения аммофоса по сравнению с разбросным способом на урожай люцерны в работе канадских исследователей [Simons et al., 1995]. В ряде работ изучалось действие способов применения минеральных удобрений на крупяных культурах. Определенное преимущество локального внесения фосфорного и полного минерального удобрения выявлено в экспериментах на просе [Артюхов и др., 1976]. Так, при внесении P_{60} под зяблевую вспашку урожай проса

повысился на 2,7 ц/га, вразброс под культивацию — 3,6ц/га, локально — 5,1 ц/га. В случае внесения $N_{40}P_{90}K_{40}$ урожай зерна соответственно возрос по сравнению с контролем на 5,5, 6,9 и 9,1 ц/га.

Исследованиями на гречихе [Соколов, 1980; Соколов, Семенов, 1992] показана высокая эффективность внесения азотных удобрений экраном на глубину 30 см. Повышенная отзывчивость растений гречихи на более глубокое размещение азотного удобрения, чем это принято для зерновых культур, обусловливается характером развития корневой системы: у гречихи основная масса корней располагается на глубине 35-40 см. При локальном внесении азотного удобрения урожай гречихи повышался на 41%, калийных — 24% по сравнению с разбросным способом. Эффект локализации азотных удобрений (в виде ленты или экрана) обусловливается спецификой трансформации азота в почве и его усвоения растениями: замедляется нитрификация аммония удобрения, снижается закрепление его в необменном состоянии, усиливаются процессы мобилизации почвенного азота и создаются условия сбалансированного аммонийно-нитратного питания растений гречихи, значительно (в 1,9-3,5 раза) снижаются потери азота удобрений.

Весьма интересные результаты по локальному внесению азотных удобрений получены на рисе [Кудеяров и др., 1976]. Размещение азота в дозе 60 кг/га вместе с семенами повышало урожай зерна более чем на 15 ц/га по сравнению с разбросным его применением. На каштановой карбонатной почве, хорошо обеспеченной калием и фосфором, но очень слабо азотом и цинком, хорошие результаты получены при локальном внесении под рис фосфорных удобрений [Мокриевич, Ионов, 1993]. При этом оптимальная доза при локальном способе составляла 30 кг/га, разбросном – 60 кг/га. В первом случае значительно возрастал коэффициент использования фосфора. Наиболее благоприятные условия для формирования урожая создавались при совместном локальном внесении фосфорного и цинкового удобрения. В среднем за три года данная технология применения $P_{30}Zn_{10}$ повысила урожай зерна по сравнению с контролем (N_{120} вразброс) на 13,9; вразброс – на 6,6 ц/га. Урожай зерна риса и эффективность использования азота заметно возрастают по сравнению с поверхностным при более глубокой заделке супергранул мочевины [Das, Singh, 1994].

Овощные и другие культуры. Как правило, под овощные культуры вносятся более высокие дозы удобрений, чем под зерновые. Поэтому поиск путей более эффективного их использования очень важен в

плане ресурсосбережения и получения экологически чистой продукции. Примеры положительного действия локального внесения удобреовощные культуры можно найти В монографии 3.И.Журбицкого [1963]. Обстоятельные исследования по данному вопросу проведены О.А.Соколовым с сотрудниками [1990, 1992]. Отмечается, что локальное внесение азотных удобрений является одним из приемов регуляции условий азотного питания овощных культур, способствующим увеличению уровня использования азота удобрений и почвы. Например, в опытах с редисом, шпинатом и салатом прибавка урожая при ленточном размещении сульфата аммония составляла 5-19%. При этом использование азота удобрений возросло в 1,3-1,7, а азота почвы - в 1,3-2,0 раза по сравнению с разбросным внесением [Соколов, Семенов, 1992]. В экспериментах с томатами на пылеватосуглинистой почве ленточное внесение (NPK)112 обеспечивало формирование плодов томатов на 24% выше, чем при разбросном способе, так же как при разбросном внесении в два раза большей дозы [Mortley et al., 1991]. Сходные результаты получены в экспериментах по изучению влияния доз вносимых удобрений на урожай поздней капусты, выращиваемой на типичном черноземе Правобережья лесостепи Украины [Вахній, 1995]. Автором показано, что при использовании данной технологии целесообразно уменьшение дозы азота на $\frac{1}{3}$ и дозы фосфора – наполовину. В экспериментах с салатом в три раза меньшая доза фосфорного удобрения, внесенная локально, была эквивалентна полной дозе вразброс [Sanchez, Porter, 1990]. Сходные результаты были получены и на рапсе [Baily, Grant, 1990]. Высокая эффективность локального внесения мочевины на капусте выявлена и в экспериментах на аллювиальной луговой среднесуглинистой почве [Бубнова, 1993]. При локальном внесении супергранул мочевины урожай повышался на 24% при значительном (почти на 40%) снижении содержания в кочанах капусты нитратов. Интересные результаты по способам внесения полного минерального удобрения получены на семи видах лекарственных культур [Загуменников, 1996]. На дерново-среднеподзолистой тяжелосуглинистой почве без известкования и на фоне известкования и внесении органических удобрений выявлено преимущество локального ленточного применения низких и средних доз удобрения – (NPK)₂₅ и (NPK)₅₀ по сравнению с внесением (NPK)₁₀₀ под предпосевную культивацию.

Таким образом, анализ обширного материала показывает, что в преобладающем большинстве случаев гетерогенное распределение удобрений в корнеобитаемой среде оказывает большее положительное

влияние на урожай многих культур, чем при разбросном их применении. Преимущество данной технологии проявляется на различных типах почв с различным уровнем их плодородия.

Нетрадиционные приемы создания гетерогенитета среды. За последние годы появился ряд работ, где гетерогенитет корнеобитаемой среды создается с использованием нетрадиционных факторов. Подобное расширение спектра воздействий на жизнедеятельность растений представляется интересным и важным во всех отношениях и заслуживает внимания. К числу типовых можно отнести применение жидких минеральных удобрений. В условиях экстремального климата Сибири более высокая их эффективность по сравнению с твердыми при локальном внесении выявлена на посевах яровой пшенице и картофеля [Алимов, 1993]. Локальное инжектирование в почву различных доз азотных удобрений обеспечивает формирование более высокого урожая кукурузы, чем поверхностное разбросное и поверхностное ленточное внесение [Varsa et al., 1994]. Показано, что совместное внесение аммонийного азотного удобрения с CaCl₂ при ленточном их внесении ниже глубины заделки семян на 5 см оказывает положительное влияние на накопление сухого вещества растениями яровой пшеницы [Koenig, Рап, 1993]. Разбросное внесение данного сочетания ослабляло кущение растений и снижало их биомассу в фазе 6 листьев. Авторы считают, что CaCl₂ ослабляет токсическое действие высоких концентраций N-NH₄ на растения, возникающее при ленточном внесении удобрения.

Сопоставимые по величине урожаи кукурузы на кислых почвах были получены при внесении 2 т/га известняка вразброс один раз в три года и по 250 кг/га в борозды ежегодно [Patiram, 1994]. Бороздовое внесение медленно снижает обменную кислотность и содержание Al^{3+} и повышает сумму обменных $\mathrm{Ca}^{2+} + \mathrm{Mg}^{2+}$, чем улучшается кальциевое и магниевое питание растений.

Интересные результаты получены при локальном внесении цинкового удобрения под хлопчатник [Пономарев, Пономарева, 1989]. На сероземно-луговой почве в условиях Таджикистана локальное внесение цинка одновременно с посевом в дозах 1,5-2,5 кг/га оказывает такое же влияние на рост и развитие хлопчатника, поступление и вынос питательных веществ из удобрений и почвы, как и внесение другими способами и в другие сроки 7,5 кг/га цинка. При локальном внесении

цинкового удобрения повышается урожай хлопка-сырца, выход масла и сокращается в 3-5 раз расход цинковых удобрений.

Показано положительное действие на урожай картофеля гнездового внесения биогумуса [Ненайденко и др., 1994; Пискунов, Филиппов, 1995]. Выявлено преимущество внесения регулятора роста PGR-IV в борозды при посеве по сравнению с двукратным опрыскиванием им растений хлопчатника [Oosterhuis, Zhao, 1995]. Урожай хлопка-сырца в первом случае возрастал на 18, во втором - на 11%. Более высокий урожай при внесении регулятора роста в борозды обусловливался более интенсивным ростом растений в начале вегетации, а также корневой системы (значительно возрастала длина корней и число боковых корней), усилением поглощения элементов минерального питания. Выявлено положительное влияние лигносульфоната аммония на рост растений кукурузы и поглощения азота из внесенных лентами мочевины и диаммофоса [Alkanani, MacKenzie, 1996]. Предпринимаются попытки локального воздействия на корневую систему растений фитогормонами [Pilet, Meuwly, 1986]. Для этих целей использовали сильно- и слабоосновные смолы с сорбированной на них индолилуксусной кислотой.

Отвывчивость сортов. В свое время Н.И.Вавилов [1965a,б] в качестве одной из важнейших задач селекции рассматривал вопрос создания сортов с высокой отзывчивостью на химические удобрения. Практическая значимость данного подхода многократно подтверждалась на сортах многих культур. В качестве иллюстрации генетически обусловленной реакции сортов на уровень корневого питания можно привести результаты экспериментов П.П.Лукьяненко [цит. по Панникову, 1980] с 30 сортами озимой пшеницы. Отзывчивость сортов на одну и ту же дозу удобрения колебалась почти в 4 раза (прибавки урожая зерна от удобрения составляли от 6,3 до 23,6 ц/га). Выявлены значительные различия в усвоении отдельных элементов питания и коэффициента их использования из удобрений, функционировании корневых систем и их реакции на осмотический стресс, а также ряд морфологических и физиологических особенностей в формировании элементов структуры урожая сортами многих культур [Климашевский, 1974; Панников, 1980; Минеев, Павлов, 1981; Онищук и др., 1986; Mengel, 1983; Woodend et al., 1986; Kiss et al., 1986]. Генотипические аспекты минерального питания растений подробно рассматриваются в недавно вышедших отечественных монографиях [Гамзикова, Калашник, 1988;

Климашевский, 1991]. Однако эти и многие другие работы освещают специфику минерального питания сортов культурных растений применительно к условиям разбросного применения удобрений. Гетерогенным распределением удобрения в корнеобитаемой среде создаются во многом специфические условия для функционирования корневой системы и целого растения. Основным из них является наличие очага экстремально высокого содержания элементов питания. В связи с этим принципиально важным является устойчивость корневых систем растений разных сортов к высокому осмотическому потенциалу очага, способность к относительной функциональной специализации прядей корней разного солевого статуса. Вполне возможно, что сорта с высокой отзывчивостью на применение минеральных удобрений разбросным способом могут не проявить в должной степени это свойство в условиях гетерогенитета среды. В связи с этим представляет интерес рассмотрение данных, полученных А.А.Каликинским [1977] на четырех сортах ячменя (табл. 57). При наиболее высокой урожайности

Таблица 57 Отзывчивость сортов ячменя на способы внесения удобрений [Каликинский, 1977]

Вариант опыта	Москов	ский 121	Дом	иен	Триумф		Мами					
		Урожай	і по фону	, ц/га								
P_{10} в рядки – фон	28	28,0 18,4		24,0		22,0						
Прибавки												
	ц/га	%	у/га	%	ц/га	%	ц/га	%				
(NPK) ₄₀ вразброс	7,4	26	5,4	29	12,0	50	11,0	50				
(NPK) ₄₀ локально	11,0	39	9,3	50	13,5	56	16,8	76				
(NPK) ₈₀ вразброс	9,0	32	10,2	55	12,6	52	14,1	64				
(NPK) ₈₀ локально	12,9	46	12,1	66	15,8	66	20,1	91				

на фоне рядкового внесения фосфорного удобрения сорт Московский 121 отличался наименьшей отзывчивостью как на разбросное, так и локальное внесение NPK. Наибольший эффект от локализации удобрения достигался на сорте Мами. При повышенной дозе удобрения происходило практически удвоение урожая зерна. Высокая отзывчивость на локальное внесение пониженной дозы отмечалась у сорта Домен. В этих же условиях индифферентная реакция на способы внесения проявилась у сорта Триумф.

Различная отзывчивость сортов яровой пшеницы на способы внесения основного минерального удобрения выявлена и в наших экспериментах на выщелоченном черноземе с различным исходным уровнем плодородия почвы. Преимущество локального внесения удобрения над разбросным проявлялось на всех сортах. В экспериментах с мягкой пшеницей Саратовская 36 и твердой Харьковская 46 на почве с невысоким содержанием подвижных форм фосфора и калия относительная эффективность разбросного внесения в среднем за четыре года была одинаковой. Но сорт твердой пшеницы сильнее отзывался на ленточное внесение удобрения (табл. 58). Выявленные различия обусловливаются биологическими особенностями сортов, в том числе и в использовании элементов питания, относящихся к различным видам [Полимбетова, 1972; Кочегарова, Волкова, 1992].

Таблица 58 Отзывчивость сортов и видов яровой пшеницы на способы внесения удобрения

	Урожай без	Прибавка от способа внесения удобрения					
Сорт	удобре-	враз	брос	лентой			
	ния, ц/га	ц/га	%	ц/га	%		
Саратовская 36	17,6	4,4	25,0	8,8	50,0		
Харьковская 46	13,4	3,4	25,4	8,5	63,4		
Московская 35	27,3	1,8	6,6	4,5	16,5		
Симбирка	29,3	6,2	21,2	8,8	30,0		
Безенчукская 139	29,7	2,8	9,4	7,2	24,2		

Примечание. В опытах с сортами Саратовская 36 и Харьковская 46 вносили аммофос в дозе (NP)₆₀, в остальных – нитрофоску в дозе (NPK)₆₀₋₇₀.

При более высоком уровне плодородия почвы различия в отзывчивости сортов на внесение удобрений проявлялись также достаточно рельефно. Наиболее низкой, как в абсолютном, так и в относительном выражении, она была у мягкой пшеницы Московская 35 при обоих способах внесения нитрофоски. Сравнительно невысокая эффективность локализации удобрений была характерна и для сорта мягкой пшеницы Симбирка и, наоборот, повышенной для сорта твердой пшеницы Безенчукская 139 (табл. 58).

Неодинаковая отзывчивость сортов на способы внесения удобрения проявляется не только по признаку величины урожая. Экспериментами на трех сортах шпината и редиса показано, что из шести случаев лишь в трех происходило повышение урожая от локализации сульфата

аммония [Соколов, Семенов, 1992]. Использование азота удобрений существенно повышалось у шпината сорта Монорис и редиса Ультра. У двух сортов оно было примерно одинаковым при обоих способах внесения, а у шпината Исполинский и редиса Красный великан при локализации сульфата аммония снижалось, но при этом возрастал урожай за счет большего использования почвенных запасов азота.

Представляется, что проблема отзывчивости сортов на способы внесения удобрения заслуживает более углубленного изучения не только по признаку величины урожая и усвоения элементов питания. Несомненный интерес представляет действие способов внесения на качество продукции, устойчивость агроценозов к неблагоприятным факторам среды. Технология внесения удобрений должна учитываться при конкурсном испытании сортов, отборе перспективных форм в селекционном процессе.

Способы обработки почвы. Известно, что способ обработки почвы сам по себе оказывает глубокое влияние на физико-химические свойства и процессы трансформации органического вещества и элементов минерального питания. Все это в значительной степени предопределяет жизнедеятельность корневой системы и целого растения. Поэтому вполне понятен возрастающий интерес исследователей к поиску наиболее оптимальных сочетаний приемов обработки почвы и способов внесения удобрений. Тем более, что до недавнего времени для многих почвенно-климатических зон внесение основного минерального удобрения, особенно фосфорных и калийных, под зяблевую вспашку считалось наиболее эффективным.

Многолетними исследованиями на Эрастовской опытной станции с рядом зерновых и пропашных культур показано, что разбросное внесение под вспашку зяби и предпосевную культивацию P_{60} и $N_{40}P_{60}K_{40}$ оказывало практически однозначное влияние на величину урожая [Артюхов и др., 1976]. Локальное внесение указанных доз удобрения на всех культурах обеспечивало получение более высоких прибавок урожая, чем разбросное применение.

Разбросное внесение под зяблевую вспашку нитроаммофоса в дозе (NP)₆₀ на выщелоченном черноземе было менее эффективным, чем ленточное осенью и весной перед посевом твердой пшеницы Харьковская 46 [Трапезников, 1983]. В последнем случае прибавка урожая зерна по сравнению с неудобренным контролем составила 6,3 ц/га. Наименьшая прибавка (3,3 ц/га) была получена при разбросном внесении удобрения

под предпосевную культивацию. В опытах на выщелоченном черноземе северной лесостепи Приобья Новосибирской области основное минеральное удобрение ($N_{30}P_{40}K_{15}$) также менее эффективно использовалось яровой пшеницей при внесении под вспашку, чем при плоскорезной обработке почвы на глубину 20-22 см [Барсуков, Зинченко, 1980]. В засушливых условиях Казахстана применение под яровую пшеницу суперфосфата (P_{80}) горизонтальным экраном на глубину 12-15 см оказалось более эффективным, чем поверхностное разбрасывание удобрения под плоскорезную обработку [Волков и др., 1980].

Интересные результаты по сочетанию способов обработки почвы и внесению удобрений получены на озимой пшенице на пылеватосуглинистой почве штата Вашингтон США [Cochran et. 1990]. Аммиачную селитру вносили в дозах 65, 130, и 190 кг/га лентами ниже ложа семян и вразброс поверхностно. На фоне трех способов обработки почвы: вспашка, обработка почвофрезой и нулевая обработка. На фоне вспашки прибавки урожая зерна от локального способа по сравнению с разбросным в зависимости от дозы азота колебались в пределах 3,2-4,8 ц/га, фрезерной обработки -4,8-8,4; нулевой -5,3-5,4. Максимальный урожай зерна озимой пшеницы (32,6 ц/га) был получен при сочетании локального внесения N_{190} и обработки почвы фрезой, что было на 3,5 ц/га выше, чем при локализации этой же дозы азота по вспашке. Авторами отмечается положительное влияние ленточного размещения удобрения на усвоение растениями азота. В экспериментах с ячменем канадские исследователи [Malhi et al., 1996] пришли к заключению, что при нулевой обработке почвы желательна заделка мочевины лентами ниже рядка семян.

На оподзоленном малогумусном черноземе левобережной лесостепи Украины наиболее оптимальные условия для продукционного процесса озимой пшеницы создавались при сочетании плоскорезной обработки почвы с одновременным внесением удобрений локально экраном [Ошкодёров, 1988]. По сравнению с общепринятой технологией (отвальная вспашка и разбросное внесение удобрений) урожай зерна повышался более чем на четыре центнера с гектара. Автор отмечает, что сочетание плоскорезной обработки с локальным внесением удобрения позволяет снизить дозы фосфора и калия в полном удобрении на 30-50%. Во многом сходные с предыдущей работой результаты были получены в экспериментах на типичном карбонатном черноземе Республики Башкортостан с яровой пшеницей и овсом [Юсупов, 1988]. Локально-ленточное внесение полного минерального удобрения на

фоне плоскорезной обработки было более эффективным, чем по отвальной вспашке плугом, не только по величине урожая зерна, но и коэффициенту использования элементов питания, качеству зерна и другим показателям.

Итак, из краткого обзора следует, что локальное применение удобрений проявляет свою высокую эффективность при различных способах основной обработки почвы.

Способы внесения удобрений в севообороте. Большинство исследований по изучению эффективности способов внесения удобрений на продуктивность растений проводилось без учета их последействия в цикле чередования культур. Информация об их эффективности в сочетании со всем комплексом агротехнических приемов по возделыванию культур в севообороте имеет большое значение. Она позволит прогнозировать возможные последствия систематического применения удобрений на близкую и отдаленную перспективу. Известно, что постоянное внесение удобрений, особенно в высоких дозах, влечет за собой и ряд негативных последствий: подкисление, уменьшение содержания гумуса, ухудшение физико-химических свойств почвы и т.д. Актуальность данных вопросов возрастает в связи с широко распространяющейся тенденцией на биологизацию земледелия, необходимостью уменьшения нагрузки на природную среду.

Одной из первых попыток изучения способов внесения основного удобрения, вероятно, являются минерального исследования А.И.Горбылевой с сотрудниками на дерново-подзолистой почве [1974, 1976, 1978]. Комплексное изучение почвы и растений в пятипольном севообороте показало, что при насыщенности полей стандартными туками на уровне 6 ц/га локальное внесение удобрений обеспечивало более высокую продуктивность культур, чем разбросной способ. В первые два-три года с начала ротации урожаи культур при внесении половинной дозы удобрения локально были близкими к урожаям на фоне полных доз, вносимых вразброс. В последующем они стали заметно ниже. По завершении ротации на делянках данного варианта был зафиксирован значительный дефицит в балансе азота и калия. В последующих исследованиях на данном типе почвы изучался калийный режим при длительном применении минеральных удобрений [Нгуен, 1992]. В пятипольном севообороте с чередованием культур озимая рожь, клевер, лен, картофель, ячмень вносили полное минеральное удобрение, фосфорное и калийное (картофель) и навоз в количестве 60 т/га (картофель). Выявлено, что локально-ленточное ежегодное внесение NPK и запасное внесение PK-удобрений обеспечили среднюю продуктивность севооборота на уровне 60,8 и 58,6 ц/га зерновых единиц соответственно. При ежегодном разбросном внесении удобрений он составил 56,0 ц/га зерновых единиц. Локальное и запасное внесение PK-удобрений способствовало улучшению калийного режима почвы.

Многолетними детальными исследованиями дерновона подзолистой почве Республики Беларусь в полевом и кормовом севооборотах на фоне трех уровней плодородия почвы также показано преимущество ленточного внесения удобрений над разбросным [Вильдфлуш, 1995]. В зерновом севообороте (люпин, озимая пшеница, картофель, ячмень, лен) продуктивность его за первую ротацию при локальном внесении удобрений была выше по сравнению с разбросным способом на низком фоне плодородия на 0,20-0,22, среднем – на 0,79 и на высоком – на 0,20-0,33 т к.ед./га. Сходные результаты были получены и за вторую ротацию кормового севооборота, т.е. эффект локализации наиболее значимо проявлялся при средней обеспеченности почвы фосфором и калием. Не выявлено существенного влияния способов внесения удобрения на фосфатный режим почвы. Отмечается высокое положительное действие локального способа на коэффициент использования элементов питания. При средних дозах удобрения в зависимости от уровня обеспеченности почвы фосфором и калием он был выше по азоту на 10-21, фосфору - 7-9 и калию - 15-18% по сравнению с разбросным внесением. Наряду с вышеизложенным автор приходит к выводу о возможности снижения доз удобрений при локальном их внесении на 30%.

Ряд преимуществ локального внесения минеральных удобрений по сравнению с разбросным применением выявлен в звене севооборота ячмень — клевер — озимая пшеница в экспериментах на дерновоподзолистой среднесуглинистой почве Смоленской области [Ладонин и др., 1996; Гордеев, 1997]. На фоне трех способов основной обработки почвы (вспашка на 20-22 см, вспашка на 20-22 см с одновременным щелеванием на глубину 35 см, чизелевание на 35 см с дискованием на 10-12 см) создавали четыре уровня химизации: органический (30 т/га навоза), минимальный (сумма NPK за три года составляла $N_{115}P_{85}K_{85}$ и вносилась локально), умеренный ($N_{158}P_{128}K_{128}$) и интенсивный ($N_{285}P_{225}K_{225}$). Соответственно изменялся и уровень применения средств защиты растений. Было установлено, что при локальном вне

сении минимальных доз удобрения и средств защиты растений комплексный показатель биологической активности почвы был на 26% выше, чем даже на фоне навоза, и на 37% выше, чем на интенсивном фоне. При локальном внесении удобрений отмечалось пониженное содержание N-NO₃ в слое почвы 0-40 см. На основании оценки влияния уровней химизации на продуктивность звена севооборота ячмень – клевер – озимая пшеница, качество урожая, энергетические затраты и другие показатели авторы пришли к выводу, что при применении низких доз удобрений их необходимо вносить локальным способом. При данной технологии окупаемость 1 кг д.в. удобрений оказывается в 1,4 раза выше, чем при внесении в полтора раза большей дозы вразброс.

Засоренность и фитосанитарное состояние агроценозов. В ряде исследований выявлено положительное влияние локального применения удобрений на уровень засоренности посевов некоторых культур. Меньшая засоренность посевов зерновых злаков была зафиксирована финскими экспериментаторами. Аналогичное явление наблюдалось на сое [Грицун, 1975]. При локально-ленточном внесении NPK количество сорняков в посевах сои было в 1,5-3 раза, а по массе в 4-5 раз меньше, чем при разбросном способе.

В наших опытах на яровой пшенице [Трапезников, 1983] на двух типах почвы на фоне ленточного внесения удобрения масса сорной растительности была в несколько раз ниже, чем при разбросном способе (табл. 59). Уменьшение количества сорняков при ленточном внесе-

Таблица 59 Влияние способа внесения NPK на рост сорняков, г воздушно-сухой массы/м²

Способ внесения	Выщелоченный чернозем	Серая лесная почва
NDV 5	105	40
NPK вразброс	195	40
NPK лентой	83	9
0,5 NPK вразброс	-	37
0,5 NPK лентой	73	6

нии NPK в 1,4 раза, а также их массы по сравнению с разбросным способом наблюдалось на яровой пшенице в Западной Сибири [Прозоров, 1987]. Снижение массы сорняков в посеве ячменя отмечалось при повышении дозы и увеличении глубины локального внесения нитрофоски [Кучинскас и др., 1980]. В экспериментах на льне-долгунце в среднем

за три года при локализации удобрений количество сорняков в посевах уменьшалось в 1,2-1,7, а их масса – в 1,3-2,3 раза по сравнению с разбросным способом [Ходянкова, 1989]. Показано, что сочетание локального внесения минеральных удобрений с минимальными дозами гербицида также снижает численность сорняков [Гордеев, 1997].

Механизм влияния гетерогенного распределения удобрений в почве на уровень засоренности посевов остается неясным. Существует лишь несколько предположений. Возможно, минеральные удобрения, перемешанные с почвой, действуют как химические агенты, стимулирующие прорастание семян сорняков. И, наоборот, повышенная концентрация элементов питания в зоне расположения удобрений оказывает ингибирующее действие на процесс прорастания семян. Вполне возможно, что данное явление связано с особенностями корневых выделений веществ в почву [Иванов, 1973]. Естественным представляется и предположение, что локальное питание, стимулируя рост культурных растений с начальных этапов онтогенеза, подавляет развитие сорной растительности. Тем самым конкурентные отношения за элементы питания, влагу и свет смещаются в пользу возделываемых растений.

Ограниченная информация имеется относительно влияния способов применения удобрений на поражение растений болезнями. Наблюдения, проведенные на картофеле на супесчаной дерново-подзолистой положительное почве, выявили лействие локального $N_{90}P_{90}K_{120}$ при поражении растений фитофторозом [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 удобрения ввиду меньшего поражения болезнью растения вегетировали до середины сентября. В итоге урожай картофеля, сбор крахмала и сухого вещества в данном варианте оказались выше, чем при разбросном способе, соответственно на 35, 23 и 76%.

Качество урожая

При оценке влияния тех или иных воздействий на растения обычно учитывается не только величина урожая, но и его качество. Общеизвестно, что между данными признаками существует весьма сложная зависимость. Нередко условия внешней среды оказываются благоприятными для формирования высокого урожая, но недостаточно благо-

приятными для синтеза и отложения запасных веществ, определяющих его качество. Многочисленными исследованиями, например, показана отрицательная корреляция между урожаем зерна пшеницы и содержанием в нем белка, содержанием белка и незаменимых аминокислот. На сахарной свекле часто отмечается отрицательная связь между урожаем корнеплодов и их сахаристостью. Подобное положение может иметь место при хорошей влагообеспеченности растений или орошении посевов без внесения нужного количества удобрений. Невысокие дозы минеральных удобрений могут оказывать положительное влияние на урожай зерна злаков, но снижать в нем содержание белка. Сходное действие наблюдается при внесении удобрений с нарушенным соотношением элементов питания. Так, например, одностороннее усиление фосфорного питания яровой пшеницы уменьшает относительное содержание в зерне белка и клейковины. Считается, что любой способ повышения урожая пшеницы, не сопровождающийся соответствующим внесением азота, имеет тенденцию понижать содержание азота в зерне [Шлехубер, Такер, 1970; Павлов, 1972]. В связи с этим вполне закономерен вопрос, а не сопровождается ли увеличение урожая культур при локальном внесении основного минерального удобрения ухудшением его качества, ибо вносится одна и та же доза, что и при разбросном способе. На примере ряда зерновых культур показано, что технология локального внесения удобрений, положительно влияющая на величину урожая, не изменяет показателей его качества. Подобная картина наблюдалась в экспериментах на озимой ржи [Горбылева, 1974; Салимгареев, 1976] и пшенице [Тверезовская, 1971]. Отмечается, что при небольших различиях по способам внесения удобрения в содержании белка могут иметь место различия в его фракционном составе [Горбылева и др., 1976]. В случае ленточного внесения удобрения в условиях засухи повышается содержание в зерне озимой пшеницы спирторастворимых белков, при благоприятном увлажнении – щелочерастворимых. В данной работе также отмечается, что локальное применение минеральных удобрений приводит к уменьшению в зерне озимой ржи водо- и спирторастворимых белков. Не было выявлено существенных различий в качестве урожая при различных способах внесения удобрения на таких культурах, как ячмень [Медведев, 1980; Воропин, 1985], картофель [Демин и др., 1976; Платонов и др., 1986], сахарная свекла [Вильдфлуш, Сиротин, 1971; Крылова, 1976]. В условиях Западной Сибири локальное внесение азотных удобрений в уменьшенной примерно в два раза дозе обеспечивало формирование

такого же урожая томатов, что и при полной дозе вразброс без изменения показателей его качества [Назарюк, 1986]. Наряду с этим имеется много фактов, когда положительное действие локального питания проявлялось как на величине урожая, так и показателях его качества. Например, локальное внесение NPK на оподзоленном черноземе приводило к повышению содержания клейковины в зерне озимой пшеницы [Воропин, 1985]. Выявлено положительное действие локального применения невысоких доз NPK на натуру зерна озимой пшеницы, его стекловидность, содержание клейковины и хлебопекарные качества в экспериментах на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве [Гордеев, 1997]. Сообщается о положительном действии локального питания на качество зерна яровой пшеницы и овса [Юсупов, 1988], ячменя [Крылова, 1982]. На дерново-подзолистой почве локализация азотного удобрения приводила к повышению в зерне ячменя содержания сырого белка на 0,3-0,4% [Вьюкова, 1983]. На черноземе обыкновенном в условиях засушливого Зауралья Башкортостана ленточное внесение суперфосфата в дозе 40 кг/га повышало массу 1000 зерен на 5,7; разбросном способе – 1,4 г по сравнению с неудобренным фоном [Сахибгареев, 1985]. Содержание сырого протеина в зерне при этом возрастало соответственно на 0,7 и 0,1%. Отмечалось положительное действие ленточного способа на содержание незаменимых аминокислот.

В экспериментах с картофелем ленточное размещение (NPK) $_{60}$ не только повышало урожай клубней по сравнению с разбросным способом на 21 ц/га, но и содержание крахмала и витамина С соответственно на 0,4 и 2,8 мг% [Гилис, 1975]. Положительное действие локального питания на накопление крахмала в клубнях картофеля было подтверждено и другими более поздними исследованиями. В зависимости от сорта его содержание возрастало по сравнению с разбросным способом на 0,5-1,4% [Коршунов, Филиппов, 1980; Малашенок, 1991].

Сходное действие оказывает данная технология внесения удобрения и на сахаристость корнеплодов сахарной свеклы [Гилис, 1975; Пахомова и др., 1980]. В экспериментах на выщелоченном черноземе при внесении $N_{45}P_{180}K_{135}$ вразброс с последующей заделкой плугом содержание сахара в корнеплодах в среднем за три года составило 18,4 (без удобрения — 19,3%), ленточном весной на глубину 10-12 см — 19,3%. Эффект от локализации удобрения в зависимости от срока внесения и глубины его заделки выражался в дополнительном повышении валового сбора сахара от 3,4 до 7,1 ц/га [Мозговой, 1980]. Поиск путей усиле-

ния отложения запасных веществ в корнеплодах сахарной свеклы особую значимость имеет в регионах с укороченным вегетационным периодом. К числу таковых относится и Республика Башкортостан, являющаяся одним из крупных производителей сахара в Федерации. Многолетними исследованиями [Пахомова и др., 1980; Балахонцев, 1988] было показано, что локальное питание в подобных условиях является действенным фактором регуляции отложения запасных веществ. По сравнению с разбросным разовым внесением всей дозы удобрения при локальном способе сахаристость корнеплодов была нередко на 1-2% выше. Ленточное внесение NPK в середину междурядий сахарной свеклы при посеве на глубину 15-18 см по своему действию на активность сахарозосинтетазы в конце вегетации, а, следовательно, и отложение сахарозы в запас, было идентичным дифференцированному по фазам роста внесению удобрений в четыре срока [Балахонцев, 1988]. Эффект дифференцированного питания, предусматривающего усиленное обеспечение растений в конце вегетации фосфором и калием путем некорневой подкормки, при локальном способе достигается за счет сохранения в очаге высокого содержания данных элементов в доступной для растений форме [Трапезников, 1983].

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 корнеплодов, а также уменьшения 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-сырца 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]. Внутрипочвенное размещение удобрения положительно влияет на выход длинного волокна у льна-долгунца, содержание жира в семенах [Каликинский, 1974; Ходянкова, 1989], а также такие посевные качества семян, как энергия прорастания, всхожесть и сила роста [Ходянкова, 1989]. Сходное действие на массу 1000 семян, их жизне-

способность и всхожесть оказывало ленточное внесение $(NPK)_{60}$ на посевах клевера лугового [Персикова, 1987].

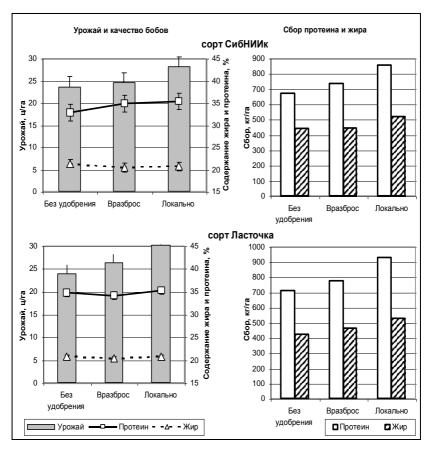


Рис. 28. Влияние способа внесения удобрений на урожай и качество бобов сои (среднее по трем опытам)

Достаточно высокая эффективность локального питания выявлена в наших экспериментах на нетрадиционной для Южного Урала культуре – сое. При заметном повышении урожая соевых бобов по сравнению с разбросным внесением удобрения не наблюдалось снижения в них содержания протеина и жира. В конечном итоге это обусловливало более высокий их сбор с единицы площади (рис. 28).

Качество зерна яровой пиеницы. Основным показателем качества зерна данной культуры является содержание в нем белка и клейковины. Аминокислотный состав белков определяет его питательную ценность, а физико-химические свойства клейковинного комплекса — технологические показатели муки и теста, а отсюда и изготовляемых из них продуктов питания.

В первых экспериментах, проведенных еще в семидесятые годы на выщелоченном черноземе Южной лесостепи Башкортостана со способами внесения нитроаммофоса, не было выявлено существенных различий по содержанию в шроте зерна пшеницы белка. В среднем за четыре года прибавка урожая зерна от ленточного внесения по сравнению с разбросным способом по обоим сортам превысила 4 ц/га, что и обусловило более высокий сбор белка (табл. 60). На фоне половин ной дозы нитроаммофоса формировался урожай зерна на уровне полной дозы вразброс при несколько пониженном содержании белка. Данное

Таблица 60 Содержание и сбор белка при различных способах внесения нитроаммофоса под яровую пшеницу (среднее за четыре года)

	C	аратовская 36		Харьковская 46			
Danuarm arri ma	Thomas.	_ белок		VIDOVEO H	белог	C	
Вариант опыта	урожай, <i>и/га</i>	содержа-	сбор,	урожай, <i>u/га</i>	содержа-	сбор,	
	ų/cu	ние, %	кг/га	ц/ги	ние, %	кг/га	
Без удобрения	17,6	13,55	203	13,4	15,88	177	
(NP) ₆₀ вразброс	22,0	13,93	268	17,1	16,23	237	
$(NP)_{60}$ локально	26,4	14,04	325	21,9	16,16	298	
$(NP)_{30}$ локально	22,4	13,30	260	18,7	15,98	256	
HCP ₀₅	1,9	0,64		1,8	0,81		

явление, вероятно, было обусловлено недостатком азота, его "разбавлением" ввиду формирования сравнительно высокого урожая. Что касается содержания сырой и сухой клейковины, то оно по данным вариантам опыта было практически одинаковым при обоих способах внесения нитроаммофоса (табл. 61). Не отмечалось больших различий по способам внесения удобрения и по показателям растяжимости клейковины и ее гидратации. В данном цикле экспериментов не было выявлено заметного влияния способов внесения нитроаммофоса на фракционный состав белков зерна как мягкой, так и твердой пшеницы (табл. 62).

Таблица 61 Содержание в зерне яровой пшеницы клейковины при различных способах внесения нитроаммофоса

		Саратовская 36				Харьковская 46			
Вариант опыта	клейко %		растяжи-	гидра- тация, %	клейко %	,	растяжи-	гидра- тация, %	
	сырая	сухая	мость, см	тация, 🕫	сырая	сухая	мость, <i>см</i>	тация, 70	
Без удобрения	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	

Таблица 62 Соотношение фракций белка в зерне пшеницы при различных способах внесения нитроаммофоса на выщелоченном черноземе, %

Вариант опыта	Альбумины + глобулины	Глиадин	Глютенин	Остаточные
	v	Tany managaga 16		
F		Гарьковская 46	22.1	7.0
Без удобрения	27,6	42,3	23,1	7,0
(NP) ₆₀ вразброс	27,0	42,6	23,7	6,7
$(NP)_{60}$ локально	25,3	44,6	23,2	6,9
$(NP)_{30}$ локально	25,9	43,9	23,4	6,8
	C	Саратовская 36		
Без удобрения	29,6	35,1	26,6	8,7
(NP) ₆₀ вразброс	29,2	35,3	27,1	8,4
(NP) ₆₀ локально	28,8	36,3	26,7	8,2
$(NP)_{30}$ локально	29,2	35,6	27,1	8,1

Известно, что питательная ценность продуктов определяется не только количеством белка, но и его качеством, биологической полноценностью, определяемой аминокислотным составом. Из общего числа аминокислот, входящих в состав белковой молекулы, восемь относятся к числу не заменимых для человека (лизин, триптофан, метионин, фенилаланин, валин, треонин, лейцин и изолейцин), а для животных еще аргинин и гистидин. Организм человека и животных не может синтезировать эти аминокислоты и должен получать их с пищей. Недостаток любой из незаменимых аминокислот ведет к неполному использованию всех остальных, а следовательно, торможению синтеза белка в

теле человека и животных, нарушениям в обмене веществ и непроизводительному использованию пищи и кормов. В связи с этим представляло интерес изучение влияния разных технологий внесения удобрений на данный признак качества зерна пшеницы. Анализы показали, что аминокислотный состав суммарного белка при обоих способах внесения нитрофоски практически оставался неизменным (табл. 63).

Таблица 63 Аминокислотный состав суммарного белка пшеницы Харьковская 46, г аминокислоты на 100 г белка

Аминокислота	Без удоб- рения	Вразброс	Локально	Аминокислота	Без удоб- рения	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
Аспарагино- вая 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	26.02	26.14	27.70
Аланин	3,24	3,27	3,28	незаменимые	26,93	26,14	27,70

Сходные результаты были получены и на других сортах яровой пшеницы. Все это позволяет считать, что гетерогенное распределение основного удобрения в почве не сопровождается снижением биологической ценности белка яровой пшеницы. Поскольку при данной технологии заметно возрастает урожай и сбор белка с единицы площади, то существенно увеличивается и сбор незаменимых аминокислот. Примером тому являются данные по сбору лизина. В среднем за три года на твердой пшенице Харьковская 46 сбор лизина на неудобренном фоне составил 3,16, (NP)₆₀ вразброс – 3,79, (NP)₆₀ лентой – 6,80 кг/га. В последнем случае он был в 2,1 раза выше, чем без удобрения, тогда как при разбросном внесении возрастал лишь на 20% [Трапезников, 1983].

Последующее изучение, со способами внесения полного минерального удобрения (NPK) на более широком наборе сортов, в принципе подтвердило вывод о том, что локальное питание, как правило, не приводит к ухудшению показателей качества зерна и конечных про-

дуктов его переработки. Подтверждением тому могут быть данные по содержанию в зерне белка и клейковины (табл. 64).

Таблица 64 Содержание в зерне яровой пшеницы белка и клейковины при различных способах внесения нитрофоски на выщелоченном черноземе, %

Вариант опыта		ковская 35 опытов)		имбирка В опыта)		чукская 139 опытов)
1	белок	клейковина			белок	клейковина
Без удобрения	13,8	26,6	13,1	28,3	12,6	29,3
$(NP)_{60}$ вразброс $(NP)_{60}$ локально	14,2 14,4	27,5 28,6	13,4 13,0	30,7 28,8	13,6 13,4	32,3 31,0
HCP ₀₅	0,6	2,3	1,1	2,7	1,1	2,5

Усредненные данные за ряд лет дают достоверную картину, но при этом нивелируются возможные колебания качества зерна по отдельным годам, отличающимся по гидротермическим условиям в период формирования и налива зерна. В литературе указывается на три возможных случая влияния минеральных удобрений на качество зерна злаков [Павлов, 1972]. При низких дозах удобрения может повыситься урожай и снизиться его качество, при средних - рост урожая не сопровождается ухудшением его качества и при высоких дозах может не наблюдаться повышения урожая, но возрастать содержание белка. Все эти три возможности можно наблюдать и при локальном применении удобрения. При отсутствии прибавки урожая от локализации удобрения, что является весьма редким явлением, или при небольшой (до 1-3 ц/га) прибавке по сравнению с разбросным способом может иметь место заметное повышение содержания в зерне пшеницы белка и клейковины. Так, например, в опыте на серой лесной почве в условиях острой засухи ленточное внесение (NPK)₆₀ не повлияло на урожай зерна яровой пшеницы Московская 35, но заметно повысило содержание в нем клейковины. На фоне без удобрения оно равнялось 23,2%, (NPK)60 вразброс -22.9, (NPK)₆₀ локально -29.1%. Сходные результаты были в свое время получены Д.А.Сабининым [1971] в вегетационных опытах с пшеницей. При внесении NPK путем перемешивания со всем объемом почвы заметно повысился урожай зерна, содержание белка в нем составило 14,54%. В варианте с внесением фосфора и половинной дозы азота в гнездо урожай зерна был несколько ниже, чем при перемешивании с почвой, но содержание белка составило 19,06%.

Ярким примером противоположного действия локального питания на качество зерна яровой пшеницы могут быть данные, полученные в экспериментах 1990 г. В данный сезон сложились исключительно благоприятные для формирования величины урожая условия. Урожай зерна твердой пшеницы Безенчукская 139 даже без удобрения составил 36,8 ц/га. При разбросном внесении (NPK)60 он был на 10, локальном – на 19,1 ц/га выше. Эффект локализации выразился в формировании дополнительного урожая в размере 9,1 ц/га. При столь высокой прибавке содержание белка и клейковины в зерне на данном фоне по сравнению с разбросным внесением было ниже соответственно на 1,15 и 6.8%.

В большинстве случаев, когда прибавка урожая от локального способа не превосходит 4-5 ц/га, показатели содержания белка и клейковины практически остаются на уровне разбросного внесения удобрения. Поскольку это происходит на фоне внесения одной и той же дозы удобрения, то представляет интерес обсуждение возможных причин данного явления. Основными из них являются следующие. Это, вопервых, лучшее использование растениями элементов питания удобрения и почвы, в том числе и азота как определяющего фактора синтеза и накопления белка в зерновках в процессе отложения запасных веществ. Многочисленными экспериментами показано, что коэффициент использования азота удобрений при локальном внесении нередко может быть в 1,2-1,5 и более раза выше, чем при разбросном. Во-вторых, важным источником для накопления белка и формирования клейковинного комплекса является вторичное использование элементов питания вегетативных органов. Известно, что у растений пшеницы процесс реутилизации играет особо важную роль, поскольку примерно $^{2}/_{3}$ белка в зерне накапливается за счет оттока азота из вегетативных органов [Павлов, 1967]. Представляется, что важную роль в более эффективном использовании ранее накопленного растениями азота играет характер донорно-акцепторных взаимодействий. Более жестко детерминированная направленность транспорта веществ в зерновки при локальном питании, обусловленная изменениями в гормональном статусе производящих и запасающих органов, в конечном итоге способствует формированию более высокого урожая без снижения показателей его качества. Представляется, что при последующем углубленном изучении проблемы будут выявлены и другие более тонкие механизмы регуляции формирования качества зерна в условиях гетерогенитета корнеобитаемой среды. Одним из таких механизмов, например, может быть скорость включения минерального азота и продуктов распада белковых веществ вегетативных органов в биосинтез белка в зерновках, а также оптимизация условий для формирования физико-химических свойств клейковинного комплекса.

Содержание белка и клейковины являются важными, но не единственными признаками качества зерна пшеницы. Большую роль в определении качества конечного продукта (хлеба, макаронных изделий) играют свойства клейковины, определяемые совокупностью ее физико-химических параметров (упругостью, эластичностью, растяжимостью, способностью к набуханию), физическими свойствами теста. Наши более ранние наблюдения на сортах мягкой пшеницы показали, что ленточный способ внесения основного минерального удобрения не приводит к ухудшению отдельных технологических показателей качества зерна [Трапезников, 1983]. По таким признакам, как время до начала разжижения теста, "сила" муки, объем хлеба, значительных различий по способам распределения элементов питания в почве не наблюдалось (табл. 65).

Таблица 65 Технологическая оценка зерна яровой пшеницы

Вариант опыта	Время до начала разжижения, <i>мин</i>	"Сила" муки, 10 ⁻⁴ Дж	Объем хлеба на 100 г муки, <i>мл</i>	
Сапаторска	я 36, среднее за три года, г	primenonenuriă nep	нозем	
Без удобрения	8,0	выщелоченный чер 254	493	
(NP) ₆₀ вразброс	11,2	248	497	
(NP) ₆₀ локально	8.0	275	497	
$(NP)_{30}$ локально	8,8	391	487	
Красноуфи	имская 68, среднее за два и	года, серая лесная г	ючва	
Без удобрения	4,2	194*	480	
N ₇₅ P ₆₀ K ₆₀ вразброс	4,8	264	480	
$N_{75}P_{60}K_{60}$ локально	4,6	297	500	
$N_{38}P_{30}K_{30}$ локально	5,5	249	480	

^{*}Данные за один год

Более углубленное изучение свойств муки, теста и хлеба при различных способах внесения (NPK) $_{60}$ было проведено на сорте Московская 35 [Усов и др., 1988]. Технологическая оценка проводилась по семи признакам (седиментация, время до начала разжижения теста, разжижение, валориметр, "сила" муки, объем хлеба и пористость), вы-

раженных в баллах по пятибалльной шкале. В среднем за четыре года сумма баллов в варианте без удобрения равнялось 21,8, (NPK)₆₀ вразброс – 22,5, (NPK)₆₀ локально – 23,0. В экспериментах с твердой пшеницей Безенчукская 139 ленточное внесение (NPK)₆₀ на выщелоченном черноземе Южной лесостепи Республики Башкортостан способствовало достоверному, по сравнению с разбросным способом, повышению качества макарон [Трапезников и др., 1998]. Качество макарон оценивали по пятибалльной шкале по признакам: прочность, цвет, разваримость. В среднем за пять лет на неудобренном фоне и (NPK)₆₀ вразброс качество конечного продукта оценивалось в 3,8, при локальном внесении нитрофоски – 4,6 балла (при HCP₀₅=0,6), т.е. было близким к наивысшему показателю [Трапезников и др., 1998].

Из всей совокупности данных следует общий вывод: локальное применение минеральных удобрений, как правило, не приводит к ухудшению биохимических и технологических показателей качества зерна яровой пшеницы. Однако в отдельных случаях, когда прибавка урожая зерна от локализации удобрений по сравнению с разбросным способом достигает значительных размеров (5-7, а иногда и более центнеров с гектара), может наблюдаться снижение некоторых показателей его качества, например, содержание белка и клейковины. В случаях, когда прибавка невелика или отсутствует вовсе, может иметь место повышение показателей качества зерна. Неоднозначность действия локального питания на качество урожая во многом зависит от гидротермических условий в период вегетации растений и генотипа сорта. Последнее предположение требует специального изучения.

Устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды. Проблема устойчивого производства продукции растениеводства в регионах рискованного земледелия имеет исключительно важное значение. Поэтому вопрос о том, насколько технология локального применения удобрений способствует ее решению, представляется актуальным как в теоретическом, так и практическом плане. На необходимость и возможность повышения устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды путем изменения способов внесения удобрений много лет тому назад указывал Д.А.Сабинин [1934]. Он писал, что необходимо "...подойти к разработке таких приемов техники применения удобрений, которые были бы орудием нужного нам воздействия на темп развития, устойчивость растений к неблагоприятным воздействиям засухи, мороза" (с.13). Представляется, что резуль-

таты последующих исследований широкого применения технологии локального внесения удобрений в растениеводстве в принципе подтвердили обоснованность таких ожиданий. Справедливости ради, следует отметить, что в преобладающем большинстве работ речь идет лишь о констатации положительного действия локального питания на устойчивость к тем или иным неблагоприятным факторам среды. Само по себе это уже немало, но при этом природа повышенной устойчивости растений остается нераскрытой и непознанной.

Известно, что часто в качестве фактора, нарушающего нормальный ход продукционного процесса, выступает дефицит влаги. Относительно положительного влияния уровня минерального питания на устойчивость растений к засухе имеется обширная литература [Алексеев, Гусев, 1957; Генкель, 1967, 1978; Сказкин, 1961; Альтергот, Мордкович, 1977; Самуилов, 1978; и др.]. Вероятно, многие процессы, способствующие повышению резистентности растений к недостатку влаги в условиях гомогенного распределения удобрения в корнеобитаемой среде, происходят и при гетерогенном его распределении в почве. Однако в последнем случае могут быть и иные механизмы адаптации, поскольку часть корневой системы функционирует в условиях экстремально высокого содержания элементов питания, при четко выраженной функциональной специализации корней разного солевого статуса [Трапезников, 1983, 1992].

По данным многих исследований, проведенных в различных почвенно-климатических условиях, локальное применение удобрений является эффективным средством стабилизации продукционного процесса при дефиците влаги. Так, в условиях короткого вегетационного периода и 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, локально – на 20 ц/га [Huhtapalo, 1971, цит. по Хвощевой, 1974]. Выявлена высокая эффективность при засухе ленточного внесения фосфорного удобрения на твердой пшенице [Matar, Brown, 1989]. По данным канадских исследователей, урожай зерна яровой пшеницы при ленточном внесении основной дозы удобрения до посева или при посеве (на 5 см ниже семян и на 5 см в сторону от них) был выше по сравнению с разбросным способом при достаточном увлажнении на 2, умеренном – 26 и недостаточном – на 66% [цит. по Верещак и др., 1987]. Преимущество локального внесения удобрений под ячмень проявляется как при хорошей влагообеспеченности растений, так и при засухе [Омельянюк, Воропин, 1980]. Однако могут быть случаи и противоположного характера. На легкосуглинистых почвах эффективность локального способа снижается, а при остром дефиците влаги может оказаться ниже, чем при разбросном внесении [Каликинский, 1977]. Интенсивный рост растений, формирование большей площади листьев, а следовательно, и больший расход запасов воды с начала вегетации при последующей затем засухе может стать причиной более низкого урожая, чем при разбросном внесении удобрения.

В ряде работ указывается на то, что при локальном внесении удобрений растения более полно и более эффективно используют запасы почвенной влаги. Это было показано на примере яровой пшеницы [Прозоров, 1987], ячменя и озимой пшеницы [Воропин, 1985; Ошкодёров, 1988]. Отмечается высокая эффективность локального внесения суперфосфата (Р₆₀) под яровую пшеницу осенью и весной в засушливых условиях Красноярского края [Танделов, Кильби, 1986]. Данный способ обеспечивает получение почти в два раза большей прибавки урожая зерна, чем при разбросном внесении. На особо важную роль локального внесения удобрений в условиях засухи и на склоновых землях на фоне безотвальной обработки почвы указывается и в другой работе [Берхин, Чагина, 1986]. Авторы отмечают, что данная технология органично вписывается в почвозащитную систему земледелия, сокращает потери питательных веществ при эрозии.

Дефицит влаги на Южном Урале очень часто выступает в качестве фактора, лимитирующего продуктивность растений. Поэтому поиск путей стабилизации продукционного процесса при засухе является весьма актуальным. О том, насколько велика роль технологий внесения основного минерального удобрения в решении данной проблемы, можно судить по нашим ранним исследованиям. В четырехлетних опытах на выщелоченном черноземе Южной лесостепи Башкортостана локальное внесение нитроаммофоса в дозе (NP)₆₀ проявило себя как высокоэффективный фактор стабилизации продукционного процесса [Трапезников и др., 1977, 1986]. Различные типы засух отмечались в трех случаях из четырех лет. 1973 год характеризовался острым дефицитом влаги в мае и в две первые декады июня, с обильным выпадением осадков с третьей декады. В этих условиях прибавка урожая от локального внесения нитроаммофоса по сравнению с разбросным способом на мягкой пшенице Саратовская 36 составила 23, твердой - Харьковская 46 - 53% (рис. 29). При хорошей, а в некоторые периоды вегетации избыточной, влагообеспеченности 1974 г. и раннем полегании растений, эффект от локализации был не столь значительным, как

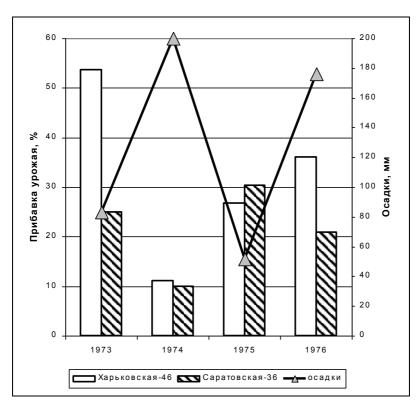


Рис. 29. Относительная прибавка урожая зерна яровой пшеницы при локальном внесении удобрения в условиях различного увлажнения (сумма осадков с апреля по 10 июля)

в предыдущем сезоне. Большое преимущество технологии локального внесения удобрений проявилось и в условиях жесточайшей почвенной и воздушной засухи практически в течение всего вегетационного периода 1975 г. Абсолютный урожай сорта Саратовская 36 составил 19,4, а твердой пшеницы Харьковская 46 — 15,6 ц/га, что превышало урожай на фоне разбросного внесения нитроаммофоса соответственно на 4,2 и 3,3 ц/га. При майской засухе 1976 г. эффективность локализации, как и в 1973 г., наиболее значимо проявилась на твердой пшенице. Абсолютная прибавка по сравнению с разбросным способом составила 6,4 ц/га, относительная — 36%. О значительном преимуществе локаль-

ного внесения удобрений перед разбросным на зерновых культурах при засухе в начале вегетации сообщалось и в более ранних работах [Larpes, 1966].

В некоторых случаях при острой засухе разбросное внесение удобрений в год его внесения практически не дает прибавки урожая по сравнению с неудобренным контролем [Трапезников, 1992]. Подобное наблюдалось нами на некоторых сортах яровой пшеницы и сое в экспериментах на выщелоченном черноземе. При разбросном внесении нитрофоски в дозе (NPK) $_{70}$ под яровую пшеницу и $N_{30}P_{60}K_{30}$ под сою лишь в двух случаях из восьми отмечалось превышение урожая зерна над фоном без удобрения. В то время как при ленточном внесении удобрения прибавка урожая по сравнению с контролем в зависимости от сорта пшеницы колебалась в пределах 3,8-7,8 ц/га, сои — 5,8-12,7 ц/га. (табл. 66).

Таблица 66 Отзывчивость сортов яровой пшеницы и сои
на способы внесения удобрения в условиях засухи, *и/га*

Ровионт опи		Яровая	Яровая пшеница			Соя			
Вариант опы- та	Москов- ская 35	Сим- бирка	Жница	Безенчук- ская 139	Ла- сточка	СибНИИк 315	Аврора	Рассвет	
	CRUM 33	оприи	1	ская 137	CTO IRU	313		l	
Без удобрения (контроль)	14,4	20,3	16,9	19,2	24,7	19,7	16,3	20,3	
			± K K	онтролю					
Вразброс	+0,7	+4,8	+0,4	0,0	+0,9	-0,9	+2,6	+0,7	
Локально	+7,7	+7,8	+7,8	+3,8	+8,8	+5,8	+12,7	+8,6	
HCP ₀₅	1,2	1,8	1,2	2,7	5,1	3,0	2,5	3,4	

Примечание. Под пшеницу вносили $(NPK)_{70}$, сою $-N_{30}P_{60}K_{30}$.

Изучение корреляционной связи между отдельными составляющими гидротермических условий и урожаем зерна яровой пшеницы показало, что она хорошо описывается линейным уравнением вида y=ax+b, где y — изучаемый признак, x — влагообеспеченность. Установлено, что наиболее тесная связь наблюдается с гидротермическим коэффициентом (ГТК), вычисленным по состоянию на 20 июня от даты перехода температуры через $+10^{\circ}$ С [Усов и др., 1988]. Наибольшее приближение к линейной зависимости продуктивности от ГТК отмечалось при локальном внесении нитрофоски (r=0,99). Обобщение наших многолетних данных свидетельствует о том, что технология локально-

го внесения основного минерального удобрения позволяет снизить коэффициент варьирования урожая зерна яровой пшеницы по годам (табл. 67). Наиболее значимо стабилизирующий эффект локаль ного питания растений проявляется в годы с недостаточной влагообеспеченностью. В условиях засухи заметно возрастает и доля влияния уровня минерального питания растений на урожай зерна: по сравнению с усредненными данными она оказалась почти в два раза выше.

Таблица 67

Влияние способов внесения удобрения и погодных условий на урожай яровой пшеницы

Способ внесения	Урожай,	Коэффициент	Индекс детермина % от	
удобрения	ц/га	варьирования урожая, V%	условий года	уровня питания
	3	ва 23 года, 46 опытов		
Без удобрения	24,6	34,7		
Вразброс	28,4	35,3	86,8	8,5
Локально	31,7	31,3		
HCP ₀₅	1,1			
	За 7 за	асушливых лет, 17 оп	ытов	
Без удобрения	18,2	31,2		
Вразброс	20,7	36,2	78,7	15,5
Локально	25,2	30,2		
HCP ₀₅	1,6			

Из изложенных фактов следует, что гетерогенное распределение удобрений в почве является эффективным средством стабилизации продукционного процесса при дефиците влаги. Представляется, что данное явление не может быть связано с состоянием какого-то одного процесса или функции, протекающих в растении. Повышенная резистентности к дефициту влаги обусловливается комплексом взаимосвязанных и взаимообусловленных процессов, протекающих на различных уровнях организации растительного организма. Каждому этапу онтогенеза, вероятно, присущ в чем-то свой специфичный комплекс адаптивных перестроек, то есть в онтогенезе растения формируется и функционирует несколько дублирующих систем, обеспечивающих относительно высокий уровень морфофизиологических процессов и в условиях дефицита влаги. Углубленное изучение данных вопросов представляется важным не только в интересах познания механизмов

формирования более высокой надежности системы целого растения при водном дефиците, но и в целях осмысленного поиска дополнительных воздействий, обеспечивающих в сочетании с локальным питанием повышение адаптивного потенциала агроценозов.

Из всего комплекса особенностей, возникающих при гетерогенном распределении удобрения в почве и положительно влияющих на устойчивость растений к засухе, наибольшее значение имеют сам факт наличия очага повышенного содержания доступных форм элементов питания и активация роста корневой системы. Ранний, практически с первых дней жизни растения, контакт части корневой системы с очагом в сочетании с интенсивно протекающей в нем пролиферацией и ветвлением корней существенно облегчает поиск элементов питания и их поглощение. В полной мере это относится и к поглощению растениями воды. Отмечается, например, что нередко в качестве лимитирующего урожай фактора выступает не недостаток питательных веществ и влаги в почве, а низкая способность корней в их использовании [Lynch, 1995]. Автором подчеркивается важность архитектуры корней в использовании ресурсов почвы. Считается [McCully, 1995], что благодаря ветвлению корней поглощается 80% от общего количества воды, поступающей в корневую систему. В экспериментах на пшенице показана четкая корреляция между массой корней и использованием растениями влаги [Walia et al., 1992]. Пространственная совмещенность очага и значительной части функционально активной корневой системы растения существенно снижает роль в поиске элементов минерального питания массового потока, обусловленного передвижением воды в почве, и значительно облегчает механизм перехвата и диффузии по градиенту концентрации. Активная поглотительная деятельность высокосолевых корней с первых дней жизни растения, когда еще не наступила засуха, обеспечивает интенсивный рост побега, а повышенное содержание в них элементов питания может служить на какой-то период времени резервом, используемым надземной частью в случае наступления дефицита влаги.

Безусловно, важную роль в устойчивости зерновых злаков играет положительное действие локального питания на формирование вторичной корневой системы, функционально приспособленной к поглощению ионов и воды из верхних слоев почвы. При остром дефиците влаги вторичные корни развиваются очень слабо или отсутствуют вовсе, а функционально активная зона зародышевых корней смещается в подпахотные горизонты. В результате небольшие осадки, смачиваю-

щие лишь верхний слой почвы, не могут эффективно использоваться растениями. В случае же локального внесения удобрения и формирования густой сети корней в зоне его размещения на глубине 8-12 см создаются условия, позволяющие использовать и малопродуктивные осадки, а также элементы питания. Иными словами, при почвенной засухе и слабом развитии или полном отсутствии вторичных корней их функцию по поглощению воды и элементов питания из верхних слоев почвы может выполнять высокосолевая часть зародышевых корней.

Немаловажным фактором стабилизации продукционного процесса при низкой влагообеспеченности растений и локальном внесении удобрения является относительная функциональная дифференциация корней различного солевого статуса [Трапезников, 1983]. Низкосолевые корни, функционирующие в среде с невысокой концентрацией почвенного раствора, т.е. вне очага, имеют облегченные условия поглощения воды. При более глубокой заделке удобрений основная масса корней располагается в более обеспеченных влагой слоях почвы. Сообщается [Грицун, 1975], что при внесении удобрений под сою на глубину 15-17 см около 40% массы корней располагается в слое почвы 10-20 см, разбросном — около 29%. Автор полагает, что подобный эффект локализации удобрений имеет важное значение в использовании растениями влаги и питательных веществ.

Определенную роль в поддержании водного баланса в растении и его обеспечении элементами питания и продуктами метаболизма при недостатке влаги могут иметь различия в солевом статусе по оси высокосолевых корней. Проходя через очаг и "оставляя" в нем большое число мелких корешков ветвления, они проникают в более глубокие слои почвы и функционируют при тех же параметрах почвенной среды, что и низкосолевые корни, и имеют тот же солевой статус. Поглощенная такими корнями влага транспортируется по ксилеме в побег, как бы попутно увлекая с собой ионы, аминокислоты, фитогормоны из корешков ветвления, расположенных в очаге.

Ранее нами было показано, что при локальном внесении удобрения у растений кукурузы наблюдается менее выраженная, чем при разбросном способе, депрессия транспорта ксилемного экссудата в побег в полуденные часы [Трапезников, 1983]. Вероятно, более высокий уровень оводненности тканей в фотосинтезирующих органах растения должен положительно отражаться и на интенсивности фотосинтеза. Наблюдения показали, что локальное питание повышает оводненность листьев пшеницы и их водоудерживающую способность и практически

не влияет на транспирационный коэффициент как при оптимальной $(70\% \text{ от }\Pi\Pi\text{B})$, так и недостаточной $(35\% \text{ от }\Pi\Pi\text{B})$ влагообеспеченности.

Определенную положительную роль в формировании более продуктивных растений в условиях засухи должен играть темп органогенеза и развития. Локальное питание активирует не только рост корневой системы и побега, но и формирование у зерновых злаков колоса с большим числом колосков, ускоряет прохождение фаз развития, что в условиях нарастающей засухи весьма важно, поскольку они протекают при меньшей напряженности стрессового воздействия. Например, в условиях 1975 г. созревание зерна у яровой пшеницы на фоне ленточного внесения нитроаммофоса наступило на неделю раньше, чем в вариантах без удобрения и разбросном его внесении. Следовательно, формирование генеративной сферы, зерна и его налив протекали при относительно более благоприятных условиях влагообеспеченности.

Ранее нами было показано, что характер распределения элементов минерального питания в корнеобитаемой среде оказывает значительное влияние на концентрацию фитогормонов в тканях растений и их транспорт с ксилемным экссудатом в побег [Иванов, 1990; Иванов и др., 1989, 1993; Ivanov et al., 1998]. В условиях гетерогенного внесения удобрения усиливается поступление из корневой системы цитокининов, активирующих синтетические и ростовые процессы в растениях, и абсцизовой кислоты, оказывающей противоположное действие и обладающей ярко выраженным антитранспирационным эффектом. Уровень содержания данных фитогормонов в надземных органах заметно выше, чем при разбросном внесении удобрения. Это и, возможно, их соотношение является одним из факторов повышенной устойчивости растений к дефициту влаги. Представляется, что вопрос о сочетанном действии цитокининов и абсцизинов на устойчивость растений к экстремальным условиям среды заслуживает более глубокого изучения.

Наряду с дефицитом влаги в качестве факторов, отрицательно влияющих на продукционный процесс, выступает недостаток тепла, пониженные температуры в период вегетации растений и их перезимовки. 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. Повышению 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. Показано также, что ленточное внесение основного минерального удобрения под покровную культуру положительно влияет на перезимовку растений клевера [Персикова, 1987].

Исследованиями ряда авторов [Дадыкин, 1951; Штраусберг, 1965; Коровин, 1972] показана важная роль концентрации питательного раствора в усвоении ионов растениями, их продуктивности и ускорении созревания при низких температурах. Были предложены для холодных почв северных регионов так называемые "северные" дозы удобрений с соотношением между азотом, фосфором и калием как 1:3:1,5. Последующими исследованиями было показано, что сходного эффекта можно достигнуть за счет использования технологии локального внесения удобрений. Так, выявлена высокая эффективность локального и поверхностно-локального способов внесения удобрений под картофель на сезонно-мерзлых темно-каштановых и мерзлотных дерново-глеевых почвах Забайкалья [Гершевич, Доманская, 1986]. Положительное действие на урожай клубней сочеталось с заметным улучшением их качества. Интересная работа в плане преодоления отрицательного влияния низких температур на мерзлотной почве изменением способа внесения удобрения выполнена на яровой пшенице [Ушаков, Гавриленко, 1987]. Авторами показано, что на фоне равномерного перемешивания азотных и калийных удобрений с слоем почвы 0-15 см размещение фосфорного удобрения экраном на глубине 15 см позволяет существенно повлиять на топографию распределения корней в почве. Общая масса корней в слое 20-30 см возрастала на 10-20%. Уровень ветвления корней при этом повысился на 2-3 порядка, что способствовало большему охвату прогреваемого почвенного горизонта.

Неблагоприятные для продукционного процесса условия возникают не только в силу изменения процессов природного характера, но и в результате хозяйственной деятельности человека. К числу последних,

например, относится зафосфачивание и подкисление почвы. Использование крупногабаритной техники приводит к значительному уплотнению почвы, что негативно влияет на воздушный, водный и пищевой режим, ее структуру и биологическую активность. В ряде работ показано, что технология локального применения удобрений позволяет существенно снизить отрицательное действие неблагоприятных условий антропогенной природы. Так, в силу значительного повышения коэффициента использования фосфора при локальном внесении суперфосфата совместно с цинком открывается возможность снижения доз фосфорного удобрения [Мокриевич, Ионов, 1993]. По мнению авторов, использование данной технологии позволит разрешить проблему зафосфачивания карбонатных почв рисовых севооборотов.

Исследованиями ряда авторов показано, что локальный способ является эффективным средством снижения отрицательного действия на продуктивность растений уплотнения почвы. Отмечается, что локализация удобрений лучшие результаты дает при повышенной плотности почвы, в засушливые годы, на бедных почвах, в районах с коротким вегетационным периодом [Гордеев, 1991]. Высокая эффективность данного способа, по мнению автора, в определенной степени связана с изменениями электрохимических процессов в почве, оказывающих воздействие на мембранный протонный барьер клеток корней. В микрополевых опытах (сосуды без дна) относительная прибавка урожая зерна ячменя от внесения NPK лентой при плотности почвы 1,0, 1,3 и 1,6 г/см³ по сравнению с перемешиванием с слоем 0-15 см составила соответственно 150, 136 и 175% [Соколов и др., 1992]. Сходные результаты были получены и на кукурузе. В другой работе [Ладонин и др., 1996], выполненной на дерново-подзолистой почве на ряде культур, показано, что при повышенной плотности почвы локальное внесение минеральных удобрений намного эффективнее, чем общепринятый разбросной способ. Прибавка урожая в среднем за пять лет при плотности почвы 1,5 г/см³ при локальном способе составила 25%, а при плотности 1,0 г/см³ – 10,2% по сравнению с разбросным. Наряду с этим авторами отмечается положительное влияние локализации удобрений на биологическую активность почвы. В зависимости от плотности почвы она оказалась на 14-25% выше, чем при внесении удобрения вразброс.

Итак, пространственная неоднородность корнеобитаемой среды, создаваемая неравномерным распределением удобрения, является действенным средством повышения устойчивости растений при неблаго-

приятных условиях произрастания. По существу, локальный солевой стресс, создаваемый для части корневой системы, выступает в качестве фактора, способствующего поддержанию гомеостаза растения на уровне, обеспечивающем достаточно высокую продуктивность агроценозов при дефиците влаги, пониженных и повышенных температурах, уплотнении почвы. Универсальность действия локального питания к широкому спектру неблагоприятных факторов внешней среды обусловливается комплексом адаптивных реакций, протекающих на различных уровнях организации системы целого растения, особенностях взаимодействия составляющих комплекса почва — удобрение — растение. Их углубленное изучение представляется актуальным как в прикладном, так и общебиологическом плане.

Локальное питание в системе воздействий на растения

Известно, что урожай агроценозов является интегральным показателем, величина и качество которого определяются генетическим потенциалом растений, сложным сочетанием большого числа регулируемых и нерегулируемых факторов внешней среды. Поскольку взаимовлияние антропогенных воздействий и природных факторов на продукционный процесс может носить характер аддитивности, синергизма или антагонизма, большой интерес представляет выяснение роли локального питания в технологии возделывания культур. Применение удобрений является важной, но всего лишь ее частью. Обширный материал, полученный на различных культурах и большом разнообразии почвенно-климатических условий, не дает ответа на данный вопрос. Более того, он вообще не изучался исследователями. Учитывая силу влияния дискретного распределения удобрения в почве на происходящие в ней процессы, а также особенности реагирования растений на локальный солевой стресс, можно было ожидать, что данные условия должны так или иначе влиять на эффективность дополнительных воздействий. Актуальность изучения проблемы диктуется необходимостью разработки моделей технологий, позволяющих решать вопросы энерго- и ресурсосбережения, их экологической безопасности, а также устойчивости агроценозов к экстремальным условиям произрастания.

С целью ответа на вопрос о влиянии локального питания на отзывчивость растений к дополнительным воздействиям нами была проведена серия экспериментов на сортах яровой пшеницы. На основе дан-

ных о способности листьев растений к поглощению ионов фосфора [Туева, 1966] была высказана гипотеза о возможности снижения отрицательного действия засухи на продукционный процесс некорневых подкормок фосфатом [Павлов, 1982]. Проверка данного предположения на яровой мягкой пшенице сорта Московская 35 на фоне различных способов внесения нитрофоски в целом нашла свое подтверждение [Трапезников и др., 1998]. Эксперименты проводили в засушнике в сосудах без дна. Влажность почвы с фазы кущения поддерживали на уровне, близком к 30% от ППВ. Степень влияния трехкратного (кущение, колошение, начало формирования зерна) опрыскивания растений настоем суперфосфата из расчета P_{10} в значительной мере зависела от характера распределения нитрофоски в почве (табл. 68). При ленточ-

Таблица 68 Влияние способа внесения нитрофоски на эффективность некорневых фосфорных подкормок в условиях засухи на урожай зерна яровой пшеницы Московская 35

Donarday or mo	Оп	ыт 1	Опыт	r 2
Вариант опыта	г/сосуд	%	г/сосуд	%
Без удобрения	7,9	100	4,0	100
Р (3 г/м ² , некорневая подкормка)	8,7	110	4,7	118
$N_{0,15}P_{0,15}K_{0,15}$ перемешано с почвой	8,3	100	13,2	100
$N_{0,15}P_{0,15}K_{0,15}$ перемешано с почвой + $P(3 \Gamma/M^2)$, некорневая подкормка)	10,6	128	14,4	109
$N_{0,15}P_{0,15}K_{0,15}$ лентой	9,3	100	15,0	100
$N_{0,15}P_{0,15}K_{0,15}$ лентой + $P(3 \text{ г/m}^2, \text{ некорневая подкормка})$	9,9	106	15,2	101
HCP ₀₅	0,6		1,2	

ном внесении нитрофоски в первом опыте прибавка массы зерна с сосуда была на грани достоверности, во втором – отсутствовала вовсе. В то же время на растениях без удобрения и при его перемешивании со всем объемом почвы сосуда эффект некорневого применения фосфора проявился весьма четко. Эффективность данного приема на фоне без локального внесения основного минерального удобрения доказана и в полевых условиях [Павлов и др., 1985]. Основной причиной пониженной отзывчивости растений на некорневое применение фосфора при ленточном размещении удобрения является то, что в очаге концентрация доступного фосфат-иона остается высокой в течение всей вегетации яровой пшеницы [Трапезников. 1983]. Данная особенность в соче-

тании с сильно разветвленной корневой системой в зоне очага обусловливает относительно нормальное снабжение растений фосфором и в условиях дефицита влаги.

В наших опытах способ внесения удобрения и применение подкормок растений фосфором практически не влияли на содержание общего азота в зерне. Иное наблюдалось в отношении белка и небелкового азота. На фоне ленточного размещения нитрофоски содержание белка от некорневой подкормки повысилось на 1,13%; а неорганического азота, наоборот, уменьшилось на 0,24%. Вероятно, подобное сочетание воздействий создавало более благоприятные условия для функционирования белоксинтезирующей системы в зерновках в период налива, чем это имело место у растений, произраставших на фоне без применения удобрения или при равномерном перемешивании его с почвой.

В связи с обсуждаемым вопросом большой интерес представляют подкормки растений азотом, предложенные впервые А.Н. Павловым [1955, 1967], с целью повышения качества зерна пшеницы. Последующие многочисленные исследования подтвердили их высокую эффективность. Локальное применение основного минерального удобрения обеспечивает более оптимальные, чем разбросное, условия питания всеми вносимыми элементами, включая азот. Заметно повышается не только коэффициент использования азота удобрений и почвы, но и усиливается процесс его реутилизации из вегетативных органов в зерновки в период налива [Трапезников, 1983]. Поэтому представляла большой интерес проверка сочетания способов внесения удобрения с некорневой подкормкой растений азотом. Данное воздействие практически не оказывает влияния на величину урожая пшеницы, но повышает содержание в зерне белка и клейковины. Многолетние наблюдения на трех сортах яровой пшеницы показали, что некорневая подкормка в цветение мочевиной или плавом (50% мочевины + 50% аммиачной селитры) в дозе N_{30} при всех уровнях минерального питания стимулировала (с разной степенью достоверности) накопление белка в зерновках. У сорта Московская 35 при некоторых различиях по фонам питания от некорневой подкормки содержание белка возрастало на одну и ту же величину (табл. 69). На сорте Симбирка выделялось по данному признаку сочетание локального способа с подкормкой, на твердой пшенице Безенчукская 139 наиболее значимое влияние проявилось на фоне без удобрения и разбросном внесении нитрофоски. Достаточно рельефные различия были получены по содержанию клейковины на

Таблица 69 Действие некорневой подкормки азотом на содержание в зерне белка и клейковины, %

Δ	Б	елок	Клей	і́ковина
Фон питания	фон	фон +N ₃₀	фон	фон +N ₃₀
	Московская 35	(среднее за 7 лет)	
Без удобрения	13,8	14,3	26,6	29,4
(NPK) ₆₀ вразброс	14,2	14,7	27,5	31,7
(NPK) ₆₀ локально	14,4	14,9	28,6	30,0
HCP ₀₅		0,6		2,3
	Симбирка (с	реднее за 3 года)		
Без удобрения	13,1	13,4	28,3	29,9
(NPK) ₆₀ вразброс	13,4	13,1	30,7	29,6
(NPK) ₆₀ локально	13,0	13,9	28,8	29,3
HCP ₀₅		1,1		2,7
	Безенчукская 13	9 (среднее за 8 ле	ет)	
Без удобрения	12,6	13,8	29,3	33,0
(NPK) ₆₀ вразброс	13,6	14,6	32,3	34,8
(NPK) ₆₀ локально	13,4	14,1	31,0	33,0
HCP ₀₅		1,1		2,5

сортах Московская 35 и Безенчукская 139. Наиболее ярко положительное действие некорневой подкормки проявилось на фоне без удобрения и разбросном способе внесения нитрофоски. На сорте Симбирка достоверных различий по данному признаку не было получено при всех уровнях минерального питания. Вероятно, при практическом использовании данного воздействия необходимо учитывать не только уровень обеспеченности растений элементами питания, но и генотипические особенности сорта.

Оценка зерна по содержанию в нем белка и клейковины не дает исчерпывающей информации о его качестве. Определение ряда других признаков (седиментации, времени до начала разжижения теста, показаний валориметра, "силы" муки, объема и пористости хлеба) позволяет, исходя из 5-балльной шкалы, дать интегральную характеристику зерна. Использование данного подхода в экспериментах с мягкой яровой пшеницей Московская 35 не выявило существенных различий в действии некорневой подкормки растений при разбросном и ленточном внесении удобрения [Усов и др., 1988]. Иная картина наблюдалась в опытах с твердой пшеницей Безенчукская 139. Анализ данных за пять

лет по всем фонам питания показал, что при достаточно высоком урожае (35-40 ц/га) и содержании клейковины в зерне (более 30%) между количеством клейковины и свойствами макарон, оцениваемых по 5-балльной шкале, существует очень слабая отрицательная связь ($\mathbf{r} = -0.28$). Коэффициент корреляции в значительной мере определялся уровнем минерального питания растений и в меньшей степени — некорневой подкормкой азотом в цветение (табл. 70). Средняя положительная связь между содержанием клейковины и качеством макарон отмечалась при выращивании растений без удобрения. Некорневая

Таблица 70 Влияние уровня минерального питания и некорневой подкормки азотом на содержание клейковины и качество макарон (среднее за 5 лет)

Фон питания		Содержание клейковины, %		Макаронные свойства, балл		<i>r</i> цержанием ны и каче- макарон
	фон	фон+N ₃₀	фон	фон+N ₃₀	фон	фон+N ₃₀
Без удобрения	31,7	33,4	3,8	4,2	0,52	-0,45
(NPK) ₆₀ вразброс	32,2	34,3	3,8	4,0	-0,74*	-0,65*
(NPK) ₆₀ локально	32,6	33,3	4,6	4,0	0,01	-0,06
HCP ₀₅	1,4		0,6			

^{*} Значимые коэффициенты корреляции

подкормка азотом изменяла знак корреляции на отрицательный. На фоне разбросного внесения отрицательная связь между данными признаками была более значимой и не зависела от подкормки азотом. В обоих случаях некорневая подкормка приводила к повышению качества макарон на уровне тенденции. Наиболее благоприятные условия для формирования макаронных качеств зерна складывались при ленточном внесении удобрения. В среднем за пять лет качество макарон было заметно выше четырех баллов. Некорневое применение азота в этом случае достоверно снижало качество конечного продукта. Следовательно, применение поздних некорневых подкормок азотом в подобных условиях представляется нецелесообразным.

Во многом сходные результаты были получены на этом же сорте и в экспериментах с закалкой семян по Генкелю [1956]. Так, в среднем за четыре года качество макарон из зерна растений, выращенных без удобрения, оценивалось в 3,5 балла; при (NPK)₆₀ вразброс — 4,0;

 $(NPK)_{60}$ локально — 4,8 балла. Закалка семян на неудобренном фоне повысила качество макарон на 0,5 балла. При разбросном внесении нитрофоски оно осталось без изменения, а на фоне ленточного внесения снизилось на 0,6 балла.

Для повышения продуктивности и устойчивости агроценозов к неблагоприятным факторам среды все чаще используются физиологически активные вещества стимулирующего или ингибирующего типа действия. Как правило, их испытание и применение в производстве ведется без учета уровня минерального питания растений. Локальное применение удобрений само по себе является мощным фактором оптимизации продукционного процесса и его стабилизации при неблагоприятных условиях произрастания. В ответные реакции на локальный "солевой" стресс включаются все важнейшие физиологические функции растений. Если напряженность воздействия очага высокой концентрации ионов не превышает адаптивных возможностей растения, то это приводит к синхронной активации роста и развития, воздушного и корневого питания, оптимизации донорно-акцепторных взаимодействий органов растения [Трапезников, 1983; Трапезников и др., 1989] и его гормонального статуса [Иванов, 1990; Иванов и др., 1994]. Учитывая полифункциональность действия локального питания на растения, мы предполагали, что оно должно изменять их отзывчивость и на регуляторы роста. Так, применение картолина, повышающего устойчивость растений к засухе [Шевелуха и др., 1983; Творус и др., 1987; Шевелуха и др., 1987; Ефремов, Кулаева, 1990], показало, что в большем числе случаев четко проявлялась связь реакции растений на данный препарат со способом внесения минерального удобрения. В среднем за три года опрыскивание картолином растений пшеницы Московская 35 в фазу кущения в условиях засушника повысило массу зерна с одного сосуда в варианте с перемешиванием удобрения со всем объемом почвы на 9,4%, при ленточном внесении – всего лишь на 3,0%. В условиях полевого эксперимента с сортом твердой пшеницы Безенчукская 139 при разбросном внесении (NPK)₆₀ урожай зерна возрос на 10,2%, а при локальном – остался практически без изменения.

Подобная связь прослеживается и в отношении обработки семян твердой пшеницы гуматом натрия. В среднем за два года данное воздействие на неудобренном фоне повысило урожай зерна на 2,6; на фоне $(NPK)_{60}$ вразброс – на 3,3 ц/га. При локальном внесении той же дозы удобрения отмечалось снижение урожая зерна на 2,4 ц/га. Однако в условиях избыточного увлажнения в течение практически всего веге-

тационного периода и большого недобора суммы положительных температур в 1994 г. сочетание обработки семян гуматом натрия с локальным внесением нитрофоски оказалось наиболее эффективным: прибавка урожая зерна составила 5,0 ц/га.

Наряду с веществами стимулирующего типа действия изучали также влияние ретарданта хлорхолинхлорида (ССС), ингибирующего рост растений и повышающего их устойчивость к полеганию. На сортах мягкой пшеницы была выявлена определенная связь степени ингибирования роста растений в высоту и способа внесения удобрения. На фоне ленточного внесения нитрофоски она была выражена менее сильно, чем при разбросном способе (табл. 71). На твердой пшенице их

Таблица 71 Влияние хлорхолинхлорида на уменьшение высоты растений, % от высоты растений без обработки

Способ внесения	Московская 35	Симбирка	Безенчукская 139	
(NDV) presence	10.5	10.4	20.2	
(NPK) ₆₀ вразброс	18,5	19,4	20,2	
(NPK) ₆₀ локально	12,4	9,0	20,6	

взаимодействие носило индифферентный характер. В среднем за три года выявилась определенная связь в реакции твердой пшеницы на применение хлорхолинхлорида и его сочетания с некорневой подкормкой азотом в цветение и способом распределения удобрения в корнеобитаемой среде (табл. 72). Наибольшее повышение урожая зерна

Таблица 72 Отзывчивость яровой твердой пшеницы Безенчукская 139 на применение хлорхолинхлорида и некорневой подкормки азотом (среднее за три года), *и/га*

Фон питания	Урожай зерна по фону	± к фону		
		CCC	$CCC + N_{30}$	N_{30}
Без удобрения	33,1	7,6	8,8	2,7
(NPK) ₆₀ вразброс	38,8	12,9	11,6	1,0
(NPK) ₆₀ локально	43,9	6,8	-4,3	0,5
HCP ₀₅	4,8			

от применения ССС и его сочетания с подкормкой отмечалось при разбросном способе внесения нитрофоски. В меньшей степени это проявлялось на неудобренном фоне. На фоне ленточного применения удобрения сочетание хлорхолинхлорида с некорневым применением азота оказалось вообще неэффективным. По усредненным данным, использование аминной соли 2,4-Д практически не оказывало влияния на продуктивность растений. Однако при определенных условиях и гербицид может оказывать положительное влияние на продуктивность растений. Это наблюдалось, например, в наиболее благоприятных из всех лет условиях 1990 г., когда отмечалась исключительно высокая отзывчивость растений на применение удобрений, особенно внесенных ленточным способом. Положительное действие 2,4-Д на неудобренном фоне было связано не с гербицидным эффектом (посевы были чистыми от сорняков), а, вероятно, как с регулятором роста ауксинового типа действия (табл. 73). Подобного эффекта не наблюдалось при разброс-

Таблица 73 Влияние физиологически активных веществ на урожай зерна твердой пшеницы в зависимости от уровня минерального питания растений, u/2a

Фон титония	Урожай зерна	± к фону			
Фон питания	по фону	2,4 Д	CCC	N ₃₀	$CCC + N_{30}$
Без удобрения	36,8	7,9	7,1	1,8	8,4
(NPK) ₆₀ вразброс	46,8	-0,7	16,2	4,1	12,5
(NPK) ₆₀ локально	55,9	-4,7	4,1	-0,2	2,4
HCP ₀₅	5,0				

ном применении удобрения, а при локальном отмечалось даже снижение урожая на величину, близкую к достоверной на 5%-м уровне значимости. Можно предполагать, что в данном случае экзогенный регулятор роста приводил к нарушению сбалансированного (под влиянием очага суперконцентрации ионов в почве) содержания и соотношения эндогенных фитогормонов в растении. В условиях данного сезона существенные различия наблюдались и в отзывчивости на применение хлорхолинхлорида. Его высокая эффективность при полегании посевов четко проявилась на неудобренном фоне и особенно сильно при разбросном способе внесения удобрения. Данное сочетание воздействий обеспечило формирование максимального урожая зерна (63,0 ц/га). При ленточном размещении удобрения прибавка урожая зерна от хлорхолинхлорида оказалась в четыре раза ниже. Наиболее вероятным объяснением своеобразной ответной реакции растений на применение ретарданта может быть следующее. Во-первых, полегание растений на

фоне ленточного внесения удобрения не в столь большой степени, как при других уровнях питания, подавляло процесс фотосинтеза. Вовторых, в меньшей мере тормозился транспорт новообразованных ассимилятов и продуктов гидролиза из вегетативных органов в зерновки в период их налива. Ранее нами было показано, что локальное питание обеспечивает в системе целого растения более жестко детерминированные донорно-акцепторные взаимодействия между вегетативными органами и зерновками в период отложения запасных веществ в пользу последних [Трапезников, 1983; Трапезников и др., 1989]. По-видимому, дополнительное воздействие веществами с высокой биологической активностью приводит к нарушению сложившихся в системе целого растения оптимальных взаимодействий между органами и ключевыми физиологическими функциями, что и находит отражение в продуктивности растений.

Анализ блока данных по признаку величины урожая, полученных на ряде сортов яровой пшеницы, показывает, что на фоне ленточного внесения основного минерального удобрения вероятность получения достоверных изменений в урожае зерна от дополнительных воздействий в онтогенезе растений в два раза ниже, чем при разбросном способе, в том числе изменений со знаком "минус" – более чем в два раза (табл. 74). Сходные результаты были получены и по такому признаку,

Таблица 74 Доля случаев достоверного влияния дополнительных воздействий (подкормки азотом, фосфором, применение физиологически активных веществ, закалка семян) на урожай и массу зерновок яровой пшеницы, %

Odedover	Фон питания			
Эффект	без удобрения	NPK вразброс	NPK локально	
Урожай зерна				
Всего по 5 сортам	21	32	16	
с + эффектом	12	12	7	
с - эффектом	9	20	9	
Масса 1000 зерен				
Всего по 5 сортам	52	41	23	
с + эффектом	20	9	7	
с – эффектом	32	32	16	

Примечание. Объем выборки по каждому фону питания для урожая зерна — 82, для массы 1000 зерен — 44 опыта.

как масса 1000 зерновок. Анализ силы влияния дополнительных воздействий по более широкому набору признаков, включая рост растений, показатели качества урожая и т.д. также свидетельствуют о стабилизирующем действии локального питания. Доля достоверных изменений всех учитывавшихся показателей на семи сортах яровой пшеницы составила по фону без удобрения 31,7%, разбросном внесении NPK — 36,9% и локальном — 28,1% при объеме выборки по каждому уровню питания от 207 до 217.

Экспериментами на выщелоченном черноземе показано, что способ внесения основного минерального удобрения в некоторой степени определяет эффективность инокуляции соевых бобов ризоторфином (штамм 6346). В варианте с ленточным внесением удобрения формировался урожай на 2,1 ц/га выше, чем при разбросном способе, с несколько повышенным содержанием в бобах протеина и жира. На всех фонах питания инокуляция оказывала положительное влияние на урожай бобов, содержание в них протеина и несколько снижала количество жира. Однако степень этого влияния была различной (табл. 75). Относительная прибавка урожая бобов, сбора протеина и жира с единицы площади при локальном внесении удобрения были менее значимыми, чем при других уровнях минерального питания растений.

Таблица 75 Относительная эффективность инокуляции бобов сои СибНИИк 315 ризоторфином при различных уровнях минерального питания растений, %

Фон питания	Урожай	Сбор		
кинатип ноФ	у рожаи	протеина	жира	
Без удобрения	113	126	104	
N ₃₀ P ₆₀ K ₃₀ вразброс	115	125	112	
$N_{30}P_{60}K_{30}$ локально	108	117	102	

Примечание. За 100% приняты результаты по фонам питания без инокуляции.

Представляется, что при совершенствовании технологий возделывания полевых культур, испытании и применении дополнительных воздействий на растения, включая некорневые подкормки и биологически активные вещества стимулирующего и ингибирующего типа действия, необходимо учитывать силу и полифункциональность влияния локального питания на продукционный процесс и его стабилизацию при неблагоприятных условиях произрастания. Дифференцированный подход к поиску наиболее оптимальных сочетаний воздействий

в онтогенезе растений необходим при решении вопросов энерго- и ресурсосбережения и экологической безопасности. При гетерогенном распределении элементов питания в почве необходима коррекция доз или сроков применения дополнительных воздействий, а возможно, и отказ от их использования вообще.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За более чем столетний период изучения проблемы локального питания растений накоплен обширный материал, свидетельствующий о значительных преимуществах данной технологии над разбросным внесением минеральных удобрений. Широкое ее практическое применение в мире, в т.ч. и в странах с высоким уровнем химизации земледелия, является тому подтверждением. Однако природа феномена локального питания, когда часть корневой системы растения функционирует в условиях гиперконцентрации ионов, остается во многом непознанной. Много лет назад Д.А.Сабинин [1971/1937] указывал, что повышенную эффективность локального применения минеральных удобрений нельзя объяснить лишь большим поглощением элементов питания растениями. Весь ход последующих исследований подтвердил ограниченность подобного чисто количественного объяснения. Из них следует, что дискретное распределение удобрений оказывает многоплановое влияние на процессы в почве. В ответные реакции на искусственно создаваемую гетерогенность корнеобитаемой среды вовлекается вся система целого растения, все ключевые физиологические функции, определяющие продукционный процесс и его конечные результаты. Роль пускового механизма в полифункциональном действии очага высокого содержания ионов выполняет высокосолевая прядь корней. Наличие такой информации позволяет представить интегральную картину (хотя еще и недостаточно полную) влияния локального распределения удобрений на почву и растения. При нынешнем уровне изученности проблемы это можно представить в следующем виде:

Система. Уровень организации Эффект

Почва

Локальное повышение концентрации ионов и изменение показателей ее биологической активности (состава и численности микрофлоры, активности ферментов, интенсивности распада органического вещества). Изменение соотноше-

ния минерального азота в пользу восстановленной формы. Ингибирование процессов нитрификации и денитрификации. Уменьшение потерь элементов питания. Изменение роли и значения эволюционно выработанных механизмов "поиска" элементов питания растениями: корневого перехвата, массового потока, диффузии по градиенту концентрации. Сохранение естественного плодородия почвы.

Молекулярный

Активация репликации ДНК, белоксинтезирующей системы, лежащих в основе интенсивно протекающей пролиферации клеток высокосолевых (ВС) корней и апикальной меристемы.

Органоидный

Изменение проницаемости мембран клеток BC и низкосолевых (HC) корней растения.

Органный: *Корень*

Индукция ветвления корней в зоне очага. Относительная функциональная специализация прядей корней разного солевого статуса: ВС корни вносят основной вклад в обеспечение побега ионами, аминокислотами, фитогормонами; НС корни— водой. Активация поглотительной, синтетической и акцепторной функций не только ВС, но и НС корней. Ускорение формирования вторичной корневой системы. Преодоление противоречия между поглощением воды и ионов корнями растений.

Фотосинтезирующие органы

Активация усвоения CO_2 , экспорта ассимилятов и продуктов реутилизации веществ в запасающие органы.

Стебель

Стимуляция образования боковых побегов. Оптимизация флоэмного и ксилемного транспорта веществ.

Запасающие органы

Оптимизация отложения веществ в запас. Повышенная аттрагирующая способность зерновок

Целое растение

Полифункциональное действие на продукционный процесс. Синхронная активация ключевых физиологических функций (роста и развития, воздушного и корневого питания, транспорта веществ). Гармонизация механизмов гормональной и
субстратной регуляции. Оптимизация донорноакцепторных взаимодействий на основе их более
жесткой детерминации. Повышенный уровень
упорядоченности и надежности системы целого
растения во времени и пространстве. Изменение
отзывчивости на дополнительные воздействия.

Агроценоз

Оптимизация продукционного процесса и его стабилизация при неблагоприятных условиях произрастания: дефиците влаги, тепла, уплотнении почвы. Возможность уменьшения доз удобрения на 30-50%. Повышение коэффициента использования элементов питания удобрений и ресурсов внешней среды (ФАР, H₂O, CO₂). Снижение засоренности посевов. Формирование более высокого урожая без снижения (часто с повышением) биохимических и технологических показателей его качества. Уменьшение содержания нитратов. Наиболее полная реализация генетического потенциала растений.

Технология возделывания. Локальное питание как основа для разработки ресурсосберегающих экологически безопасных технологий, средство преодоления отрицательной связи между величиной урожая и его качеством. Коррекция доз, сроков применения дополнительных воздействий (регуляторов роста, средств защиты, некорневых подкормок) или их исключение. Уточнение диагностических параметров обеспеченности растений элементами питания.

Агроландшафт

Снижение поступления элементов питания из агроценозов в смежные с ними агроландшафты за счет изменения процессов их трансформации в почве, уменьшения эрозионного смыва и вымывания в грунтовые воды.

Действие локального применения удобрений на системы различного уровня сложности не ограничивается вышеперечисленными эффектами. На самом деле картина значительно сложнее, чем она представляется нам на данном этапе изученности проблемы. В целом по сравнению с разбросным способом технология локального применения минеральных удобрений является более физиологичной (в смысле возможного положительного влияния на уровень экспрессии генома и продукционный процесс), более экологичной (в большей степени повышает устойчивость агроценозов к неблагоприятным условиям и меньший вред наносится природной среде) и более экономичной (дает возможность снизить дозы удобрений и исключить некоторые дополнительные воздействия). Представляется, что локальное внесение удобрений является важным элементом при разработке адаптивных систем земледелия, средством преодоления многих противоречий экологического, энергетического и социально-экономического характера, возникающих при широкомасштабном использовании промышленных туков. В случае ограниченности ресурсов минеральных удобрений данная технология позволяет их использовать с наибольшей эффективностью.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамян А.Г., Арустамян А.В. Зависимость фотохимической активности изолированных хлоропластов листьев от функционального состояния корневой системы // Биол.журн.Армении. 1981. Т.34. №2. С.135-141.
- *Авдонин Н.С.* О потенциале растений и преодолении вредного действия удобрений при высоких урожаях // Вестн.с.-х.науки. 1978. №10. C.52-62.
- Агаев В.А., Семенов В.М., Шмелева В.Л., Соколов О.А. К регуляции аммиачно-нитратного питания и процессов фотосинтеза растений // Связь метаболизма углерода и азота при фотосинтезе. Пущино: ОНТИ, 1985. С.31.
- Албегов Р.Б. Деление клетки корня кукурузы в зависимости от дозы азотных удобрений // Физиол. и биохим. культ.растений. 1981. Т 13 №2 С 146-150.
- Алексеев А.В. Использование удобрений при возделывании многолетних трав на каштановых почвах // Биотехнол. и пр-во экол.чист.продукции с.-х. Персиановка, 1994. С.74-75.
- Алексеев А.М., Гусев Н.А. Влияние минерального питания на водный режим растений. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 223 с.
- Алимов К.Г. Эффективность жидких минеральных удобрений в зависимости от сроков и способов их внесения // Сибирский вестник с.-х.науки. 1993. №3. С.76-79.
- Альтергот В.Ф., Мордкович С.С. Тепловые повреждения пшеницы в условиях достаточного увлажнения. Новосибирск: Наука, 1977. 119 с.
- Альтергот В.Ф., Галачалова З.Н., Марусина Т.М. и др. Управление созреванием семени путем регулирования химическими средствами старения листа // Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений. Новосибирск: Наука, 1966.

- Амелин А.А., Амелина С.Е., Соколов О.А. Влияние локального внесения азотных удобрений на аккумуляцию нитратов в растениях // Агрохимия. 1997а. №8. С.10-14.
- Амелин А.А., Амелина С.Е., Соколов О.А. Роль фосфора в формировании нитратного фонда растений // Агрохимия. 1997б. №11. С.27-31.
- Амелин А.А., Соколов О.А. Медико-биологические аспекты проблемы аккумуляции нитратов в продукции растениеводства // Агрохимия. 1997. №2. С.86-91.
- Андреева Е.А., Щеглова Г.М. Использование растениями азота почвы и азота удобрений // Агрохимия. 1966. №10. С.6-19.
- 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. Т.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. Т.20. С.168-173.
- Анисимов А.А. Внутренние и внешние факторы, регулирующие транспорт ассимилятов // Тез.докл.2-й Всесоюз.конф.., 5-8 июля 1978 г. Горький, 1978. С.12-13.
- Анисимов А.А., Булатова Т.А. Содержание ауксинов и ингибиторов роста при разных условиях минерального питания // Физиология растений. 1982. Т.29. Вып.5. С. 908-913.
- Анисимов А.А., Курганова Л.Н., Каманина М.С. и др. Регулирующее действие азотного питания на метаболические и энергетические процессы фотосинтеза // Тез.докл. Всесоюз.совещ. "Энергетические, метаболические пути и их регуляция в фотосинтезе". Пущино, 1981. С.3-4.
- Анчихорова О.П. Влияние способов внесения сложных удобрений (НАФК) на фосфатный состав дерново-подзолистой почвы // Бюлл.ВИУА. 1991. №103. С.72-77.
- Артюхов И.К., Лютый Н.Г., Буряк И.Ф. и др. Сроки и способы внесения минеральных удобрений под основные полевые культуры в степи УССР // Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976. С.95-100.
- *Балахонцев Е.Н.* Минеральное питание и продуктивность сахарной свеклы. М.: Наука, 1988. 104 с.

- *Барбер С.А.* Поступление питательных веществ из почвы в корни растений // Физиол. и биохим. культ.растений. 1979. Т.11. №3. C.209-217.
- Барсуков А.И., Зинченко В.К. Эффективность локального внесения основного удобрения под яровую пшеницу при различных видах обработки почвы // Бюлл.ВИУА. 1980. №53. С.41-44.
- *Бахтизин Н.Р., Исмагилов Р.Р.* Озимая рожь в Башкирии. Уфа, 1992. 248 с.
- *Бекмухамедова Н.Б.* Синтетическая деятельность корневой системы кукурузы при аммиачном и нитратном питании // Физиология растений. 1961. Т.8. №1. С.152-157.
- *Беликов И.Ф.* О движении и распределении продуктов фотосинтеза у сои в период вегетации // Физиология растений. 1955. Т.2. №4. С.354-357.
- *Беликов И.Ф.* Распределение продуктов фотосинтеза у сои при частном удалении бобов и листьев // Докл.АН СССР. 1957. Т.117. С.904-905.
- *Беликов И.Ф.* Основные закономерности транспорта и распределения ассимилятов у сельскохозяйственных растений // Тр.Биол.почв.ин-та. Владивосток, 1973. Т.20. С.154-160.
- Берхин Ю.И., Чагина Е.Г. Принципы выбора способа внесения фосфорных удобрений под пшеницу в Южной лесостепи Западной Сибири // Способы внесения удобрений в Сибири: Сб.научн.тр.Сиб.отд.ВАСХНИЛ. Новосибирск, 1986.С.11-22.
- *Бобрицкая М.А., Москаленко Н.Н.* Изучение использования азота удобрений в полевых условиях с помощью стабильного изотопа ¹⁵N // Агрохимия. 1969. №12. С.23-29.
- *Богданов П.Н.* Корневая система и урожай яровой пшеницы // Соц.зерновое хоз-во. 1946. №2/3. С.85-99.
- Борзенкова Р.А., Мокроносов А.Т. Эндогенные факторы, определяющие транспорт ассимилятов в клубни картофеля // Тр.Биол.-почв.ин-та. Владивосток, 1973. Т.20. С.148-152.
- Брук М.А., Юницкая Е.Я., Изюмников А.Л., Величко Т.Т. Изучение радиационной полимеризации винилацетата, адсорбированного на аэросиле, путем анализа молекулярных характеристик полимеров, образующихся на различных стадиях // Высоком.соед. 1980. Т.ХХІІ. №2. С.138-141.

- Бубнова Т.В. Пути регуляции азотного питания овощных культур в условиях пойменных почв: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. Санкт-Петербург—Пушкин, 1993. 18 с.
- Бубнова Т.В., Соколов О.А., Тлустолш П. Особенности поведения азота в почве и его поступления в растения при применении супергранулированных азотных удобрений // Агрохимия. 1990. №11. С.65-70.
- *Булаев В.Е.* Локальное внесение удобрений как средство повышения их эффективности // Докл.ВАСХНИЛ. 1973. №6. С.11-13.
- *Булаев В.Е.* Состояние техники внесения удобрений и перспективы ее усовершенствования // Бюлл.ВИУА. 1974а. №19. С.3-7.
- *Булаев В.Е.* Ленточное предпосевное внесение основного удобрения под зерновые культуры // Бюлл.ВИУА. 1974б. №19. С.8-15.
- *Булаев В.Е.* Агрохимические основы и технология локального внесения удобрений // Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976. С.5-40.
- *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., Григоров С.Н., Медведев С.С.* Распределение удобрений по профилю почвы при обработке ее разными орудиями // Агрохимия. 1977. №2. С.91-95.
- Булаев В.Е., Клецкина А.М. Локальное внесение минеральных удобрений под картофель на серых лесных и дерновоподзолистых почвах Башкирии // Химизация сел.хоз-ва Башкирии. 1962/1963. №415. С.157-162.
- Булаев В.Е., Овчинникова Н.Г., Клемяшова Т.Г. и др. Миграция и превращения в почве удобрений, внесенных локально // Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976а. С.45-52.
- Булаев В.Е., Овчинникова Н.Г., Клемяшова Т.Г. и др. Приемы локального внесения удобрений под зерновые культуры на дерново-подзолистых суглинистых почвах // Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976б. С.130-140.
- *Булаева В.Г.* Влияние форм и способов внесения азотных удобрений на использование растениями фосфатов: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. Горки, 1975.
- Булатова Т.А., Анисимов А.А. Характер и механизм действия элементов минерального питания на передвижение ИУК // Биохимические и биофизические механизмы транспорта веществ у рас-

- тений и его регуляция: Тез. 2-й Всесоюзн. конф. Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1978. С. 23-24.
- Булатова Т.А., Ищенко Г.Л. Изменение активности ферментов биосинтеза ИУК у подсолнечника при инфильтрации в листья и добавлении в инкубационную смесь солей азота, фосфора и калия // Транспорт веществ у растений в связи с метаболизмом и биофизическими процессами. Вып. 6. Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1977. С. 90-93.
- Буренок А.С. Влияние уровня азотного питания на активность фитогормонов в столонах и клубнях картофеля и урожай // Рост растений и его регуляция. Кишинев: Штиинца, 1985. С. 101-105.
- *Вавилов Н.И.* Генетика на службе социалистического земледелия // Изб.тр. Т.V. М.-Л.: Наука, 1965(а). С.262-287.
- Вавилов Н.И. Основные задачи советской селекции растений и пути их осуществления // Изб.тр. Т.V. М.; Л.: Наука, 1965(б). С.305-324.
- Валеев В.М., Гиззатуллин С.Г. Отзывчивость зерновых культур на способы внесения минеральных удобрений // Экол.-агрохим., технол.аспекты развития земледелия Сред.Поволжья и Урала: Тез.докл.конф., посвящен.75-летию каф.агрохимии и почвовед. Казан.гос.с.-х.акад., Казань, 19-20 дек., 1995. Казань, 1995. С.84-85.
- Валеев В.М., Усманов Ю.А., Гиззатуллин С.Г. Эффективность применения удобрений в лунки при посадке картофеля в зависимости от погодных условий // Физиологические и агрохимические основы локального внесения удобрений / БФАН СССР. Уфа, 1980, С.57-63.
- Вахмистров Д.Б. Л вопросу о функции свободного пространства корней растений: Сравнительное изучение поглотительной способности эпидермальных и коровых клеток корней ячменя // Физиология растений. 1967. Т.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.* Пространственная организация ионного транспорта в клетке // 49-е Тимирязевские чтения. М.: Наука, 1991. 48 с.

- Вахмистров Д.Б., Мазель Ю.Я. Поглощение и передвижение солей в клетках корня // Итоги науки и техники. Физиология растений. М., 1973. Т.1. С.164-212.
- Вахній С.П. Вплив застосування мінеральних добрив на врожайність та якість капусти пізньосе на чорноземі типовому // Вісн.аграр.науки. 1995. №1. С.14-18.
- Верещак М.В., Алексашова В.С., Ронис Н.Б. Интенсификация производства яровой и озимой пшеницы. М.: ВНИИТЭИагропом, 1987. 56 с.
- Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Принципы иммуноанализа применительно к определению фитогормонов // Иммуноферментный анализ регуляторов роста растений. Применение в физиологии растений и экологии / БНЦ УрО АН СССР. Уфа, 1990. С. 8-21.
- Вильдфлуш И.Р. Формы фосфатов в дерново-подзолистых почвах республики Беларусь и способы рационального использования минеральных удобрений: Автореф.дисс. ... докт.с.-х.наук. Минск, 1995. 36 с.
- Вильдфлуш Р.Т. Миграция питательных веществ в почве и особенности питания растений при локальном внесении основного минерального удобрения // Бюлл.ВИУА. 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 // Научн.тр.Белорус.СХА. Горки, 1971. Т.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 // Научн.тр. Белорус.СХА. Горки, 1971. Т.74. С.95-106.
- Вильдфлуш Р.Т., Солдатенков Е.П. Зависимость урожая и качество ячменя от доз и способов внесения нитрофоски // Научн.тр. Белорус.СХА. Горки, 1971. Т.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. Т.26. №1. С.123-129.
- Власов П.В., Мазин В.В., Турецкая Р.Х. и др. Комплексный метод определения природных регуляторов роста. Первичный анализ незрелых семян кукурузы на активность свободных аукси-

- нов, гиббереллинов и цитокининов с помощью биотестов // Физиология растений. 1979. Т.26. Вып.3. С.648-655.
- Волков Е.Д., Сычев П.Л., Ермолаев О.Т. и др. Эффективность локального внесения фосфорных удобрений при почвозащитной системе земледелия // Бюлл.ВИУА. 1980. №55. С.38-42.
- Волох И.П., Шелевой Г.К., Шушунова Л.Г. Отзывчивость сортов сои на внесение минеральных удобрений локальным способом // Научно-техн.бюлл. Новосибирск, 1991. №3. С.24-31.
- Воробьев $\Pi.H$. Регулирование мембранного транспорта в растениях // Итоги науки и техники. Физиология растений. М., 1980. Т.4. С.1-77.
- Воропин П.И. Эффективность локального внесения основного минерального удобрения под яровой ячмень и озимую пшеницу в левобережной Лесостепи Украины: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. Горки, 1985. 24 с.
- Выюкова О.Б. Влияние локального внесения азотных удобрений совместно с ингибитором нитрификации на их эффективность: Автореф.дисс. ... канд.биол.наук. М., 1983. 23 с.
- *Галстян А.Ш.* Ферментативная активность почв Армении. Ереван: Айастан, 1974. 275 с.
- Гамзиков Г.П., Емельянова В.Н. Локальное внесение азотных удобрений // Способы внесения удобрений в Сибири: Сб.научн.тр. Сиб.отд.ВАСХНИЛ. Новосибирск, 1986. С.32-39.
- Γ амзикова O.И., Kалашник H.A. Генетика признаков пшеницы на фонах питания. Новосибирск: Наука, 1988. 129 с.
- Гармашов В.Н., Селиванов А.Н., Калус Ю.А. О способах внесения удобрений под яровой ячмень в зависимости от основной обработки почвы в Южной степи Украины // Агрохимия. 1988. №5. С.59-65.
- *Гашон Луи*. Теоретические основы удобрения почв // Тез.докл.8-го Междунар.конгр.по минеральным удобрениям. М., 1976. С.38-57.
- Γ енкель $\Pi.A.$ Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 83 с.
- Генкель П.А. Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения (методические указания). М.: Изд-во АН СССР, 1956. 72 с.
- Γ енкель Π . A. Общие закономерности физиологии устойчивости растений // Физиология с.-х.раст. М.: Изд-во МГУ, 1967. С.87-100.

- Генкель П.А. О состоянии и направлении работ по физиологии жарои засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978.
- Гершевич Э.Г., Доманская М.К. Влияние способа внесения удобрений на продуктивность и качество картофеля на криогенных почвах зоны БАМ // Способы внесения удобрений в Сибири. Новосибирск, 1986. С.71-84.
- Гиззатуллин С.Г., Валеев В.М. Эффективность наклонноленточного применения удобрений под зерновые культуры // Бюлл.ВИУА. 1990. №99. С.46-49.
- Гилис М.Б. Рациональные способы внесения удобрений. М.: Колос, 1975, 240 с.
- 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 // Бюлл.ВИУА. 1974. №18. С.91-99.
- Горбылева А.И., Косьяненко А.Ф., Миронова Т.П. Севооборот, качество урожая и способ внесения удобрений // 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 . 1978. №4. С.57-79.
- Гордеев А.М. Оптимизация минерального питания растений при неблагоприятных факторах среды. М.: Агропромиздат, 1991. 144 с.
- Гордеев Ю.А. Оптимизация применения удобрений и других агрохимикатов при биологизации земледелия в Центральном Нечерноземье: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. М., 1997. 24 с.
- Горовая А.И. Клеточный цикл растений. Киев: Наукова думка, 1983. С.195-205.
- *Грицун А.Т.* Локально-ленточный способ внесения удобрений под сою // Сибирский вестник с.-х.науки. 1975. №3. С.26-31.
- Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наукова 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. Т.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. Т.28. №1. С.169-183.
- Данилова М.Ф., Стамболцян Е.Ю. Ультраструктура дифференцирующихся клеток первичной ксилемы корня в связи с вопросом о поступлении веществ в трахеальные элементы // Ботан.журн. 1975. Т.60. №7. С.913-926.
- Демин Н.И., Кузьменков А.В., Янишевский Ф.В. Эффективность новых форм твердых жидких комплексных удобрений при локальном и разбросном внесении под картофель // Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976. С.78-88.
- Демолон А. Рост и развитие культурных растений. М.: Сельхозгиз, 1961, 400 с.
- \mathcal{L} ер ϕ линг K. Гормоны растений: Системный подход. М.: Мир, 1985. 304 с.
- 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.
- Ермохин В.И., Крончев Н.И. Продуктивность яровой твердой пшеницы при локальном внесении минеральных удобрений // Оптимизация применения удобрений и обработка почвы в условиях Лесостепи Поволжья /Ульяновск.с.-х.ин-т. Ульяновск, 1995. С.37-38
- Ефимова А.С., Балакина Н.И. Дозы и способы внесения основного удобрения под картофель // Способы внесения удобрения. М.: Колос, 1976. С.73-77.
- Ефремов Д.П., Кулаева О.Н. Антистрессовое действие картолина-2 на проростки ячменя при тепловом шоке // Докл. ВАСХНИЛ. 1990. №11. С.8-11.
- Журбицкий З.И. Физиологические и агрохимические основы применения удобрений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 336 с.
- Загуменников В.Б. Опыт локального применения минеральных удобрений в малых и средних дозах под лекарственные культуры // Агрохимия.1996. №11. С.95-107.

- Зайкевич Е.А. Опытное поле: Краткий отчет о результатах на опытных полях Харьковского общества сельского хозяйства за период их деятельности с 1881-1888 гг. Харьков, 1888. С.9-13.
- Зялалов А.А., Газизов И.С. Новое о транспортной и физиологической роли калия в растениях // Экол.-агрохим., технол.аспекты развития земледелия Сред.Поволжья и Урала. Казань, 1995. С.45-46.
- *Иванов В.Б.* Пролиферация клеток в растениях // Итоги науки и техники. Цитология/ ВИНИТИ. М., 1987. Т.5. С.3-217.
- *Иванов В.П.* Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов. М.: Наука, 1973. 295 с.
- *Иванов И.И.* Влияние характера распределения элементов минерального питания в среде на содержание фитогормонов в растениях. Автореф.дисс. ... канд.биол.наук. Казань, 1990. 24 с.
- Иванов И.И., Трапезников В.К., Кудоярова Г.Р. и др. Влияние условий минерального питания на содержание абсцизинов в пасоке кукурузы // Физиол. и биохим. культ.растений. 1989. Т.21. №2. С.153-156.
- Иванов И.И., Трапезников В.К., Кудоярова Г.Р. Влияние характера распределения элементов минерального питания в почве на содержание фитогормонов в надземных органах яровой пшеницы // Иммуноферментный анализ регуляторов роста растений. Применение в физиологии растений и экологии / БНЦ УрО АН СССР. Уфа, 1990. С.65-73.
- Иванов И.И., Трапезников В.К., Кудоярова Г.Р. Цитокинины и абсцизовая кислота в корнях пшеницы при локальном повышении концентрации элементов питания в среде // Физиол. и биохим. культ.растений. 1993. Т.25. №4. С.356-361.
- Иванов И.И., Трапезников В.К., Кудоярова Г.Р. Изменения гормонального статуса растений пшеницы под влиянием минерального питания // Физиол. и биохим. культ.растений. 1994. Т.26. №1. С.32-36.
- Иванов П.К. Яровая пшеница. М.: Сельхозгиз, 1954. 384 с.
- Иванова Н.А. Влияние укоренения на фотосинтетический метаболизм изолированных листьев томатов // Учен.зап.Урал.ун-та. 1970. №113. С.114-120.
- Казарян В.О. Старение высших растений. М.: Наука, 1969. 313 с.

- Казарян В.О., Вартанян Г.Е., Мнацакян Л.А. О влиянии азотного питания на интенсивность роста и баланс физиологически активных веществ в отдельных органах подсолнечника и сирени // Биол.журнал Армении. 1989. Т.42. №3. С.256-258.
- Казарян В.О., Дадмян О.А. Об изменчивости фотосинтеза листьев под действием факторов, влияющих на корневую систему // Физиология растений. 1967. Т.14. №5. С.860-865.
- Казарян В.О., Даниелян Т.С., Арустамян А.В. Баланс цитокининов в корнях и листьях растений в зависимости от уровня минерального питания // Биол.журнал Армении. 1988. Т.41. №10. С.811-816.
- *Каликинский А.А.* Эффективность локального внесения основного минерального удобрения на дерново-подзолистых почвах Белоруссии // Бюлл.ВИУА. 1974. №18. С.80-90.
- Каликинский А.А. Пути повышения эффективности применения минеральных удобрений под зерновые культуры (на примере Белорусской ССР): Автореф.дисс. ... докт.с.-х.наук. Рига, 1977. 54 с.
- Каликинский А.А., Камовская В.М., Курилюк В.М. Эффективность локального внесения основного удобрения пол зерновые культуры в зависимости от позиционного расположения туков // Физиологические и агрохимические основы локального внесения удобрений. Уфа: БФАН СССР, 1980. С.24-29.
- Каликинский А.А., Персикова Т.Ф. Влияние условий питания и способов посева на урожайность и качество семян клевера лугового // Агрохимия. 1992. №1. С.65-71.
- Каликинский А.А., Реуцкая С.Ф. Эффективность локального винесения удобрений под яровую пшеницу // 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 // Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976. С.53-59.
- Картамышев Н.И., Бардунова И.Т., Афонченко Н.Ф., Беседин Н.В. Влияние способа внесения удобрений на развитие корневой системы // Земледелие. 1989. №10. С.52-54.
- $Ke\phi$ ели B.И., $Ko\phi$ Э.M., Bласов $\Pi.B.$ и др. Природный ингибитор роста абсцизовая кислота. M.: Наука, 1989. 184 с.

- $Kларксон \mathcal{A}$. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978. 367 с.
- *Климашевский Э.Л.* Проблема генетической специфики корневого питания растений // Сорт и удобрение. Иркутск, 1974. С.11-53.
- Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. М.ВО: Агропромиздат, 1991. С.416.
- Колосов И.И. Поглотительная деятельность корневых систем растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 175 с.
- Кондратьев М.Н. Регулирование реутилизации азота на уровне целого растения // Тез.докл. Второго съезда Всес.об-ва физиологов растений. Минск, 24-29 сент., 1990. С.45.
- Коновалов Ю.Б. Некоторые последствия ограничения числа завязей в колосе пшеницы и ячменя // Физиология растений. 1966. Т.13. Вып.1. С.135-140.
- Коновалов Ю.Б. Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя. М.: Колос, 1981. 176 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.: Гидрометеоиздат, 1972. 283 с.
- Коршунов А.В., Филиппов А.Н. Урожай и качество картофеля в зависимости от способов внесения повышенных доз минеральных удобрений при орошении // Бюлл.ВИУА. 1980. №55. С.59-63.
- Косарева И.А. Влияние засоления на уровень эндогенных ауксинов у томатов // Научно-техн. бюлл. ВИР. 1986. №165. С. 62-64.
- Кочегарова Н.Ф., Волкова Е.Д. Видовые и сортовые особенности минерального питания яровой пшеницы // Агрохимия. 1992. №5. С.39-46.
- Кочергин А.Е. Локальное внесение минеральных удобрений в почву в Западной Сибири //Способы внесения удобрений в Сибири /Сб.научн.тр. Сиб.отд. ВАСХНИЛ: Новосибирск, 1986. С.3-11.

- *Красильников Т.А.* Усвоение корнями растений продуктов жизнедеятельности микробов // Докл.АН СССР. 1951. Т.79. №5. С.879-882.
- *Красовская И.В.* Физиологическая деятельность зародышевых и узловых корней // Учен.зап.Ленингр.СХИ. 1925. Т.2. С.118-164.
- Красовская И.В. Физиологическая деятельность зародышевых и узловых корней хлебных злаков // Учен.зап.Ленингр.СХИ. 1927. Т.4. С.175-222.
- Кретович В.Л., Евстигнеева З.Г., Асеева К.Б. и др. Об азотистых веществах пасоки тыквы // Физиология растений. 1959. Т.б. №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 // Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976. С.101-107.
- Крылова А.И. Миграция питательных веществ в почве при локальном внесении минеральных удобрений // Бюлл.ВИУА. 1980. №53. С.53-57.
- Крылова А.И. Повышение эффективности минеральных удобрений в условиях западных районов Украины: Автореф.дисс. ... докт. с.-х.наук. М., 1982. 44 с.
- *Кубарева Л.С.* Локальное внесение удобрений один из путей повышения их эффективности // Бюлл.ВИУА. 1980. №53. С.3-9.
- Кудеяров В.Н., Соколов О.А., Бочкарев А.Н. и др. Эффективность локального способа внесения азотных удобрений под рис // Бюлл. 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 // Пути повышения плодородия почв. Киев: Урожай, 1969. С.121-128.
- Кудоярова Г.Р., Иванов И.И., Гюли-Заде В.З. и др. Иммуноанализ содержания абсцизовой кислоты как биотехнологический подход к оценке засухоустойчивости // Вопросы медицинской биотехнологии и иммунопрепаратов / УфНИИВС. Уфа, 1988. С.113-114.

- Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю., Каравайко Н.Н. и др. Иммуноферментная тест-система для определения цитокининов // Физиология растений. 1990. Т.37. Вып. 1. С. 193-199.
- *Кудоярова Г.Р., Усманов И.Ю.* Гормоны и минеральное питание // Физиология и биохимия культ. раст. 1991. 23. №3. С. 232-244.
- *Кузьменко Н.Н.* Эффективность локального внесения комплексного удобрения под лен // Агрохимия. 1996. №12. С.56-59.
- $Ky\kappa$ Д. У. Система удобрения для получения максимальных урожаев. М.: Колос, 1975. 416 с.
- Кулаева~O.H. Цитокинины. Их структура и функция. М.: Наука, 1973. 264 с.
- Кулаева О.Н., Силина Е.И., Курсанов А.Л. Пути первичного усвоения аммонийного азота в корнях тыквы // Физиология растений. 1957. Т.4. №6. С.520-528.
- Кулаева О.Н., Хохлова В.А., Фофанова Т.А. Цитокинины и абсцизовая кислота в регуляции роста и процессов внутриклеточной дифференцировки // Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984. С. 71-86.
- Кумаков В.А. Принципы разработки оптимальных моделей (идеатипов) сортов растений // С.-х.биология. 1980. Т.15. №2. С.190-197.
- Кумаков В.А., Игошин А.П., Игошина Г.Ф., Мазманиди А.Г. Трофическое обеспечение наливающегося зерна пшеницы // С.-х.биол. Сер.Биол.растений. 1991. №5. С.3-15.
- Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений. М.: Высшая школа, 1984. 240 с.
- *Курсанов А.Л.* Взаимосвязь физиологических процессов в растении // 20-е Тимирязевские чтения. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 44 с.
- Курсанов А.Л. Фотосинтез и транспорт ассимилятов в листовой пластинке // Тр.Биол.-почв.ин-та. Владивосток, 1973. Т.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. Углеводнофосфорный обмен и синтез аминокислот в корнях тыквы (Cucurbita pepo) // Физиология растений. 1954. Т.1. №2. С.12-20.
- Кучинскас В., Машаускас В., Беляускас Б. и др. Эффективность локального внесения комплексных удобрений под зерновые культуры в условиях Литвы // Бюлл.ВИУА. 1980. №53. С.46-50.

- Кярблане Х.А., Рээманн Я.Я. Эффективность локального внесения минеральных удобрений в условиях Эстонской ССР // Бюлл.ВИУА. 1990. №99. С.34-38.
- Кярблане Х.А., Ханнолайнен Г.И., Соодла А.Э. Эффективность минеральных удобрений при локальном внесении // Агрохимия. 1990. №3. С.70-75.
- Ладонин В.Ф., Вьюгин С.М., Гордеев Ю.А. Оптимизация применения средств химизации в земледелии биологической направленности // Агрохимия. 1996. №2. С.31-37.
- Лукашев А.И., Тишков Н.М., Прядко Н.Н. Исследование локального способа внесения основного минерального удобрения под подсолнечник // Бюлл.ВИУА. 1980. №55. С.17-22.
- Лыкова Т.В., Кубарева Л.С., Овчинникова Н.Г. Влияние способов внесения удобрений при различных дозах на перемещение питательных веществ в почве и продуктивность ячменя // Бюлл.ВИУА. 1980. №55. С.35-38.
- Любарская Н.Г., Лихолат Т.В., Павлов А.Н. Влияние уровня азотного питания на аттрагирующую способность колосьев пшеницы и активность в них эндогенных цитокининов // Докл.АН СССР. 1982. Т.265. №1. С.253-256.
- *Любименко В.Н.* Итоги и перспективы 150-летнего изучения фотосинтеза // Избр.тр. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. Т.1. С.194-202.
- *Люттге У., Хигинботам Н.* Передвижение веществ в растениях. М.: Колос, 1984. 408с.
- *Магницкий К.П., Вехов П.А., Булаев В.Е.* и др. Применение удобрений в нечерноземной зоне. М.: Колос, 1965. 239 с.
- Макеев А.В., Некрасова Γ .Ф., Кренделева Т.Е., Мокроносов А.Т. Влияние абсцизовой кислоты на фотосинтетический метаболизм углерода высших растений // Докл. АН СССР. 1990. Т.312. №3. С.763-766.
- Максимов Н.А. Подавление ростовых процессов как основная причина снижения урожаев при засухе // Успехи соврем.биологии. 1939. Т.11. №1. С.124-136.
- Малашенок В.В. Влияние условий питания на урожайность и качество картофеля на дерново-подзолистых почвах Белоруси. Автореф.дисс. ... канд.биол.наук. Горки, 1991. 19 с.

- Мальцев В.Т. Использование меченого азота пшеницей из различных форм удобрений при поверхностном и локальном способах их внесения // Агрохимия. 1985. №6. С.3-11.
- Мальцев В.Т., Конюхов Р.Н. Влияние способов внесения минеральных удобрений на урожай и качество яровой пшеницы // Применение удобрений в посевах зерновых культур. Иркутск, 1977. С.64-74.
- *Манасян В.В.* Техника внесения минеральных удобрений и рост корневой системы кукурузы // Тр.ВИУА . 1960. №36. С.73-83.
- Мардамшин А.Г., Чибиряев С.В., Трапезников В.К. Влияние солевого стресса на скорость роста каллусной ткани солодки голой // Молекулярная генетика и биотехнология. Материалы международной конф. Минск, 6-8 апреля 1998. Минск, 1998. С.228.
- Машаускас В.Ю., Кучинскас В.Б. Результаты исследований и перспективы внедрения технологии ленточного припосевного внесения удобрений под зерновые культуры в Литовской ССР // Бюлл.ВИУА. 1990. №99. С.28-34.
- Медведев С.С. Локальное внесение основного минерального удобрения под зерновые культуры на дерново-подзолистых супесчаных почвах: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. М.: ВИУА , 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.* Агрохимические основы повышения качества зерна пшеницы. М.: Колос, 1981. 288 с.
- Mинина E.Г. Физиологические основы техники внесения удобрений // Тр.ВАСХНИЛ. Л., 1935. Вып. 8. С.75-131.
- *Минина Е.Г.* Физиологические основы техники внесения удобрений // Физиология растений. 1935. Т.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 // Агрохимическая микробиология. Л.: Колос, 1976. С.191-203.
- Мишустин Е.Н., Черенков Н.И. О биологическом азоте в сельском хозяйстве СССР // Тез.докл.8-го Междунар.конгр.по минер.удобрениям. М., 1976. С.1-21.

- Мозговой А.И. Влияние сроков и способов внесения минеральных удобрений на урожай качество сахарной свеклы // Бюлл.ВИУА. 1980. №55. С.43-46.
- Мокриевич Г.Л., Ионов Ф.В. Локальное внесение фосфорных и цинковых удобрений на карбонатных почвах под рис // Агрохимия. 1993. №11. С.21-27.
- *Мокроносов А.Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
- Мокроносов А.Т., Иванова Л.В., Зольникова В.П. Синтез аминокислот в корнях картофеля в разные часы суток и при разных фотопериодах // Физиология растений. 1959. Т.б. №2. С.158-164.
- Мокроносов А.Т., Иванова Н.А. Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений // Физиология растений. 1971. Т.18. №4. С.668-676.
- Надеждин А.М. Эффективность основного минерального удобрения при внесении его культиватором-растениепитателем весной до посева // Агрохимия. 1965. №11. С.133-143.
- Назарюк В.М. Способы внесения азотных удобрений под томаты на оподзоленном черноземе // Способы внесения удобрений в Сибири: Сб.научн.тр.Сиб.отд.ВАСХНИЛ. Новосибирск,1986. С.39-47.
- Най $\Pi.X.$, Тинкер $\Pi.\Gamma$. Движение растворов в системе почварастение. М.: Колос, 1980. 368 с.
- Нгуен Х.Т. Калийный режим в дерново-подзолистой легкосуглинистой почве при длительном применении минеральных удобрений разными способами на постоянных участках: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. Горки, 1992. 22 с.
- Ненайденко Г.Н., Коротаев Б.В., Акулов К.Г. Эффективность гнездового внесения биогумуса под картофель // Резервы повыш.урожайности с.-х.культур в Иван.обл./ Иван.с.-х.ин-т. СПб, 1994. С.87-90.
- *Ничипорович А.А.* Фотосинтез и теория получения высоких урожаев // 15-е Тимирязевские чтения. М.: Изд-во АН СССР, 1956.
- $Huчипорович\ A.A.$ Теория фотосинтетической продуктивности растений // Итоги науки и техники. Физиология растений. М., 1977. Т.3. С.11-54.
- Носатовский А.И. Пшеница: Биология. М.: Колос, 1965. 568 с.
- *Нурмухаметов Н.М., Кираев Р.С.* Биологическая активность выщелоченного чернозема в зависимости от культуры и способа

- его возделывания // Эффект.приемы воспр-ва плодородия почв, соверш.технол.воздел., создание и внедр.нов.сортов с.-х.культур. Уфа, 1995. С.42-46.
- *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 // Бюлл.ВИУА. 1974. №18.
- Oмельянюк Л.Л. Локальное внесение минеральных удобрений под ячмень //Способы внесения удобрений. М.: Колос, 1976. С.127-129.
- Омельянюк Л.Л. Особенности развития ячменя при локальном применении минеральных удобрений // Минеральное питание и продуктивность растений. Киев: Наукова думка, 1978. С.47-51.
- Омельянюк Л.Л., Воропин П.И. Продуктивность ячменя при локальном внесении удобрений // Бюлл.ВИУА. 1980. №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.
- Онищук В.С., Шелковиков Л.Н., Носаченко И.Н. Отзывчивость районированных и перспективных сортов пшеницы на минеральные удобрения на лугово-черноземовидных почвах Приамурья // Научн.-техн.бюлл.ВАСХНИЛ: СО. 1986. №25. С.61-69.
- Осипов В.Г., Юркин С.Н., Литвинцева Я.И. Распределение гранулированных удобрений в почве при различных приемах ее обработки // Земледелие. 1980. №3. С.50-52.
- Останин А.И. Эффективность удобрений в зависимости от степени неравномерности их распределения // Химия в сел.хоз-ве. 1972. №9. С.22-25.
- Ошкодёров В.Г. Урожай и качество зерна озимой пшеницы в зависимости от обработки почвы и удобрений в условиях левобережной Лесостепи Украины: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. Херсон, 1988. 24 с.
- Павлов А.Н. Физиологическое обоснование приемов повышения содержания белка в зерне яровой пшеницы в условиях орошения: Дисс. . . . канд.биол.наук. М., 1955.
- Πa влов A.H. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы. М.: Наука, 1967. 339 с.

- Павлов А.Н. Физиолого-биохимические основы улучшения качества зерна пшеницы // Повышение качества зерна пшеницы. М.: Колос, 1972. С.157-169.
- Павлов А.Н. Физиологические причины, определяющие уровень накопления белка в зерне различных генотипов пшеницы // Физиология растений. 1982. Т.24. Вып.4. С.767-780.
- Павлов А.Н. Повышение содержания белка в зерне. М.: Наука, 1984. 120 с.
- Павлов А.Н., Колесник Т.И. О причинах, определяющих различный уровень накопления белка в зерне высоко- и низкобелковых сортов пшеницы // Физиология растений. 1974. Т.21. №2. С.329-335.
- Павлов А.Н., Лысенко В.Ф., Трапезников В.К. и др. Действие фосфорных некорневых подкормок на продуктивность яровой пшеницы в условиях засухи // Сельскохозяйственная биология. 1985. №5. С.38-42.
- 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 разбросном и локальном внесении минеральных удобрений // Бюлл.ВИУА. 1980. №53. С.36-41.
- Персикова Т.Ф. Продуктивность клевера лугового в зависимости от условий питания на дерново-подзолистых легкосуглинистых почвах Белоруссии: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. Горки, 1987. 20 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., Бровцина В.И. Продуктивность фотосинтеза риса при различной густоте посева // Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М.: Изд-во АН СССР, 1964. С.70-74.
- Печенов В.А. Отток и распределение ассимилятов у сахарной свеклы в связи с минеральным питанием // Тр.Биол.-почв.ин-та. Владивосток, 1973. Т.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 и урожайность // Соц.реконструкция сел.хозва. 1937. №9-10.
- Пискунов А.С., Филиппов А.П. Эффективность биогумуса в Предуралье // Экол.-агрохим., технол.аспекты развития земледелия Сред.Поволжья и Урала: Тез.докл.конф.,посвящ.75-летию каф.агрохимии и почвовед.Казан.гос.с.-х.акад. Казань, 19-20 дек. 1995. Казань, 1995. С.83.
- Платонов Г.В., Костенко К.Д., Астафьев И.Е. Локальным способом под картофель // Химия в сельском хозяйстве. 1986. №3. С.30-31.
- Полевой В.В. Фитогормоны. Л.: Изд-во Ленингр.ун-та, 1985. 248 с.
- Полевой В.В., Саламатова Т.С. Протонные насосы и их функциональная роль // Итоги науки и техники. Физиология растений. М., 1980. Т.4. С.78-125.
- Полимбетова Φ . А. Физиологические свойства и продуктивность яровой пшеницы в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1972. 271 с.
- Пономарев А.Н. Влияние минеральных удобрений и способов их внесения на урожай зерна озимой ржи // Научн.тр. Смол.НИИ с.-х. 1996. Т.1. №2. С.12-14.
- Пономарев В.Г., Пономарева Т.Г. Эффективность цинковых удобрений на хлопчатнике в зависимости от доз, сроков и способов внесения // Агрохимия. 1989 .№5. С.90-93.
- Приезжев Н.И., Устенко Г.П. Удобрения как фактор повышения продуктивности фотосинтеза и урожая кукурузы // 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. Т.4. №4. С.417-424.
- Прозоров А.С. Факторы эффективности локального внесения удобрений под яровую пшеницу и ранний картофель // Способы внесения удобрений в Сибири: Сб.научн.тр. Сиб.отд.ВАСХНИЛ. Новосибирск, 1986. С.54-64.

- Прозоров А.С. Исследование причин повышения эффективности удобрений при локальном внесении: Автореф.дисс. ... канд.биол.наук. Новосибирск, 1987. 21с.
- Прокофьев A.A. Использование дефолиантов для усиления оттока ассимилятов в семена // Физиология растений. 1965. Т.12. C.416-423.
- Прокофьев А.А., Жданова Л.Н., Соболев А.М. Некоторые закономерности поступления веществ из листьев в репродуктивные органы // Физиология растений. 1957. Т.4. С.425-431.
- Прянишников Д.Н. Агрохимия. М.: Сельхозгиз, 1952. 691 с.
- Рамнер 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.
- *Рамнер Е.И.* Питание растений и жизнедеятельность их корневых систем. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 104 с.
- Ратнер Е.Н., Самойлова С.Л. Об усвоении растениями нуклеиновых кислот и о внеклеточной фосфатазной активности корней // Физиология растений. 1958. Т.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. Т.2. С.5-23.
- Рыбина Л.Д. Эффективность разных доз и способов внесения фосфорных удобрений при ежегодном применении в севообороте в условиях Зауралья // Способы внесения удобрений в Сибири: Сб.научн.тр. Сиб.отд.ВАСХНИЛ. Новосибирск, 1986. С.65-71.
- *Сабинин Д.А.* О способе определения движущей силы плача // Изв.Биол.НИИ при Перм.гос.ун-те. 1923. Т.2. Вып.5. С.195.
- *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, 1971(1937). С.483-494.
- Салимгареев Ш.Я. Сроки и способы внесения минеральных удобрений под озимую рожь в северной лесостепи Башкирии: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. Уфа, 1976. 25 с.

- 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 приготовлении, применении и эффективности бактериальных удобрений в Украинской ССР // Микробиология. 1962. Т.31. №5. С.923-933.
- Сахибгареев А.А. Формирование урожая ячменя при различных способах внесения суперфосфата в условиях Зауралья Башкирии: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. М., 1985. 20 с.
- Сахибгареев А.А. Абдрашитов С.А. Эффективность припосевного и допосевного локального внесения суперфосфата в Зауралье Башкирии // Физиологические и агрохимические основы локального внесения удобрений / БФАН СССР. Уфа, 1980. С.67-72.
- *Сахибгареев А.А., Гареев Д.Б.* Возделывание ячменя в Башкортостане. Уфа, 1997. 96с.
- Семенов В.М. Процессы круговорота азота в системе почва-растение и эффективность их регулирования агрохимическими приемами: Автореф.дисс. ... докт.биол.наук. М., 1996. 37 с.
- Семенов В.М., Мергель А.А. Мобилизующее действие очага азотных удобрений на азотсодержащие соединения почвы // Почвовеление. 1989. №4. С.46-54.
- Семенов В.М., Соколов О.А. Действие азота удобрений на растения и почву при различных способах внесения азотных удобрений: Сообщ.3 // Агрохимия. 1982. №9. С.12-20.
- Семенов В.М., Соколов О.А. Интенсификация применения азотных удобрений и круговорот азота в системе почва—растение // Азот-удобрение-почва—растение. Прага, 1986. С.149-153.
- Сендряков И.Ф., Кубарева Л.С., Овчинникова Н.Г., Главацкий Б.А. Влияние качества и способов внесения удобрений на урожай культур // Агрохимия. 1984. №6. С.32-38.
- Середа Н.А., Богданов Ф.М., Сахибгареев А.А. Азотный режим чернозема типичного карбонатного и пути его регулирования // Почвоведение. 1997. №11. С.1332-1338.
- Середа Н.А., Халиуллин К.З., Трапезников В.К. Сезонная и многолетняя динамика фосфора в черноземе выщелоченном под влиянием доз и способов внесения удобрений // Агрохимия. 1998. №6. С.6-11.

- Середина Л.И. Влияние минеральных удобрений на активность ауксинов у разных сортов овса // Вопросы регуляции ростовых процессов у растений. М.: Наука, 1988. С. 65-73.
- Середина Л.И., Поздняков А.А. Активность ауксинов у сорта овса Сибирский на различном фоне минерального питания // Гормональная регуляция ростовых процессов. М.: Наука, 1985. С. 98-102.
- Синягин И.И. Прогрессивная технология внесения минеральных удобрений. М.: Колос, 1975. 184 с.
- Cказкин Φ .Д. Критический период у растений к недостаточному водоснабжению // 21-е Тимирязевские чтения. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 51 с.
- *Смирнов П.М.* Вопросы агрохимии азота (в исследованиях с 15 N). М.: ТСХА, 1977. 72с.
- Соколов А.В. Распределение питательных веществ в почве и урожай растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 331 с.
- Соколов В.А. Формирование планируемых урожаев полевых культур при разной технологии внесения удобрений // Рациональн.использ.удобрений и физиологически активных веществ в Ивановской обл. 1986. С.38-42.
- Соколов В.С., Гладыш О.Т., Кашеваров Н.И. Эффективность локального внесения минеральных удобрений под кукурузу в Западной Сибири // Бюлл.ВИУА. 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. Т.13. №1. С.27-28.
- Соколов О.А. Минеральное питание растений в почвенных условиях. М.: Наука, 1980. 193 с.
- Соколов О.А., Амелин А.А., Козлов М.Я., Кирикой Я.Т. Модель поведения минерального азота в почве // Почвоведение. 1995. №1. С.56-62.
- Соколов О.А., Гордеев А.М., Вьюгин С.М., Цуриков Л.Н., Бадекина Н.Б. Эффективность локального внесения удобрений в условиях переуплотнения дерново-подзолистых почв // Агрохимия. 1992. №6. С.29-34.
- Соколов О.А., Семенов В.М. Рациональные технологии применения азотных удобрений и продуктивность // Плодородие почв и

- биологическая продуктивность агроценозов: Матер. 13 Междунар.конференции. Гамбург, авг., 1986. Пущино, 1986. С.109-128.
- Соколов О.А., Семенов В.М. Теория и практика рационального применения азотных удобрений. М.: Наука, 1992. 207 с.
- Соколов О.А., Семенов В.М., Агаев В.А. Нитраты в окружающей среде. Пущино, 1990. 317 с.
- Соколов О.А., Семенов В.М., Силкина Н.П. и др. Поведение азота в очаге при локализации азотных удобрений // Почвоведение. 1983. №12. С.25-35.
- Соловьев П.П. Влияние минеральных удобрений на урожай и качество картофеля в зависимости от способов их внесения на легких почвах Владимирской области // Бюлл.ВИУА. 1980. №53. С.71-75.
- Станков Н.3. 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.Н., Ахмадеева А.К. и др. Высокие урожаи и обеспечение их минеральными удобрениями // Агрохимия. 1975. №3. С.74-78.
- Станов В., Попов Г. Влияние на азотното и фосфорното хранене върху оттока на асимилатите при млади слънчогледови растения // Физиол. на раст. София. 1978. Т.4. №1. С.10-18.
- *Строгонов Б.П.* Физиологические основы солеустойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 366 с.
- *Строгонов Б.П.* Метаболизм растений в условиях засоления // 33-и Тимирязевские чтения. М.: Наука, 1973. 51 с.
- Сытник К.М., Книга Н.М., Мусатенко Л.И. Физиология корня. Киев: Наукова думка, 1972. 356 с.
- Танделов Ю.П., Кильби И.Я. Эффективность локального способа внесения минеральных удобрений под яровую пшеницу в Краснодарском крае // Способы внесения удобрений в Сибири: Сб.научн.тр. Сиб.отд.ВАСХНИЛ. Новосибирск, 1986. С.23-32.
- Тарарико Н.Н., Малиенко А.М., Витриховский П.И. Влияние способа заделки удобрений на усвоение фосфора растениями овса и кукурузы в условиях Полесья УССР // Бюлл.ВИУА. 1980. №55. С.12-16.

- Тарчевский И.А., Иванова А.П., Биктемиров У.А. К вопросу о передвижении ассимилятов у пшеницы и влиянии минерального питания на этот процесс // Тр.Биол.-почв.ин-та. Владивосток, 1973. Т.20. С.174-178.
- *Тепляков Н.Г., Федоров Е.А.* Распределение минеральных удобрений по профилю почвы при обработке ее разными орудиями // Агрохимия. 1979. №7. С.104-108.
- *Тверезовская М.Н.* Зависимость урожая и качества озимой пшенцы от способа внесения удобрений // Научн.тр. Белорус. СХА. Горки, 1971. Т.74 С.37-47.
- Творус Е.К., Балина Н.В., Лобанова Т.А. и др. Защитное действие картолина на растения ячменя при засухе // Физиология растений. 1987. Т.34. №5. С.1006-1011.
- *Тимирязев К.А.* Избранные сочинения. М.: Сельхозгиз, 1957. Т.1. 550 с.
- Тимченко А.В., Соколов О.А. Возможности управления накоплением нитратов в растениях // Biotechnologies at Soil fertility increase: Intern.Symp. Bratislava, 1987. P.132-139.
- *Трапезников В.К.* Влияние режима минерального питания на некоторые физиологические функции и продуктивность кукурузы: Автореф.дисс. ... канд.биол.наук. Уфа, 1967. 12 с.
- Трапезников В.К. О системе поэтапных воздействий в онтогенезе яровой пшеницы // Влияние минерального питания и физиологически активных веществ на метаболизм и продуктивность растений /БФАН СССР. Уфа, 1976. С.3-4.
- *Трапезников В.К.* Физиологические основы локального применения удобрений. М.: Наука, 1983. 176 с.
- *Трапезников В.К.* Особенности продукционного процесса в условиях гетерогенности корнеобитаемой среды // Минеральное питание и продуктивность растений / БФАН СССР. Уфа, 1986. С.4-16.
- *Трапезников В.К.* Оптимизация продукционного процесса локальным применением удобрений: Дисс. ... докт.биол.наук в форме научного доклада. М., 1992. 44 с.
- Трапезников В.К., Иванов И.И., Тальвинская Н.Г., Анохина Н.Л., Мусин В.А. Эффективность некорневых подкормок, применения биологически активных веществ и закалки семян яровой пшеницы в зависимости от способа внесения основного минерального удобрения // Агрохимия. 1998. №6. С.46-51.

- Трапезников В.К., Иванов И.И., Усов В.П., Мусин В.А., Тальвинская Н.Г., Шкиль А.В. Отзывчивость сортов сои на способы внесения удобрений // Пути интенсификации возделывания технических и пропашных культур в Башкортостане. Уфа, 1992. C.24-25.
- Трапезников В.К., Сахнов Н.С., Тальвинская Н.Г., Иванов И.И., Шендель Г.В., Усов В.П. Устойчивость продукционного процесса при равномерном и гетерогенном распределении элементов питания в корнеобитаемой среде // Экологические аспекты гомеостаза в биогеоценозе. Уфа, 1986. С.65-76
- Трапезников В.К., Середа Н.А., Шкиль А.В. Азотный фонд выщелоченного чернозема при различных способах внесения удобрения // Агрохимия. 1996. №5. С.3-7.
- 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. Особенности роста и распределения ассимилятов у яровой пшеницы в условиях гетерогенности корнеобитаемой среды // Бюлл.ВИУА. 1990. №99. С.20-24
- Трапезников В.К., Тальвинская Н.Г., Усов В.П. и др. Влияние локального питания на фотосинтез и донорно-акцепторные отношения в целом растении // Физиол. и биохим. культ.растений. 1989. Т.21. №3. С.251-255.
- Трапезников В.К., Тальвинская Н.Г., Шендель Г.В. и др. Влияние способа внесения удобрений на некоторые физиологические функции растений // Физ-ие и агрох-ие основы локального внесения удобрений / БФАН СССР. Уфа, 1980. С.8-15.
- Трубецкова О.М., Жирнова Н.Г. Суточный ритм подачи калия корневой системой в надземные органы растений // Физиология растений. 1959. Т.6. №2. С.129-137.
- *Туева О.Ф.* Фосфор в питании растений. М.: Наука, 1966. 296 с.
- Удовенко Г.В., Семушина Л.А. Продуктивность, накопление солей и водноосмотические свойства растений при чистом и смешанном засолении почвы // Агрохимия. 1970. №11. С.90-101.
- Усманов И.Ю., Фаттахутдинов Э.Г., Трапезников В.К. Электропроводность корней и мембран корневых клеток при изо-

- лированном питании // Физиол. и биохим. культ.растений. 1983. Т.15, №4. С.373-378.
- Усманов И.Ю., Фаттахутдинов Э.Г., Трапезников В.К., Мартынова А.В. Повышение надежности водного и минерального обеспечения корней в средах с неравномерным распределением ресурсов // Докл. ВАСХНИЛ. 1986. №9. С.15-17.
- Усов В.П. Влияние гетерогенного распределения элементов минерального питания в среде на физиологические функции растений: Автореф.дисс. ... канд.биол.наук. М., 1993. 24 с.
- Усов В.П., Иванов И.И., Трапезников В.К., Тальвинская Н.Г., Шендель Г.В. Зависимость урожайности и качества зерна яровой пшеницы от условий выращивания на фоне комплекса воздействий в онтогенезе // Агрохимия. 1988. №12. С.46-52.
- Усов В.П., Усманов И.Ю., Трапезников В.К., Мартынова А.В. Формирование поверхности ризодермы и радиальные Н⁺-потоки в корнях пшеницы при их изолированном питании // Физиол. и биохим. культ.растений. 1991. Т.23. №1. С.38-45.
- Усов В.П., Усманов И.Ю., Трапезников В.К., Тальвинская Н.Г. Функционирование корневой системы растений в условиях гетерогенного питания // Физиологические и технологические аспекты повышения продуктивности сельскохозяйственных культур. Уфа: БНЦ УрО РАН ОБЦ, 1992. С.61-73.
- Ушаков В.Ю., Гавриленко В.В. К вопросу управления ростом корневых систем // Система управлений полевых культур по интенсификации почвозащитного земледелия / ВАСХНИЛ СО. Новосибирск, 1987. С.111-119.
- Фатеев А.И. Поступление ³²Р в кукурузу при локальном и разбросном внесении удобрений // Агрохимия. 1993. №4. С.3-9.
- Фатеев А.И., Миронова Л.М., Скороход В.И. Влияние локального внесения минеральных удобрений на трансформацию питательных веществ и биологическую активность почвы // Почвоведение. 1992. №1. С.30-37.
- Федоровский Д.В. Микрораспределение питательных веществ в почвах. М.: Наука, 1979. 191 с.
- Филиппов Э.Ф. Влияние размеров гранул и примеси пыли на равномерность внесения удобрений и урожай ячменя // Вестн.с.-х. науки. 1967.№9. С.139-142.

- Фокин A.Д. О роли органического вещества почв в функционировании природных и сельскохозяйственных экосистем // Почвоведение. 1994. №4. С.40-45.
- *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.
- Ходянкова С.Ф. Урожайность и качество льна-долгунца в зависимости от условий питания и биологических свойств сортов на дерново-подзолистых суглинистых почвах Белоруссии: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. Горки, 1989. 24 с.
- *Хритонов А.М.* Сроки и способы внесения минеральных удобрений под яровые культуры // Агрохимия. 1969. №5. С.58-61.
- *Чайлахян М.Х.* Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988. 560 с.
- *Чернядьев И.И.* Фотосинтез и цитокинины // Прикладн.биох. и микробиол. 1993. Т.29.№5. С.644-675.
- 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.
- Чижов Б.А. Особенности развития и распределения корневых систем культурных растений в темно-каштановой и солонцовой почве // Тр.Ин-та засухи. 1931. Т.1. №2.
- Чиков В.И. Регуляция фотосинтеза транспортом ассимилятов: Автореф.дисс. ... докт.биол.наук. М., 1987. 38 с.
- Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987. 190 с.
- Чиков В.И. Система донора и акцептора ассимилятов и ее регуляторная взаимосвязь с потоком веществ по ксилеме // Тез.докл.Второго съезда Всес.об-ва физиологов растений. Минск, 1990. С.97.
- Чиков В.И., Яргунов В.Г., Чемикосова С.Б. и др. Зависимость фотосинтеза от уровня ассимилятов в клетке // Тез.докл. Всесо-

- юзн.совещ. "Энергетические, метаболические пути и их регуляция в фотосинтезе". Пущино, 1981. С.62.
- Чуканов В.И. Эффективность способов внесения минеральных удобрений под яровую пшеницу // Сиб.вестник с.-х.науки. 1978. С.14-16.
- Чумак В.С., Коцарь В.В. Условия питания и продуктивность кукурузы в зависимости от доз и способов внесения минеральных удобрений // Агрохимия. 1979. №5. С.55-58.
- Чундерова А.И. Биохимическая деятельность микросферы и плодородие почвы // Агрохимическая микробиология. Л.: Колос, 1976. С.47-82.
- Шабаев В.П., Смолин В.Ю. Влияние локального способа применения аммонийного азота на симбиотическую азотфиксацию и урожай сои // Докл.Рос.акад.с.-х.наук. 1995. №4. С.18-20.
- *Шамрай Л.А.* Коэффициент использования фосфора удобрений // Бюлл.СибНИИСХ. Новосибирск, 1978. Вып.37. С.7-10.
- Шевелуха В.С., Ковалев В.М., Лезкова Т.В. и др. Эффективность действия регулятора роста картолина на продуктивность ярового ячменя в условиях почвенной засухи // С.-х.биология. 1987. №9. С.3-6.
- Шевелуха В.С., Кулаева О.Н., Шакирова Ф.М. и др. Влияние картолина на белоксинтезирующий аппарат листьев ячменя в условиях засухи // Докл.АН СССР. 1983. Т.271. №4. С.1022-1024.
- Шелевой Г.К., Волох И.П. Эффективность разных способов внесения основного удобрения под сою в Приамурье // Бюлл.ВИУА. 1980. №53. С.31-35.
- Шиян П.Н. Использование сахарной свеклой азота удобрений в зависимости от норм, способов и сроков их применения // Агрохимия. 1980. №12. С.21-29.
- Шиян П.В., Васильев В.Г. Локальное внесение основного удобрения // Сах.свекла. 1995. №1. С.6-7.
- Шкиль А.В., Трапезников В.К. Особенности распределения форм азота в почве при различных способах внесения мочевины // Резервы повышения урожайности сельскохозяйственных культур в Башкирской АССР / БНИЗИС. Уфа, 1987. С.106-111.
- *Шлехубер А.М., Такер Б.Т.* Выращивание пшеницы // Пшеница и ее улучшение. М.: Колос, 1970. С.140-198.

- *Штраусберг Д.В.* Питание растений при пониженных температурах. М.: Наука, 1965. 143 с.
- Щербаков А.П., Джувеликян Х.А., Лубашевская Т.В. Влияние способов внесения мочевины и природного цеолита на динамику минеральных соединений азота и величину рН чернозема выщелоченного // Агрохимия. 1995. №7. С.15-20.
- Юркин С.Н., Благовещенская З.К., Пименов А.А. Повышение коэффициента использования удобрений: Обзор.информ. М., 1976. 80 с.
- Юркин С.Н., Макаров Н.Б., Пименов Е.А. Потери азота, фосфора и калия из почвы и удобрений с поверхностным стоком // Агрохимия. 1978. №11. С.133-141.
- *Юсупов В.Б.* Эффективность способов внесения основного минерального удобрения под зерновые культуры на фоне безотвальной обработки почвы в условиях Предуральской степи БАССР: Автореф.дисс. ... канд.с.-х.наук. Горки, 1988. 22 с.
- Ярошевич И.В. Влияние длительного систематического применения удобрений на активность некоторых почвенных ферментов // Сб.докл.симпоз.по ферментам почвы. Минск: Наука и техника, 1968. С.372-381.
- Agrell D., Oscarson P., Larsson C.-M. Translocation of N to and from barley roots: Its dependence on local nitrate supply in split-root culture // Physiol.plant. 1994. V.90. №3. P.467-474.
- Alkanani T., MacKenzie A.F. Banding urea and lignosulfonate in corn (Zea mays L.) production and ¹⁵N recovery // Can.J.Soil Sci. 1996. V.76.№3. P.365-371.
- Austin R.B., Edrich J. Effects of ear removal on photosynthesis, carbohydrate accumulation and the distribution of assimilated ¹⁴C in wheat // Ann.Bot. 1975. V.39. №159. P.141-152.
- Bagchi B.N., Ghosh S.N., Ghosh S.K. et al. Movement and transformation of anhydrous ammonia infield soils // J.Ind.Chem.soc. 1982. V.59.№4. P.453-456.
- Baily L.D., Grant C.A. Fertilizer placement studies in calcareous and non-calcareous chernozemic soils: Growth, P-uptake, oil control and yield of canadian rape // Communic. in Soil Sc. Plant Analysis. 1990. V.21 №17/18. P.2089-2104.
- Barber D.A. Microorganisms and the inorganic nutrition of higher plants // Annu.Rev.Plant Physiol. 1968. V.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 fertilizers: Methods rates and time of application in relation to the phosphorus status of soils // Phsph.Agr. 1977, V.31, P.70.
- Boucaud J., Ungar I.A. Hormonal control of germination under saline conditions of three halophytic taxa in the genus Suaeda // Physiol. Plant. 1976. 37. №1. P. 143-148.
- Brenner M.L., Brun W.A., Schussler J., Cheikh N. Effects of endogenous and exogenous plant growth substances on development and yield of soybeans // Plant growth substances: Proc. 12-th Int. conf., Heidelberg, Aug. 26-31, 1985.- Berlin etc.: Springer, 1985.
 P. 380-386
- Brown S., Wetherell D.K., Dougall D.K. The potassium requirement for growth and embryogenesis in wild carrot suspension cultures // Physiol.plant. 1976. V.37. №1. P.73-79.
- Buresh R.J., Vlek P.l., Stumpe J.M. Labeled nitrogen fertilizer research with urea in the semi-aridtropics. 1. Greenhouse studies // Plant and Soil. 1984. V.80.№1. P.3-19.
- Campbell C.A., Selles F., Zentner R.P., McConkey B.G. Nitrogen management for zero-till spring wheat: Disposition in plant and utilization efficiency // Commun Svil Sci.and Plant Anal. 1993. V.24. №17-18. P.2223-2239.
- Cervelli S., Nannipieri P., Sequi P. Interactions between agrochemical and soil enzymes // Soil enzymes. L.; N.Y.: Acad.Press. 1978. P.251-293.
- Chowdhury M.Akhter Hossain, Sayedul A.K.M., Chowdhury Haque. Effect of irrigation and fertilizer placement on the growth and yield of potato // Pakistan J.Sci.and Ind.Res. 1991. V.34. №2-3. P.98-100.
- Clifford P.E., Offler C.E., Patric J.N. Growth regulators have rapid effects on photosynthates unloading from seed coats of Phaseolus vulgaris L. // Plant Physiol. 1986. 80. №4. P. 635-637.
- Cochran V.L., Morrow L.A., Schirman R.D. The effect of N placement on grass weeds and winter responses in three tillage systems // Soil Tillage Res. 1990. V.18. №4.P.347-355.

- 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. V.5. №4. P.495-509.
- Cooke G.W. Recent advances in fertilizer placement // J.Sci.Fol.Agric. 1954, V.5, №3, P.429-440.
- Cooke G.W., Dadd C.V. Fertilizer placement experiments on threshed peas // Agriculture (Gr.Brit.). 1953. V.60. №1. P.34-38.
- Cooke G.W., Jakson M.V., Widdowson F.V. et al. Fertilizer placement for horticultural crops // J.Agric.Sci. 1956. V.47. №2. P.249-256.
- Cooke G.W., Widdowson F.V. Placement of fertilizers for row crops // J.Agr.Sci. 1953. V.43. №3. P.348-357.
- Cooper H.D., Clarkson D.T. Cycling of aminonitrogen and other nutrients between shoots and roots in cereals. A possible mechanism integrating shoot and root in the regulation of nutrient uptake // J.exper.Bot. 1989. V.40. №216. P.753-762.
- Daie J., Seeley S.D., Campbell W.F. Nitrogen deficiency influence on abscisic acid in tomato // Hort. Sci. 1979. 14. №3. Sec. 1. P.261-262.
- Das S., Singh T.A. Nitrogen use efficiency by rice and flood water parameters as affected by fertilizer placement techniques // J.Indian Soc.Soil.Sci. 1994. V.42. №1.P.46-50.
- *Dittmer H.Y.* A quantitative study of the root hairs and roots of a winter rue plant (secale cereale) // Amer.J.Bot. 1937. V.24. P.417-420.
- Downton W.J.S., Loveys B.R. Abscisic acid content and osmotic relations of salt-stressed grapevine leaves // Austr. J. Plant Physiol. 1981. 8. №4-5.P. 443-452.
- Drew M.C., Nye P.H., Vaidyanathan L.V. The supply of nutrients ions by diffusion to plant roots in soil. 1. Absorption of potassium by cylindrical roots of anion and leek // Plant and Soil. 1969. V.30. №2. P.252-270.
- Drew M.C., Saker L.R. Further studies on 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.
- Duke S., Caldwell M. Influence of multiple nutrient-enriched microcites within a root system on the ability to increase root physiological uptake capacity: [Abstr.] Annu. Meet. Bot Soc. Amer. (BSA) with Amer. Inst. Biol. Sci., Knoxville, Tenn., 1994. // Amer. J. Bot. 1994. V.81. №6, Suppl. P.116-117.

- *Epstein E.*, *Hagen C.E.* A kinetic study of the absorption of alkali cation by barley roots // Plant Physiol. 1952. V.27. №3. P.785-791.
- *Evans M.L.* Functions of hormones at the cellular level of organisation // Hormonal regulation of development. Berlin etc.: Springer, 1984. P.23-79.
- Fan M.X., MacKenzie A.F. Interaction of urea with triple superphosphate in simulated fertilizer band // Fert. Res. 1993. V.36. №1. P.35-44.
- Fell B. Growth and ammonium: nitrate uptake ratio of spring wheat cultivars under a homogeneous and a spatially separated supply of ammonium and nitrate // J. Plant Nutr. 1994. V.17. №5. P.717-728.
- Fiedler R.J., Sander D.H., Peterson G.A. Fertilizer phosphorus recommendations for winter wheat in terms of method of phosphorus application, soil pH, and yield goal // Soil Sc.Soc.America J. 1989. V.53. №4. P.1282-1287.
- Foltýn J., Skorpik M., Bodek J. Vliv rané defoliace na výnosové slóžky jarni pŝenice // Róstl.výroba. 1978. T.24. №10. S.1053-1065.
- Fubeder A., Wagner B., Beck E. Quantification by ELISA of cytokinins in root-pressure exudates of Urtica dioica plants grown under different nitrogen levels // Bot. Acta. 1988. 101. №3. P. 214-219.
- Goldbach E., Goldbach H., Wagner H., Michael G. Influence Ndeficiency on the abscisic acid content of sunflower plants // Plant Physiol. 1975. 34. №2.- P. 138-140.
- Göring H., Mardanov A.A. Influence of nitrogen deficiency on K/Ca ratio and cytokinin content of pumpkin seedlings // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1976. 170. №3. P. 261-264.
- Hackett C. A method of applying nutrients locally to roots under controlled conditions and some morphological effects applied nitrale on the branching of wheat roots // Austral.J.Biol/Sci. 1972. V.25. №6. P.1169-1180.
- *Hansen P.* 14C-studies on apple trees. VI. The influence of the fruit on the photosynthesis // Physiol.plant. 1970. V.23. №4. P.805-810.
- Hein M.B., Brenner M.L., Brun W.A. Concentration of abscisic acid and indole-3-acetic acid in soybean seeds during development // Plant Physiol. 1984. 76. №4. P. 951-954.
- *Hodges T.K.* Ion absorption by plant roots // Adv.Agron. №4; L. 1973. V.25. P.163-207.
- Horgan J.M., Wareing P.E. Cytokinins and growth response of seedlings of Betula pendula Roth and Acer pseudoplatanus L. to nitrogen

- and phosphorus deficiencies // J. Exp. Bot. 1980. 31. №121. P.525-532.
- Hylmö B. Transpiration and ion absorption // Physiol.Plant. 1953. V.6.
 №2. P.333-405.
- *Ivanov I.I.*, *Kudoyarova G.R.*, *Trapeznikov V.K.* The effect of local application of fertilizer on the content of cytokinins in the xylem sap of maize // Biologia plantarum. 1998. V.41. №4. P.587-590.
- Jackson R.B., Manwaring J.H., Caldwell M.M. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment // Nature. 1990. V.344. №6261. P.58-60.
- Kaila A., Elonen P. Influence of irrigation and placement of nitrogen fertilizers on the uptake of nitrogen by spring wheat // Maataloustieteell.aikak. 1970. V.42. №2 P.123-130.
- King R.W., Wardlow I.F., Evans L. Effect of assimilate utilisation on photosynthetic and photorespiration // Planta. 1967.V.77.№3. P.261-276.
- Kiss E., Bálint A., Debreczeni K., Sutka J. Nitrogen utilization of winter wheat genotypes // Bull.Univ.Agr.Sc.Gödöllö, 1986. №1. P.73-80.
- *Koenig R.T.*, *Pan W.L.* Calcium chloride enhancement of ammonium nutrition with spring wheat // Amer.Soc.Agron.Annu.Meet.: Cincinnati, 1993. P.276.
- Larpes G. Rivilannoitukeen vaikutus kevätviljossa // Maatalous ja Koetoeminta. Helsinki, 1966. №20.
- Lewis D.J., Kettlewell P.S. A comparison of precision-placed liquid and broadcast granular fertiliser for potatoes // Proc.2nd ESA Congress, 1992: Warwick, 1993. P.264-265.
- Libbert E., Wichner S., Schiewer U. et al. The influence of epiphytic bacteria on auxin metabolism // Planta. 1966. V.68. №4. P.327-334.
- Lynch J. Root architecture and plant productivity // Plant Physiol. 1995. V.109. №1. P.7-13.
- Lyngsrad I., Stabbertorp H. Sammenligning av kalkammonsalpeter og urea ved ulike goidslongmater og ulike kalking // Forsk. Og fors.landbr. 1980. V.31. №3/5. P.263-272.
- Maitra N., Sen S.P. Hormonal regulation of source-sink regulationship: effect of hormones on excised source and sink organs of cereals // Plant and Cell Physiol. 1987. 28. №6. P. 1005-1012.

- Malhi S.S., Nyborg M., Solberg E.D. Influence of source, method of placement and simulated rainfall on the recovery of ¹⁵N-labelled fertilizers under zero tillage // Can. J. Soil Sci. 1996. V.76. №1. P.93-100.
- Marsh B.H., Pierzynski G.M. Root response to rate of banded N and P fertilizer // Amer.Soc.Agron.Annu.Meet. 1993. Cincinnati, 1993. P.279.
- Matar A.E., Brown S.C. Effect of rate and method of phosphate placement on productivity of durum wheatin a Mediterranean climate. 2. Root distribution and P dynamics // Fertil.Res. 1989. V.20. №2. P.83-88.
- Matzel W. Probleme der Ausnutiung des Dünger- und Bodenphosphors-Übersichtsbeitrag // Arch.Acker- und Pflanzenbau und Bodenk. 1974. B.18. №7. S.471-487.
- Matzel W., Suntheim L. Die Wirkung einer plazierten Phosphordüngung zu Mais bei unterschiedlichem Phosphrversorgungsniveau des Bodens // Tagungsber/ Akad.Landwirtschaftswiss. DDR. 1988. №267. S.255-260.
- *McCully M*. How dj real roots work?: Some new views of root structure // Plant Physiol. 1995. V.109. №1. P.1-6.
- Mengel K. Responses of various crop species and cultivars to fertilizer application // Plant and Soil. 1983. V.72. №2-3. P.305-319.
- Mengel K., Haeder H.E. Photosynthese und Assimilattransport bei Weizen nährend der Kornausbildung bei unterschiedlicher Kaliumernährung // Ztschr. Acker- und Pflanzenbau. 1974. B.140. №3. S.206-213.
- Michael G., Allinger P., Wilberg E. Einige Aspekte zur hormonalen Regulation der Korngrässe bei Getreide // Ztschr. Pflanzenernähr. Und Bodenk. 1970. B.125. №1. S.24-35.
- Michael G., Beringer H. The role of hormones in yield formation // Physiological aspects of crop productivity. Berlin: Worblaufen, 1980. P. 85-116.
- Mizrahi Y., Blumenfeld R., Richmond A. The role of abscisic acid and salination in the adaptive response of plants to reduced root aeration // Plant and Cell Physiol. 1972. 13. №1. P.15-22.
- 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. V.61. №3. P.394-397.

- *Moorby J.* Integration and regulation of translocation within the whole plant // Integration Activ. Higher Plants. 31st Symp. Soc. Experim. Biol., Durham, 1976. Cambridge etc., 1977. P.425-454.
- Mortley D.G., Smith C.B., Demchak K.T. Fertilizer placement affects growth, fruit yields, and elemental concentration and contents of tomato plants // J.Amer.Soc.Hort.Sci. 1991. V.116. №4. P.659-662.
- Nagarajoh S., Posner A.M., Quirk J. Competitive absorption of phosphate with poligalacturonate and other organic anions on kaolinite and oxide surfaces // Nature. 1970. V.228. №5266. P.83-85.
- Nelson W.L., Krantz B.A., Welch C.D. et al. Utilisation of phosphorus as affected by placement. 11. Cotton and corn in North Carolina // Soil Sci. 1949. V.68. P.137-144.
- Oosterhuis D.M., Zhao D. Increased root length and branching in cotton by soil application of the plant growth regulator PGR-IV // Struct.and Funct.Roots: Proc.4th Int.Symp., Stará Lesná, June 20-26, 1993: Dordrecht etc., 1995. P.107-112.
- Pang P.C., Hedlin R.A., Cho C.M. Transformation and movement of band-applied urea, ammonium sulfate, and ammonium hydroxide, obering incubation in several manitoba soils // Ibid. 1973. V.53.№3. P.331-341.
- Paschold P.J., Hungt I. Produktion von Spinat und Möhren mit reduziertem Nitratgehalt // Fortschr. Landwirtsch. und Dokument. 1986. B.24. №4. 40 S.
- Patiram. Efficacy of furrow-applied dolomitic limestone on maize production on an acid Inceptisol of Sikkim // J.Indian Soc.Soil Sci. 1994. V.42. №2. P.309-313.
- Pérez P., Martinez-Carrasco R., Martin del Molino I.M. (E.A.) Nitrogen uptake and accumulation in grains of three winter wheat varieties with altered source-sink ratios // J.exper.Bot. 1989. V.40. №215. P.707-710.
- 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. №123. P.206-216.
- Phlak F. Diurnal variations of potassium content in lucerne plants // Biol.plant. 1987. V.29. №3. P.221-229.
- Pilet P.E. Abscisic acid, one of the endogenous growth inhibitors regulating root gravireactions // Plant growth substances. London etc.: AP, 1982. P.529-536.

- Pilet P.E., Meuwly P. Local application of indole-3-acetic acid, by resin beads to intact growing maize roots // Planta. 1986. V.169. №1. P.16-22.
- *Pinto C.* Regulation de la photosynthése par la demande d'assimulats: mécanismes possibles // Photosynthetica. 1980. B.14. №4. S.611-637.
- Rid H. Vergleich von Reihendungung mit Breitdüngug bei verschiedenen Fruchten // Ztschr. Pflanzenernähr. Und Bodenk. 1966. B.112. №2. S.94-101.
- Robinson D. Resource capture by localized root proliferation: Why do plants bother? // Ann.Bot. (USA). 1996. V.77. №2. P.179-185.
- Russel R.S., Shorrcks V.M. The relationship between transpiration and absorption of inorganic ions by intact plants // J.Exp.Bot. 1959. V.10. №29. P.301-316.
- Sanchez C.A., Porter P.S. Banding P to improve fertilizer use efficiency of lettuce // J.Amer.Soc.Hort.Sci. 1990. V.115. №4. P.581-584.
- Sanchez C.A., Porter P.S., Ulloa M.F. Relative efficiency of broadcast and banded phosphorus for sweet corn produced on histosols // Soil.Sci.Soc.Amer.J. 1991 V.55. №3. P.871-875.
- Sattelmacher B., Marschner H. Nitrogen nutrition and cytokinin activity in Solanum tuberosum // Physiol. Plant. 1978. 42. №2. P.185-189.
- Simons R.G., Grant C.A., Bailey L.D. Effect of fertilizer placement on yield established alfalfa stands // Can.J.Plant Sci. 1995. V.75. №4. P.883-887.
- Sivacumarum S., Hall M.A. Effects of osmotic stress upon endogenous hormone levels in Euphorbia lathyris L. and Vicia faba L. // Annals of Bot. 1978. 42. №182. P. 1403-1411.
- Soil sampling band-fertilized fields // Better Crops with Plant Food/1994. 78, №3. P.8.
- Schortemeyer M., Feil B. Root morphology of maize under homogeneous or spatially separated supply of ammonium and nitrate at three concentration ratios // J.Plant Nutr. 1996. V.19. №7. P.1089-1097.
- Varsa E.C., Keller K., Jemison J., Osborn M., Leis A., Hentkovsky S. Placement method effects of nitrogen solutions in notill corn production // Commun. Soil Sci. And Plant Anal. 1994. V.25. №7-8. P.683-684.
- Walia A.S., Cheema S.S., Uppal H.S. Root growth and water use relations in wheat under different levels of irrigation, nitrogen and weeds // J.Res. 1992, V.29, №3, P.330-337.

- Walters D.T., Wasike V.W., Sander D.H. The influence of P buffer power on wheat yield response to P application method // Amer.Soc.Agron.Annu.Meet.: Minneapolis, 1992. P.295.
- Wardlaw I.E. The control and pattern of movement of carbohydrates in plants // Bot.Rev. 1968.V.34. №1. P.79-105.
- Weaver R.J., Johnson J.O. Relation of hormones to nutrient mobilisation and the internal environment of the plants: the supply of mineral nutrients and photosynthates // Hormonal Regulation of Development III/ Berlin etc.: Springer, 1985. P. 3-37.
- Westermann D.T., Sojka R.E. Zonesubsoiling effects on nutrient uptake by potatoes // Amer.Soc.Agron.Annu.Meet.: Cincinnati, 1993. P.291.
- Wiersum L. K. The relationship of the size and structural rigidity of pores to their penetration by roots // Plant soil. 1957. V.9. №1. P.75-85.
- Woodend J.J., Glass A.D.M., Person C.O. Intraspecific variation for nitrate uptake and nitrogen utilization in wheat (T.aestivum L.) grown under nitrogen stress // J.Plant Natur. 1986. V.9. №9. P.1213-1225.
- Zerkoune M.A., Sander D.H., Shapiro C.A. Soil sampling and soiltest evaluation of banded phosphorus under no-till // Amer. Soc. Agron. Annu. Meet, 1993. Cincinnati, 1993. P.343-344.
- Zhu Z.-J., Sun X., Sattelmacher B., Thoms K. Effects of localized supply of phosphate on root growth and phosphate uptake rate in maize. [Chinese] // Zhiwu shengli xuebao =Acta phytophysiol.sin. 1993. V.19. №3. P.221-228.
- Zhu Z.-J., Sun X., Sattelmacher B., Thoms K. Effects of local supply of K on root growth and K uptake rate in maize. [Chinese] // Zhiwa xuebao =Acta bot.sin. 1994. V.36. №5. P.358-363.

ОГЛАВЛЕНИЕ

введение	3
ГЛАВА 1. ПИЩЕВОЙ РЕЖИМ ПОЧВЫ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СПОСОБАХ ПРИМЕНЕНИЯ УДОБРЕНИЙ	5
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, МИГРАЦИЯ И ТРАНСФОРМАЦИЯ ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ В ПОЧВЕ	
ГЛАВА 2. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ	33
РОСТ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫРОСТ И НАКОПЛЕНИЕ БИОМАССЫ НАДЗЕМНЫМИ ОРГАНАМИ	
ГЛАВА 3. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ	60
Концентрация ионов в среде, их поглощение и усвоение растениями	60 72
ГЛАВА 4. ПОТРЕБЛЕНИЕ РАСТЕНИЯМИ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ	
Накопление и усвоение элементов питания растениями Коэффициент использования элементов питания и эффективность удобрений	
ГЛАВА 5. ФОТОСИНТЕЗ, ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС И ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ ОРГАНОВ РАСТЕНИЯ	
УСВОЕНИЕ УГЛЕКИСЛОТЫГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС РАСТЕНИЙТРАНСПОРТ ВЕЩЕСТВ И ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ	
ОРГАНОВ РАСТЕНИЯ	130

экологическую устойчивость агроценозов	150
Урожай	150
Качество урожая	183
ЛОКАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ В СИСТЕМЕ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА РАСТЕНІ	ия205
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	216

Научное издание

Трапезников Валентин Кузьмич, Иванов Игорь Игоревич, Тальвинская Нина Геннадиевна

ЛОКАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Редактор: *Н.В.Хрулева*Компьютерный набор и верстка: *И.И.Иванов*Корректор: *А.С.Малашонок*

Лицензия № 0160 от 22 марта 1996 г. Код 95 3000. Подписано в печать с оригинал-макета 25.03.99 Формат $60x84^{1}/_{16}$. Бумага книжно-журнальная. Гарнитура "Таймс". Печать офсетная. Усл.печ.л. 15,11. Уч.-изд.л. 16,5. Тираж 300 экз. Заказ № . Цена договорная

Издательство "Гилем". 450054, г. Уфа, пр. Октября, 71





Отпечатано с готовых диапозитивов в ГП "ПРИНТ" 450054, г.Уфа, пр.Октября,71 Лицензия Б 848047 № 42 от 15 мая 1996 г.