

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКОЙ СЛУЖБЫ
ПРИ СОВЕТЕ МИНИСТРОВ СССР

ИНСТИТУТ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ МЕТЕОРОЛОГИИ

А. И. КОРОВИН

РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРЫ В МИНЕРАЛЬНОМ ПИТАНИИ РАСТЕНИЙ



ГИДРОМЕТЕОИЗДАТ
ЛЕНИНГРАД • 1972

В книге обобщены многолетние экспериментальные исследования особенностей минерального питания и роста растений при различных температурных условиях, проведенные автором за последние 20 лет.

Главное внимание уделено минеральному питанию и росту растений в условиях минимальных температур, выявлению роли отдельных элементов минерального питания в устойчивости растений к низким температурам и заморозкам как основным отрицательным факторам среды в период активной вегетации. Особо рассматривается связь азотного питания однолетних бобовых растений с усвоением ими азота атмосферы при различных температурах почвы и заморозках. Теоретически обоснованы режимы минерального питания в целях увеличения продуктивности растений путем повышения их холодо- и заморозкоустойчивости.

Книга рассчитана на ботаников-растениеводов, агрометеорологов, агрономов, физиологов, агрохимиков, преподавателей биологии и студентов.

This book presents in a generalized form the studies of peculiarities of plants mineral nutrition and growth at various temperatures; these studies being carried out by the author during twenty years.

Much attention is given to plants mineral nutrition and growth at low temperatures and to the role of some nutrition elements in plant resistance at low temperatures and frosts, the latter being the main negative environmental factors in periods of active vegetation. Especially the relation of nitrous nutrition of annual Leguminosae to fixation of atmospheric nitrogen by these plants at frosts and various temperatures of soil is considered. Theoretical proof is given to the mineral nutrition regime, which enlarging resistance of plants at low temperatures and frosts provides plant productivity increase.

The book may be useful to botanists, agronomists, agriculturists, agrochemists, physiologists, lecturers in biology and students.

В своем историческом развитии земледелие движется к Северу и в тропики.

Н. И. Вавилов

Советский Союз занимает колоссальные территории в высоких широтах двух материков. Только Канада, Аляска и Скандинавские страны имеют подобные районы, значительная часть которых пока мало освоена под земледелие из-за недостатка тепла. Свыше 40% территории нашей страны расположено севернее 60-й параллели, а 47% этой площади приходится на районы с многолетней мерзлотой.

Но северные, бедные теплом области богаты полезными ископаемыми, лесом, энергетическими ресурсами и в настоящее время бурно осваиваются. В связи с ростом промышленности растут и население. Когда-то пустынные районы заселяются, растут города и рабочие поселки. Одновременно с промышленностью неизбежно развивается и сельское хозяйство.

Более южные районы Севера, где уже издавна развивалось земледелие, также имеют ограниченные тепловые ресурсы. Здесь короткое лето, в начале и в конце вегетации сельскохозяйственных растений нередки заморозки, температура почвы часто бывает низкой. В годы с холодным летом урожай холодостойких растений резко снижаются, а более теплолюбивые растения выращивать вообще не удается.

«Не моли лета долгого, а моли теплого», — гласит народная поговорка. «Где тепло, там и добро», «лето родит, а не поле», — дополняют ее другие. Во всем этом выражается бесспорное значение условий лета.

Нельзя сказать, что температурному фактору не уделялось внимания. Достаточно перечислить лишь крупные работы, появившиеся в последние 15—20 лет, такие, как «Отношение сельскохозяйственных растений полевой культуры к термическому фактору среды» В. Н. Степанова [345]; «Особенности поведения растений на холодных почвах» В. П. Дадыкина [84]; «Температура почвы и развитие растений» Ричардса, Хагана и Мак-Калла [313]; «Температура почвы и растение на Севере» А. И. Коровина [150]; «Холодостойкость кукурузы» Д. В. Проценко и П. С. Мишустинной [290]; «Питание растений при пониженных температурах» Д. В. Штраусберг [402]; «Действие повышенных температур и физиологически активных соединений на растения» В. Ф. Альтергота [10]; «Температурные градиенты среды и растения» С. И. Радченко [296]; «Холодостойкость растений и термические способы ее повышения»

П. А. Генкеля и С. В. Кушниренко [65]. Большое значение температурному фактору придавал и Г. Т. Селянинов [333].

Во всех этих работах наибольшее внимание уделяется низким температурам, наиболее отрицательно влияющим на растения в условиях континентального и холодного климата. Но вместе с тем отношение растений к температурному фактору среды остается все еще недостаточно изученным, что во многом объясняется отсутствием в научно-исследовательских учреждениях необходимых условий для проведения таких работ.

Для основательного изучения температурного режима отдельных культур необходимо иметь установки для получения искусственного климата. Станции искусственного климата (фитотроны) из-за сложности организации пока не получили широкого распространения, а портативные и доступные установки существуют как уникальные в немногих научных учреждениях и изготавливаются в малом количестве.

В предлагаемой работе делается попытка обобщить накопленный за последние годы экспериментальный материал о значении температурного фактора в жизни растений. Главное внимание уделяется росту и минеральному питанию растений в крайних температурных условиях, выявлению роли отдельных элементов минерального питания в повышении устойчивости растений к низким температурам почвы и заморозкам как основным отрицательным факторам Сибири и районов Севера во время активной вегетации растений, особенно в ее начальный период.

Экспериментальные данные получены автором в период с 1948 по 1968 г. во время работы на Северном Урале (1948—1949 гг. и 1952—1956 гг.), в Якутии (1950—1952 гг.), Карелии (1956—1961 гг.) и в Иркутске (1961—1968 гг.). Но в книгу вошел в основном материал, накопленный за последние восемь лет коллективом сотрудников и аспирантов лаборатории физиологии устойчивости растений Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР под руководством автора. Результаты исследований автора до 1960 г. опубликованы [150, 151, 154].

В проведении исследований принимали непосредственное участие Н. И. Бакуменко, А. К. Винтер, В. А. Воробьев, А. К. Глянько, Т. С. Гранитова, Д. А. Дульбинская, Л. И. Жучилин, О. В. Колмакова, Э. А. Маричева, В. В. Паницкий, А. М. Петров, С. Р. Попов, О. П. Родченко, Э. Д. Романова, В. П. Тарлинская, И. Н. Фролов, М. И. Хабардин, З. П. Черных и др. Неоценимую услугу в работе постоянно оказывали сотрудники лаборатории моделирования условий среды под руководством заведующего лабораторией В. К. Курца. Хочется особо отметить работу Г. Л. Зельберг, А. Г. Немировского, И. А. Буренкова. Всем перечисленным выше товарищам автор выражает свою глубокую признательность.

Автор выражает также искреннюю благодарность директору Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР профессору Ф. Э. Реймерсу за содействие в организации и выполнении данной работы.

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНОВ С ОГРАНИЧЕННЫМИ ТЕПЛОВЫМИ РЕСУРСАМИ И МОДЕЛИРОВАНИЕ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР ПОЧВЫ И ЗАМОРОЗКОВ

Температурные условия районов с ограниченными тепловыми ресурсами¹

«В широком понимании под Севером разумеется вся нечерноземная полоса, характеризующаяся подзолистыми выщелоченными и болотными почвами, — писал в 1931 г. Н. И. Вавилов [41]. В состав Севера входят суходольная зона тайги, зона смешанных и лиственных лесов, болотных хвойных лесов, лесотундры и тундры.

Общими особенностями этой территории являются короткий вегетационный период, значительное количество летних и зимних осадков, сравнительно малое количество тепла (за весь вегетационный период менее 2200°)».

Территорию Советского Союза Н. И. Вавилов делил на следующие три зоны.

1. Зона приполярного земледелия с вегетационным периодом не более 100 дней. Сюда входят Мурманская и Архангельская области, Карелия, Коми АССР; север Удмуртской АССР, Кировской, Пермской, Свердловской, Тюменской областей, Красноярского края и Якутии, Магаданская область.

2. Зона влажная, умеренно теплая и многоснежная с вегетационным периодом 120—140 дней — западная часть. Сюда входит нечерноземная полоса Европейской территории СССР и часть Сибири.

3. Зона менее увлажненная, иногда засушливая, малоснежная с суровым континентальным климатом; вегетационный период продолжается 100—110 дней. Это восточные районы Сибири.

Граница между последними двумя зонами проходит приблизительно по Енисею. Далее Н. И. Вавилов вслед за Д. Н. Пряниш-

¹ Все температуры в монографии даются в градусах Цельсия.

никовым [293] констатирует, что урожаи зерновых и картофеля в северных районах при внесении удобрений могут быть иногда даже выше, чем в южных, так как первые лучше обеспечены влагой.

Световые условия в северных широтах в теплое время года благоприятны. Уже в марте света здесь вполне достаточно для жизни растений, но активная вегетация последних из-за низких температур начинается только во второй половине мая — начале июня и заканчивается в конце августа — начале сентября.

По обеспеченности теплом агроклиматологи делят территорию нашей страны на пояса и подпояса. Основным критерием в таком делении служит сумма положительных среднесуточных температур в теплый период года, с момента перехода последних через 10°. Считается, что при среднесуточной температуре выше 10° начинает вегетировать большинство возделываемых культур [222].

Территориальное размещение термических поясов и подпоясов показано на рис. 1. Выделенные Н. И. Вавиловым области земледельческого Севера размещаются в подпоясах очень скороспелых и скороспелых культур. Именно эти подпояса представляют для нас наибольший интерес, так как здесь издавна развивается земледелие.

В арктическом поясе в открытом грунте возделывание сельскохозяйственных растений пока невозможно, а в субарктическом лишь в отдельных местах могут произрастать самые скороспелые культуры. В подпоясах очень скороспелых и скороспелых культур, куда входит вся Сибирь и средняя нечерноземная полоса Советского Союза, длина вегетационного периода сильно ограничена, начало и конец вегетации растений связаны с воздействием низких положительных температур и заморозков.

Под низкими температурами понимаются такие температуры, при которых сильно тормозится рост большинства диких и культурных растений, а под заморозками — ночные кратковременные снижения температуры ниже нуля в период активной вегетации при положительных среднесуточных температурах [71].

Нельзя не заметить, что низкие положительные температуры и заморозки играют важную роль и в районах, более обеспеченных теплом, если здесь возделываются требовательные к теплу растения с продолжительным вегетационным периодом.

С продвижением на север уменьшается количество прямых солнечных лучей и возрастает количество рассеянного света. Изменяется и спектральный состав света в сторону длинноволновой радиации. Последнее положительно сказывается на фотосинтезе и росте растений. При благоприятных температурных условиях, обеспеченности влагой и минеральной пищей растения на севере и в Сибири развиваются очень быстро, буквально не по дням, а по часам. Картофель, посаженный в начале июня, к концу августа может накопить урожай 250—300 ц/га клубней, зерновые и травы дают урожай воздушно-сухой массы надземных органов до 60—100 ц/га и более. Но световые условия полностью растениями не использу-

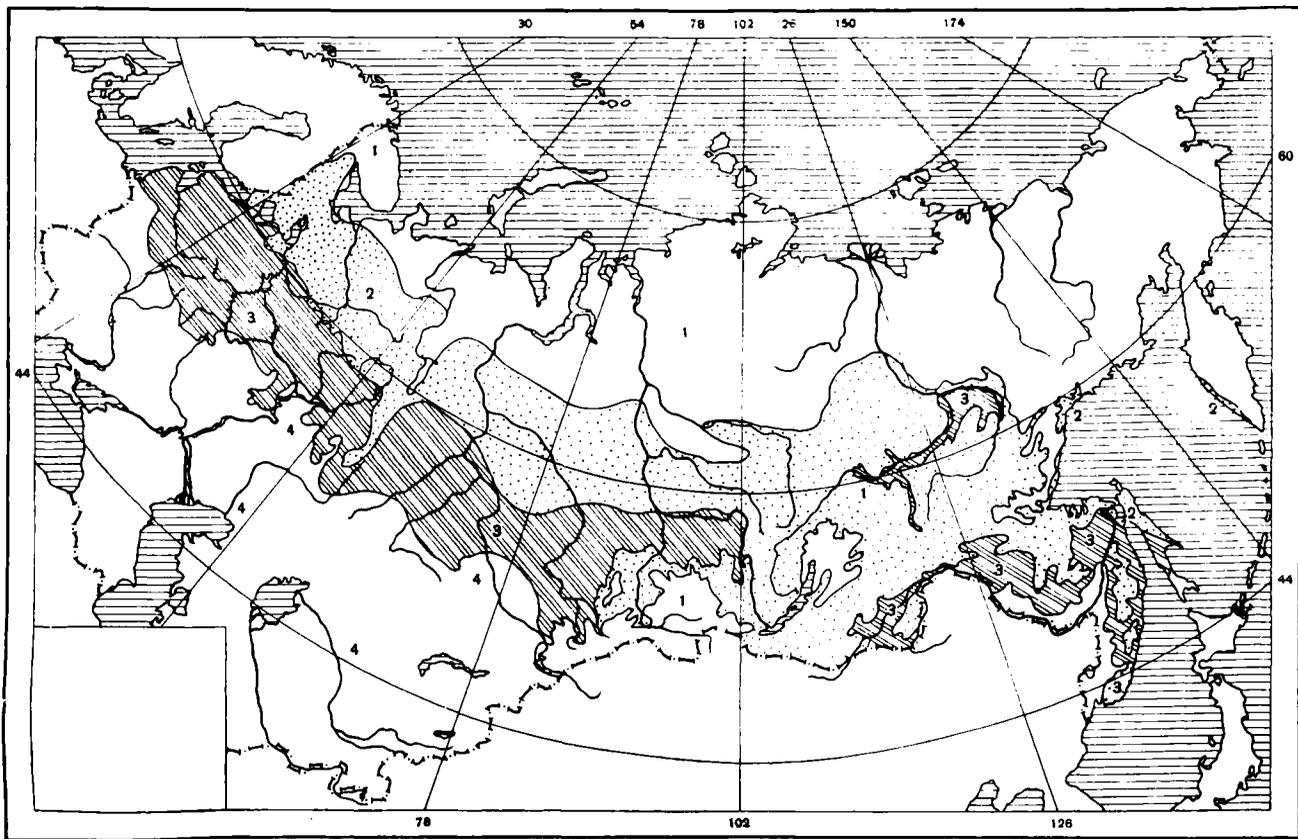


Рис. 1. Тепловые ресурсы СССР (по сумме температур выше 10°).

1 — арктический и субарктический пояс, 2 — пояс очень скороспелых культур, 3 — пояс скороспелых культур, 4 — прочие пояса [222].

ются из-за недостатка тепла, иногда — из-за недостатка влаги и бедности почв минеральной пищей.

Чем дальше на север и восток, тем суровее климат и меньше резервов тепла (табл. 1). Здесь важны малейшие изменения температуры. Так, в исследованиях В. И. Пальмана [266], проведенных в условиях Колымы, падение средней температуры почвы даже на 0,3—0,4° снижало урожай капусты от 2 до 4 т/га. По В. И. Пальману, пестрота полей на севере зависит главным образом от температуры.

Таблица 1

Изменение температурных условий в направлении с запада на восток (град.) [53]

Станция	Восточная долгота, град.	Январь	Июль	Среднегодовая температура	Амплитуда
Варшава	21	—4,3	18,5	7,2	22,8
Курск	36,2	—9,9	19,3	5,2	29,2
Оренбург	55,1	—15,4	21,6	3,3	37,0
Участок в Западной Сибири	80,2	—17,5	22,6	2,9	40,1
Нерчинск	116,5	—30,5	22,7	—1,7	53,2
Разность температур Нерчинск — Варшава	—	26,2	4,2	8,9	30,4

П. С. Бубнов указывает, что при одинаковой длине дня развитие растений регулируется температурой, а при одинаковой температуре — длиной дня.

Опыт научных учреждений, сельскохозяйственной практики, особенно опыт любителей-садоводов и огородников, показывает, что даже при ограниченных тепловых ресурсах можно добиться высокой продуктивности растений. Если в тот или иной период жизни растения количество тепла минимально и жизненные процессы идут на нижнем температурном пределе, то регулирование других факторов, например, питания, может в значительной мере повысить степень использования тепла.

Растения в результате эволюции, естественного и искусственного отбора имеют определенные температурные границы, ниже и выше которых их жизненные функции подавлены, активная вегетация заторможена. Кроме того, имеются температурные границы, ниже и выше которых растения погибают.

Для подавляющего большинства сельскохозяйственных культур активная вегетация идет в пределах от 3—4 до 40—45°. Интервал, в котором растения остаются живыми в неактивном состоянии, несколько больший, чем у активно вегетирующих. Так, даже самые холодостойкие растения в активно вегетирующем состоянии погни-

бают при 10—12° мороза, а в покоящемся состоянии могут выносить очень низкие температуры. В верхнем пределе подобная разница значительно меньше: при температуре выше 50—60° растения погибают. Наиболее оптимальным для роста и развития многих сельскохозяйственных растений умеренного климата является интервал температур от 15—18 до 30—35°.

Для нас наибольший интерес представляют пределы низких температур. По В. Н. Степанову [345], для большинства холодоустойчивых сельскохозяйственных культур минимальная температура возможного роста находится около 4°, т. е. температура, при которой вода имеет наиболее плотное состояние (кстати, в этих условиях повреждаются теплолюбивые растения). При этом минимальная температура для первоначального роста и формирования вегетативных органов одна, для формирования репродуктивных органов — другая, а для плодоношения — третья (табл. 2).

Таблица 2

Минимальные температуры (биологические нули) роста некоторых сельскохозяйственных культур в отдельные периоды онтогенеза (град.) [345]

Культура	Появление всходов	Формирование органов		Плодоношение
		вегетативных	репродуктивных	
Наиболее холодостойкие				
Рыжик, горчица белая, рапс яровой	2—3	2—3	8—10	12—10
Конопля	2—3	2—3	10—12	12—10
Холодостойкие				
Яровая пшеница, ячмень, овес, вика	4—5	4—5	10—12	12—10
Горох	4—5	4—5	8—10	12—10
Чечевица, чина	4—5	4—5	12—15	12—10 (15—12)
Среднеустойчивые к холоду				
Нут	5—6	5—6	12—15	15—12
Люпин однолетний, бобы, лен	5—6	5—6	8—10 (10—12)	12—10
Подсолнечник, гречиха	7—8	7—8	12—15 (10—12)	12—10
Малоустойчивые к холоду				
Просо, кукуруза, соя	10—11	10—11	12—15 (15—18)	12—10
Фасоль, сорго	12—13	12—13	15—18	15—12
Неустойчивые к холоду				
Рис, арахис, хлопчатник	14—15	14—15	18—20 (15—20)	15—12

Какие же температуры следует считать низкими? Если низкие температуры те, которые оказывают определенное отрицательное воздействие на рост, развитие и конечную продуктивность растений, то для различных культур они неодинаковы. На основании наших опытов [183] по влиянию различных градаций температур на растения в начале их вегетации, низкой надо считать температуру на 3—4° выше той минимальной, при которой возможен рост в данную фазу развития. Так, для пшеницы, ячменя, овса, гороха и вики минимальная температура в период появления всходов и формирования вегетативных органов равна 4—5°. Следовательно, для этих культур низкой будет температура в интервале от 4 до 8°. Для проса, кукурузы и сои в тот же период низкой будет температура от 8 до 12°. При низких температурах у растений наблюдаются значительные отклонения в физиологических процессах, особенно в минеральном питании, что приводит в конечном итоге к изменению темпов роста, величины и качества урожая даже в том случае, если воздействие низкой температуры имеет место только в начале вегетации.

Если длина вегетационного периода в условиях севера, т. е. в подпоясах скороспелых и, особенно, очень скороспелых культур, ограничена и в большинстве случаев не превышает 100 дней, то безморозный период еще короче. Заморозки на почве здесь заканчиваются в первой или даже во второй декаде июня и начинаются в конце августа — начале сентября. А в Восточной Сибири ни один месяц не гарантирован от заморозков. Следовательно, в начале и конце вегетации возделываемые сельскохозяйственные растения могут попадать под действие низких температур и заморозков, что происходит ежегодно в той или иной степени. В отдельные же годы, особенно при холодном лете, действие заморозков вызывает стихийные бедствия.

Как уже было отмечено, в теплое время года солнечной радиации вполне достаточно для роста растений на всех широтах северного полушария, но тепла мало. В распределении ограниченных ресурсов тепла, особенно тепла почвы, большую роль играет рельеф местности, в частности экспозиция склонов и их крутизна. Зависимость от рельефа наиболее отчетливо проявляется в период весенних и осенних заморозков. По данным А. Ф. Захаровой [124] и М. П. Чижевской [384], влияние крутизны склонов на тепловой режим почвы и воздуха возрастает с юга на север. Северные склоны получают значительно меньше солнечной радиации, а южные — больше, чем равнинные (табл. 3).

Пересеченный рельеф оказывает большое влияние на температуру почвы и воздуха, особенно в ночное время, когда в пониженных местах в результате «стекания» холодного воздуха наблюдаются заморозки, в то время как на возвышениях температура остается положительной. Так, по данным З. И. Коровиной [187], в условиях Северного Предуралья в ясные ночи температура на западном склоне на каждые 15 м высоты над уровнем моря меняется на 1°. При изменении высоты на 60 м разница достигает 4°.

Следовательно, если в нижней части склона имеет место заморозок (температура от -3 до -4°), то наверху заморозка нет. Разница по склону в продолжительности безморозного периода может достигать месяца и больше.

Таблица 3

Сопоставление прямой солнечной радиации (% от ровного места) в ясные дни на северных и южных склонах разной крутизны [124]

Дата	Крутизна				
	северных склонов		южных склонов		
	20°	10°	10°	20°	30°
60° с. ш.					
20 IV	55	78	116	130	150
20 V	72	86	106	110	122
20 VI	82	92	101	102	103
20 VII	72	86	106	110	122
20 VIII	55	78	116	130	150
20 IX	34	70	128	153	172
50° с. ш.					
20 IV	68	88	108	120	128
20 V	80	92	103	108	112
20 VI	87	94	101	102	103
20 VII	80	93	103	108	112
20 VIII	68	88	108	120	128
20 IX	52	77	117	134	145

Средние температуры за сутки, декаду, месяц недостаточно характеризуют термический режим, особенно в условиях изрезанного рельефа и резко континентального климата (например, в Восточной Сибири). Для подтверждения сказанного можно сослаться на данные Г. Я. Соколова [338]. В Иркутской области им были проведены наблюдения за температурой почвы и воздуха в долине и на вершине водораздела с разностью высот 72 м. Среднемесячная температура за период с мая по сентябрь на водоразделе была на $1,2-2^{\circ}$ выше, чем в долине. Наибольшая же разница имела место в мае, июне и сентябре, наименьшая — в июле и августе. Продолжительность периодов со среднесуточной температурой выше $0, 5, 10$ и 15° была также различной (табл. 4). Иными словами, лето в долине было короче, чем на водоразделе, в 1959 г. на 21, а в 1960 г. — на 13 дней.

Большое влияние рельеф оказывает на суточные колебания температур, особенно весной и осенью в период минимальных температур. В долине температура понижается раньше и раньше наступает минимум, низкие температуры сохраняются более продолжительное время, чем на водоразделе.

Максимальные температуры в долине и на вершине особенно не различаются. Амплитуда колебаний в долине увеличивается за

Продолжительность периодов (дни) со среднесуточной температурой выше 0, 5, 10 и 15° [338]

Температура, град.	1959 г.			1960 г.		
	гора	долина	разница	гора	долина	разница
Выше						
0	187	162	25	178	155	23
5	139	128	11	134	127	7
10	109	88	21	109	96	13
15	59	41	18	47	13	34

счет низких температур. Автор отмечает, что заморозки в долине сократили вегетационный период в 1959 г. на 39, а в 1960 г. — на 36 дней, они наступали при более высоких среднесуточных температурах. Если вероятность заморозков на вершине водораздела исчезает при переходе через среднесуточную температуру 10°, то в долине она исчезает только при переходе через 15°. Кроме того, в долине заморозки не только позднее заканчиваются весной и раньше наступают осенью, но и бывают, как правило, большей силы и продолжительности. Температура почвы в долине ниже, чем на водоразделе, и повышение ее запаздывает. Так, на горе переход через 10° в сторону повышения на глубине 10 см произошел 19 мая, а в долине — только 2 июня.

Как уже отмечалось, безморозный период в воздухе значительно длинней, чем на почве. Самый короткий безморозный период наблюдается в Восточной Сибири, на севере Европейской территории СССР и в отдельных районах Западной Сибири. От этих общих показателей в зависимости от местных условий — рельефа, водоемов — продолжительность безморозного периода уменьшается в пониженных местах или увеличивается на водоразделах и в долинах больших рек.

Большое значение в разбираемом нами вопросе имеют суточные колебания температур почвы и воздуха, так как средние суточные температуры (как уже отмечалось) не дают истинной картины режима среды, при котором вегетирует растение. В исследованиях З. А. Мищенко [241] этот вопрос обстоятельно рассматривается для разных районов страны. Автор приходит к выводу, что наряду с общим возрастанием суточных колебаний температуры в летний период с севера на юг и с запада на восток они различаются в зависимости от рельефа местности, наличия водоемов, орошаемых полей и т. д. Мищенко подчеркивает важность термических условий днем и ночью.

Продолжительность безморозного периода не всегда подчинена географическому фактору. По данным Н. Ладейщикова и С. Остроумова [219], многие пункты Иркутской области, расположенные

на севере территории, имеют более длительный безморозный период, нежели пункты в южных районах области, нередко даже при одинаковых или близких абсолютных высотах. Так, в Киренске, Бодайбо, Усть-Куте и других пунктах бассейна Лены периоды без заморозков продолжительнее на 10 дней и более, чем в Тайшете, Тулуне, Баяндае и Иркутске, которые отстоят от первых на 600—700 км к югу и мало отличаются по высоте над уровнем моря.

Таким образом, в подполясах очень скороспелых и скороспелых культур основное значение для растений имеют низкие положительные температуры и заморозки в начале и конце вегетации.

Весной наибольшее значение для возделываемых сельскохозяйственных культур имеет низкая температура почвы, особенно в период посев—всходы. В этот период температура почвы в сочетании с другими условиями, прежде всего с влажностью, оказывает решающее влияние на силу роста семян, полевую всхожесть и на все последующие этапы развития. После появления всходов, кроме низких температур почвы, важную роль играют ночные понижения температур, переходящие в заморозки, которые могут во многом предопределить судьбу урожая.

Воздействие низких температур и заморозков на растения проявляется по-разному в зависимости от самых разнообразных факторов и прежде всего от условий года, рельефа местности, фазы развития и т. д. Воздействие низких температур и заморозков имеет место ежегодно, но может быть различным.

Чтобы изучить влияние того или иного фактора, надо иметь возможность воспроизвести его и выделить среди других, что в природных условиях практически невозможно. Поэтому мы пошли по пути моделирования низких температур почвы и заморозков в опытах с растениями. Методика этих исследований излагается ниже.

Моделирование низких температур почвы и заморозков в опытах с растениями

Первые опыты в России по влиянию низких температур почвы на растения в экспериментальных условиях были проведены А. П. Тольским [356] в Петербурге при Лесном институте. Вегетационные сосуды, в которых выращивались растения, ставили в специально изготовленные ящики-ванны из оцинкованного железа, наполненные водой. В одном случае вода охлаждалась с помощью льда до 8°, в другом — подогревалась до 25—30°, а в третьем оставалась на уровне температуры воздуха и колебалась от 9 до 15°. Для предохранения сосудов от дождя над ними был сооружен разборный навес из парниковых рам.

Позднее аналогичной методикой в самых различных модификациях пользовались для краткосрочных и длительных опытов многие исследователи. Так, Л. Г. Гаврилова [61—63], О. М. Трубецкова [357], Г. К. Самохвалов [325] и другие изучали влияние температуры на поглотительную способность корней в лабораторных

условиях; такие исследователи, как Х. В. Флеров, С. И. Якубцов [375] на Прикумской опытной станции, А. И. Полярный [280] под Москвой, проводили вегетационные опыты, ставя сосуды в ванны с водой, имеющей разную температуру.

С развитием техники возникла возможность выращивать растения при искусственном освещении, создавать специальные фито-климатические установки с регулируемыми условиями среды. В 1933 г. в Институте имени Лесгафта С. И. Радченко сконструировал первую фито-климатическую установку, в которой он провел интересные опыты [295, 296]. Позднее начинают строить станции искусственного климата (фитотроны) в различных странах мира, в том числе и в Советском Союзе. Все они, как правило, рассчитаны на работу при искусственном освещении. Описание таких установок и фитотронов дано в работах [308, 360, 296, 207]. Принципы работы сибирского фитотрона изложены в статье В. К. Курца и А. И. Коровина [211].

Для изучения влияния температуры почвы и заморозков на растения и их минеральное питание автором совместно с сотрудниками за последние 20 лет было разработано и использовано несколько методов регулирования этих факторов как при естественном, так и при искусственном освещении. Ценность этих методов, по нашему мнению, заключается в их простоте и доступности, хотя они имеют и свои недостатки.

Термовегетационные домики на родниковой воде

Принцип работы установок, создающих пониженные температуры в зоне корней, состоит в том, что к ваннам, в которых помещают сосуды с растениями, подводится родниковая вода (летом она имеет температуру около 4—5°). Пропуская ее через ванны, можно создавать любые термические условия. По этому принципу нами были сконструированы два термовегетационных домика — один в 1953 г. в Соликамске, на Соликамской сельскохозяйственной опытной станции, а другой в 1956 г. в Петрозаводске, в Институте биологии Карельского филиала АН СССР [149, 150].

Родниковая вода поступает в водопроводную распределительную трубу, от нее отходят трубы меньшего диаметра, по которым вода подается в ванны, расположенные в домике, заполняя их снизу до определенного уровня, и сливается в отводный желоб. В ваннах на особых решетчатых подставках помещаются вегетационные сосуды с почвой. Температура почвы в сосуде или равна температуре воды, или, в особенно теплые дни, несколько выше ее (на 1—1,5°). Обмен воды происходит за 15—20 мин. Устройство ванны показано на рис. 2. Для создания градиций температур почвы в сосудах ванну разделяют на несколько отсеков с разной прочностью воды.

Для разделения синтетической и поглощательной функции корней — способности растений усваивать те или иные элементы минерального питания, внесенные в виде различных удобрений, при

пониженных температурах — были сконструированы сосуды-всадники по принципу раздельного питания. Сосуд-всадник (рис. 3) состоит из двух сосудов, соединенных вместе в верхней части. Он ставится на остро затесанный борт специальной ванны. В результате одна часть сосуда находится в ванне, другая — на воздухе. Часть сосуда, находящаяся в ванне и непрерывно омываемая холодной родниковой водой, имеет низкую температуру почвы, другая часть — температуру воздуха (или воды).

Растения высаживают в виде проростков таким образом, чтобы на холодную и теплую часть сосуда приходилось одинаковое число корней. Вверху пространство между частями сосудов отделяется перегородкой из парафинированной марли, сложенной в четыре слоя. Для растений в перегородке делаются выемки. В зависимости от цели опыта набор элементов почвенного питания можно по-разному распределять между холодной и теплой частями сосудов. Кроме того, можно изучать роль проростков корней на способности растений поглощать минеральную пищу из холодной почвы. В результате выясняется, какие элементы питания хуже всего усваивает растение при низкой температуре почвы и как преодолеть этот недостаток. В дальнейшем этот метод был усовершенствован — обе части сосуда помещали в воду с контролируемой температурой [173].

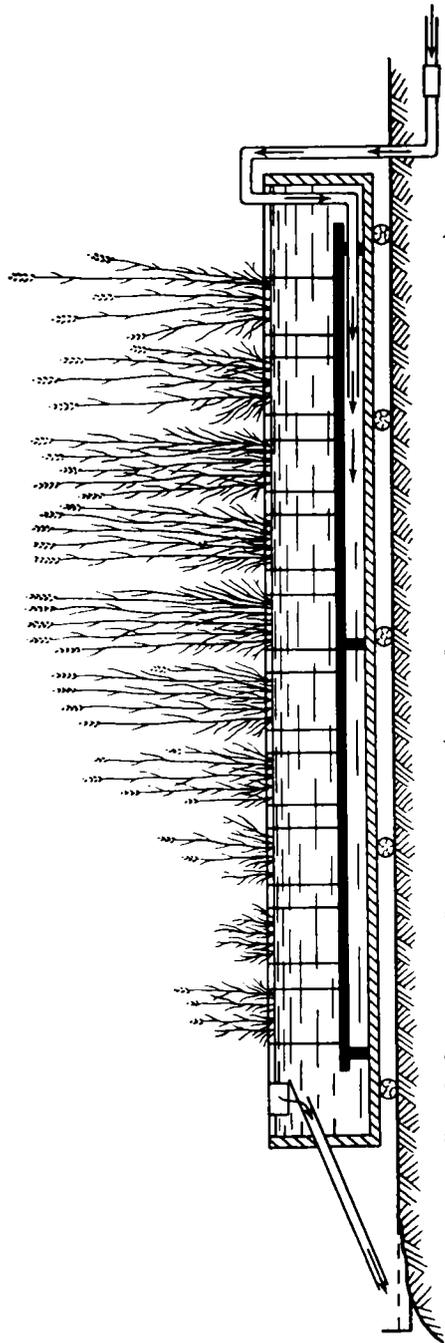


Рис. 2. Схематический разрез ванны (стрелкой указано направление движения воды).

Для дифференцированного охлаждения верхней части корней и узлов кушения, для изучения их роли в жизни растения нами был применен метод трубок-улиток. Суть его состоит в том, что трубка диаметром 1 см скручивается в спираль в виде улитки или змеевика в одной плоскости. Эта спираль помещается в вегетационный сосуд на уровне узлов кушения растений. Концы трубки, загибаясь, выходят из сосуда. К ним прикрепляют подводящие и отводящие воду резиновые шланги. Пропуская воду через трубки-улитки, можно охлаждать узлы кушения, не охлаждая корневые

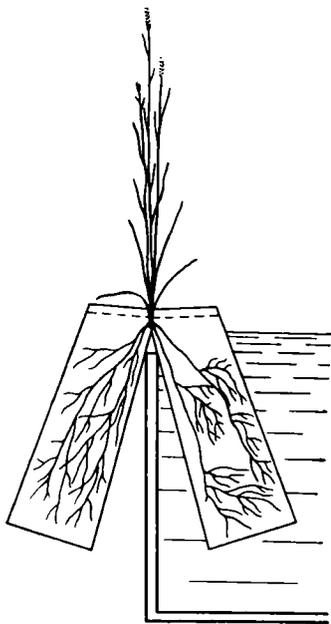


Рис. 3. Схематический разрез сосуда-садняка.

окончания. Посев семян производится между витками трубки-улитки. Этот метод был также усовершенствован для более надежного контролирования температуры в зоне узлов кушения и корневых окончаний [172].

Описанные методы создания низких температур почвы оказались исключительно простыми, надежными и безотказными, но имели тот недостаток, что нельзя было устанавливать контролируемое повышение температуры.

Методы совершенствовались, и в 1958 г. при участии В. К. Курца [176] наряду с ваннами для получения пониженных температур были оборудованы ванны для получения контролируемых повышенных температур почвы. Ванны изготавливались из оцинкованного железа и имели такой же размер, как и ванны для получения пониженных температур (400×80×25 см). Чтобы придать строго определенное положение и устойчивость, железная ванна вставлялась в деревянную.

Дно железной ванны покоилось на ребрах жесткости, в промежутках между которыми были устроены камеры, облицованные кирпичом. В камеры помещались электрические подогреватели, состоящие из нескольких электроламп, смонтированных на железной подставке. Устанавливая лампы различной мощности, можно было легко обеспечивать нужную температуру и равномерно нагревать ванны, что трудно достичь при других способах электронгрева. Подача холодной воды регулировалась особым устройством, пускающим ее лишь в случае перегрева. Иногда это делалось вручную. При подогреве воды со дна ванны одновременно во многих точках происходило перемешивание охлаждающихся верхних слоев с подогретыми нижними, в результате достигалось равномерное нагревание.

Усовершенствованный метод получения различных температур

почвы позволяет в течение всего периода вегетации растений иметь любые температуры от 6 до 25° и выше, если в этом есть необходимость. Позднее были применены электронагреватели другого типа, а именно: вода нагревалась непосредственно в ванне. Но такое усовершенствование не изменило содержание метода.

Термовегетационные камеры на колодезной и водопроводной воде

В 1962 г. в Иркутске на экспериментальной базе Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР были построены и введены в эксплуатацию более совершенные, чем термовегетационные домики, термовегетационные камеры (рис. 4, 5, 6, 7) [159].

Блок термовегетационных камер представляет собой прямоугольный стеклянный павильон длиной 21 м и шириной 2,5 м, состоящий из восьми камер, отделенных одна от другой стеклянными стенками. Все камеры смонтированы на общей деревянной площадке, служащей им нижним полом, и снабжены отдельными входами. Размер каждой камеры 2,5×2,6 м при высоте с лицевой стороны 2,5 м, а с противоположной — 2 м; объем каждой камеры около 15 м³. Внутри камер на высоте 20 см от нижнего пола имеется второй решетчатый пол с расстоянием между досками 2 см. Двойной пол предназначен для регулирования в камерах температуры воздуха, подающегося через отверстия второго пола. Вдоль боковых стен каждой камеры установлены по две деревянные ванны-термостата, покрытые внутри оцинкованным железом.

Применялись три типа ванн: из одной, двух и трех секций. В каждой секции можно поддерживать необходимую заданную температуру. В период проведения опытов ванны заполняются водопроводной или колодезной водой. Температура почвы в сосудах регулируется водой, имеющей температуру около 4°; она подается в ванны-термостаты по теплоизолированным трубам из водонапорного бака емкостью 10 м³. Вегетационные сосуды в ваннах (рис. 7), имеющих электроподогрев, устанавливаются на деревянных решетках таким образом, чтобы верхняя часть их была на 1 см выше борта ванны, а уровень воды в ванне — на 1—1,5 см выше уровня почвы. Первое гарантирует сосуды от затопления, а второе снижает возможность нагрева верхнего слоя почвы. В Петрозаводске и Иркутске, кроме сосудов размером 20×25 см, применялись узкие сосуды 15×25 см, в которых легче поддерживать стабильную температуру почвы. В наших опытах температура почвы на глубине 5 см в дневное время была выше температуры воды на 1—2°. В ночное время и в пасмурные дни температура почвы в сосудах и воды в ваннах была практически одинаковой.

Изолированность камер друг от друга и наличие различных типов ванн-термостатов дают возможность проводить опыты с большим набором температур почвы. Применение простейших и доступных элементов автоматики в термовегетационных камерах

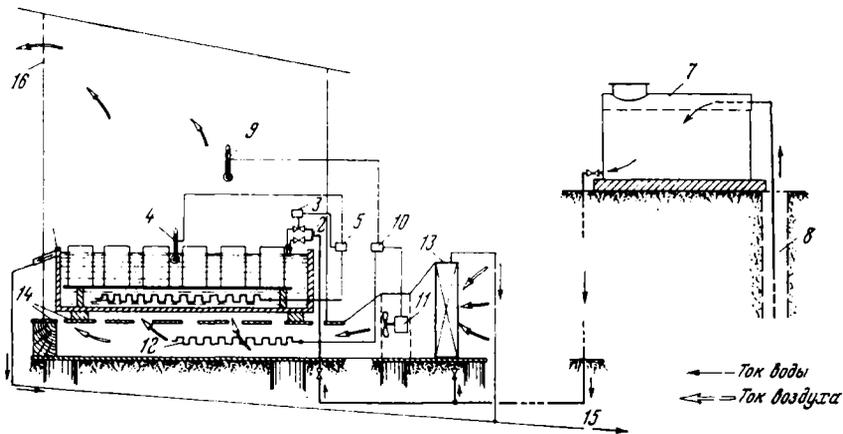


Рис. 4. Принципиальная схема устройства термовегетационной камеры.

1 — ванна-термостат, 2 — труба для подачи холодной воды, 3 — электромагнитный кран (вентиль), 4 — датчик температуры воды термостата, 5 — терморегулятор, 6 — электронный электронагреватель, 7 — водонапорный бак, 8 — колодец (или водопровод), 9 — датчик температуры воздуха, 10 — терморегулятор, 11 — вентилятор, 12 — электроподогреватель, 13 — калорифер, 14 — решетчатый пол, 15 — труба сброса воды, 16 — сетчатое окно.

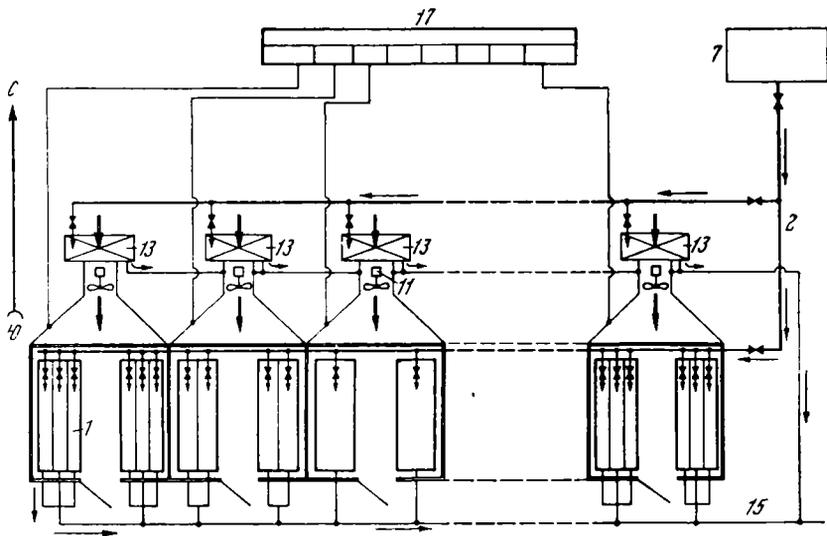


Рис. 5. Схема расположения основных рабочих устройств термовегетационных камер с различными типами ванн-термостатов.

Усл. обозначения см. рис. 4; 17 — панель с приборами автоматического регулирования работы камер.

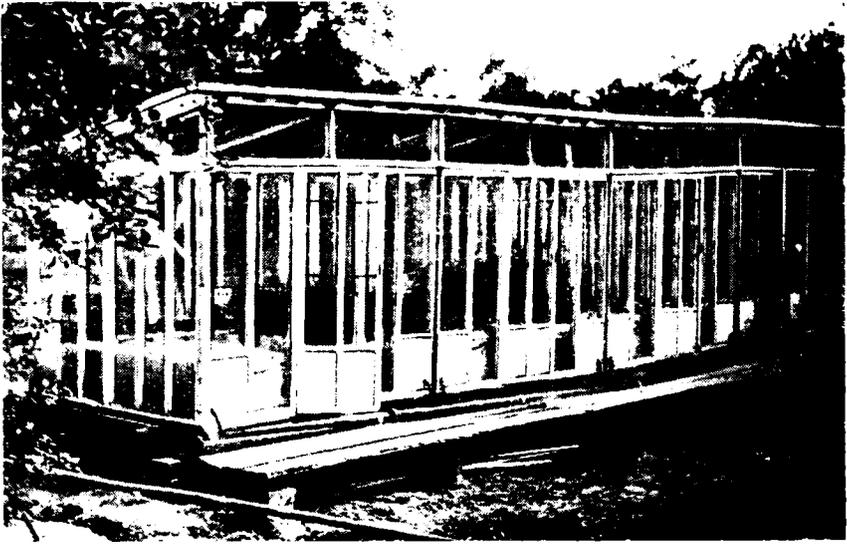


Рис. 6. Внешний вид термовегетационных камер.

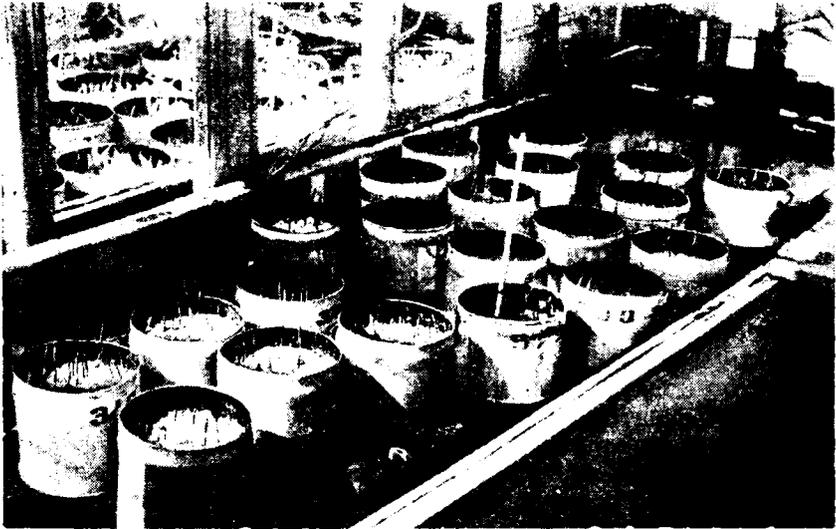


Рис. 7. Ванна-термостат с вегетационными сосудами.

позволило создавать регулируемые термические условия в пределах от 4—5 до 30° и выше. Нужная температура почвы поддерживается в течение полных суток и на протяжении всей вегетации растений, а температура воздуха — только в ночное время. Все автоматические приборы смонтированы на панели, расположенной за камерами.

Изменение температуры почвы в сосудах достигается путем регулирования тока холодной воды при помощи ручного или электромагнитного вентиля (см. рис. 4, 5) либо подогревом воды в термостатах при помощи электроподогревателей, смонтированных в нижних частях ванн. Установленная ручным вентилем температура воды ванны-термостата в дальнейшем поддерживается автоматически при помощи терморегулятора, состоящего из биметаллического датчика температуры, находящегося в термостате, и промежуточного реле.

Температура воздуха в камерах поддерживается на заданном уровне при помощи простейшего кондиционера, состоящего из калорифера (см. рис. 4), вентилятора и электроподогревателя, смонтированного под решетчатым полом камеры. Терморегулятор состоит из биметаллического датчика, установленного в камере, и промежуточного реле. При повышении температуры выше заданной терморегулятор включает вентилятор, наружный воздух просасывается сквозь калорифер, трубки которого охлаждаются холодной водой, и через решетчатый пол попадает в камеру. При понижении температуры в камере терморегулятор включает электроподогрев, и теплый воздух за счет естественной конвекции поступает в камеру. Из камер воздух выходит через сетчатые окна, расположенные в верхней части лицевой стороны камер.

Общим недостатком вышеописанных методов является то, что они могут применяться только летом. Попытка создания необходимых условий для работы в зимний период была нами сделана в 1950 г. на кафедре ботаники Якутского педагогического института. Термоустановку смонтировали в отдельной комнате. Источником света служили люминесцентные лампы дневного света и лампы накаливания. Для получения пониженных температур в термоустановке по трубе засасывался холодный наружный воздух и по распределительным трубам направлялся в различные секции. Секция представляет собой резервуар, сделанный из листового железа размером 40×15×120 см. Доступ холодного воздуха в общую трубу и в каждую секцию регулируется вентилями. Общая труба и распределительные трубы были изолированы от окружающего воздуха войлоком. На каждую секцию насыпался влажный песок, на который ставились вегетационные сосуды, чашки Петри, растительные и т. д. В результате удавалось постоянно поддерживать температуру почвы от —3 до 15—20°.

Из простых установок для работы в зимних условиях наиболее приемлемой, несомненно, является вегетационная камера с внешним освещением, сконструированная В. К. Курцом и С. Н. Дроздовым [208]. Она предназначена для создания стабильных условий

(температура и влажность воздуха, освещенность) в течение всего вегетационного периода растений. Кроме того, ее конструкция позволяет проводить исследования по фото- и термопериодизму.

Термовегетационные площадки для опытов с растениями

В 1950 г. нами был разработан метод холодных площадок для опытов с растениями [149]. Подготовка термоплощадки начинается с осени. Выбирают ровный участок, с которого снимают верхний слой почвы. По краям выкапывают канавы глубиной 70—80 см и шириной 50—60 см. Перед наступлением морозов площадку обильно поливают водой, и в течение зимы с нее регулярно убирают снег, чтобы почва как можно сильнее промерзла (при 45°—60° мороза). В конце зимы (март) площадку покрывают мхом и опилками слоем 25—30 см. Канавы заполняют тем же материалом, чтобы в промороженную почву не проникало тепло с боков. Сверху на этот теплоизоляционный слой кладут дощатые щиты для хождения, которые предохраняют почву от уплотнения. Между щитами остаются полосы шириной 80—90 см, где в нужное время теплоизолирующий слой разгребают и ставят вегетационные сосуды. Для контроля оборудовались специальные стеллажи, где все условия, кроме температурных, были те же, что на площадке. С помощью термоплощадок пониженные температуры от 2—5 до 10° удается поддерживать в течение 25—30 дней. В дальнейшем термоплощадка прогревается, температура подымается выше 10°.

Метод термоплощадок нельзя считать совершенным, но все же благодаря ему удалось провести ряд опытов по влиянию пониженных температур почвы на жизнь растения в первый период. Этот метод удобно применять в районах, имеющих вечную мерзлоту и суровую зиму.

В дальнейшем идея регулирования температуры в открытом грунте в естественных условиях практически была реализована в 1958 г. в содружестве с В. К. Курцом [210] при оборудовании термоплощадок в Петрозаводске в Институте биологии Карельского филиала АН СССР. Основной принцип ее работы заключался в том, что по заложенным в почву на глубине 20 см водопроводным трубам диаметром 4 см пропускалась либо холодная (6—8°), либо подогретая вода (22—27°). Третий вариант был контрольным. Каждый вариант термоплощадки представлял собой делянку размером 6×1,2 м. Всего таких делянок было шесть, две из них холодные, две теплые и две контрольные.

Методы, аналогичные нашим, были разработаны В. Б. Зайцевым и М. М. Степановой [120] в Дудинке и Норильске. Для подогрева они использовали воду промышленного предприятия. Правда, у них температура строго не контролировалась, и опыты носили чисто производственный характер.

В нашем методе новым было то, что подогрев чередовался с охлаждением. Кроме того, подогрев строго контролировался в заданных пределах, растения выращивались на одинаково подготовлен-

ной и удобренной почве. Метод термоплощадок оказался вполне пригодным для изучения влияния температуры почвы на рост, развитие и продуктивность растений, их химизм, заболеваемость и т. д. при тщательной подготовке однородной почвы, достигаемой ее просевом и перемешиванием.

В Иркутске усилиями В. К. Курца и сотрудников в 1964 г. была оборудована термоплощадка с электроподогревом. Исходя из того, что в Восточной Сибири весной высокая, снег сходит рано (в середине марта), а почва долгое время остается холодной из-за сильного и глубокого промерзания зимой, сильных снижений температур и возвратов холодов, использовался только подогрев. Подогрев почвы осуществлялся электротоком, пропускаемым через стальную проволоку, заложенную в почву. Подогрев строго контролировался автоматическим устройством. Таким образом, ранней весной можно было получать два варианта — с теплой и холодной почвой. Было внесено еще одно усовершенствование — покрытие делянок полиэтиленовой пленкой.

Моделирование заморозков в опытах с растениями

Для получения искусственных заморозков мы оборудовали специальные камеры сначала в Петрозаводске при активном участии С. Н. Дроздова и В. К. Курца, а затем в Иркутске в содружестве с В. К. Курцом и сотрудниками его лаборатории. Наиболее удачной из серии нескольких предложенных является последняя модель камеры [212].

С целью получения искусственных заморозков для опытов с растениями на базе торговой холодильной камеры НКР-1 с компрессором ФАК-1,5 была оборудована специальная камера. Она позволяет получать заморозки в любое время разной силы и продолжительности. Правда, в камере удастся получать заморозки только адвективного типа, но это не является большим недостатком, так как сущность влияния адвективных и радиационных заморозков на растения практически одинакова [71].

Торговая камера НКР-1, предназначенная для хранения замороженных продуктов, имеет полезную площадь камеры 3 м², предкамеры — 1,5 м², полезный объем соответственно 5,9 и 3,2 м³. Автоматизированный фреоновый холодильный агрегат ФАК-1,5 производительностью 1500 ккал/час позволяет получать минимальную температуру, до —12, —15°, а в предкамере до 0, —5°, что вполне достаточно для создания искусственных заморозков.

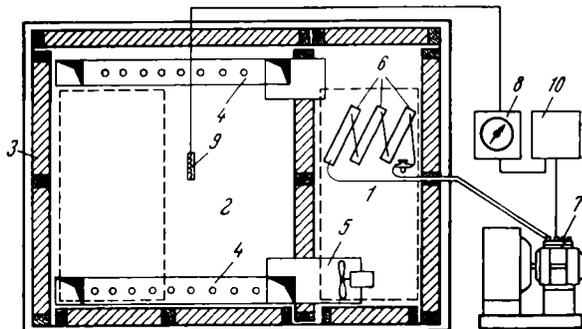
Казалось бы, что по всем параметрам камера НКР-1 подходит для получения искусственных заморозков, но попытки использовать ее для этой цели долгое время не удавались. Причина состояла в том, что испарители холодильной установки расположены непосредственно в камере, воздушный поток не организован и в сравнительно малом объеме камеры наблюдался большой перепад температур между разными точками, достигающий, как показали измерения при помощи чувствительного электротермометра,

2—4°. Установка настольных вентиляторов внутри камеры уменьшила перепад температур, но при этом возникали сильные и неравномерные потоки воздуха. Растения, находящиеся в одной и той же камере, но обдуваемые по-разному, заморзали неодинаково.

Путем несложной перестройки камеры НКР-1 удалось достичь хороших результатов: максимальный перепад температур в разных точках камеры на одной высоте составлял не более 0,4°, перепад температур по высоте — не более 0,2°. При этом в камере создавался медленный и равномерный поток воздуха (рис. 8). Камера искусственных заморозков оказалась удобной в эксплуатации.

Рис. 8. Поперечный разрез камеры искусственных заморозков.

1 — предкамера, 2 — камера, 3 — дополнительная теплоизоляция, 4 — воздуховоды, 5 — вентилятор, 6 — испаритель холодильного агрегата, 7 — холодильный агрегат, 8 — регулятор температуры, 9 — термометр сопротивления, 10 — щиток управления.



В зимнее время она с успехом используется для создания контролируемых положительных и отрицательных температур в течение длительного времени. Она служит также для лабораторных работ, требующих низких константных температур.

В 1967 г. В. К. Курцу с сотрудниками удалось сконструировать передвижную полевую камеру искусственных заморозков, которая позволяет создавать заморозки прямо в поле [207].

Сочетая возможности камер искусственных заморозков с возможностями термовегетационных камер, мы могли экспериментально в любое время создавать различные температурные вариации весны, лета, осени.

Методика проведения заморозка

Методика проведения заморозка описана в работе В. К. Курца и др. [209]. Суть ее сводится к следующему. Заморозок проводится, как правило, в ночное время. Температура воздуха в камере при заморозке регистрируется по заданной программе автоматически с точностью $\pm 0,25^\circ$ при помощи моста ЭМЛ-212, переделанного для работы с фотоэлектрическим регулирующим устройством (программным лекалом, укрепленным на диаграммном диске). Программный регулятор позволяет задавать изменения температуры при заморозке по любой кривой, ограниченной только мощностью холодильного аппарата и установленных в камере электронагревателей.

Чаще всего использовались три типа «стандартных» заморозков: легкий заморозок — от -1 до -2° , средний — от -3 до -4° и глубокий — от -6 до -8° . Такая стандартизация заморозков позволяет в известной степени сравнивать результаты разных опытов.

При построении температурных кривых заморозков принималось во внимание то обстоятельство, что важным моментом является не только сила и продолжительность заморозка, но и скорость понижения и повышения температуры при нем.

В результате анализа термограмм весенних заморозков в природе за ряд лет установлено, что резкое падение температуры, предшествующее заморозку, происходит с 19—20 час. Период снижения температуры от перехода через нуль до самой минимальной составляет около 5 час. Наибольшей силы заморозок достигает перед восходом солнца, к 4—5 час. Повышение температуры утром идет примерно в два раза быстрее, чем понижение. На термограммах заморозков не всегда есть площадка, соответствующие выделению тепла при конденсации влаги воздуха, так как в весенний период влагосодержание воздуха низкое.

С целью соблюдения единой закономерности хода заморозков разной силы кривые программ искусственных заморозков построены по закону охлаждения однородного тела и достаточно хорошо совпадают с термограммами естественных заморозков даже в тех случаях, когда в ходе естественного заморозка наблюдалось кратковременное повышение температуры. Заморозки программировались в 20 час., минимальная температура — в 5 час., конец заморозка — в 7—8 час. Скорость повышения температуры от минимальной в соответствии с естественным ходом заморозка в два раза больше, чем скорость снижения. Продолжительность заморозка от 0 до 0° равнялась 4 час. при легком заморозке, 6—7 час. при среднем и 8 час. — при глубоком.

По теоретической кривой программы заморозка строилась кривая программ на диаграммном диске прибора, а по ней изготовлялось лекало. Схема автоматического регулирования воспроизводит ход заморозка в камере, заданный лекалом, с высокой степенью точности. Совпадение термограммы в камере (рис. 9) с теоретически построенной программой зависит от точности изготовления лекала.

Вегетационные сосуды с растениями устанавливались в камере заморозков к 20 час. Температура воздуха в камере была близка к наружной. В 20 час. камеру закрывали и включали систему автоматического регулирования. После выполнения программы заморозка, в 7—8 час., когда температура воздуха в камере уже в соответствии с программой была выше 0° и практически близка к наружной, сосуды с растениями выносили из камеры и устанавливали по схеме опыта либо в корневые термостаты, либо в вегетационный домик.

Контроль температуры в камере во время заморозка дистанционный. Специальные переключатели на щите управления камеры

позволяют в случае необходимости перейти на ручное управление ходом заморозка. Особое внимание обращается на утепление вегетационных сосудов при заморозках. Температура почвы в центре неутепленного сосуда может снизиться ниже 0° , и заморозку подвергнутся не только надземные, но и подземные органы растений, чего в естественных условиях, как правило, не бывает. Утепление сосудов достигается путем установки их в деревянные ящики и заполнения промежутков между ними ватой.

Как уже отмечалось, в зимнее время камера заморозков использовалась как вегетационная. В ней была подвешена панель с 20 лампами ВС-40 и установлен стеллаж для растений. Легкая

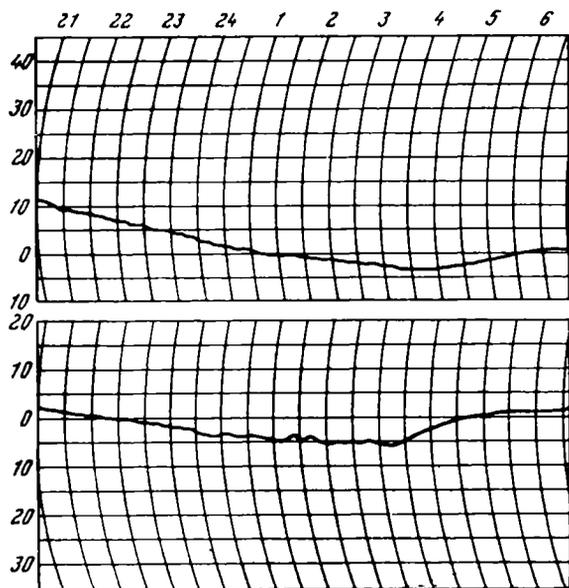


Рис. 9. Типичные термограммы, получаемые в камере искусственных заморозков в опытах с растениями.

разборная перегородка с дверцами отделяла в камере тамбур. Такая перестройка позволяет при создании заморозка выдерживать растения в строго контролируемых условиях и использовать камеру заморозков в качестве вегетационной камеры с программным регулированием температуры в широких пределах. Устройство тамбура дало возможность входить в камеру для ухода и наблюдения за растениями без нарушения режима работы.

Программа включения и выключения света наносилась на диаграммный диск моста ЭМЛ-212 и считывалась фотоэлектрическим реле. Контроль температуры воздуха, почвы и органов растений проводился с точностью до $\pm 0,25^{\circ}$ при помощи моста. В качестве высокочувствительного термометра использовался самопи-

сец Н-373/1 с термопарами медь-константан из провода диаметром 0,06-0,1 мм с эмалевой изоляцией [334]. Мост имеет переключатель на 24 положения, поэтому возможны измерения и запись температуры последовательно в 24 точках. Для измерения температуры тела растения термопары вживлялись в него, а на вегетационном сосуде крепился штепсельный переключатель, к которому подключалась кабель от переключателя. Измерение температуры проводилось дифференциальным методом [68]. «Холодные» спай либо термостировались в тающем льду, либо температура органов растения измерялась относительно температуры воздуха и «холодные» спай устанавливались в закрытом экране.

Из константана изготовлены только дифференциальные электроды, а выводные электроды и жилы кабеля изготовлены из меди, поэтому погрешности термоэлектрического происхождения оказались минимальными. Благодаря высокому входному сопротивлению прибора возможно было применение кабеля большой длины, а сопротивления проводников при измерении температуры воздуха и переходные сопротивления переключателя практически не влияли на результат.

Использование влияния рельефа местности на температуру в опытах с растениями

Известно, что от рельефа местности зависит температура воздуха и почвы, а это в свою очередь влияет на ход развития растений. Чтобы выяснить характер влияния, в 1948 г. автором были начаты исследования на Соликамской сельскохозяйственной опытной станции. На юго-западном склоне протяженностью около 1200 м с разницей высот над уровнем моря в 60 м были заложены три площадки: в низу, на середине склона и на верху. Было обнаружено, что в разных частях склона рост и развитие растений шли по-разному. На нижней площадке ячмень, овес и пшеница созрели на две недели позднее, чем на водоразделе. На следующий год опыт был повторен с более обстоятельной фиксацией температуры. Результат подтвердился. В дальнейшем, в 1953—1955 гг. наблюдения на разных участках рельефа были более усовершенствованными: на каждой площадке были организованы круглосуточные наблюдения за температурой и влажностью почвы и воздуха, скоростью ветра. Наблюдения проводились не только летом, но и зимой.

Наибольший интерес с методической стороны представляют крайние варианты — низ склона и водораздел. Особо сильное влияние разность высот оказывает на минимальные температуры, как более опасные, а потому и более важные. Здесь следует отметить, что разность в минимальных температурах во многом зависит от погоды (табл. 5). В целом средние минимальные температуры за отдельные декады и месяцы летнего периода колеблются в пределах 1—3°. Продолжительность заморозков также различна. Внизу заморозки бывают продолжительней в 2—3 раза. Так, 1 сентября

1955 г. заморозок внизу был на 5 час. продолжительнее, чем сверху, а 18 сентября — уже на 8 час.

Таблица 5

Минимальные температуры воздуха (град.) в различных частях склона в зависимости от погоды [187]

Год	Элемент рельефа по склону	Ясная тихая погода		Дождливая ветреная погода
		день	ночь	
1948	Низ	15,0	—2,0 (23 VIII)	8,0
	Верх	16,5	2,0 (23 VIII)	6,0
1953	Низ	11,3 (30 VIII)	—0,1 (1 VI)	11,5 (28 VIII)
	Верх	15,3 (30 VIII)	2,4 (1 VI)	7,0 (28 VIII)
1954	Низ	11,4 (6 VII)	—0,2 (27 IX)	12,3 (24 VI)
	Верх	14,5 (6 VII)	5,0 (27 IX)	11,5 (24 VI)
1955	Низ	12,6 (19 VI)	—2,3 (28 V)	12,8 (28 VI)
	Верх	15,7 (19 VI)	4,3 (28 V)	8,0 (28 VI)

Использование рельефа и высоты местности доступно везде, где есть всхолмленный рельеф. Если эти факторы сочетать с мульчированием почвы и применением полиэтиленовой пленки, то можно проводить сложные опыты по влиянию температуры почвы и воздуха на растения.

Из изложенного можно заключить, что роль низких температур почвы и заморозков в жизни растений в полевых условиях можно изучать по-настоящему только в экспериментах, когда исследуемый фактор выделяется «в чистоте», а другие условия сохраняются равными.

НИЗКИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ И РАСТЕНИЯ

О влиянии температуры почвы на растения говорилось многими исследователями [356, 189, 345, 84, 313, 150, 116, 402, 296, 65, 429 и др.]. Известно, что с понижением температуры рост растений замедляется, а с переходом через минимум — прекращается. При этом минимум у разных растений неодинаков. Он разный и в отдельные периоды онтогенеза у одной и той же культуры (см. табл. 2). В практическом отношении наиболее важно влияние низких температур в самом начале вегетации растений, особенно в период посев—всходы и укоренения всходов. Именно в это время в Сибири, например, почва имеет наиболее низкую температуру, что не может не отразиться и прямо и косвенно на полевой всхожести семян, на изреживании всходов и на конечном урожае. Поэтому мы рассмотрим этот вопрос отдельно и более обстоятельно.

Полевая всхожесть в условиях низких температур почвы

Полевая всхожесть семян, как правило, ниже лабораторной. По данным различных авторов [279, 200, 201, 92, 125, 312, 72, 108, 273], она составляет 30—90% числа посеянных всхожих семян. В среднем полевая всхожесть равна 50—70% и понижается в направлении с юга на север и с запада на восток. Поэтому есть все основания полагать, что снижение полевой всхожести семян связано с низкими температурами почвы, которые наблюдаются на Севере и в Сибири как раз в начале вегетации, в период посев — всходы [200—202, 383, 345, 129, 69, 387, 346, 133, 183].

По данным В. Н. Степанова [345], всходы пшеницы Лютесценс 62 при температуре почвы 8,5° появились в Хибинах, под Москвой и в Воронежской области на 11—12-й день, а при 19—20° — через 5 дней. Всходы фасоли при 11—12° и под Москвой и в Уссурийском крае появились через 20 дней, а при 21—22° — через 6 дней. Исключение составляют семена овсяга. По данным Русиновой [318], собранные после схода снега семена овсяга проросли при следующей зависимости от температуры почвы:

Температура почвы, град.	15—16	18—20	20—22	25—27
Всхожесть, %	93	66	6	0

Большое число работ по влиянию низких температур почвы на полевою всхожесть семян кукурузы появилось в период ее массового продвижения в северные районы и Сибирь в 1954—1963 гг. [17, 378, 276, 106, 242, 204, 370, 228, 229]. Все авторы подтверждают, что посев кукурузы в холодную почву ведет к резкому снижению полевой всхожести семян, особенно если низкие температуры сочетаются с повышенной влажностью почвы. При низких температурах семена и проростки кукурузы, как и других теплолюбивых растений, поражаются различными патогенными микроорганизмами, что было убедительно показано Л. А. Незговоровым и А. К. Соловьевым [247—249] для разных теплолюбив, в том числе и кукурузы.

По мнению И. И. Коробцева [144], первопричиной растянутости периода прорастания семян и появления всходов являются еще не выявленные индивидуальные особенности отдельных зерен, обуславливающие их способность трогаться в рост в разное время. Пониженная температура — не причина, а условие, при котором эти индивидуальные особенности отдельных зерен проявляются в наибольшей степени.

Влияние температуры на появление всходов неразрывно связано с почвенной влагой. По существу сочетание этих двух факторов во многом определяет величину полевой всхожести семян.

Процесс появления всходов в зависимости от тепла и влаги следует разделить на три этапа: набухание, прорастание и период первоначального роста. Период набухания и прорастания проходит при более низких температурах, чем период первоначального роста [345]. Чтобы началось прорастание семян, нужно, чтобы они набухли, поглотив определенное количество воды. Скорость этого процесса зависит как от степени увлажнения почвы, так и от ее температуры. По данным А. И. Носатовского [263], семена зерновых культур начинают впитывать влагу при температуре таяния льда. Повышение или понижение температуры на 1° увеличивает или уменьшает поглощение семенами воды на 1% в первые сутки и несколько меньше в последующие. У бобовых (вика), по данным В. П. Дадыкина [82], набухание идет даже при небольших отрицательных температурах. При одинаковых термических условиях поглощение идет тем быстрее, чем выше влажность почвы, а при одной и той же влажности оно ускоряется с повышением температуры.

Для нашей страны с ее континентальным климатом, особенно для таких районов, как Сибирь, характерно не только наличие пониженных температур почвы, но и резкий переход от низких ночных температур к высоким дневным. Наибольшей величины эти колебания достигают на поверхности почвы; на глубине заделки семян таких резких колебаний температур нет. Для примера можно привести типичные данные Иркутской метеостанции за май и июнь 1966 г. (табл. 6).

Среднесуточные колебания температур (град.) на поверхности почвы и на глубине заделки семян за май и июнь 1966 г. (Иркутск)

Декада	На поверхности почвы	На глубине	
		5 см	10 см
Май			
1	38,9	8,8	2,2
2	32,7	5,7	1,7
3	35,6	7,8	2,1
Июнь			
1	30,6	7,0	2,0
2	35,4	6,2	1,4
3	25,0	5,3	1,6

Исходя из наличия суточных колебаний температур на глубине заделки семян, нами проводились опыты с иммитацией подобных явлений. Самая низкая температура создавалась ночью, самая высокая — днем. Кроме того, исследовалось влияние различных температур на быстроту набухания семян и начало их прорастания в зависимости от влажности почвы. Семена яровой пшеницы сорта Скала раскладывались на почвенное ложе и слегка вдавливались. Кюветы, в которых проводился опыт, закрывались стеклом. При температуре почвы 10—18° и влажности 60% прорастание семян начиналось на 3-й день, при 3—6° — на 15-й, а при 3—6° ночью и 10—12° днем — на 7-й день. Недостаточное (30% полной влагоемкости) или избыточное увлажнение почвы (90%) задерживало начало прорастания на 1—2 дня.

Однако набухание и прорастание семян — только первые, хотя и важные ступени полевой всхожести. Со времени работ Сакса [432] и Габерландта [420] принято различать минимальные, оптимальные и максимальные температуры прорастания семян. Установленные ими так называемые кардинальные точки прорастания вошли во все учебники и только в пятидесятых годах подверглись серьезной проверке В. Н. Степановым [345]. Степанов, внося довольно существенные поправки в данные Сакса и Габерландта, сконцентрировал свое внимание на отношении растений главным образом к низким температурам. Он, как и Н. Н. Кулешов [201], выделяет минимальные температуры прорастания и минимальные температуры первоначального роста, необходимые для появления всходов. При минимальных температурах прорастания всходы появиться не могут, им нужна более высокая температура. Для большинства сельскохозяйственных культур эта разница достигает 2—3° (табл. 7). Степанов вводит понятие о хозяйственно-оптимальных температурах (табл. 7), которые больше всего соответствуют температурам гармонического оптимума [230].

Минимальные температуры прорастания семян, появления всходов и хозяйственно-оптимальные температуры (град.) для различных сельскохозяйственных культур [345]

Культура	Минимальная температура прорастания семян	Минимальная температура первоначального роста	Предельная продолжительность периода, посев—всходы, дни		Хозяйственно-оптимальные температуры периодов	
			максимальная	минимальная	посев—всходы	формирование вегетативных органов
Рыжик	0—1	2—3	25—30	3	6—12	12—16
Горчица			25—30	3	6—12	12—16
Конопля			25—30	3	12—16	16—20
Рожь	1—2	4—5	30—35	4	6—12	
Пшеница			30—35	4	6—12	12—16
Овес			30—35	4	6—12	12—16
Ячмень			30—35	4	6—12	12—16
Вика яровая			30—35	5	6—12	12—16
Чечевица			30—35	5	6—12	12—16
Горох, чина			30—35	5	6—12	12—16
Лен			3—4	5—6	24—30	4
Люпин	24—30	5			9—12	14—16
Нут	24—30	5			9—12	15—18
Бобы	25—30	5			9—12	14—16
Свекла	25—30	6				
Гречиха	5—6	7—8	20—25	4	15—18	16—20
Подсолнечник			20—25	5	9—12	15—18
Кукуруза	8—10	10—11	20—25	5	15—18	16—20
Просо			20—25	4	15—18	16—20

Различия в темпах роста у сельскохозяйственных культур наиболее резко проявляются при температурах, близких к температуре первоначального роста. При 20° и выше эти различия сглаживаются. Степанов экспериментально определил зависимость времени появления всходов от температуры почвы (табл. 8). Он считает, что низкие температуры почвы, близкие к температуре первоначального роста, снижают полноту всходов, так как всходы в этих условиях получаются хилыми и истощенными со следами этиоляции. Повышение температуры почвы на 1°, по данным А. Демолона [91], сокращает период посев—всходы у яровой пшеницы на 2, а у озимой — на 3—4 дня.

О влиянии температуры почвы на полевую всхожесть семян среди исследователей нет единого мнения. Одни придерживаются той же точки зрения, что и В. Н. Степанов [92, 17, 148, 150, 278, 108, 23, 106, 129, 242, 370], а другие считают, что низкие температуры сами по себе не оказывают отрицательного влияния [72, 202, 285, 144].

Влияние температур почвы на время появления всходов различных культур [345]

Культура	Продолжительность периода посев—всходы (в днях) при температуре почвы, град						
	5	8	10	15	20	25	30
Рыжик	15	10	8	5	4	4	3
Горчица	18	11	9	6	4	3	3
Конопля	16	10	8	5	4	3	3
Рожь	18	11	9	6	5	4	4
Пшеница	20	13	10	7	5	4	4
Овес	20	13	10	7	5	4	4
Ячмень	20	13	10	7	5	4	4
Вика яровая	22	14	11	7	6	5	5
Чечевица	22	14	11	7	6	5	5
Горох, чина	24	15	12	8	6	5	5
Лен	20	13	10	7	5	4	4
Люпин	22	14	11	7	6	5	5
Нут	25	16	13	9	6	5	5
Бобы	28	18	14	10	7	6	5
Свекла	28	18	14	10	7	6	6
Гречиха	—	13	10	7	5	4	4
Подсолнечник	—	16	13	9	7	5	5
Кукуруза	—	—	13	9	7	5	5
Просо	—	—	13	9	7	5	4

Как было установлено нами, имеющиеся противоречия вполне объяснимы, если учесть, какие температуры тот или иной автор считает низкими. Так, Н. Н. Кулешов [202] низкой температурой для пшеницы считает 7—10°. Но для яровой пшеницы ее нельзя считать низкой, так как она приближается к хозяйственно-оптимальной.

Мы установили [183], что на полноту всходов семян низкая температура оказывает свое непосредственное отрицательное влияние только в диапазоне на 3—4° выше первоначальной температуры роста для той или иной культуры. Температуры, близкие к хозяйственно-оптимальным, непосредственно полевой всхожести не снижают. В наших опытах температура 8—10° даже увеличивала рост семян пшеницы.

Таким образом, не всякие низкие температуры снижают полевую всхожесть семян, а только равные или близкие к температуре первоначального роста и выше ее на 3—4°.

Наши исследования показали что низкая температура почвы не оказывает существенного влияния на всхожесть семян. Снижая рост семян, она проявляет свое отрицательное действие в период первоначального роста, в период преодоления проростками сопротивления почвы при выходе их на дневную поверхность. Следующий опыт подтверждает это. Семена пшеницы сорта Скала ра-

складывались на ложе из песчаной почвы, часть сосудов оставлялась для контроля, а в других сосудах сверху насыпалась почва слоем 5—6 см. При одних и тех же температурных условиях наблюдалась существенная разница в полноте всходов. Семена без покрытия их почвой дали следующую всхожесть: при 12—18°—90%, при 3—6°—88%, при 3—6° ночью и 10—12° днем—90%, т. е. температура почвы практически не оказала влияния на число проросших семян. Семена, посеянные одновременно, но закрытые песчаной почвой слоем 5—6 см, имели следующую полноту всходов (среднее из пяти повторностей): при 12—18°—94%, при 3—6°—75%, при 3—6° ночью и 10—12° днем—84%.

В фаза начала второго листа проростки были убраны с отмыванием корней и после высушивания взвешены. Результаты приводятся в табл. 9.

Таблица 9

Влияние температуры почвы в период посев—всходы на сухой вес корней и надземных частей проростков пшеницы (г)

Температура почвы, град.	Надземные части	Корни	Общий вес ¹	Оставшиеся семена
12—18 (контроль)	1,35	0,55	1,90	0,57
3—6	0,91	0,40	1,31	0,81
3—6 ночью и 10—12° днем	0,92	0,38	1,30	0,61

¹ Вес оставшихся семян не входит в общий вес.

Если пересчитать сухой вес на один проросток, то получится при 12—18° (в контроле) 20 мг, при 3—6°—17 мг и 15 мг при 3—6° ночью и 10—12° днем. Таким образом, при пониженных температурах, близких к температуре первоначального роста, проростки более истощены, чем в условиях более высоких температур.

Полнота всходов пшеницы на более тяжелой почве снижается значительно, о чем говорит сухой вес проростков (табл. 10, 11).

Десятки лабораторных, вегетационных и полевых опытов, в которых изучалось влияние температуры и влажности почвы на полноту всходов семян пшеницы и кукурузы, показали, что получить однозначные результаты в почвенных культурах с одними и теми же семенами при прочих равных условиях невозможно. Сохраняется лишь общая закономерность. Близко совпадают результаты лишь в стерильном кварцевом песке. Известно, что наряду с непосредственным влиянием низкой температуры на полноту всходов, она оказывает воздействие также и на патогенную микрофлору, которая снижает полевую всхожесть семян, особенно у теплолюбивых культур [247—249, 228, 229]. Но рассмотрение этих вопросов не входит в нашу задачу.

В подавляющем большинстве опытов, проведенных нами при пониженных температурах, близких к температуре первоначального роста, — для пшеницы 4°, для кукурузы 8° [345] — полнота всходов снижается (табл. 10—12). Всхожесть семян при одинаковой влажности почвы падает при увеличении глубины их заделки. Так, при заделке семян на глубину 6 см при 15—20° всхожесть пшеницы в одном из опытов понизилась на 8%, а при 5—7° — на 27% по сравнению с глубиной заделки 3 см. Влажность почвы в пределах от 30 до 60% полной влагоемкости в наших опытах практически мало влияла на полноту всходов пшеницы. Отрицательное действие ее на прорастание оказывала лишь влажность ниже 30 и выше 70—80%. На полноте всходов вредно отражается как постоянное, так и временное снижение температуры, вызываемое ночными заморозками. При этом нарушается сила начального роста семян.

Таблица 10

Влияние низких температур различных почв на полноту всходов и силу начального роста семян яровой пшеницы сорта Скала

Почва	Температура почвы, град.	Продолжительность периода посев—полные всходы, дни	Всхожесть, %	Сила роста, % к контролю
Кварцевый песок	18—20	6	85	100
	5—7	22	83	68
Песчаная	18—20	10	94	100
	3—6	31	75	78
	3—6 ночью, 10—12 днем	18	84	75
Супесчаная	12—18	7	71	100
	5—10	23	63	90
Суглинистая	18—20	7	80	—
	5—7	23	63	—
Песчаная	18—20	6	85	—
	2—3 ночью, 18—20 днем	18	67	—
Суглинистая	18—20	6	62	100
	2—3 ночью, 18—20 днем	18	44	55
	18—20	8	82	100
Песчаная	10—12	14	85	110
	5—7	22	79	75
	18—20	8	84	100
Суглинистая	10—12	14	89	105
	5—7	22	75	68

Мы провели опыт в песчаной культуре на дистиллированной воде с учетом расходования запасных веществ эндосперма семени и накопления сухого вещества проростком (табл. 12). Только температуры, близкие к температуре первоначального роста, задерживают

Влияние температуры почвы на всхожесть и силу первоначального роста семян кукурузы гибрида Буковинский-3 в зависимости от влажности почвы

Влажность почвы, % от полной влагоемкости	Всхожесть, %		Сила роста, % к контролю
	контроль	опыт	
Температура 10—12°			
Почва песчаная			
15	68	36	57
50	92	76	78
80	92	76	75
Заморозки от —6 до —7°, повторяющиеся через сутки			
Почва песчаная			
20	90	47	93
50	90	45	70
80	93	44	82
Почва суглинистая			
20	85	38	102
50	82	40	93
80	84	44	80

Таблица 12

Содержание сухого вещества в проростках и эндоспермах пшеницы и кукурузы в зависимости от температуры почвы

Темпера- тура почвы, град.	Продолжитель- ность периода посев—всходы, дни	Содержание сухого вещества на растении			
		проросток		эндосперм	
		мг	%	мг	%
Пшеница					
18—20	6	8,9	100	13,3	100
10—12	14	10,0	112	10,1	76
5—7	22	6,9	77	19,0	143
Кукуруза					
18—20	7	34,6	100	—	—
10—12	30	20,6	59	—	—

расход сухого вещества эндосперма и тормозят накопление его проростком. В результате снижается сила роста проростков и их способность преодолевать сопротивление почвы при выходе на дневную поверхность. Низкие же температуры, но далекие от температуры первоначального роста (10—12° для пшеницы), оказывают даже некоторое положительное влияние. Данные табл. 12 показывают, что наблюдаемое снижение полноты всходов семян связано в первую очередь с торможением интенсивности ростовых процессов, с недостаточностью расходования запасных веществ проростками. В этом, на наш взгляд, основная эколого-физиологическая сущность отрицательного влияния низких температур на полноту всходов. И чем тяжелее почва, чем глубже заделаны семена, тем труднее более слабым проросткам выйти на дневную поверхность.

И. Л. Харпер [378, 379] выдерживал семена кукурузы в течение 10 дней при температуре почвы 1, 5, 10, 20 и 30°, а затем при 20°. Всхожесть в пределах от 0 до 20° была тем меньше, чем ниже температура почвы. В. Н. Прикладов [285] создавал для семян пшеницы в начале прорастания в течение 18 дней температуру 5—7°, а затем 20°. В результате сила роста снизилась на 22%. И. Л. Харпер [378] отмечает, что при ранних сроках сева не удастся получить нормальных всходов кукурузы, так как при температуре от 0 до 16° происходит сильное изреживание всходов.

О непосредственном влиянии низких температур почвы на полевую всхожесть семян нет единого мнения среди исследователей, однако все они сходятся на том, что сочетание низких температур с недостаточной или избыточной влажностью всегда сказывается отрицательно на полноте всходов. Как было уже отмечено выше, при одной и той же температуре в зависимости от влажности почвы набухание семян идет с различной интенсивностью.

В специально поставленных вегетационных опытах Н. Н. Кулешова [201] по влиянию степени увлажнения почвы на полноту всходов при ее различной температуре, были получены результаты, приведенные в табл. 13. Из этих данных видно, что сочетание недостаточного увлажнения почвы с низкой температурой приводит к изреживанию всходов, к растягиванию периода от начала до полных всходов. В наших опытах, описанных выше, дополнительно отрицательное влияние проявлялось лишь при влажности почвы ниже 30% и выше 70—80% полной ее влагоемкости.

Почти на всей территории СССР, особенно в таких районах, как север, Урал, Сибирь, в начале вегетации растений на поверхности почвы наблюдаются заморозки. Разумеется, важно знать, какое влияние они оказывают на полевую всхожесть семян. По данным Н. Н. Кулешова [201], заморозки убивают посеянные семена, если последние сильно набухают и находятся на поверхности почвы. Семена пшеницы при влажности не выше 30% выдерживают пониженные температуры до —11°. При влажности 40% семена повреждаются при —8°, а вполне набухшие страдают от заморозков —5, —7°.

Влияние влажности и температуры почвы на полноту всходов яровой пшеницы сорта Лютеценс 62 [201]

Температура почвы, град.	Продолжительность периодов, дни			Полнота всходов, %
	посев—начало всходов	начало всходов— полные всходы	посев—полные всходы	
Влажность почвы 16%				
18—22	5	2	7	100
7—10	11	7	18	98
Влажность почвы 8%				
18—22	7	13	20	100
7—10	18	23	41	60

Заморозки вызывают большие перепады температур в почве. По Г. Б. Ермилову [108], полевая всхожесть семян снижается при переменных температурах. По данным А. Т. Белозерова и К. В. Дергачева [29], энергичное появление всходов пшеницы происходит при 8—12°. Всходы могут переносить заморозки —8, —10°, но на увлажненных тяжелых почвах они вызывают уменьшение полноты всходов. Температура 35—40° на поверхности почвы приводит к изреживанию всходов в результате ожогов.

В опытах по влиянию заморозков на полноту всходов в период посев—всходы было установлено, что они сказываются по-разному, в зависимости от влажности почвы. Заморозок в период посев—всходы влияет прежде всего на температуру почвы, а через нее — на семена и проростки. При воспроизведении хода естественного заморозка в камерах температура на глубине заделки семян, как правило, только непродолжительное время приближается к 0°. Таким образом, следствием заморозка в период посев—всходы является временное понижение температуры почвы, которое влияет на первоначальное прорастание семян и первоначальный рост растений.

Наши исследования проводились при сочетании заморозков на почве с различным ее увлажнением. В табл. 11, 14 приводятся результаты опытов по влиянию заморозков на поверхности почвы на полноту всходов пшеницы и кукурузы. Недостаточное или избыточное увлажнение почвы снижает полноту всходов как у пшеницы, так и у кукурузы, а заморозки на поверхности почвы уменьшают полноту всходов при любом увлажнении почвы.

Каково же последствие низких температур в период посев—всходы на дальнейший рост и развитие растений? Установлено, что оно заключается в удлинении вегетационного периода за счет увеличения продолжительности первых фаз развития. У пшеницы, ячменя и овса вегетационный период затягивается на 8—10 дней.

Конечная продуктивность, как правило, снижается. Так, в одном из опытов урожай растений пшеницы, подвергнутых действию низких температур (6—8°) в период посев—всходы, у сорта Лютеценс 62 составлял 64% от контроля, у сорта Гарнет—88%, а у сорта Дيامант—76%.

Таблица 14

Влияние заморозков при различной влажности почвы на полноту всходов яровой пшеницы сорта Скала и кукурузы гибрида Буковинский-3 (%)

Влажность, почвы, % от полной влагоемкости	Пшеница		Кукуруза	
	контроль	заморозок	контроль	заморозок
Песчаная почва				
20	68	60	92	91
30	82	74	91	89
50	85	67	94	78
80	53	33	85	55
90	21	18	71	46
Суглинистая почва				
20	59	45	78	27
30	62	44	82	37
50	64	58	87	50
80	63	33	86	47
90	50	28	67	31

Примечание. Опыт проводился в сосудах-юветах размером 20×15×10 см (высота). Юветы набивались сухой почвой, семена по 100 штук высевались на глубину 5 см. После посева почва увлажнялась по весу до заданной влажности и в таком состоянии поддерживалась до конца опыта. Контрольные юветы оставались в комнате, где температура была 18—22°, опытные ставились в камеру заморозков, где ежедневно до появления первых всходов создавались ночные заморозки —5°. Ход заморозков имитировал естественные заморозки. Полнота всходов учитывалась на 31-й день у пшеницы и на 35-й день у кукурузы.

Выше уже было отмечено, что физиологическая роль низких температур почвы в период посев—всходы состоит в том, что из-за неполного расходования запасных веществ снижается сила роста и менее развитые проростки не в состоянии выйти на дневную поверхность. Рассмотрим эту сторону влияния низкой температуры более подробно.

Сила проростков, новообразование их тканей связано прежде всего с интенсивностью синтеза белка. Определение содержания белкового азота в проростках и эндосперме пшеницы и кукурузы в момент появления всходов показало, что пониженные температуры почвы тормозят синтез белка в них (табл. 15). Из-за нарушения синтеза белковых веществ в проростках накапливается не-

белковый азот. Вместе с тем содержание белкового азота в эндосперме семян пшеницы при пониженной температуре в 2 раза больше, чем в контроле. Пониженные температуры, задерживая расход запасных веществ эндосперма, замедляют и использование запасных белков.

Таблица 15

Влияние температуры почвы на содержание белкового и небелкового азота в проростках и эндоспермах семян в период всходов (мг на одно растение)

Температура почвы, град.	Белковый азот		Небелковый азот	
	проросток	эндосперм	проросток	эндосперм
Пшеница				
18—20	0,280	0,072	0,058	0,019
5—7	0,196	0,170	0,102	0,024
Кукуруза				
18—20	0,298	0,950	0,606	0,390
10—12	0,183	0,724	1,130	0,558

Подавление синтеза белковых веществ в проростках при низких температурах (5—7°) сопровождается в период появления всходов накоплением свободных аминокислот — глутаминовой, триптофана, тирозина:

Аминокислота, мкг на одно растение	Проросток	Эндосперм
Глутаминовая		
контроль	0,38	0,51
опыт	1,30	0,56
Триптофан		
контроль	0,96	1,34
опыт	2,28	2,27
Тирозин		
контроль	0,29	0,58
опыт	3,33	0,68

Визуальное сравнение окраски пятен других аминокислот на хроматограммах показало, что содержание большинства из них при пониженной температуре выше, чем при 18—20°.

По данным Е. В. Колобковой и Н. А. Кудряшовой [138], повышенное содержание свободных аминокислот, особенно триптофана, может быть тормозом прорастания семян и развития проростков.

По данным В. Л. Кретовича и сотрудников [192], при прорастании семян пшеницы в условиях отсутствия внешнего источника азота происходит значительное снижение содержания дикарбоновых аминокислот в проростках, что связано с потреблением их на усиливающиеся процессы роста и образование новых тканей. Увели-

чение содержания глутаминовой кислоты в проростках при пониженной температуре является одновременно показателем низкого уровня ростовых процессов и замедления синтеза белка.

Одной из возможных причин пониженного уровня синтетических процессов может быть энергетическая недостаточность, связанная с ослаблением дыхания. Определение интенсивности дыхания дало следующие результаты (в мм O_2 на одно растение).

	18—20°	5—7°
Начало прорастания	15,3	1,7
Начало первоначального роста проростков	26,6	2,5
Полные всходы	34,5	11,2

В начале прорастания дыхание семян при 5—7° происходит в 10 раз медленнее, чем при 18—20°, а в момент полных всходов — примерно в 3 раза.

Ослабление дыхания при низкой температуре обусловлено недостаточным использованием энергетического материала, что является, очевидно, следствием нарушения процессов фосфорилирования. Об этом свидетельствуют результаты определения содержания углеводов в период появления всходов пшеницы при пониженной температуре почвы (5—7°) по сравнению с 18—20°:

Углеводы, мг на одно растение	Проросток	Эндосперм
Глюкоза		
контроль	1,02	0,48
опыт	1,72	1,12
Фруктоза		
контроль	0,43	—
опыт	0,83	—
Сахароза		
контроль	0,41	0,44
опыт	0,61	0,78
Углеводы, гидролизуемые 2%-ной HCl, мг глюкозы		
контроль	4,8	9,8
опыт	4,2	17,7

В этих условиях подавлена мобилизация трудно гидролизуемых углеводов эндосперма и замедлен отток растворимых углеводов в проростки. Несмотря на это, содержание углеводов в проростках в период появления всходов при пониженных температурах значительно выше, чем на контроле. Это результат недостаточно интенсивного использования сахаров на дыхание и другие процессы. Точно такая же закономерность получена и на кукурузе.

Под влиянием низкой температуры снижается содержание всех фракций фосфора в проростке (табл. 16). Наиболее заметно уменьшается количество органического кислоторастворимого и неорганического фосфора. При температуре 5—7° этих соединений почти в 1,5—3 раза меньше, чем в контроле при 18—20°. Одновременно наблюдается повышенное содержание органического кисло-

торастворимого и нуклеопротеидного фосфора в эндосперме, что согласуется с предыдущими данными и свидетельствует, как уже отмечалось, о замедленном расходовании запасных веществ в семенах, прорастающих при низкой температуре почвы.

Таблица 16

Влияние температуры почвы на содержание различных фракций фосфора в молодых растениях пшеницы (мг на одно растение)

Фосфор	Контроль (18—20°)		Опыт (5—7°)	
	проросток	эндосперм	проросток	эндосперм
Общий	82,7	37,0	55,9	50,5
Неорганический	33,1	10,5	21,3	8,0
Органический кислоторастворимый	24,0	21,0	7,3	35,0
Липидный	8,5	2,5	8,0	1,5
Нуклеопротеидный	17,1	3,0	16,3	6,0

Известно, что фракция органического кислоторастворимого фосфора включает в себя на 90% фосфорилированные сахара и низкомолекулярные нуклеотиды типа АТФ, АДФ, АМФ и др. Таким образом, повышенное содержание растворимых углеводов и пониженное содержание фосфорилированных сахаров свидетельствует о недостатке субстрата для дыхания и низком уровне энергетических процессов. По-видимому, в условиях минимальных температур одним из лимитирующих факторов в процессах фосфорилирования сахаров является низкое содержание неорганического фосфора, связанное с малой скоростью поступления и использования его в обмене веществ. При низкой температуре приток фосфора извне начинается в момент всходов, в то время как при 18—20° фосфор поступает с момента прорастания семени [101].

Таким образом, температура почвы существенно влияет на различные показатели жизнедеятельности растений в период посев — всходы. Это влияние сказывается как на обмене веществ в самом растении, так и на обмене между средой и растением. Суммарный итог этих отклонений — недостаточная мобилизация запасных веществ эндосперма семени и неполное их потребление на рост проростков, что проявляется прежде всего в расходовании углеводов и запасных веществ, содержащих фосфор и азот.

Как уже отмечалось, вредное последствие на полевую всхожесть семян и продуктивность растений оказывают температуры на 3—4° выше биологического нуля. Следует отметить, что температуры ниже биологического нуля и на 3—4° выше его отрицательного влияния на последующую продуктивность не оказывают. «Вредные» 3—4° выше биологического нуля коррелируют в первую

очередь со сниженным фосфорным обменом, со слабой мобилизацией фосфора семени и замедленным его поступлением извне, с пониженным энергетическим обменом.

Действие низких температур почвы в период после появления всходов на последующий рост, развитие и конечный урожай растений

При появлении всходов температура почвы еще продолжительное время остается низкой, особенно в зоне наибольшего распространения корней, что, разумеется, не может не сказываться на жизнедеятельности растений. В полевых условиях корни и надземные органы, как правило, находятся при различных температурах, т. е. при постоянно меняющихся температурных градиентах [295, 296]. В районах с континентальным климатом весной на поверхности почвы суточная амплитуда достигает 40 и даже 50°. На глубине 5 см эта амплитуда уже меньше. С глубиной она еще уменьшается и на 20—40 см становится совсем незначительной (рис. 10). Приведенные данные говорят о том, что отдельные органы и части растения постоянно находятся при различных температурах. При этом температура среды, окружающей растение в течение суток, все время меняется.

Амплитуда суточных колебаний температуры тем больше, чем восточнее располагается район. По меткому выражению А. Ф. Миддендорфа [237], растения Восточной Сибири в период вегетации находятся между печкой и ледником. В самом деле, из-за глубокого промерзания почвы при малоснежной и суровой зиме, из-за возврата холодов, заморозков и ночных понижений температуры на поверхности почвы весной и в начале лета почва здесь долгое время остается холодной даже при сравнительно высоких температурах днем. Часто на поверхности почвы днем температура достигает 30° и более, на глубине 10—20 см еще низкие температуры, а глубже лежит мерзлота. Высокие дневные температуры ночью сменяются низкими, переходящими часто в заморозки.

Уже отмечалось, что под низкими температурами мы понимаем температуры на 3—4° выше биологического нуля. Но в естественных условиях почва имеет разные температуры даже в пахотном горизонте. В весенний период колебания происходят в диапазоне низких температур, постепенно переходя за их пределы в сторону повышения, которое начинается с прогревания днем верхней части корней. Это прогревание постепенно нарастает.

Как показали наши исследования, имеется определенная приспособленность растений к таким колебаниям температур. Опыты проводились в разное время [151, 153]. Особенно подробно этот вопрос изучался Л. И. Жучилиным с яровой пшеницей сорта Скала в термовегетационных камерах в песчаной культуре при естественном свете и в лабораторных условиях в водных культурах при искусственном свете. Для дифференцированного охлаждения узла кущения использовался несколько модифицированный

метод трубок-улиток [149, 172, 173]. Суть этого метода состоит в том, что температура почвы раздельно регулируется в поверхностном слое — в области узлов кущения — и в зоне корневых окончаний. В верхней части сосуда в песок закладывается стеклянный змеевик. Снаружи к стенкам сосуда прилегают два витка медной трубки (рис. 11).

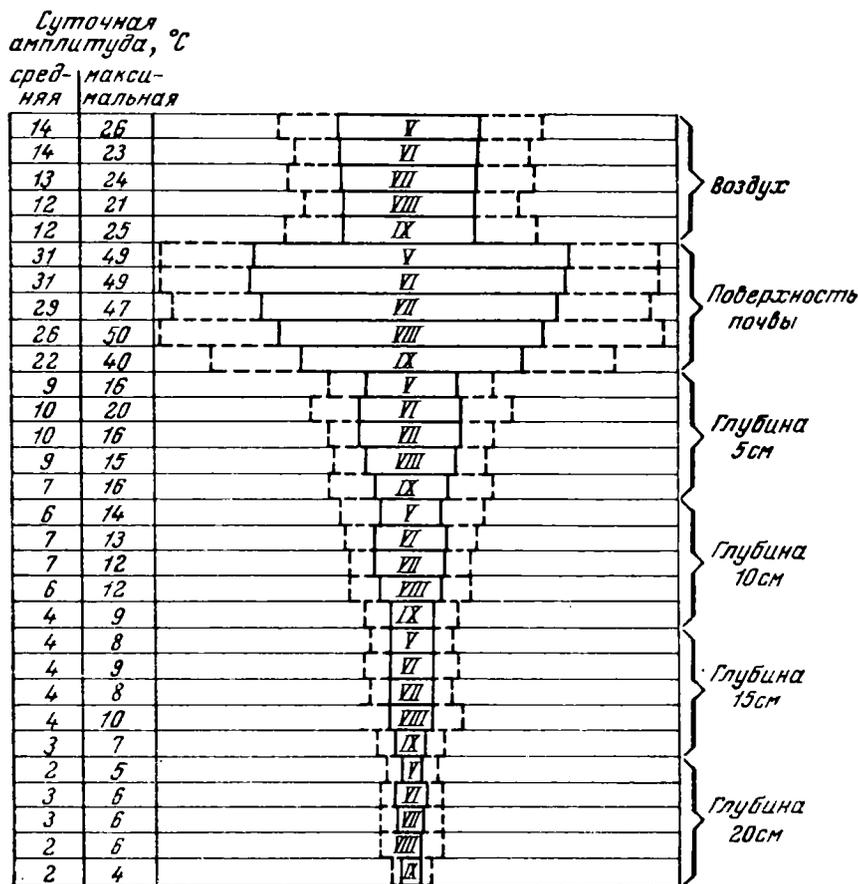


Рис. 10. Амплитуды среднесуточных средних и максимальных колебаний температуры воздуха, температуры на поверхности и на разных глубинах почвы в условиях резко континентального климата (Тулуз, Иркутской обл., средние данные за 10 лет).

Для охлаждения зоны узла кущения через змеевик в трубку пропускалась вода с температурой 5—7°. Сосуд заключался в железный кожух с асбестовой прокладкой для терморегуляции. Такое устройство обеспечивало стабильный температурный режим: на одной и той же глубине в центре и у края сосуда температура не отличается более чем на 0,5—1,0°. Охлаждение узла кущения про-

водилось с 21 до 9 час. Было пять вариантов опыта. Нижняя часть сосудов первых трех вариантов погружалась до глубины 15 см в воду с температурой 15—20°, а двух других — в воду с температурой 7—9°. Крайние температуры, зарегистрированные в опыте с помощью термометров сопротивления на разных глубинах в сосудах, приведены в табл. 17.

В первых трех вариантах появление корней на глубине около 30 см было отмечено на 15—20-й день от посева, дружное —



Рис. 11. Сосуд для дифференцированного охлаждения верхней части корневой системы и корневых окончаний.

1 — сосуд, 2 — стеклянный змеевик, 3 — медная трубка, 4 — кофуж, 5 — асбестовая прокладка, 6 — трубка для полива; внизу слева стеклянный змеевик.

в контрольном — более растянутое в варианте с ночным охлаждением зоны узла кущения. При круглосуточном охлаждении к 20-му дню через весь сосуд проникали единичные корни, и только на 30—35-й день почти все корневые окончания, видимые через стенку, достигли дна сосуда, а в слое 15—30 см образовалась густая разветвленная сеть корней. На протяжении всей вегетации корневые окончания в сосудах с теплыми нижними слоями (первые три варианта опыта) находились в благоприятных температурных условиях. В вариантах с холодными нижними слоями песка корни почти полностью располагались в слое 0—20 см, лишь отдельные проникали до глубины 30 см.

При ночном охлаждении зоны узла кущения независимо от температуры в зоне корневых окончаний развитие растений до ко-

Минимальные и максимальные значения температуры почвы (град.)
в зависимости от глубины

Глубина, см	Контроль		Охлаждение узлов кущения ночью		Охлаждение узлов кущения постоянное	
	5 час.	14 час.	5 час.	14 час.	5 час.	14 час.
При теплых нижних слоях почвы						
0	13,3	29,0	9,0	29,0	9,0	9,5
5	13,3	25,8	8,0	25,8	8,0	9,5
10	14,0	24,0	9,2	24,0	9,0	10,5
15	14,0	21,5	10,0	21,5	10,0	12,9
20	14,0	19,0	11,0	19,0	11,0	13,5
25	14,0	19,0	12,5	19,0	12,5	15,5
30	14,0	19,0	14,0	19,0	14,0	17,5
При холодных нижних слоях почвы						
0	10,3	24,0	8,5	24,0	—	—
5	10,3	23,0	8,0	23,0	—	—
10	9,6	18,0	8,0	18,0	—	—
15	8,0	13,0	6,6	13,0	—	—
20	7,0	9,0	6,6	9,0	—	—
25	6,6	7,5	6,6	7,5	—	—
30	6,6	7,0	6,6	7,0	—	—

лошения запаздывало, а после колошения несколько ускорялось. При постоянном охлаждении зоны узла кущения растения только к концу опыта вступали в фазу выхода в трубку и за 90 дней вегетации не выколосились (табл. 18). При этом их корневые окончания находились в благоприятных температурных условиях.

Темпы линейного роста растений соответствовали прохождению ими фенологических фаз (рис. 12). В первой половине вегетационного периода опытные растения заметно отставали от контрольных.

После выхода в трубку различия стали сглаживаться и к моменту созревания растения выравнивались, особенно в вариантах с холодными нижними слоями. Только при постоянном охлаждении зоны узла кущения отставание в росте продолжалось до конца опыта.

Суточные колебания температуры верхнего слоя почвы вполне определенно влияли на формирование колоса, урожай зерна и вегетативной массы растений (табл. 19). Это хорошо проявилось в вариантах с теплой почвой. Понижение температуры в зоне узла кущения ночью до 10° и ниже не сказалось на величине зерна, а колосья сформировались более крупные, с большим числом колосков и лучше озерненные. В условиях ночного охлаждения образовывался, как правило, только один колос на растении. Общая же кустистость опытных растений была выше контрольных, а продуктивная ниже, кущение при этом было более растянутым.

Влияние времени охлаждения зоны узла кушения на наступление фенофаз у яровой пшеницы

Вариант опыта	Продолжительность фаз, дни								
	посев— всходы	всходы— 3-й лист	3-й лист— тубкование	тубкование— колошение	колошение— молочная спелость	молочная— восковая спелость	посев— колошение	колошение— созревание	посев— созревание
На теплой почве									
1. Контроль	7	9	13	14	25	12	43	37	80
2. Ночное охлаждение	9	12	12	16	23	12	49	35	84
3. Постоянное охлаждение	27	27	37 ¹	—	—	—	—	—	—
На холодной почве									
4. Контроль	9	11	13	16	25	12	49	37	86
5. Ночное охлаждение	11	12	17	13	22	12	53	34	87
На холодной почве ²									
6. Контроль без охлаждения	7	11	14	19	32	15	51	47	98
7. Прогревание 12 час. в сут- ки	11	12	14	20	32	15	57	47	104
8. Прогревание 6 час. в сутки	18	12	14	25	32	16	69	48	117
9. Прогревание 3 часа в сутки	20	16	14	25	33	16	75	49	124
10. Контроль	23	20	28	25	36 ³	—	96	—	—

¹ На 37-й день в этом варианте отмечено тубкование лишь у нескольких растений² Через 90 дней после посева сосуды выставлены в теплицу, где они находились 42 дня.³ Зафиксировано начало фазы молочной спелости.

Влияние ночного охлаждения зоны узла кушения на структуру и величину урожая яровой пшеницы

Вариант опыта	Кустистость			Структура колоса (средний из 10)						Урожай, г на сосуд			
	общая	продуктивная	число пустых колосьев на сосуд	длина, см	число колосков в колосе	число цветков в колосе	число зерен в колосе	вес зерен одного колоса, мг	вес 1000 зерен, г	общий	зерна	соломы	корней

На теплой почве

1. Контроль	2,3	2,2	—	6,7	10,8	41,7	17,0	432	26	36,3	9,5	19,1	7,6
2. Ночное охлаждение	2,7	1,0	—	7,5	11,9	42,1	24,8	624	25	24,1	6,4	12,8	4,8
3. Постоянное охлаждение . .	3,3	—	—	—	—	—	—	—	—	13,8	—	8,7	5,0

На холодной почве

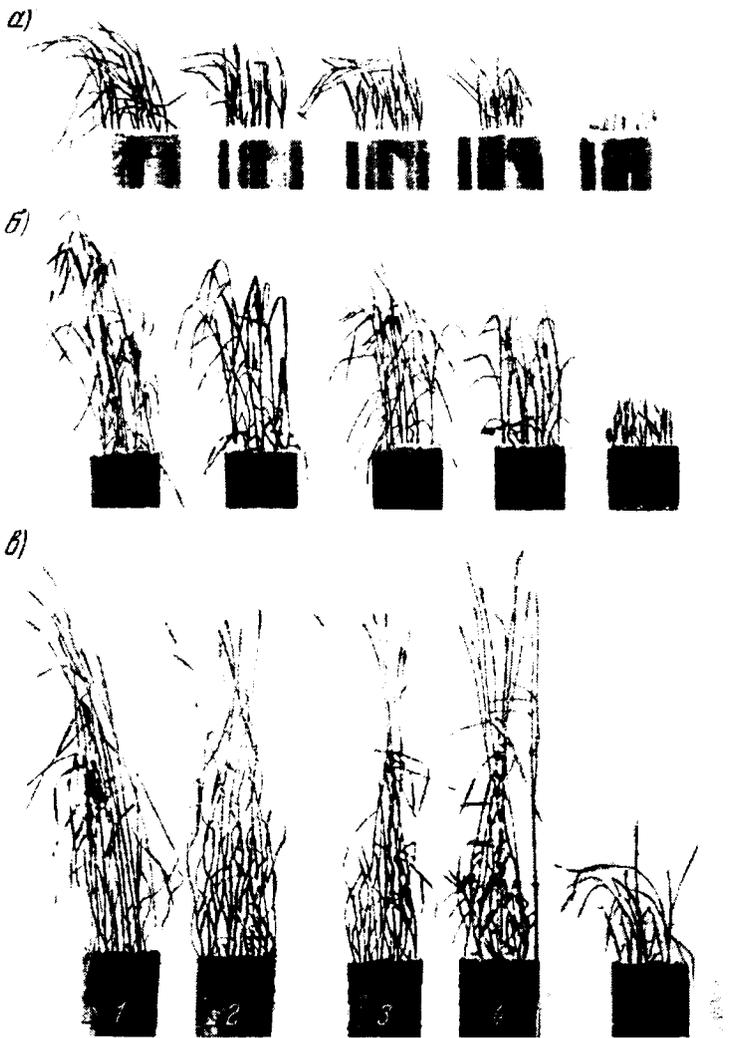


Рис. 12. Внешний вид растений в опыте с дифференцированным охлаждением верхней части корневой системы и корневых окончаний.

a — на 21-й день от посева, *б* — на 39-й день от посева, *в* — на 66-й день от посева; 1 — теплый контроль, 2 — охлаждение верхней части корневой системы ночью на теплой почве, 3 — холодный контроль, 4 — охлаждение верхней части корневой системы в ночную половину суток на холодной почве, 5 — круглосуточное охлаждение верхней части корневой системы на теплой почве.

Колосья контрольных растений отставали по длине, числу колосков и были хуже озернены, но каждое растение имело 2—3 колоса, в результате чего урожай зерна был выше (табл. 19).

Ночное охлаждение в зоне узла кущения способствовало повышению содержания белка на 2% и вызвало более высокий вынос азота, фосфора и калия, особенно в том случае, когда корневые окончания находились при благоприятных температурах. Условия охлаждения узла кущения и вообще более суровый температурный режим почвы в нашем опыте почти не сказались на содержании в зерне крахмала.

Из данных опыта следует, что для развития растений большое значение имеет прогрев поверхностного слоя почвы, где у злаков расположены узлы кущения и верхняя часть корневой системы. Невольно возникает вопрос: сколько времени необходимо прогревать зону узла кущения, чтобы развитие шло нормально? Последнее важно для постоянно холодных почв, например для районов Крайнего Севера.

Был проведен специальный опыт по той же схеме: сосуды с растениями помещались в воду при 10°, а в зоне узла кущения растения прогревали в дневную часть суток 3, 6, 12 и 24 часа. Через 90 дней после посева опыт был прекращен (охлаждение и прогрев), и сосуды с растениями всех вариантов на 42 дня поставлены в теплицу. Общая продолжительность опыта составила 132 дня. Чем дольше был дневной прогрев, тем короче оказался вегетационный период (см. табл. 18). Прогревание зоны узла кущения в течение 3 час. в сутки уже обеспечивало переход к репродукции, растения выколосились на 75-й день (с запозданием на 24 дня против контроля). У непрогревавшихся растений, у которых температура в зоне узла кущения не подымалась выше 10°, трубкование началось на 71-й день, а колошение — только после перенесения растений в теплицу, на 96-й день. На 132-й день опыт был закончен. Все растения, которым обеспечивался хотя бы трехчасовой прогрев в зоне узла кущения, дали урожай (табл. 20), а растения, не получавшие такого прогрева, вели себя, как озимые.

В опытах с озимыми (рожью, пшеницей) получается обратная зависимость (рис. 13): чем ниже температура почвы в зоне узла кущения, тем скорее растения переходят к репродукции, и наоборот [150].

Результаты опытов с дифференцированным охлаждением поверхностной части корневой системы и корневых окончаний во многом раскрывают механизм действия низкой температуры почвы на растения. Но прежде чем делать выводы, необходимо более детально разобрать влияние низкой температуры на поглотительную и синтетическую роль корневой системы.

Для изучения этого вопроса проводились опыты с сосудами-всадниками (см. рис. 3). Суть этих опытов состоит в следующем: выращивается рассада злакового растения, в фазе двух листьев корни разделяются на две равные части (лишние корешки удаляются), которые помещаются в обе части сосуда-всадника [149].

Влияние времени охлаждения зоны узла кушения на урожай яровой пшеницы сорта Скала (г на сосуд)

Продолжительность прогрева в сутки, часы	Кустистость		Вес 1000 зерен, г	Общий урожай		Зерно		Солома	
	общая	продуктивная		г	%	г	%	г	%
24	1,9	1,1	34	25,4	100	10,5	100	14,9	100
12	2,4	1,0	33	24,2	95	7,1	68	17,0	115
6	3,5	1,0 ¹	30	21,7	85	4,2	40	17,5	117
3	3,6	1,0 ²	29	22,5	89	3,3	31	19,2	129
0	2,7	1,0 ³	10	11,6	46	0,9	9	10,7	72

¹ Не созрело 10% колосьев.

² Не созрело 40% колосьев.

³ Все колосья в начале молочной спелости.

Таблица 21

Влияние температуры в зоне корней и условий минерального питания на продолжительность фаз развития яровой пшеницы сорта Скала

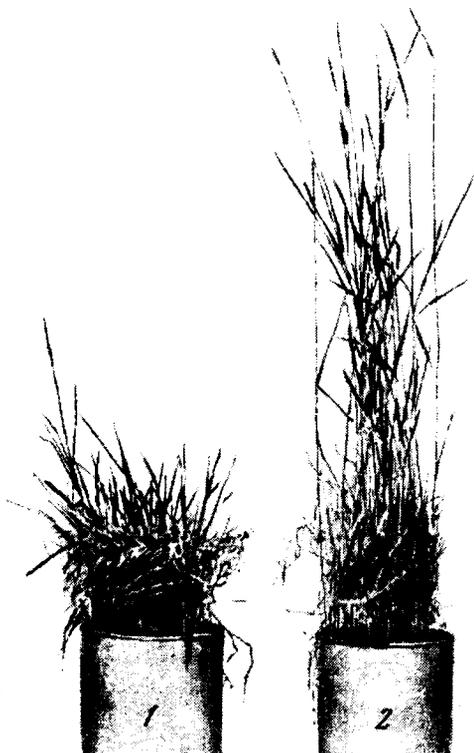
Вариант опыта	Продолжительность фаз, дни							
	входы—3-й лист	3-й лист—трубкавание	трубкавание—колошение	колошение—молочная спелость	молочная—восковая спелость	посев—колошение	колошение—созревание	посев—созревание
1. «Теплый» контроль . . .	9	14	14	26	12	43	38	81
2. Питание из тепла	13	14	12	25	11	45	36	81
3. Питание из холода	13	14	12	25	11	45	36	81
4. «Холодный» контроль . . .	17	21	9	28	15	53	43	96

Примечание. От посева до посадки в сосуды прошло 6 дней.

Могут охлаждаться обе части сосуда или только одна, тогда другая будет находиться при оптимальной температуре. Это позволяет давать минеральную пищу растению из одной части сосуда при низкой температуре, а в другой иметь корни, находящиеся при оптимальной температуре, во влажном песке, лишенном элементов минерального питания. Эта часть корней должна выпол-

Рис. 13. Влияние охлаждения в зоне узла кушени на развитие озимой пшеницы. Сорт Ульяновка.

1 — без охлаждения, 2 — охлаждение 6—7°.



нять синтетические функции, а часть корней, находящихся в холоде, — поглотительные (рис. 14). В контрольных сосудах без

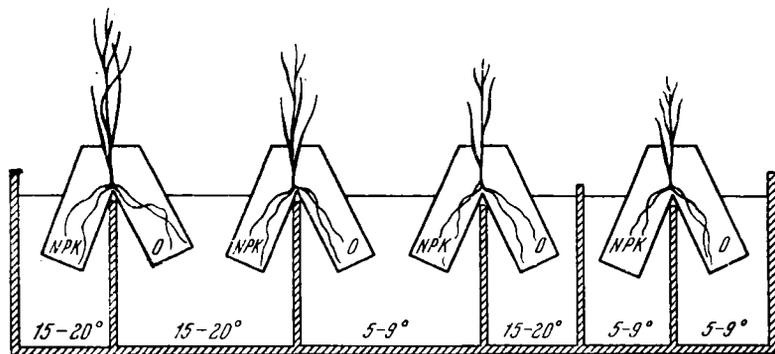


Рис. 14. Схема опыта по влиянию низкой температуры почвы на поглотительную и синтетическую функции корневой системы с использованием сосудов-всадников.

растений было установлено, что элементы минерального питания не могут мигрировать из одной части в другую.

В каждый сосуд-всадник высаживалось по три растения, в каждую часть помещалось по два корня одного растения. Результаты фенологических наблюдений приводятся в табл. 21, результаты учета урожая — в табл. 22, содержание азота, фосфора и калия в обеих частях корневой системы — получавшей и не получавшей минеральное питание — показано в табл. 23. Предполагаемый механизм влияния «теплой» пряди на рост и развитие пшеницы изображен на рис. 15.

Таблица 22

Влияние температуры и условий минерального питания в зоне корней на урожай яровой пшеницы сорта Скала (г на сосуд)

Вариант опыта	Кустистость		Общий урожай		Зерно		Солома		Корни		Содержание белка в зерне стандартное отклонение, %
	общая	продуктивная	г	%	г	%	г	%	г	%	
1. «Теплый» контроль . . .	1,9	1,2	8,9	100	2,4	100	4,7	100	1,8	100	12,8±0,4
2. Питание из тепла	2,0	1,1	7,7	87	2,3	96	3,8	81	1,6	89	12,2±0,4
3. Питание из холода	1,1	1,1	6,6	74	2,2	92	2,9	62	1,5	83	12,2±0,2
4. «Холодный» контроль	1,7	1,0	3,9	44	1,2	50	1,8	38	0,9	80	13,7±1,0

В опыте было четыре варианта, но принципиальное значение имел третий, где минеральное питание давалось из холодной почвы (песка), а прядь в тепле не поглощала минеральных элементов. Как видно из табл. 21 и 22, растения этого варианта практически ничем не отличались от контрольного варианта в наступлении фаз развития и в урожае зерна, снизился лишь урожай соломы. В холодном контроле, в отличие от третьего варианта, прядь корней, находящаяся в бедной минеральными веществами почве, охлаждалась с целью подавления ее синтетических функций. Как и в других вариантах, здесь какое-то время мог прогреться узел кущения в дневной период (что, по-видимому, имело место). В четвертом варианте вегетационный период удлинился на 15 дней, а урожай снизился вдвое. Этим косвенно показано, что поглощение элементов минерального питания осуществляется на базе синтетической деятельности корней, а если она подавлена низкой температурой, то замедляется наступление фаз развития и продуктивность растений резко снижается. Отведение пряди корней в среду с температурой, близкой к оптимальной, обеспечивает растение продуктами синтетической деятельности, что дает возможность другой части корней снабжать растение элементами

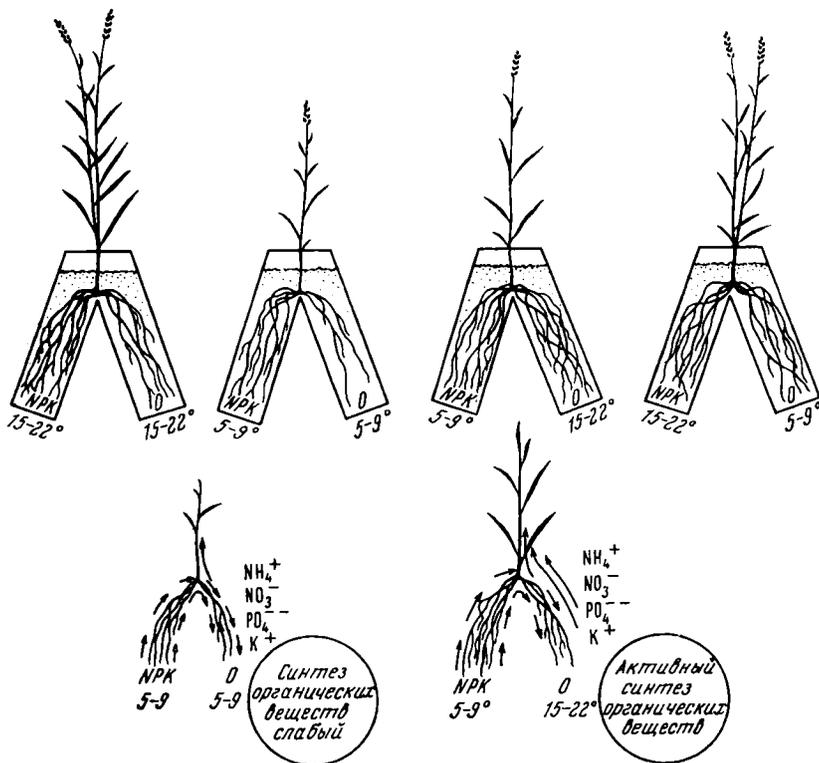


Рис. 15. Предполагаемая схема влияния «теплой» пряди корней на рост и развитие пшеницы.

Таблица 23

Содержание азота, фосфора и калия (мг/г сухого вещества) в конце опыта в корнях пшеницы, получавших и не получавших минеральное питание в зависимости от температурных условий

Вариант опыта	Азот		Фосфор		Калий	
	с питанием	без питания	с питанием	без питания	с питанием	без питания
1. «Теплый» контроль . . .	0,95	0,69	1,36	0,80	4,17	3,82
2. Питание из тепла . . .	0,72	0,56	1,46	0,88	4,92	5,13
3. Питание из холода . . .	0,92	0,89	1,92	1,21	6,75	5,75
4. «Холодный» контроль . .	0,81	1,05	1,80	1,18	4,60	4,79

минерального питания. Таким образом, элементы минерального питания из одной пряди корней «перекачиваются» в другую (табл. 23).

Проведенный эксперимент дает основание считать, что если часть корневой системы находится при благоприятных температурных условиях, то другие ее части приобретают способность расти и поглощать элементы минерального питания при низких температурах.

Что касается водного режима, то прядь корней в тепле также стимулирует поглощение воды из холодной части сосуда. Это было установлено специальным опытом. В «холодном» варианте растения за трое суток поглотили 21 мл воды: 10 мл из части сосуда без минерального питания и 11 мл из части с минеральным питанием. В варианте с прядью корней в тепле растения испарили 31 мл: 19 мл из холодной части сосуда с минеральным питанием и 12 мл из теплой части без минерального питания.

Результаты опытов с трубками-улитками и сосудами-всадниками дают возможность составить довольно полное представление о механизме влияния низких температур почвы на растения. Характер этого влияния в верхней части корневой системы, в зоне узла кушения и в зоне корневых окончаний различен. В верхней части корневой системы низкая температура влияет на проходные важных процессов синтеза, предопределяющих этапы развития и обуславливающих время наступления фенологических фаз. В зоне корневых окончаний температура оказывает влияние на рост и на накопление органической массы растения, но практически не влияет на темпы развития. При температуре ниже 10° в зоне узла кушения яровая пшеница в течение вегетационного периода не может нормально перейти к репродукции даже в том случае, когда корневые окончания находятся при благоприятных температурных условиях. Низкая температура в зоне корневых окончаний при повышенной температуре в верхней части корневой системы (в зоне узла кушения) слабо влияет на наступление фаз развития. Для перехода растений к репродукции достаточно прогреть верхнюю часть корневой системы в течение 3 час. в дневную часть суток. Корни могут расти, заглубляться, поглощать воду и минеральную пищу при низких положительных температурах только в том случае, когда верхняя часть корневой системы находится хотя бы несколько часов в сутки при повышенных температурах, обеспечивающих нормальное течение физиологических процессов в растениях.

Низкие температуры почвы, по-видимому, подавляют прежде всего синтетические функции корней по продуцированию веществ, необходимых для нормального роста и развития целого растения. Подавляя синтетические функции корневой системы, низкая температура в значительной мере снижает ее поглотительные функции. Механизм влияния низкой температуры почвы на растения можно представить в виде схемы, изображенной на рис. 16.

Сформулированные выше представления о механизме влияния низкой температуры почвы на растения подтверждаются другими опытами, проведенными в разное время с различными культурами. Так, на термоплощадке (Петрозаводск) проводились опыты с ячменем. Полученные результаты представлены в табл. 24. Почва в опыте охлаждалась с глубины 20 см, а поверхностный слой прогревался в дневные часы до 15—20°. Как и в опыте с трубками-улитками, снижался урожай, но мало изменялся вегетационный период. Такие же результаты получены по клеверу, бобам, томатам и т. д.

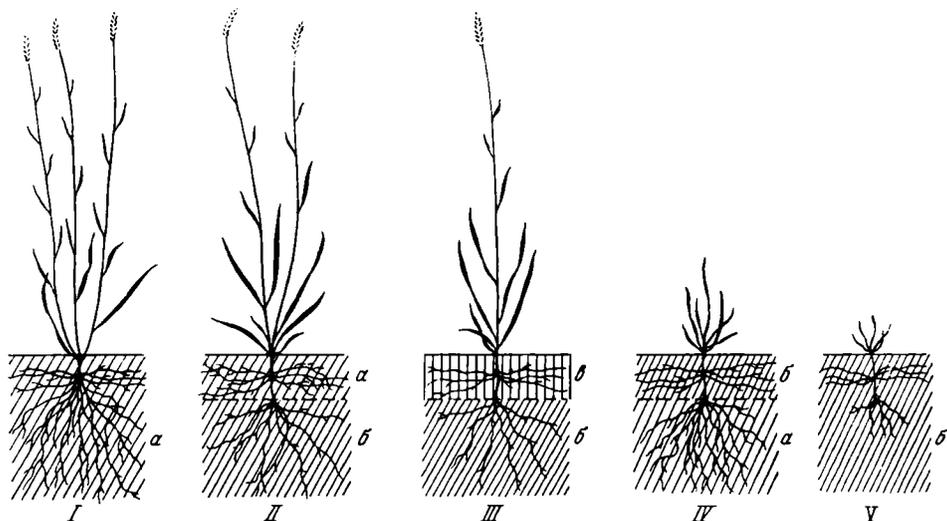


Рис. 16. Схема механизма влияния низких температур в зоне корней на рост и развитие растений.

I — тепло (*a*) в зоне узла кушения и корневых окончаний; *II* — тепло (*a*) в зоне узла кушения, холод (*b*) в зоне корневых окончаний; *III* — в зоне узла кушения днем тепло, ночью — холодно (*b* — колебание температур); *IV* — в зоне узла кушения холод (*b*), в зоне корневых окончаний тепло (*a*); *V* — холод (*b*) и в зоне узла кушения и в зоне корневых окончаний.

Таблица 24

Влияние температуры почвы на урожай ячменя сорта Винер (с 1 м²) и длину вегетационного периода

Вариант опыта	Общий урожай		Зерно		Солома		Длина вегетационного периода, дни
	г	%	г	%	г	%	
Контроль . . .	900	100	420	100	480	100	81
Холод	398	44	158	38	240	50	84
Тепло	1015	112	445	106	570	119	81

В 1967 и 1968 гг. были проведены опыты по влиянию ночных охлаждений почвы на пшеницу, картофель, сою, кукурузу, огурцы. Оказалось, что ночные понижения температуры подавляют развитие короткодневных растений и слабо влияют на длиннодневные и нейтральные (рис. 17, табл. 25).

Наши результаты, полученные в экспериментальных условиях, подтверждаются наблюдениями в естественных условиях. В. Н. Духунаев [95] около 10 лет проводил свои исследования по характеру заглубления корневых систем различных растений в условиях многолетней мерзлоты Центральной Якутии. По его данным, чем су-



Рис. 17. Влияние почных понижений температуры почвы ($5-7^{\circ}$) на длиннодневные растения — яровую пшеницу (справа) и короткодневные — просо (слева).

1 — контроль, 2 — опыт.

ровей экологические условия (понижения, наличие мохового покрова), тем отчетливей корневые системы формируются по типу нарисованной выше схемы [146, 95]. На основании всего изложенного нами был сделан вывод [151, 154, 173] о том, что если верхняя часть корневой системы прогревается до температур выше низких хотя бы на непродолжительное время в течение суток, то растения приобретают способность заглублять свои корни в почву, имеющую низкую температуру, и брать из нее воду и минеральную пищу. Эта закономерность широко проявляется в Сибири, где имеется многолетняя мерзлота и где продолжительное время в течение лета сохраняется сезонная мерзлота (рис. 18).

Вывод о механизме влияния низкой температуры на рост и развитие растений приобретает принципиальное методическое значение. Все результаты опытов, проведенных ранее различными исследователями, в том числе и нами, нуждаются в существенном

Влияние ночных понижений температуры почвы на длину вегетационного периода и урожай различных культур (г на сосуд)

Температура в ночной период, град.	Длина вегетационного периода, дни	Общий урожай		Зерно		Солома	
		г	%	г	%	г	%
Пшеница, сорт Скала							
15—20	89	29,2	100	11,9	100	17,3	100
5—7	104	27,6	95	11,0	92	16,6	96
Пшеница, сорт Диамант							
15—20	—	28,5	100	11,7	100	16,8	100
5—7	—	28,8	101	11,4	98	17,4	104
Ячмень, сорт Заларинец							
15—20	76	26,1	100	10,0	100	16,1	100
5—7	86	20,9	80	8,3	83	12,6	78
Овес, сорт Байкал							
15—20	66	20,9	100	7,1	100	13,8	100
5—7	74	15,8	76	5,1	72	10,7	78
Просо, сорт Сибирское желтое							
15—20	66	10,8	100	4,2	100	6,6	100
5—7	82	8,3	77	2,6	62	5,7	86
Просо, сорт Казанское 506							
15—20	71	18,4	100	6,4	100	12,0	100
5—7	99	14,0	76	5,2	81	8,8	73
Соя, сорт Салют 216							
15—20	48 ¹	18,5	100	8,0	100	10,5	100
5—7	60 ¹	17,8	96	4,3	54	13,5	128
Гречиха, сорт Белорусская Тулунской репродукции							
15—20	65	21,3	100	8,5	100	12,8	100
5—7	68	20,9	98	9,7	114	11,2	88
Кормовые бобы, сорт Полевая жемчужина							
15—20	43 ¹	19,1	100	—	—	—	—
5—7	53 ¹	16,5	86	—	—	—	—
Кукуруза, сорт Тулунский сеянец (клубни)							
15—20	73 ¹	300	100	—	—	—	—
5—7	Метелки не образовались, цветение не наступило	260	87	—	—	—	—
Редис, сорт Розовый с белым копчиком (корнеплоды)							
15—20	—	49,3	100	—	—	—	—
5—7	—	23,5	48	—	—	—	—

¹ Посев—цветение.

уточнении. Дело в том, что при проведении опытов в корневых термостатах в дневные часы верхняя часть почвы или раствора прогревается до температур выше низких (последнее нами изучено и точно установлено), это и обеспечивает развитие растений. Так, например, в опытах В. П. Дадыкина [84] указывается, что

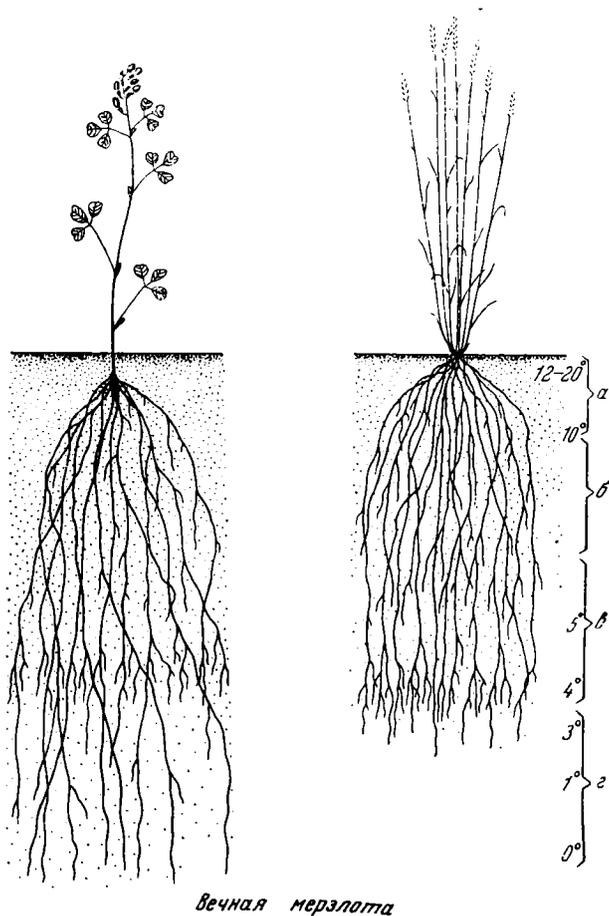


Рис. 18. Схема заглубления корней люцерны желтой и яровой пшеницы в условиях вечной мерзлоты (окрестности Якутска).

a — гумусный темноцветный слой (30 см),
b — слой сухого песка (30 см),
c — постепенно увлажняющийся слой песка, переходящий в холодный сильно увлажненный надмерзлотный слой (г).

даже при 2—3° в области корней растения переходят к репродукции. Это, по-видимому, не совсем так. Автор имел основание говорить лишь о корневых окончаниях, но не о всей корневой системе. Безусловно, часть корневой системы в сосудах в его опытах прогревалась значительно выше указанной температуры. Если бы автор провел опыты с исключением прогрева, то получил бы, несомненно, иные результаты. В наших опытах даже при 10° растения не смогли за вегетационный период перейти нормально к репродукции.

Спрашивается, имеют ли значение те опыты, которые были проведены по влиянию низких температур почвы без учета дневных прогревов верхней части корневой системы? Безусловно имеют, так как они объективно воспроизводили природные условия. Речь идет лишь о понимании механизма действия собственно низких температур и толковании результатов опытов. При низких температурах почвы, но при более высоких температурах воздуха днем вегетация растений возможна с завершением цикла развития плодоношением.

Роль суточных колебаний температуры воздуха в жизни растений в связи с их различной влагообеспеченностью

Как уже отмечалось (см. рис. 10), в условиях континентального климата суточные колебания температур чрезвычайно велики. По-видимому, уместно вслед за разбором механизмов влияния низких температур почвы на растения рассмотреть хотя бы кратко влияние суточных колебаний температуры воздуха на растения в связи с их различной влагообеспеченностью. Дело в том, что весенне-летний период в Сибири бывает засушливым. Но влияние этой засухи на растения в связи с ночными понижениями температур в это время имеет свои особенности, о которых будет сказано ниже.

Известно, что вода тканей растений способна обмениваться с жидкой и парообразной влагой окружающей среды [423, 44, 329, 330]. При резком падении температуры ниже 15° относительная влажность воздуха сильно возрастает. В условиях континентального климата относительная влажность воздуха днем низкая, а ночью температура воздуха снижается и влажность увеличивается, доходя до точки росы [191]. Возникает вопрос: какую роль в жизни растений играют повышенная относительная влажность воздуха и роса в ночной период при недостаточном увлажнении?

В 1966—1968 гг. Л. И. Жучилин и Г. Л. Зельберг [119] специально исследовали этот вопрос. Растения пшеницы (сорт Скала) выращивались на удобренной НРК песчаной почве в вегетационных сосудах 20×25 см. Перед посевом почва увлажнялась до 70% ее полной влагоемкости. Спустя 10 дней после посева сосуды с растениями переносили в домики из полиэтиленовой пленки. В ночной период в одном из домиков поддерживалась температура не ниже 15°. В другом подогрева не проводилось, изменение температур воздуха было естественным. Результаты опыта приведены в табл. 26. За время опыта, длившегося около 80 дней, во втором домике на растениях 39 раз отмечалась роса, в первом домике ее не было ни разу.

Чтобы получить представление о влиянии ночной росы на оводненность растений днем, определялось содержание воды в растениях. Так, на 34-й день опыта (в фазе трубкования) утром на растениях с ночным охлаждением была обильная роса. Пробы (в восьмикратной повторности) были взяты в 15 час. при

Зависимость урожая (г на сосуд) и его структуры от ночной температуры и обеспеченности растений влагой у яровой пшеницы сорта Скала (среднее из 10 растений) [119]

Вариант опыта	Длина вегетационного периода, дни	Кустистость		Структура колоса			Общий урожай		Зерно		Солома		Корни	
		общая	продуктивная	число цветков в колосе	число зерен в колосе	вес 1000 зерен, г	г	%	г	%	г	%	г	%
Влажность почвы 70% полной влагоемкости														
1. Ночи теплые	88	2,7	2,3	46,2	21,7	31	72,0	100	19,6	100	36,7	100	15,7	100
2. Ночи холодные	88	2,9	2,2	47,0	23,7	35	97,8	136	24,6	125	48,5	132	24,7	158
Влажность почвы 30% полной влагоемкости														
3. Ночи теплые	82	1,6	1,0	32,7	11,5	35	23,2	100	6,5	100	11,9	100	4,8	100
4. Ночи холодные	87	1,8	1,0	37,1	14,8	38	34,9	151	8,7	134	17,3	145	8,9	189

Таблица 27

Влияние температуры почвы на длину вегетационного периода и урожай зерновых культур (г на сосуд)

Температура почвы, град.	Пшеница Диамант			Пшеница Якутянка			Ячмень Винер			Овес Золотой дождь			Озимая рожь Вятка ¹		
	вегетационный период, дни	урожай		вегетационный период, дни	урожай		вегетационный период, дни	урожай		вегетационный период, дни	урожай		вегетационный период, дни	урожай	
		общий	зерна		общий	зерна									
6—7	124	30,0	5,4	123	29,5	7,4	120	34,8	8,8	139	28,8	8,4	350	18,7	2,8
8—10	106	38,6	7,6	97	41,8	13,0	98	39,5	12,6	106	46,9	12,8	344	19,6	2,0
12—14	81	41,6	11,9	79	44,9	13,5	77	40,6	14,9	83	44,3	16,2	336	37,5	10,0
15—20	78	45,8	13,9	77	42,9	13,2	73	40,9	17,3	79	41,6	14,0	335	44,4	12,9

¹ Осенью и зимой все варианты озимой ржи находились при одинаковых температурах, опыт с рожью был пачат 20 мая.

температуре окружающего воздуха $25,4^{\circ}$ и относительной влажности 63%. Общее содержание воды в надземных органах было: в первом и втором вариантах $84,9 \pm 1,30$ и $87,0 \pm 0,67\%$, в третьем и четвертом — соответственно $81,5 \pm 0,65$ и $84,2 \pm 1,10\%$. Холодная ночь явно увеличила содержание воды в тканях растений в дневное время как при оптимальном, так и при недостаточном увлажнении почвы.

Как уже отмечалось (табл. 26), ночные понижения температур сказались положительно на продуктивности растений, при этом относительно более благоприятно при недостаточном увлажнении почвы.

Из опыта видно, что общее охлаждение в почной период отражается на наступлении фаз развития точно так же, как локальное понижение температуры в зоне узла кушения. По-видимому, ночное охлаждение воздуха влияет на развитие растений путем снижения температуры верхнего слоя почвы, где расположены верхние части корневых систем.

Влияние низкой температуры почвы на растения в течение всего вегетационного периода и отдельных периодов онтогенеза

В течение многих лет мы проводили опыты с различными культурами, поддерживая низкую температуру в области корней или от посева до созревания, или в отдельные периоды онтогенеза. Результаты этих опытов опубликованы [148—151, 153, 174, 175]. Здесь мы остановимся лишь на самых общих положениях, концентрируя внимание на влиянии низких температур в начале вегетации, как наиболее частом и распространенном случае в практике.

Растения, развивающиеся в течение всего периода вегетации в одинаковых условиях, но при различной температуре почвы, имеют в зависимости от степени понижения температуры разную интенси́вность роста (рис. 19), удлинённый вегетационный период и снижённую продуктивность (табл. 27).

Нами были получены данные по влиянию температур почвы в течение всего вегетационного периода на его длину и продолжительность фаз развития. Продолжительность периодов посев — всходы, всходы — 3-й лист п двух последних межфазных периодов колошение — молочная спелость, молочная — восковая спелость при температуре $6-7, 8-10^{\circ}$ у зерновых удлиняется почти в 2 раза. Периоды от 3-го листа до трубкования и от трубкования до колошения изменяются незначительно. Наибольшее удлинение фаз сочетается с формированием листьев и корней и с периодами налива и созревания зерна. Меньше всего меняется длина фаз в периоды формирования колоса и выхода его из влагалища (табл. 28, рис. 20). Из рис. 20 видно, что во все фазы развития, исключая фазу трубкование — колошение, суточные приросты пшеницы при $6-7^{\circ}$ меньше, чем при $15-20^{\circ}$. В фазу же трубкование — колошение

приросты на «холоде» превысили приросты на «тепле». Прирост сухого вещества надземной массы при низких температурах идет до конца вегетации, в то время как на тепле к концу вегетации наблюдается убыль сухого вещества. У всех зерновых влияние температуры почвы на продолжительность отдельных фаз аналогично влиянию ее на пшеницу.



Рис. 19. Влияние различных температур почвы в течение всего вегетационного периода на рост и развитие яровой пшеницы сорта Диамант.

1 — 15—20°, 2 — 12—14°, 3 — 8—10°, 4 — 6—7°.

Таблица 28

Влияние температуры почвы на продолжительность межфазных периодов и длину вегетационного периода пшеницы сорта Скала

Температура почвы, град.	Продолжительность периодов, дни								
	посев— всходы	всходы— 3-й лист	3-й лист— трубкование	трубкование— колошение	колошение— молочная спелость	молочная— восковая спелость	посев— колошение	колошение— созревание	посев— созревание
6—7	11	23	14	20	32	24	68	56	124
8—10	9	20	14	20	22	21	63	43	106
12—14	6	15	10	19	17	14	50	31	81
15—20	5	13	10	20	17	13	48	30	78

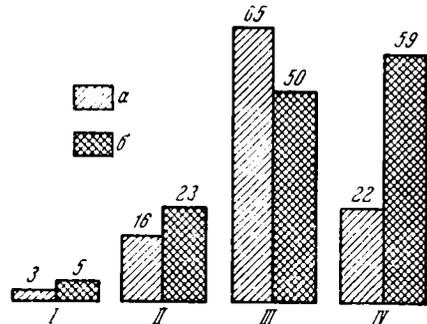
**Влияние температуры почвы на продолжительность межфазных периодов
и длину вегетационного периода зернобобовых**

Температура почвы, град.	Продолжительность периодов, дни						
	посев — всходы	всходы — 1-й настоя- щий лист	1-й — 3-й лист	3-й лист — цветение	цветение — формирование бобов	формирование бобов — созре- вание	посев — созревание
Горох, сорт Торсдаг							
4—5	22	8	5	31	—	—	—
7—9	12	5	5	27	13	—	—
10—12	9	4	4	28	11	23	79
18—22	4	3	4	26	11	19	68
25—30	5	3	4	28	10	21	70
Бобы кормовые							
4—5	23	12	5	33	—	—	—
7—9	14	8	7	26	29	—	—
10—12	9	6	6	25	30	21	97
18—22	5	2	5	30	26	18	86
25—30	5	4	5	32	24	15	85
Соя, сорт Победа							
10—12	12	5	9	35	17	24	102
18—22	5	2	8	36	13	19	83

У бобовых культур (табл. 29) сохраняется примерно та же закономерность, что и у злаков. Низкие температуры почвы оказы-

Рис. 20. Суточные приросты сухого вещества в миллиграммах на одно растение у пшеницы за межфазные периоды.

a — «холод», 5—7°, *б* — «тепло», 15—20°;
I — всходы — третий лист, II — третий лист — трубкование, III — трубкование — колосшение, IV — колосшение — молочная спелость.



вают наибольшее влияние в начале вегетации, которое по мере возмужания растения ослабевает, хотя и сохраняется до последних фаз развития.

В опытах Х. В. Флерова и С. И. Якубцова [375] хлопчатник при 25 и 30° созрел на две недели раньше, чем при 20°. При этом сухая масса при 25 и 30° была в 3 раза больше, чем при 20°, а урожай сырца — в 8 раз.

Опыты Л. Н. Бабушкина [22] и Х. Х. Енилеева [107] подтвердили реакцию хлопчатника на повышенные температуры.

Воздействие пониженной температуры почвы (6—7°) в отдельные периоды онтогенеза по-разному сказывается как на продолжительности фаз развития, так и на продуктивности растений (табл. 30 и 31). Онтогенез злаковых растений в опытах был разделен условно на четыре периода: от посева до 3-го листа (прохождение стадии яровизации), от 3-го листа до трубкования (формирование колосков колоса, прохождение световой стадии), от трубкования до колошения (формирование половых клеток), от колошения до созревания (формирование и созревание зерна).

Из наших данных следует (табл. 30, 31), что продолжительность вегетационного периода не пропорциональна продолжительности воздействия низкой температуры почвы, если последняя наблюдается в разные периоды онтогенеза. Влияние пониженной температуры почвы на продолжительность фаз развития тем сильнее, чем ниже температура и чем моложе растение.

Таблица 30

Влияние пониженной температуры почвы в разные периоды онтогенеза на продолжительность межфазных периодов яровой пшеницы сорта Диамант

Варианты опыта по периодам				Продолжительность воздействия пониженной температуры, дни	Продолжительность периодов, дни						
1	2	3	4		посев— всходы	всходы— 3-лист	3-й лист— трубкование	трубкование— колошение	колошение— созревание	посев—коло- шение	посев—созре- вание
Т	Т	Т	Т	—	5	15	11	19	37	50	87
Х	Т	Т	Т	31	12	19	12	20	46	63	109
Т	Х	Т	Т	23	5	15	23	14	40	57	97
Т	Т	Х	Т	10	5	15	11	20	39	51	90
Т	Т	Т	Х	38	5	15	11	19	38	50	88
Х	Х	Т	Т	48	12	19	17	17	45	65	110
Т	Т	Х	Х	48	5	15	11	20	38	51	89
Т	Х	Х	Т	36	5	15	23	14	40	57	97
Х	Т	Т	Х	31+47	12	19	12	19	47	62	109
Х	Х	Х	Х	127	12	19	17	20	59	68	127

Примечание. Здесь и в табл. 31, 33 Т — «тепло», температура почвы 15—20°, Х — «холод», температура почвы 6—7°.

Пониженная температура почвы в первый период — от посева до 3-го листа — удлиняет продолжительность не только этой фазы развития, но и последующих. В последних опытах этот период был

Влияние пониженной температуры почвы в разные периоды онтогенеза яровой пшеницы сорта Диамант на урожай и его распределение

Варианты опыта по периодам				Урожай воздушно-сухой массы, г на сосуд				Распределение урожая, %		
1	2	3	4	общий	зерна	соломы	корней	зерно	солома	корни
T	T	T	T	40,9	14,7	20,5	5,7	36	50	14
X	T	T	T	37,0	13,4	17,7	5,9	36	48	16
T	X	T	T	41,2	15,1	22,2	6,9	34	50	16
T	T	X	T	37,6	9,6	20,5	7,5	26	54	20
T	T	T	X	40,6	11,5	21,8	7,3	28	54	18
X	X	T	T	46,9	14,7	24,0	8,2	32	51	17
T	T	X	X	38,5	8,4	20,2	9,9	22	54	26
T	X	X	T	40,6	13,9	19,8	6,9	34	49	17
X	T	T	X	37,6	11,1	17,7	8,8	30	47	23
X	X	X	X	48,4	11,4	25,6	11,4	24	52	24

разделен на два — от посева до всходов и от всходов до 3-го листа; закономерность была точно такой же. Во второй период — от 3-го листа до трубкования — влияние пониженной температуры остается сильным; оно отражается как на продолжительности этой фазы, так и на последующих. В последние периоды онтогенеза — от трубкования до колошения и от колошения до созревания — пониженная температура почвы почти не влияет на развитие растения. В этот период скорость развития определяется температурой воздуха.

Иными словами, влияние пониженной температуры почвы на процессы развития наблюдается только в период прохождения растением стадий яровизации и световой, т. е. до тех пор, пока точка роста стебля не выйдет из-под воздействия низкой температуры почвы. На этих этапах влияние температуры почвы сказывается подобно влиянию короткого дня, как это было отмечено В. И. Разумовым и М. И. Смирновой [300, 301].

У двудольных растений (горох и кормовые бобы) закономерности остаются такими же, как и у злаков. Из табл. 32 видно, что временное действие низких температур на кормовые бобы в первые 30 дней вегетации (различные температурные условия весны) оказывает такое же влияние на начало цветения, как и постоянное действие этих температур, но сила его уменьшена при 4—5 и 7—9°. Чем холодней весна, тем пагубней ее последствия. Перемещение растений после 30-дневного их выращивания при температуре вегетационного домика в условия с различными температурами почвы в дальнейшем не отражается на времени начала цветения. Продуктивность растений в этом случае резко снижается только при крайне низкой температуре (4—5°). В остальных

случаях продуктивность растений снижается меньше и зависит от степени понижения температуры почвы.

Таблица 32

Влияние пониженных температур в зоне корней в различные периоды онтогенеза на наступление цветения и общую продуктивность кормовых бобов

Заданные температурные условия в зоне корней, град.	Посев — начало цветения, дни	Урожай воздушно-сухой массы					
		общий		надземные части		корни	
		г	%	г	%	г	%
При заданных температурах почвы постоянно							
4—5	72	1,6	20	1,0	16	0,6	33
7—9	54	5,0	62	2,9	46	2,1	117
10—12	45	5,7	70	4,0	64	1,7	95
18—20	40	9,8	121	7,3	116	2,5	119
Первые 30 дней от посева при заданных температурах почвы, затем — в вегетационном домике							
4—5	57	3,6	44	2,8	44	0,8	44
7—9	50	5,7	70	4,6	73	1,1	61
10—12	44	7,0	86	5,8	92	1,2	67
18—20	40	9,1	113	7,5	119	1,6	89
Первые 30 дней в вегетационном домике, затем — при заданных температурах почвы							
4—5	42	3,5	43	2,6	41	0,9	50
7—9	42	6,9	85	5,7	90	1,2	67
10—12	42	6,3	78	4,6	73	1,7	95
18—20	40	7,3	90	5,6	89	1,7	95
В вегетационном домике постоянно							
15—22	40	8,1	100	6,3	100	1,8	100

При воздействии пониженной температуры почвы благодаря более продолжительному вегетационному периоду общий урожай может быть иногда даже выше, чем за короткий период без охлаждения почвы. Но при пониженных температурах всегда снижается доля зерна в урожае и возрастает доля корней. Это в полной мере относится как к случаю воздействия пониженной температуры в течение всей вегетации, так и в отдельные ее периоды. Если на наступлении фаз ее влияние сказывается наиболее сильно в первые периоды онтогенеза, то на продуктивности — в конце его (см. табл. 31).

Как видно из табл. 31, влияние пониженной температуры почвы на урожай зерна отрицательно во все периоды онтогенеза и наиболее сильно, как уже отмечено, в последние. Исключением является период от 3-го листа до трубкования (световая стадия развития). Пониженные температуры почвы в этот период не

уменьшают урожай зерна, скорее всего, здесь имеется тенденция к его повышению, что становится закономерностью, если температуры в этот период будут умеренно низкими. Высокие температуры почвы (свыше 20°) во время световой стадии действуют отрицательно. Это подтверждается наблюдением за урожаем полевых культур в зависимости от погодных условий. Если в период после всходов стоит жаркая (даже не сухая) погода, то это отрицательно сказывается на урожае яровых культур. Так, в 1948 г. из-за жаркой погоды после появления всходов пшеницы на Соликамской сельскохозяйственной опытной станции ее урожай был на 9 ц/га ниже, чем в 1949 г. при таких же условиях, если исключить влияние температурного фактора в указанный выше период.

Таблица 33

Влияние «тепла» (15—20°) на фоне пониженных температур (6—7°) на урожай (г на сосуд) и его распределение между зерном, соломой и корнями у яровой пшеницы сорта Скала

Периоды воздействия «тепла»				Общий урожай	Зерно	Солома	Корни	Зерно в урожае, %
1	2	3	4					
X	X	X	X	28,4	5,1	14,3	9,0	18
T	X	X	X	31,1	7,4	14,7	9,0	24
X	T	X	X	25,8	3,2	15,7	6,9	12
X	X	T	X	31,7	8,9	16,6	6,2	28
X	X	X	T	29,9	7,9	16,3	5,7	26
T	T	T	T	33,9	12,3	18,7	2,9	36

На фоне пониженных температур почвы наименьший урожай был получен именно в опыте по влиянию «тепла» в период от 3-го листа до трубкавания (табл. 33).

По данным многих исследователей [251, 327, 328] и по нашим данным (см. табл. 32), наиболее отрицательно сказывается на урожае низкая температура почвы в период после трубкавания. Этот период В. А. Новиков [257] и В. А. Новиков, В. М. Бурень [258] выделяют в третью стадию развития растений. В. А. Новиковым [257, 258] и его сотрудниками [26, 27, 244, 67] установлено, что на третьей стадии развития растениям требуется более высокая температура. По последним данным [259, 260] у кукурузы биологическим нулем прохождения третьей стадии является температура 10°, а у пшеницы сортов Акмолипка I и Лютесценс 758—7°, у высокогорных — около метеорологического нуля.

Особенно сильно снижается урожай, если низкая температура почвы в это время сочетается с ее пониженной влажностью. Так, в опыте с пшеницей при сочетании температуры 6—7° с влажностью почвы 30% полной влагоемкости в период от трубкавания до колошения урожай зерна снизился против контроля в 3,5 раза без снижения урожая соломы.

При пониженных температурах почвы (ниже 10°) в течение всего вегетационного периода интенсивность процессов роста снижается, изменяется соотношение между зерном, соломой и корнями в сторону снижения урожая зерна и увеличения массы корней (рис. 21).

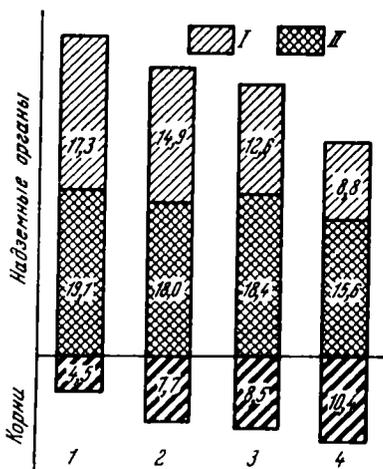


Рис. 21. Влияние температуры почвы на распределение общего урожая у ячменя между зерном, соломой и корнями (расчет на сосуд).

I — зерно, II — солома; 1 — 15—20°, 2 — 12—14°, 3 — 8—10°, 4 — 6—7°.

ных крахмала приведены в табл. 36, внешний вид растений этого опыта показан на рис. 23 (растения 2, 8, 4 и 3-го вариантов опыта — табл. 36).

Онтогенез растений картофеля был разделен на 3 периода:

1) посев — всходы, 2) всходы — цветение, 3) цветение — созревание.

Из данных этого опыта можно сделать следующие выводы:

1. Наиболее отрицательно пониженная температура почвы влияет на продуктивность картофеля в период от появления всходов до цветения, т. е. в период формирования листьев, стеблей и корней.

2. Охлаждение почвы в период от посева до всходов почти не сказывается на урожае.

3. Пониженная температура в период формирования клубней влияет положительно или не снижает продуктивности растений.

4. Перестановка растений с «тепла» на «холод» приостанавливает рост вегетативных органов и вызывает преждевременное усиленное клубнеобразование. Если такая перестановка произведена

Зависимость продуктивности отдельных культур от температуры почвы

Для холодостойких зерновых и бобовых на Севере и в Сибири оптимальной является температура почвы от 15 до 25° (рис. 22). При низких температурах продуктивность всех культур снижается. При превышении оптимальной температуры продуктивность зерновых и других холодостойких культур снижается, а продуктивность теплолюбивых повышается (табл. 34, 35).

Результаты опытов по влиянию пониженной (8—14°) и повышенной (20—25°) температур в разные периоды роста и развития на урожай картофеля, содержание в клубнях крахмала приведены в табл. 36, внешний вид растений

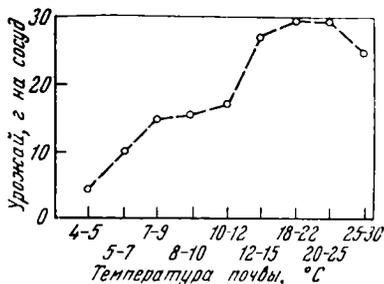


Рис. 22. Влияние различных температур почвы на продуктивность кормовых бобов.

Влияние температуры почвы на урожай различных культур (г на сосуд)

Температура почвы, град.	Пшеница (зерно)	Ячмень (зерно)	Овес (зерно)	Помидоры (плоды)	Огурцы (плоды)
6—7	Не созрело	10,1	4,9	Плоды не образовались	Погибли
18—20	10,5	18,5	15,5	361	558
20—25	10,0	—	—	403	660
25—30	6,8	—	—	435	680
18—20 днем, 8—12 ночью	9,5	—	—	187	459

Таблица 35

Влияние температуры почвы на урожай томатов (г на растение)
Вегетационный опыт

Температура почвы, град.	Плоды		Воздушно-сухой вес вегетативных органов			Отношение веса плодов к весу вегетативных органов
	г	созревшие на корню, %	стебли и листья	корни	общий	
6—10	32	38	8,2	1,0	9,2	3
10—14	132	68	9,1	1,4	10,5	12
15—20	379	84	19,3	3,2	22,5	16
20—25	538	81	21,0	2,3	23,3	25

Таблица 36

Влияние пониженной и повышенной температуры по периодам на рост и развитие картофеля сорта Приекульский

Вариант опыта	Виды воздействия „тепла“ и „холода“			Урожай на сосуд (ботва и корни в воздушно-сухом состоянии), % от контроля			Содержание крахмала в клубнях, %	Высота ботвы, см
	1	2	3	клубней	ботвы	корней		
1	Контроль (15—20°)			100	100	100	13,6	51
2	„Холод“			76	86	177	13,6	41
3	„Тепло“			113	92	113	14,2	50
4	X	T	T	93	118	100	14,1	51
5	T	X	T	68	82	147	11,8	30
6	T	T	X	104	86	100	16,2	49
7	X	X	T	94	103	171	16,1	52
8	T	X	X	51	62	127	10,1	30
9	X	T	X	96	100	156	13,3	51

Примечание. T — «тепло», 20—25°, X — «холод», 8—14°.

после появления всходов, то форма куста становится карликовой и продуктивность снижается (рис. 23, 2).

5. Охлаждение корней картофеля с начала вегетации задерживает процесс старения куста, охлаждение же во второй половине вегетации, наоборот, ускоряет старение. Поэтому охлаждение почвы в первые периоды способствует усилению роста вегетативных органов, особенно корней, в последний период — к преждевременной остановке роста. Подогрев почвы ускоряет старение куста.



Рис. 23. Влияние изменения температуры почвы в разные периоды онтогенеза на внешний вид картофеля сорта Прикульский ранний по вариантам (см. табл. 36).

1 — ХХХ, 2 — ТХХ, 3 — ХТТ, 4 — ТТТ.

6. Повышенные температуры ускоряют рост клубней, пониженные — замедляют его, но стимулируют новообразование клубней.

В вегетационно-полевом опыте на термоплощадке в Петрозаводске [210] влияние температуры сказалось на продуктивности различных культур не менее сильно (табл. 37).

На основании экспериментальных данных по влиянию низких и повышенных температур на продуктивность растений можно заключить, что в естественных условиях на Севере и в Сибири из-за недостатка тепла в почве продуктивность растений всех без исключения культур ниже, чем при незначительном подогреве почвы. Продуктивность еще более снижается, если почва охлаждена до 9—14°. При этом урожай репродуктивных органов снижается больше, чем вегетативных. Во всех проводимых опытах почва имела одинаковое плодородие, была одинаково увлажнена, удобрена, а результат зависел от ее температуры.

В опытах Уиллиса, Ларсена и Киркхема [369], проведенных с кукурузой в штате Айова (США) с подогревом и мульчированием

**Влияние низкой и повышенной температуры почвы в течение всей вегетации
на продуктивность различных культур**

Варианты опыта	Урожай					
	общий		продуктивной части (зерна, клубней)		соломы	
	г	%	г	%	г	%

Картофель, сорт Прикульский ранний (клубни с одного растения)

Контроль (12— 18°)	—	—	500	100	—	—
«Холод» (9— 14°)	—	—	340	68	—	—
«Тепло» (18— 25°)	—	—	970	194	—	—

Капуста, сорт Слава (товарные кочаны с одного растения)

Контроль	—	—	2610	100	—	—
«Холод»	—	—	2740	103	—	—
«Тепло»	—	—	3860	143	—	—

Кукуруза, сорт Стерлинг (сырой вес одного растения)

Контроль	75	100	—	—	—	—
«Холод»	28	37	—	—	—	—
«Тепло»	1137	1502	—	—	—	—

Горох сахарный, сорт Жегалова Г-112 (на один погонный метр рядка)

Контроль	17,5	100	6,8	100	10,7	100
«Холод»	14,2	81	3,6	53	10,6	99
«Тепло»	33,4	190	10,2	150	23,2	213

Бобы, сорт Черные русские (на один погонный метр рядка)

Контроль	47,6	100	15,0	100	31,6	100
«Холод»	37,4	82	9,6	64	27,8	88
«Тепло»	59,2	129	25,6	172	33,6	107

Бобы, сорт Белорусские (на один погонный метр рядка)

Контроль	47,7	100	13,2	100	34,5	100
«Холод»	25,0	52	7,0	53	18,0	53
«Тепло»	62,4	130	23,0	174	39,4	114

в полевых и лабораторных условиях, было показано, что скорость роста при температурах от 15,6 до 26,7° соответствует закону Вант-Гоффа. Повышение температуры почвы в полевых условиях на 6—7° (с 20 до 26,7°) ускорило созревание на 20 дней и увеличило урожай зерна с 72,9 до 80,9 ц/га.

По данным А. А. Исаковой и Е. М. Красновой [127], водяной рис в Костромской области имел следующую зависимость роста от среднесуточной температуры почвы:

Среднесуточная температура, град.	14,2—16,0	16,1—19,0	19,1—20,4
Среднесуточный прирост стеблей, см.	2,7	3,1	4,2

По данным И. Я. Шарова [387], пониженные температуры почвы (10—15°) в период от всходов до цветения у льна при хорошей обеспеченности влагой увеличивают высоту растений и техническую длину стебля. Переход температуры через 17—25° в это время приводит к снижению высоты растений.

Опыты Пробстинга [286], проведенные в Калифорнийском университете с двумя сортами земляники при разных температурах в зоне корней и при одинаковой температуре воздуха, показали, что наилучшей была температура от 18 до 24°. Понижение температуры до 7,2° и повышение до 32,2° сказывалось отрицательно на росте и накоплении сухого веса.

Как уже отмечалось, световые условия на Севере и в Сибири благоприятны для выращивания растений уже в марте, но им недостает тепла. Поэтому подогрев почвы в ранневесенний период сказывается положительно как на теплолюбивых, так и на холодостойких растениях и на Севере и в Сибири. Об этом говорят результаты опытов, проведенных в последние годы на термощадке с электроподогревом [210].

В апреле—мае почва с помощью закопанных в нее электропроводов нагревалась до 20°. В дальнейшем на электроподогреве и без него выращивались различные культуры, преимущественно овощные (опыты проводили М. И. Хабардин и А. Г. Малышева). Для теплолюбивых культур дополнительно в отдельных случаях применялось укрытие из полиэтиленовой пленки [207]. Подогрев оказал незначительное положительное влияние на такие зерновые культуры, как ячмень и пшеница (прибавка 15—20%), но особенно хорошо влиял на овощные растения.

Лук-батун и шнитт-лук выращивались из семян. Опыт начинался на следующий год весной со включения электрообогрева. В 1967 г. он был включен 17 апреля. Уже к 1 мая лук-батун был в фазе технической спелости (рис. 24 а), его продуктивность от электроподогрева повысилась в 5—7 раз. Такие же примерно показатели были и у шнитт-лука. Выход готовой к употреблению продукции лука-батуна и шнитт-лука ускорялся на 20—30 дней.

Лук на перо. Опыт был проведен с сортом Бессоновский, посадка произведена выборочно. Выход продукции на перо под

a)



б)

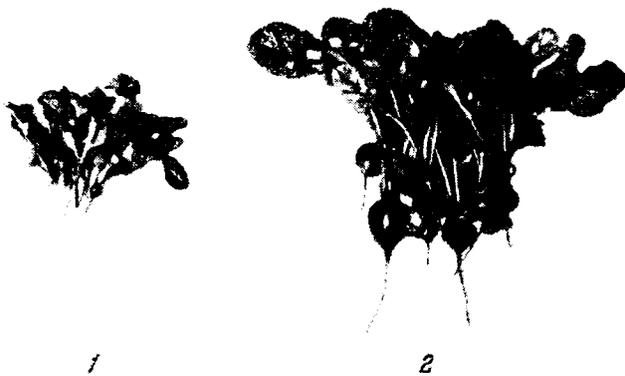


Рис. 24. Влияние весеннего электроподогрева почвы на лук-батун (*a*) и редис (*б*) (фото 30 апреля и 5 мая).

1 — без подогрева, 2 — электроподогрев почвы (до 20°).

влиянием подогрева возрос в 2 раза (посадка производилась 10 мая, учет — 4 июня).

Щавель. Растения щавеля 15 июня имели на электроподогреве массу растения в 4,5 раза выше, чем на контроле без подогрева.



Рис. 25. Влияние весеннего электроподогрева почвы и укрытия растений полиэтиленовой пленкой на огурцы сорта Перосимые.

a — начало вегетации, *б* — начало плодоношения; 1 — без подогрева, 2 — разогрев + пленка, 3 — пленка без подогрева, 4 — пленка + подогрев.

Редис, сорт Нет подобных (рис. 24 б). Созрел на электроподогреве на 20 дней раньше, чем без подогрева, и урожай при подогреве превысил урожай без подогрева в 2,3 раза.

Опыты с огурцами (рис. 25), томатами и ремонтантной земляникой проводилась по следующей схеме:

- 1) без подогрева и укрытия полиэтиленовой пленкой;
- 2) подогрев + пленка; до посева растений с 17 апреля почва

была прогрета до 20°, покрыта пленкой, после этого подогрев больше не включался (у ремонтантной земляники был постоянный подогрев без пленки);

3) пленка без подогрева;

4) пленка + постоянный подогрев почвы.

Как видно из данных, приведенных в табл. 38, электроподогрев почвы, покрытой пленкой, оказался высокоэффективным средством повышения продуктивности теплолюбивых растений. Прогрев почвы перед покрытием ее пленкой во всех случаях также повышал урожай по сравнению с контролем (непрогретая почва, укрытая пленкой).

Опыты с электроподогревом почвы еще раз подтверждают мысль, что в условиях Севера и Сибири недостаток тепла в почве является причиной, снижающей продуктивность растений, затягивая их созревание. С практической точки зрения наибольший интерес представляет выявление закономерностей влияния низких температур в начале вегетации, так как в той или иной мере это имеет место в весенний период повсюду, и особенно в Сибири. Из табл. 39 видно, что воздействие низкой температуры в начале вегетации растений даже только в период посев—всходы оказывает существенное влияние. Последнее прежде всего выражается в удлинении вегетационного периода и, как правило, в значительном снижении урожая (табл. 39), которое происходит из-за снижения озерненности колоса. Была получена следующая структура колоса яровой пшеницы сорта Диамант (среднее из 10 колосеб):

	Контроль (15—20°)	В период от посева до 3-го листа 6—8°, затем 15—20°
Длина колоса, см	9,4	8,4
Колосков в колосе	13,7	12,6
Продуктивных колосков	11,5	10,6
Цветков в колосе	53,7	38,0
Зерен в колосе	29,0	18,4
(крупность зерна была выше в опыте).		

Подобные факты уменьшения конечной продуктивности при действии низких температур почвы наблюдаются и у других культур. Например, у кормовых бобов при воздействии пониженных температур только в первые 30 дней вегетации урожай снизился по фазам развития (табл. 40).

У гречихи, сорт Белорусская Тулунской репродукции, в зависимости от температурных условий в начале вегетации (до 2-го настоящего листа температура почвы была 8—10°, после чего растения ставились в одинаковые температурные условия), был получен сниженный урожай зерна: при 18—20° — 5,5 г (на сосуд), при 8—10° — 4,7 г.

Большое влияние на конечную продуктивность растений оказывает кратковременное воздействие низких температур почвы в период активной вегетации. Так, в опытах В. А. Воробьева растения кормовых бобов после появления 3-го—4-го листа

**Влияние весеннего электроподогрева и укрытия полиэтиленовой пленкой
на урожай плодов огурцов, томатов и ремонтантной земляники**

Вариант опыта	Урожай	
	кг/м ²	%
Огурцы, сорт Неросимые		
Без подогрева	3,47	51
Разогрев+пленка	10,96	162
Пленка без подогрева	6,78	100
Пленка+подогрев	15,42	228
Томаты, сорт Штамбовый Алпатьева (в скобках — урожай красных плодов)		
Без подогрева	3,92 (1,52)	87 (58)
Разогрев+пленка	5,22 (3,97)	116 (152)
Пленка без подогрева	4,50 (2,60)	100 (100)
Пленка+подогрев	11,20 (3,85)	249 (150)
Ремонтантная земляника, сорт Ада ¹ (в скобках — урожай, собранный в июне)		
Без подогрева	0,23 (0,029)	99 (90)
Подогрев постоянно без пленки	1,11 (0,176)	480 (550)
Пленка без подогрева	0,231 (0,032)	100 (100)
Пленка+подогрев	(1,085)	

¹ По данным А. Г. Малышевой.

Таблица 39

**Влияние низких температур почвы в начале вегетации на конечный урожай
зерна (на сосуд) у различных сортов яровой пшеницы**

Сорт яровой пшеницы	Контроль, температура почвы 15—20°		Температура почвы 6—8° в периоды					
			посев—всхо- ды		всходы— 3-й лист		посев— 3-й лист	
	г	%	г	%	г	%	г	%
Лютеценс 62	8,9	100	5,7	64	6,9	78	6,0	67
Гарнет	7,6	100	6,7	88	4,9	64	4,8	63
Диамант	8,9	100	6,8	76	6,9	78	6,1	69

Влияние низких температур почвы в первые 30 дней от посева на последующий урожай (г на сосуд) кормовых бобов по фазам развития

Температура почвы, град.	5 листьев	Бутонизация	Цветение	Формирование бобиков
4—5	2,4	3,6	5,5	7,6
7—9	3,1	5,4	8,9	17,0
10—12	3,9	5,4	8,9	20,9
18—22	4,1	8,2	13,4	27,0

Примечание. После 30-дневного охлаждения сосуды с растениями помещали в одинаковые температурные условия вегетационного домика.

ставились на 5, 10, 15 дней в корневой термостат с температурой 5—7°. Во всех вариантах этого опыта наблюдалось снижение урожая (табл. 41).

Таблица 41

Влияние кратковременных охлаждений почвы в период вегетации кормовых бобов (сорт Полевая жемчужина) на урожай (на сосуд)

Вариант опыта	Общий		Зерно	
	г	%	г	%
Контроль (без охлаждения корней)	35,79	100	3,10	100
Охлаждение				
5 суток	34,97	97	2,65	85
10 суток	34,09	95	1,24	40
15 суток	28,41	80	0,72	23

Примечание. До охлаждения корней растения до 3—4 листьев развивались в условиях вегетационного домика при температуре почвы 15—22°.

В опытах И. И. Туманова и Р. Л. Винокур [362] с лимоном было также показано, что, чем ниже температура почвы, тем медленней идут ростовые процессы, тем больше снижается активность всех физиологических процессов.

Разобранный выше экспериментальный материал показывает внешнюю картину влияния низких температур почвы на вегетационный период и урожай растений. Воздействие низких температур почвы в любой период вегетации сказывается, как правило, отрицательно на росте и развитии: длина вегетационного периода увеличивается, а продуктивность растений, особенно урожай репродуктивных органов, снижается. Следует отметить, что если по влиянию низких температур почвы на рост, развитие и продуктивность растений накоплен довольно большой экспериментальный

материал, то этого нельзя сказать о влиянии низких температур на такие физиологические процессы, как водный режим, фотосинтез и дыхание.

Влияние температуры почвы на водный режим растений

В начале нашего столетия П. С. Коссовичем [190] были проведены исследования по испарению воды растениями, произрастающими в начале вегетации на холодной почве. Им было обнаружено, что если овес в период от посева до кущения растет при температуре почвы 6—8°, то наблюдается длительное последствие, состоящее в более экономном расходовании воды на транспирацию (почти в 2 раза по сравнению с растениями, растущими при 12—17 и 25—30°).

Обнаруженное Коссовичем явление последствия на испаряющую способность растений пониженных температур не было впоследствии ни опровергнуто, ни подтверждено. В целях его проверки нами были проведены специальные опыты [178]. Опыты проводились, как и у Коссовича, с овсом, а также с ячменем, растения выращивались в таких же вегетационных сосудах. Пониженные и повышенные температуры почвы получали в термовегетационном домике. Почва супесчаная, удобренная NPK, повторность шестикратная. Температура почвы 6—8° («холод»), 15—20° (контроль) и 20—25° («тепло»). Полив по весу до 60% полной влагоемкости почвы. На сосуд взято 10 растений. Интенсивность транспирации листьев определялась методом быстрого взвешивания на торсионных весах с шестиминутной экспозицией, а также по методу, применяемому П. С. Коссовичем [190]. В последнем случае побеги срезали под водой и помещали в цилиндры, где их закрепляли хорошо подогнанными половинками пробок с выемками для побега. Пробки дополнительно замазывали пластилином. После помещения побегов в цилиндры каждый взвешивали вместе с растением в те же часы, в которые это проделывал Коссович.

При одновременном посеве на почве с различными температурами наступление фаз развития при низкой температуре запаздывает, при повышенной — ускоряется. Чтобы иметь одинаковое развитие растения в контрольном варианте, посев был произведен на 20 дней позднее, чем в холодном. В результате момент образования 3-го листа на «холоде» и в контроле наступил одновременно, что позволило изучать действие температуры почвы у одинаково развитых растений. В фазу образования 3-го листа часть сосудов с растениями была переставлена с «холода» на контроль, чтобы в дальнейшем изучать последствие низких температур на транспирацию, как это делал Коссович (растения ячменя были переставлены также с «тепла» на «холод»).

На рис. 26 приводятся данные по действию и последствию низких температур у овса в различные периоды онтогенеза на интенсивность транспирации, а на рис. 27 — у ячменя. Как видно из хода кривых транспирации, непосредственное действие темпе-

ратур почвы состоит в снижении интенсивности транспирации при пониженных температурах почвы и усилении ее при повышенных. Изучение последствия «холода» и «тепла» на транспирацию проводили через 10 дней после перестановки растений. Было обнаружено, что растения, переставленные с «холода» на «тепло», в дальнейшем транспирируют так же, как растения, постоянно

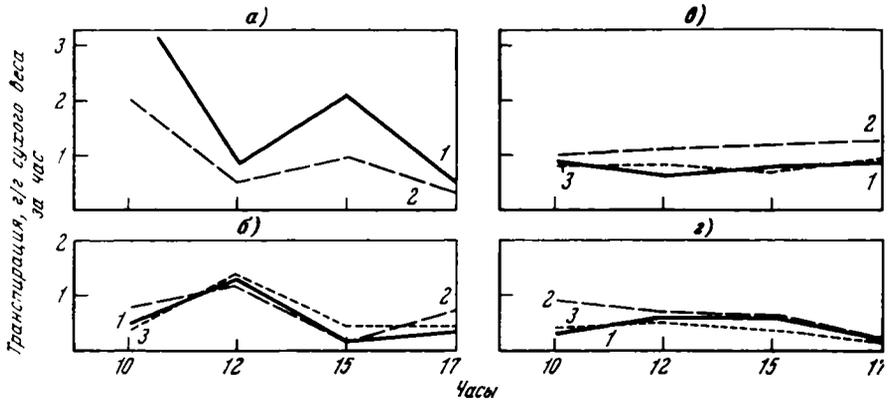


Рис. 26. Действие и последствие пониженных температур почвы (6—8°) на интенсивность транспирации листьев овса.

a — непосредственное действие в фазу кушения; последствие: *б* — в фазу трубкавания, *в* — в фазу выметывания, *г* — в фазу молочной спелости; 1 — «тепло», 2 — «холод», 3 — с «холода» на «тепло» (последствие).

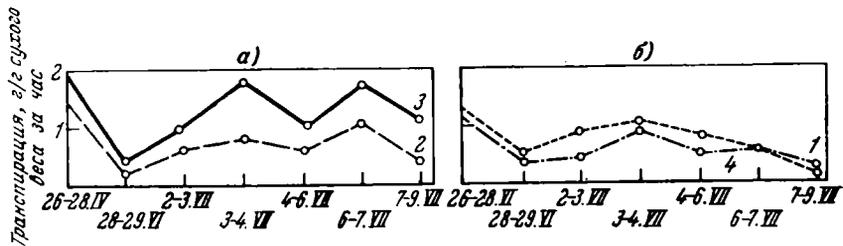


Рис. 27. Последствие низкой (*a*) и повышенной (*б*) температуры почвы (20—25°) на интенсивность транспирации листьев ячменя в фазу трех листьев.

1 — «тепло», 2 — «холод», 3 — с «холода» на «тепло», 4 — с «тепла» на «холод».

растущие на «тепле»; растения, переставленные с «тепла» на «холод», транспирируют, как растения, постоянно растущие на «холоде».

Неоднократное определение транспирации по методу Коссовича (срезанные побеги помещали в цилиндры с водой и затем взвешивали) всегда давало очень пестрые результаты. Методика оказалась несовершенной, что, по нашему мнению, привело Коссовича к неправильным выводам [178]. Метод быстрого взвешивания отрезанных листьев дает более четкие данные и, по нашему убеж-

дению, точнее отображает естественный ход транспирации у растений.

В результате тщательно проведенных опытов было установлено, что длительного последствия температур почвы на интенсивность транспирации нет. Транспирация зависит от условий окружающей среды в момент ее определения. Правда, перемещение растений с «тепла» на «холод» в первый период вызывает явление, подобное шоку, но у холодостойких растений оно быстро проходит.

У теплолюбивых растений, например у кукурузы, под влиянием низкой температуры почвы снижается содержание свободной воды и повышается содержание связанной. У холодостойких растений такой отчетливой закономерности нет (табл. 42).

Таблица 42

Содержание связанной и свободной воды (%) у ячменя и кукурузы в зависимости от температуры почвы

Фаза развития	Теплая почва			Холодная почва		
	общая вода	свободная вода	связанная вода	общая вода	свободная вода	связанная вода
Я ч м е н ь ¹						
Три листа	82	21,9	60,1	82	22,5	59,5
Трубкавание	80	25,3	54,7	81	19,8	61,2
Колошение	83	25,8	57,2	80	29,9	50,1
Цветение	80	25,3	54,7	80	28,5	51,5
К у к у р у з а ²						
Три листа	87	11,6	75,4	82	9,3	72,7
Пять листьев	82	21,6	60,4	82	19,3	72,7
Шесть листьев	79	27,4	51,6	78	20,4	57,6
Метелка	79	26,8	52,2	78	20,1	57,9

¹ Для ячменя холодная почва 6—7°.

² Для кукурузы холодная почва 10—12°.

Мы обратили внимание на связь интенсивности транспирации с условиями минерального питания растений. Прямыми определениями было установлено, что растения с делянок, не получивших полного удобрения, транспирируют значительно слабей, чем растения с делянок, где удобрение внесено полностью. Особенно резко снижается интенсивность транспирации при недостатке фосфора в почве. Поэтому нельзя не отметить факт совпадения периода снижения интенсивности транспирации с пониженным содержанием в растениях зольных веществ, особенно фосфора [349, 350, 150].

В опытах, проведенных студенткой-дипломницей Л. В. Быкадовой в 1963 г., было установлено, что на единицу сухого вещества у пшеницы и кукурузы расходуется воды в 2 раза меньше на

почве, получившей полное минеральное удобрение. Эта закономерность более отчетливо выражена на холодной почве, особенно при повышенном фосфорном питании.

При изучении водного режима растений на холодных почвах нельзя не учитывать изменений физического состояния воды в зависимости от температуры. Например, вязкость воды в зависимости от температуры изменяется так: 0° — 100%, 10° — 73%, 20° — 56%, 30° — 45%, 40° — 36%.

Растворимость твердых тел при повышении температуры возрастает, газов — уменьшается; последнее не может не сказаться как на водном режиме, так и на других физиологических процессах. Так, коэффициент завядания, по данным Е. С. Павловой [265], изменялся в зависимости от температуры почвы (% воды в почве: в момент потери тургора растениями):

	30°	8°
Мощный чернозем	16,5	17,9
Обыкновенный чернозем	20,4	26,6
Суглинок	16,9	22,2
Супесь	6,7	8,8

Следовательно, колебание температуры, изменяя физическое состояние воды, влияет на способность растений использовать воду из холодной почвы.

Влияние низких температур почвы на водный режим растений в условиях Крайнего Севера было в свое время довольно обстоятельно изучено В. П. Дадыкиным [84]. В результате своих опытов и критического разбора литературных данных он пришел к выводу о несостоятельности теории физиологической сухости холодных почв, сформулированной Шимпером [434] на основании опытов Сакса [433]. (Напомним, что Сакс проводил опыты с табаком, тыквой и огурцами, а также с различными видами капусты.) При охлаждении растений путем погружения сосудов в тающий лед теплолюбивые растения завядали, теряя тургор. Тургор восстанавливался, как только корни снова были доведены до нормальной температуры. Вместе с тем Сакс отмечал, что корни некоторых видов капусты были способны поглощать воду и восполнять ее потерю через транспирацию при температуре около 0°.

В. П. Дадыкин [84] показал, что растения, естественно произрастающие на Севере, а также такие холодостойкие культуры, как ячмень и овес, не испытывают физиологической сухости на постоянно холодных почвах Крайнего Севера. Причиной их плохого роста является прежде всего недостаток в минеральном питании, особенно в усвоении азота. Несмотря на важность этих работ, они все же не были доведены до логического конца. И до сих пор остается открытым вопрос о наличии у растений Крайнего Севера приспособлений по использованию более вязкой, более плотной и более связанной с коллоидами почвы воды.

Остался незатронутым вопрос о водном режиме теплолюбив на Севере, для которых Шимпером и была построена теория физиологической сухости холодных почв.

Наши опыты с холодостойкими растениями в основном подтвердили выводы В. П. Дадыкина [148, 261, 150, 178]. Была показана роль дневного прогревания верхней части корневой системы в способности растений брать воду и минеральную пищу при низких температурах почвы (см. рис. 16).

Суточный ход транспирации, как и фотосинтеза, в зависимости от температуры воздуха на Севере может иметь одновершинную или двухвершинную кривую. Если в середине дня температура воздуха поднимается выше 20° , то кривая независимо от температуры почвы, как правило, будет двухвершинной, если остается ниже 20° — одновершинной (рис. 28).

У холодостойких растений влияние низкой температуры почвы на транспирацию сказывается тем сильнее, чем моложе растение.

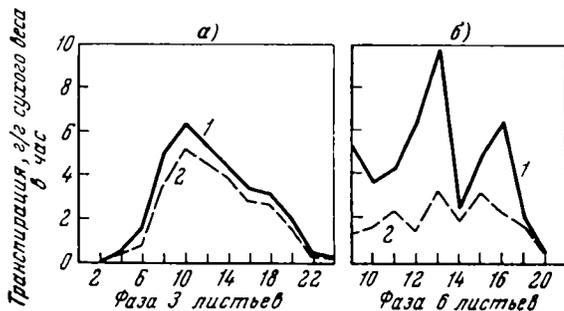


Рис. 28. Влияние низкой температуры почвы на суточный ход и интенсивность транспирации листьев ячменя (а) и кукурузы (б). Транспирация ячменя при температуре воздуха ниже 20° , кукурузы — выше 20° [261].

1 — контроль, 2 — опыт (для ячменя $6-8^{\circ}$, для кукурузы $10-12^{\circ}$).

По мере развития надземных органов растения влияние температуры почвы на транспирацию ослабевает. При перестановке вегетационных сосудов с растениями из теплой ванны в холодную у последних, как уже отмечалось, наступает своеобразный шок — интенсивность транспирации снижается (см. рис. 26, 27), останавливаются процессы роста. Адаптация наступает лишь через некоторое время. У растений в результате приостановки роста повышается содержание сахаров, осмотическое давление, что, по-видимому, и приводит к восстановлению нарушенного равновесия. У теплолюбивых растений — кукурузы, томатов, огурцов — тургор, как правило, полностью не восстанавливается. Огурцы желтеют, на них появляются некротические пятна, и они погибают. Кукуруза сохраняется довольно долго. Мы перенесли такие растения из холодной ванны в теплую через 3—4 недели после холодного воздействия.

В результате у этих растений из узла кущения выросли новые корни, появились новые листья и растения перешли в рост. При этом листья и корни, возникшие в период действия низких температур, постепенно отмирали.

У томатов при подобной перестановке отрастание наступало только у части растений и шло очень слабо. В конечном итоге растения, как правило, все же погибали.

Интенсивность транспирации у кукурузы всегда уменьшается при низких температурах в зоне корней [261, 150]. Другие тепло-

любивые растения ведут себя именно так, как в опытах Сакса. Первой, немедленной реакцией теплолюбивых растений является потеря тургора, снижение интенсивности транспирации и завядание.

В. Н. Жолкевич [112, 113] считает, что завядание надземных органов происходит не вследствие превышения транспирации над замедленной подачей воды корнями, а является результатом падения водоудерживающей способности из-за нарушения структуры плазмы и декомпенсации обмена веществ. Гибель теплолюбивых растений при низких положительных температурах наступает, по Жолкевичу, из-за преобладания распада над синтезом. Одной из вероятных причин нарушения нормальной структуры протоплазмы и необратимых сдвигов в обмене веществ может быть разрыв между получением энергии в процессе дыхания и ее эффективным потреблением. Нарушение водного режима является не первичным, а вторичным процессом [114, 115].

Из всего изложенного можно заключить, что действие низкой температуры почвы (6—8°) на овес в начальный период онтогенеза выражается в снижении интенсивности транспирации листьев. По мере роста и развития действие пониженной температуры почвы на транспирацию ослабевает.

Вывод Т. С. Коссовича о более экономном расходовании воды растениями, подвергавшимися в первый период вегетации действию низкой температуры почвы, при экспериментальной проверке не подтвердился. Интенсивность транспирации в основном зависит от условий окружающей среды в момент ее определения. Длительное последствие низких температур на интенсивность транспирации не обнаружено. Подобную же закономерность в свое время отмечали Е. А. Жемчужников и И. М. Васильев [110].

Задержка роста растений при низких температурах сопровождается повышением содержания сахаров и возрастанием осмотического давления. У теплолюбивых растений с понижением температуры почвы снижается содержание свободной и повышается содержание связанной воды в листьях. У холодостойких растений четко выраженной зависимости между содержанием свободной и связанной воды и температурой почвы нет.

Влияние низких температур почвы на фотосинтез и дыхание растений

Подробный обзор литературы по влиянию низких температур на фотосинтез и дыхание растений сделан в уже упомянутой книге П. А. Генкеля и С. В. Кушпиренко [65]. Из этого обзора следует, что оптимум для фотосинтеза лежит в диапазоне температур: для теплого климата — от 15 до 30°, для умеренных широт — от 15 до 20°. Но растения умеренных широт могут фотосинтезировать и при низких температурах, что особенно хорошо выражено у весенних эфемеров.

Авторы обзора приходят к выводу, что результаты изучения интенсивности дыхания у разных по холодостойкости растений

оказались весьма многозначными при различных пониженных температурах. При одних и тех же температурах в одном случае интенсивность дыхания снижается, в других возрастает. Взятая сама по себе интенсивность дыхания того или иного растительного объекта, как подчеркивают авторы, не всегда может показать степень его приспособленности или приспособляемости к данным условиям существования (в частности, к пониженным температурам) и не во всех случаях характеризует состояние растения. Дыхание может проявляться и как патологический процесс, что уже отмечалось выше.

Интересные исследования по влиянию низких температур в зоне корней на дыхание и фотосинтез у молодых растений кукурузы проведены С. С. Андреенко и З. В. Титовой [15, 16], С. С. Андреенко и Б. Керечки [14]. Ими показано, что снижение температуры в зоне корней кукурузы с 18—20 до 8—10° оказывает глубокое влияние на углеводный обмен, на биосинтез пигментов и фотосинтез, на интенсивность дыхания и активность окислительных ферментов. В их опытах, как и в наших [150, 151], у кукурузы при низких температурах в зоне корней биосинтез хлорофилла снижается. Это снижение сильнее всего выражено в молодых листьях. У холодостойких растений в наших опытах, наоборот, при низких температурах в зоне корней хлорофилла было больше, чем при оптимальных условиях.

В опытах А. А. Комулайнен и Е. П. Лавриненко [142] интенсивность фотосинтеза у холодостойких растений в начале вегетации понижалась при низкой температуре почвы, а во второй половине вегетации повышалась. Такая же закономерность наблюдалась и с интенсивностью дыхания.

Непосредственное влияние температура почвы оказывает на корни растений. Определение интенсивности дыхания корней пшеницы, кукурузы и картофеля [157] показало, что при повышенной температуре почвы (20—25°) у холодостойких (пшеница и картофель) и теплолюбивых (кукуруза) растений интенсивность дыхания корней примерно одинакова:

Температура в зоне корней (в скобках при определении), град.	Интенсивность дыхания		Температура в зоне корней (в скобках при определении), град.	Интенсивность дыхания	
	мг O ₂ в час на 1 г сухого веса	%		мг O ₂ в час на 1 г сухого веса	%
Пшеница			10—12 (20)	3,7	100
20—25 (20)	5,9	100	20—25 (10)	1,6	43
10—12 (10)	3,2	54	Картофель		
Кукуруза			20—25 (20)	7,7	100
20—25 (20)	5,9	100	10—12 (10)	5,2	63
10—12 (10)	1,7	29	10—12 (20)	10,1	100
			20—25 (10)	1,8	18

При пониженных же температурах дыхание корней у кукурузы снижается более резко, чем у пшеницы и картофеля. Интересен еще один факт. Если у растений, выращиваемых при температуре в зоне корней 20—25°, определять интенсивность дыхания при 10°, то как у картофеля, так и у кукурузы она резко понижается. Если же у растений, выращиваемых при 10—12°, определять интенсивность дыхания при 20°, то у картофеля наблюдается значительное повышение интенсивности дыхания, а у кукурузы повышение выражено слабей.

По-видимому, изменение интенсивности дыхания под влиянием температурного воздействия на корни предшествует другим физиологическим изменениям, в частности изменению интенсивности поглощения зольных веществ.

Уже неоднократно отмечалось, что наибольшее угнетение пониженная температура почвы создает в первые периоды онтогенеза. Картофель страдает от недостатка тепла в почве в период формирования листьев и корней. Во время клубнеобразования пониженные температуры почвы не оказывают отрицательного влияния. Эта закономерность отчетливо коррелируется с интенсивностью дыхания корней. В период появления всходов и начального роста интенсивность дыхания у картофеля в этих условиях снижена. В период бутонизации различие в интенсивности дыхания в зависимости от температуры сглаживается. Следовательно, торможение процессов роста и развития у растений коррелируется со сниженной интенсивностью дыхания корней.

Результаты исследований по влиянию температуры в зоне корней на активность окислительных ферментов в корнях кукурузы и картофеля даны в табл. 43 [157]. Приведенные цифры показывают, что у кукурузы активность каталазы в корнях выше при пониженной температуре. Аналогичные результаты получены также в опытах С. С. Андреевко и З. В. Титовой [16]. У картофеля и пшеницы ими не обнаружено определенной зависимости между температурой в зоне корней и активностью каталазы.

Снижение температуры почвы в зоне корней повышало активность пероксидазы у картофеля и кукурузы при всех вариантах температурных условий реакционной среды.

Активность полифенолксидазы (в мг пурпургалина) была выше в корнях у растений картофеля, выросших без охлаждения почвы:

Характеристика	Температура почвы	
	20—25°	10—12°
Активность		
при 20°	125	64
при 10°	96	59
Отношение активностей фермента при 20 и 10°	1,3	1,08

Активность каталазы и пероксидазы в корнях кукурузы, картофеля и пшеницы в зависимости от температуры в зоне корней в течение вегетации

Температура почвы в период роста, град.	Дата определения	Активность каталазы (мл 0,1 н. H ₂ O ₂) в зависимости от температуры реакционной среды		Отношение активностей фермента при 20 и 10°	Активность пероксидазы (мг Ag) в зависимости от температуры реакционной среды		Отношение активностей фермента при 20 и 10°
		20°	10°		20°	10°	
Кукуруза							
20—25	5 VII	23,6	22,4	1,05	18,1	11,1	1,63
10—12	5 VII	26,3	24,6	1,07	22,2	18,1	1,22
20—25	27 VII	22,3	20,5	1,08	29,3	17,6	1,66
10—12	27 VII	25,3	23,8	1,06	40,1	31,4	1,27
Картофель							
20—25	7 VII	13,5	8,2	1,64	29,6	11,1	2,66
10—12	7 VII	10,5	7,9	1,52	31,3	20,9	1,49
20—25	3 VIII	10,8	7,6	1,42	32,5	16,4	1,98
10—12	3 VIII	20,5	17,2	1,19	48,4	34,4	1,40
Пшеница							
20—25	7 VII	4,9	3,6	1,35	43,4	28,2	1,53
10—12	7 VII	4,1	3,6	1,13	20,5	17,9	1,14

Данные измерения ферментативной активности показывают, что у растений, растущих при низкой температуре, активность ферментов менее резко снижается при понижении температуры реакционной среды по сравнению с растениями, растущими при более высокой температуре в зоне корней.

Суммируя результаты опытов по влиянию температуры почвы на фотосинтез, дыхание и активность окислительных ферментов, можно заключить, что при понижении температуры в зоне корней интенсивность фотосинтеза и дыхания уменьшается, причем у теплолюбивых растений (кукуруза) сильнее, чем у холодостойких (пшеница, картофель). Степень снижения интенсивности дыхания растений коррелируется со степенью реакции растения на воздействие пониженной температуры почвы. С падением температуры почвы активность пероксидазы в корнях возрастает и снижается активность полифенолоксидазы.

ЗАМОРОЗКИ И РАСТЕНИЯ

Влияние заморозков на рост и развитие растений, особенно их последствие, изучено значительно хуже, чем роль низких положительных температур. Дело в том, что изучать заморозки в естественных условиях очень трудно, так как невозможно иметь контрольные растения, не подвергавшиеся их воздействию. Только изучение заморозков необходимой силы и продолжительности в экспериментальных условиях позволяет более глубоко понять механизм действия отрицательных температур.

Еще в 30-х годах Вальдрон (цитируется по Иванову [126]) подметил, что поврежденные весенними заморозками растения яровой пшеницы снижают конечный урожай на 40—60% по сравнению с неповрежденными.

В. А. Новиков [256] провел обследование посевов яровых культур в Куйбышевской области после весенних заморозков силой от -6 до $-9,5^{\circ}$. Им было отмечено, что растения с опущенными листьями, попавшие под действие заморозка, были более устойчивы, чем растения с гладкими листьями. У последних легко повреждался эпидермис при замерзании находящейся на нем воды.

С. М. Иванов [126] в течение нескольких лет проводил зимой под Ленинградом опыты с различными культурами в охлажденных камерах и оранжереях. В результате он установил относительную степень устойчивости растений к заморозкам. В его опытах у большинства культур конечный урожай снижался, но у отдельных культур слабые заморозки стимулировали рост и повышали урожай. Аналогичные данные были получены В. Н. Ржавитиным на льне [311].

В. Н. Степанов [343—345] обобщает работы своих предшественников и классифицирует сельскохозяйственные культуры по их устойчивости к заморозкам в разные периоды онтогенеза (табл. 44).

Разумеется, эта классификация еще далека от совершенства, ее можно рассматривать как ориентировочную, нуждающуюся в дополнениях и уточнениях. Но главное в ней отражено. Степанов приходит к выводу, что устойчивость к заморозкам — развивающееся свойство растений, зависящее не только от их природы, но и от стадий и фаз развития и условий внешней среды.

Классификация сельскохозяйственных культур по устойчивости их к заморозкам в разные периоды онтогенеза [343]

Культура	Температура начала появления и частичной гибели, град.			Температура гибели большинства растений, град.		
	всходы	цветение	созревание (молочная спелость)	всходы	цветение	созревание (молочная спелость)
Наиболее устойчивые						
Яровая пшеница	-9, -10	-1, -2	-2, -4	-10, -12	-2	-4
Овес	-8, -9	-1, -2	-2, -4	-9, -11	-2	-4
Ячмень	-7, -8	-1, -2	-2, -4	-8, -10	-2	-4
Горох	-7, -8	-3	-3, -4	-8, -10	-3, -4	-4
Чечевица	-7, -8	-2, -3	-2, -4	-8, -10	-3	-4
Чина	-7, -8	-2, -3	-2, -4	-8, -10	-3	-4
Рыжик яровой	-8, -10	-3	-3, -4	-10	-3, -4	-4
Устойчивые						
Люпин многолетний	-6, -7	-3	-3	-8, -10	-4	-3, -4
Вика яровая	-6, -7	-3	-2, -4	-8	-3, -4	-4
Нут	-6, -7	-2, -3	-2, -3	-8	-3	-3, -4
Люпин узколистный	-5, -6	-2, -3	-3	-6, -7	-3, -4	-3, -4
Бобы	-5, -6	-3	-2, -3	-6	-3	-3, -4
Подсолнечник	-5, -6	-3	-2, -3	-7, -8	-3	-3
Горчица белая	-6, -7	-2, -3	-3, -?	-8	-3	-4
Лен и конопля	-5, -7	-1, -2	-2, -4	-7	-2	-4
Свекла сахарная и кормовая	-6, -7	-2, -3	?	-8	-3	?
Среднеустойчивые						
Люпин желтый	-4, -5	-2, -3	?	-6	-3	?
Соя и могар	-3, -4	-2	-2, -3	-4	-2	-3
Малоустойчивые						
Кукуруза, просо, суданская трава, сорго, перилла	-2, -3	-1, -2	-2, -3	-3	-2	-3
Картофель	-2	-2	-5, -2	-2, -3	-2, -3	-3
Неустойчивые						
Гречиха	-1, -2	-1	-1,5, -2	-2	-1	-2
Фасоль	-1, -1,5	-0,5	-2	-1, -1,5	-1	-2
Клещевина	-1, -2	-1	-2, -3	-1, -2	-1, -2	-3
Хлопчатник	-0,5	-0,5	-1	-1	-1	-1, -2
Бахчевые	-1	-0,5, -1	-0,5 -1	-1	-1	-1
Рис	-0,5, -1	-0,5, -1	?	-1	-0,5	?

В 1959 г. автором совместно с С. Н. Дроздовым были начаты исследования по влиянию заморозков на растения в Институте биологии Карельского филиала АН СССР. Заморозки создавались в специально оборудованных камерах искусственных заморозков [208]. Первые же работы [169] показали, что заморозки оказывают различное влияние на продуктивность растений в зависимости от фаз развития и предшествующей заморозку температуры (табл. 45).

Таблица 45

Влияние заморозков на урожай яровой пшеницы сорта Диамант

Предшествующая заморозку среднесуточная температура, град.	Температура заморозка, град.	Надземная масса		Зерно	
		г	%	г	%
Фаза трех листьев					
21,4	Контроль	51,4	100	20,7	100
24,4	—2	52,8	97	19,8	96
24,4	—5	48,6	89	15,4	74
20,6	Контроль	55,3	100	18,6	100
20,6	—2	51,1	98	19,7	106
20,6	—5	52,0	94	16,9	91
Фаза цветения					
20,0	Контроль	53,3	100	21,1	100
20,0	—1	52,7	99	19,4	92
20,0	—3	47,6	89	10,3	49
15,3	Контроль	59,0	100	20,6	100
15,3	—1	58,6	99	20,0	97
15,3	—3	50,3	85	8,3	36
Фаза молочной спелости зерна					
Не определена	Контроль	28,7	100	8,4	100
"	—1	25,1	87	8,7	104
"	—3	25,3	88	5,9	71

В дальнейшем изучение велось сразу в нескольких направлениях: исследовалось влияние заморозков на длину вегетационного периода и продуктивность, содержание пигментов, водный режим и минеральное питание растений. На минеральном питании мы остановимся подробнее в специальной главе.

Изменение длины вегетационного периода и урожая растений под влиянием заморозков

Наши опыты проводились в камерах искусственных заморозков. Растения подвергались воздействию заморозков разной интенсивности и продолжительности и в разные периоды онтогенеза. В результате было установлено, что заморозки в начале вегетации, не вызывая видимых внешних повреждений, оказывают сильное

последствие па рост, развитие и урожай растений. При этом после сильного заморозка интенсивность ростовых процессов снижается, а наступление фаз развития запаздывает. Степень повреждения растений и последствие заморозка на рост и развитие определяются его силой и продолжительностью, а также природой культуры, индивидуальными особенностями отдельных растений и их физиологическим состоянием. У всех культур часто после заморозка, как и в опытах С. М. Иванова [126], в одном и том же сосуде одно растение погибает, а другое, даже рядом стоящее, внешне ничем не отличающееся от погибшего, повреждается слабо или остается целым.

Такая же картина наблюдается и в естественных условиях. Наличие индивидуальной устойчивости отдельных растений представляет, несомненно, интересное биологическое явление, требующее тщательного исследования. После слабых заморозков, особенно у холодостойких растений, обычно наблюдается стимуляция ростовых процессов. Последнее приводит к некоторому повышению конечной продуктивности. Разберем отношение различных культур к заморозкам.

Яровая пшеница. Относится к наиболее холодо- и заморозкоустойчивым культурам (см. табл. 44). Это основная культура Сибири, Южного Урала и Казахстана. В этих районах, по данным В. П. Кузьмина [198], сосредоточено около 80% всех ее посевов в нашей стране, они дают приблизительно половину всего пшеничного зерна. Но в этих районах всегда в той или иной степени имеют место и весенние, и осенние заморозки. Если действие осенних заморозков на семенное зерно и его хлебопекарные качества более или менее известно и как-то учитывается [279, 203, 359, 412, 218, 264], то последствие весенних заморозков на конечный урожай растений не принимается во внимание. Исключение составляют лишь случаи полной гибели посевов. Так, в июне 1967 г. в Качугском районе Иркутской области весенними заморозками было полностью повреждено 16 000 га зерновых и 1000 га гороха, а оставшиеся посевы были изрежены от 20 до 50%. Многим, даже опытным практикам вообще мало известно о снижении урожая под влиянием весенних заморозков.

Как уже отмечено в опытах Вальдрона (цит. по [126]) и наших опытах [169], весенние заморозки снижают конечный урожай. При этом урожай зерна снижается больше, чем урожай соломы.

Начиная с 1962 г. в Иркутске в Сибирском институте физиологии и биохимии растений была проведена серия опытов с различными культурами, в том числе и с яровой пшеницей. Заморозки давались в разные периоды онтогенеза, разной силы и продолжительности. Наиболее характерные результаты приводятся в табл. 46 и 47. Как видно, заморозок в самом начале вегетации удлиняет вегетационный период, а в конце вегетации сокращает его. После заморозка в самом начале вегетации ростовые процессы в первые дни приостанавливаются, а впоследствии постепенно

Влияние заморозков в разные периоды онтогенеза на длину вегетационного периода и урожай яровой пшеницы сорта Скала (на сосуд)

Вариант опыта	Длина вегетационного периода, дни	Высота растений, см	Число зерен в колосе	Абсолютный вес зерна, г	Общий урожай		Зерно		Солома	
					г	%	г	%	г	%
Без заморозка (контроль)	75	70	30	25	30,9	100	8,6	100	22,3	100
Заморозок —6° в фазу двух листьев	83	75	20	19	27,4	89	4,4	51	23,0	103
—7° в фазу кушения	76	75	25	18	30,7	99	6,7	78	24,0	107
—6° в фазу молочной спелости	75	70	25	19	21,5	70	4,5	52	17,0	76
—9° в начале восковой спелости	70	70	30	21	25,3	82	7,7	90	17,6	79

Таблица 47

Влияние силы, продолжительности и повторения заморозка на урожай яровой пшеницы сорта Скала (на сосуд)

Вариант опыта	Сила и продолжительность заморозка	Общий урожай		Зерно		Солома		Отношение урожая зерна к соломе
		г	%	г	%	г	%	
Первая серия опытов								
Без заморозка (контроль)		54,4	100	22,3	100	32,1	100	0,7
Только первый	} —3, —4°, 3 часа	51,1	94	21,7	98	29,4	92	0,7
Первый и второй		48,5	89	19,5	87	29,0	91	0,7
Только второй		51,0	94	21,7	98	29,3	91	0,7
Только первый	} —3, —4°, 6 час.	47,8	88	19,1	86	28,7	89	0,7
Первый и второй		35,6	65	13,9	62	21,7	68	0,6
Только второй		36,9	68	12,6	56	24,3	76	0,5
Только первый	} —8, —9°, 3 часа	45,7	84	20,1	90	25,6	80	0,8
Первый и второй		49,9	92	20,1	90	29,8	93	0,7
Только второй		45,2	83	17,9	80	27,3	85	0,7
Только первый	} —8, —9°, 6 час.	50,1	92	20,0	90	30,1	94	0,7
Первый и второй		29,8	55	8,2	37	21,7	67	0,4
Только второй		14,1	26	3,7	17	10,4	32	0,4

Вариант опыта	Сила и продолжительность заморозка	Общий урожай		Зерно		Солома		Отношение урожая зерна и соломы
		г	%	г	%	г	%	

Вторая серия опытов

Без заморозка (контроль)		25,0	100	9,7	100	15,3	100	0,6
Только первый	} —4, —5°, 5 час.	21,7	87	7,8	80	13,9	91	0,6
Первый и второй		21,9	88	8,5	88	13,4	88	0,6
Только второй		20,8	83	7,9	80	12,9	84	0,6
Только первый	} —7, —8°, 5 час.	23,3	93	9,1	94	14,2	93	0,6
Первый и второй		14,2	57	4,8	49	9,4	62	0,5
Только второй		11,1	44	4,2	43	6,9	45	0,6

Примечание. Второй заморозок давался через 10 дней после первого.

Таблица 48

Влияние на заморозкоустойчивость и урожай растений пшеницы сорта Скала (на сосуд) географического места выращивания семян

Место выращивания семян	Вариант опыта	Процент погибших растений от числа взошедших	Высота растений, см	Длина вегетационного периода, дни	Общий урожай		Зерно		Солома	
					г	%	г	%	г	%
Иркутск . . .	Контроль	0	70	88	26,0	100	8,4	100	17,6	100
	Опыт	5	72	94	21,2	80	6,4	76	14,8	84
Пржевальск	Контроль	0	71	88	25,4	100	8,2	100	17,2	100
	Опыт	10	70	94	19,8	78	6,8	83	13,0	75
Уссурийск	Контроль	0	75	88	21,6	100	8,1	100	13,5	100
	Опыт	5	75	94	20,0	90	7,0	86	13,0	96
Абакан ¹	Контроль	0	80	88	32,0	100	10,9	100	29,6	100
	Опыт	40	80	94	24,0	75	6,0	55	18,5	82
Новосибирск	Контроль	0	72	88	25,8	100	8,8	100	17,0	100
	Опыт	35	70	94	16,1	62	4,2	40	11,9	70
Воронеж	Контроль	0	70	88	26,6	100	7,4	100	17,2	100
	Опыт	20	70	94	23,0	87	6,7	90	15,7	91
Петрозаводск	Контроль	0	70	91	27,2	100	9,2	100	18,2	100
	Опыт	24	75	97	22,0	81	5,5	61	16,5	90

¹ Растения выращивались на поливном участке.

возвращаются к норме (рис. 29), но при этом растения, как правило, не достигают высоты контрольных растений.

Снижение урожая зерна происходит за счет уменьшения озерности колоса и абсолютного веса зерна. Такие же результаты были получены в опыте с пшеницей сорта Победа якутской селекции.

В одном из опытов было изучено влияние силы, продолжительности и повторения заморозка на пшеницу сорта Скала (табл. 47). Полученные результаты вновь подтверждают тот незыблемый факт, что заморозок «вредней» для урожая зерна, чем для урожая соломы.

Далее, никогда не удается от заморозка одинаковой силы и продолжительности в одну и ту же фазу развития получить точно совпадающие результаты, но направленность изменений остается. Из данных табл. 47 вытекает, что первый заморозок смягчает действие второго, а один второй заморозок, данный через 10 дней после первого, как правило, вызывает большее снижение продуктивности, чем повторный.

Интересные результаты были получены по влиянию заморозка на растения пшеницы сорта Скала, выращенные из семян, полученных в различных географических точках СССР¹. Из табл. 48 видно, что условия выращивания семян влияют как на продуктивность растений, так и на устойчивость их к заморозку (семена выращивались летом 1966 г., опыт проводился в 1967 г.; заморозок -7 , -8° дан в фазу третьего листа). Наименьшая устойчивость оказалась у растений из Абакана и Новосибирска, а также Петрозаводска и Воронежа.

¹ Автор выражает благодарность Ф. Э. Реймерсу и И. Э. Илли за предоставленные для опытов семена пшеницы.

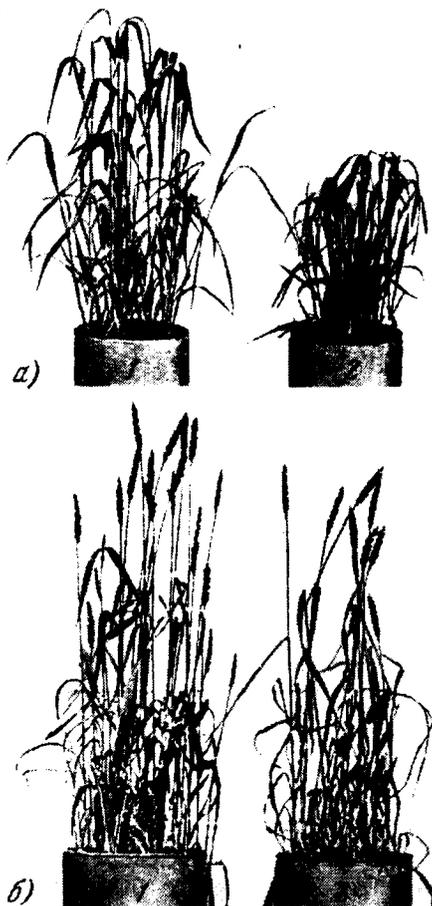


Рис. 29. Последствие весеннего заморозка на внешний вид яровой пшеницы сорта Скала в фазу трубкавания (а) и созревания (б).

1 — без заморозка, 2 — заморозок силой $-7,3^{\circ}$ в фазу начала третьего листа.

Пытаясь объяснить несдинаковую индивидуальную устойчивость растений, С. Р. Попов [283] провел опыт, в котором он определял степень заморозкоустойчивости растений, выращенных из семян, взятых из разных частей колоса яровой пшеницы (табл. 49). Оказалось, что наиболее устойчивыми к заморозку были растения, выросшие из зерен верхушечной части колоса, и наименее устойчивыми — из пижней его части.

Таблица 49

Влияние расположения зерен в колосе на заморозкоустойчивость выросших из них растений [урожай пшеницы (на сосуд) сорта Скала при заморозке -8° в фазу трех листьев]

Вариант опыта	Процент погибших растений от числа взшедших	Общий урожай		Зерно		Солома		Абсолютный вес
		г	%	г	%	г	%	
Семена со всего колоса, без заморозка (контроль)	0	26,0	100	8,4	100	17,6	100	30
со всего колоса, заморозок	5	21,2	80	6,4	76	14,8	84	28
с верхней части колоса, заморозок	5	25,4	94	8,4	100	17,0	96	28
со средней части колоса, заморозок . . .	20	25,9	96	6,9	80	19,0	108	27
с нижней части колоса, заморозок	30	23,1	90	7,1	84	16,0	90	25

Результаты опытов по влиянию весенних заморозков на длину вегетационного периода и конечную продуктивность пшеницы показывают, что не учитывать последствие весенних заморозков нельзя. Они объясняют тот общеизвестный факт, что в отдельные годы в Сибири и на Севере ожидаемый урожай не подтверждается фактическим, как это было, например, в 1962 г. в Иркутской области. Преимущество средних и даже поздних сроков сева пшеницы в этих районах перед ранними можно объяснить не только наличием в почве влаги, как считали до сих пор, но и влиянием низких температур и заморозков в начале вегетации.

Зернобобовые культуры. Горох относится к наиболее заморозкоустойчивым культурам (см. табл. 44), кормовые бобы также устойчивы к заморозкам. В опытах С. М. Иванова [126] под влиянием средних заморозков конечная продуктивность гороха повышалась.

Данные опытов с горохом сорта Торсдаг (табл. 50) показывают, что результат во многом зависит от фазы развития, температурного фона и состояния растений. Так, в опытах 1967 г.

Влияние заморозков в разные периоды онтогенеза на длину вегетационного периода и урожай гороха и сои (г на сосуд)

Вариант опыта	Длина вегетационного периода, дни	Общий урожай		Зерно		Солома	
		г	%	г	%	г	%

Горох, сорт Торсдаг, опыт 1962 г.

Контроль	70	16,9	100	5,2	100	11,7	100
Заморозок —6° по всходам				Растения погибли			
в 5-й лист	76	9,4	56	2,2	42	7,0	62
в посковую спелость	70	11,6	69	4,2	81	7,2	63

Опыты 1967 г.

Посев 11 мая

Контроль	75	39,2	100	22,2	100	17,0	100
Заморозок —4°	75	48,3	123	25,6	153	22,7	133
—7°	81	36,8	91	15,0	67	21,8	128

Посев 29 мая

Контроль	71	35,3	100	17,0	100	18,3	100
Заморозок —4°	79	37,6	107	17,0	100	20,6	112
—7°	79	27,1	72	11,1	65	16,0	87

Соя, сорт Хабаровская-4

Контроль	—	50,6	100	6,0	100	44,6	100
Заморозок —4°	—	48,3	95	5,1	85	43,2	97
—5°	—	54,0	106	3,0	50	51,2	114

Примечание. Опыты проведены на песчаной почве, удобренной NPK из расчета 0,1 г питательного начала на 1 кг сухой почвы. Размер сосудов 20×25 см, по 6 растений на сосуд. В опыте 1967 г. заморозки даны в фазу двух настоящих листьев.

общий температурный фон в первом опыте (посев 11 мая) был ниже, чем во втором, более позднем (посев 29 мая, рис. 30). В результате одинаковые по продолжительности и силе заморозки в одну и ту же фазу оказали разное последствие.

Интересно, что если у гороха повреждается точка роста, то через несколько дней начинается рост боковых побегов, как это видно на рис. 31. И эти боковые побеги в дальнейшем являются главными в формировании урожая. Они могут достигать значительной длины, долго оставаться зелеными. Созревание в этом случае запаздывает на две недели и более.

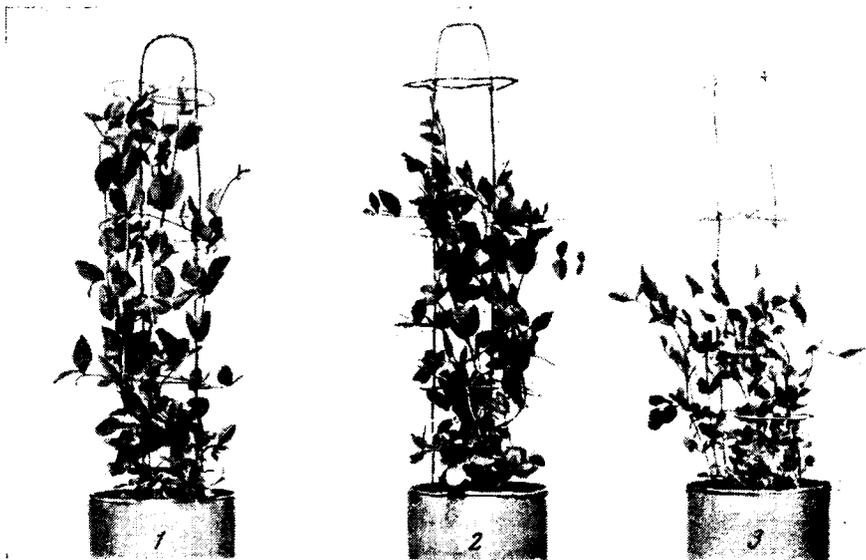


Рис. 30. Влияние силы заморозка в фазу двух листьев на последующий рост гороха сорта Торсдаг.

Продолжительность заморозка от 0 до 0° 6 час., самой низкой температуры — 1 час. 1 — контроль, 2 — заморозок —5°, 3 — заморозок —7°.

Проводились опыты и по влиянию заморозков в разные периоды онтогенеза на конечную продуктивность кормовых бобов (из ГДР). Результаты показаны в табл. 51. Любопытным было то обстоятельство, что при заморозке в начале образования бобов наблюдалось рассасывание клубеньков на корнях растений. Факт, если он верно подмечен, имеет исключительное значение для практики.

Картофель — культура малоустойчивая к заморозкам (см. табл. 44). Но несмотря на это, картофель проник во все уголки Севера. Опыты показали, что в момент появления всходов заморозки не так страшны, как можно было бы думать. При повреждении верхушек всходов в клубнях трогаются в рост запасные почки и куст становится более развитым, с большим числом уко-

роченных стеблей, с развитой листовой ассимиляционной поверхностью (рис. 32). При этом урожай клубней или не снижается, или же имеет даже некоторую тенденцию к повышению, что видно по данным приводимых опытов:

Вариант опыта	Урожай на сосуд	
	г	%
Опыт 1		
Контроль	318	100
Заморозок		
—4° по всходам	347	109
—3° в фазу бутонизации	265	83
—3° в фазу клубнеобразования	175	54
Опыт 2		
Контроль	317	100
Заморозки —4° в фазу полных, хорошо развитых всходов (до бутонизации) . . .	232	73

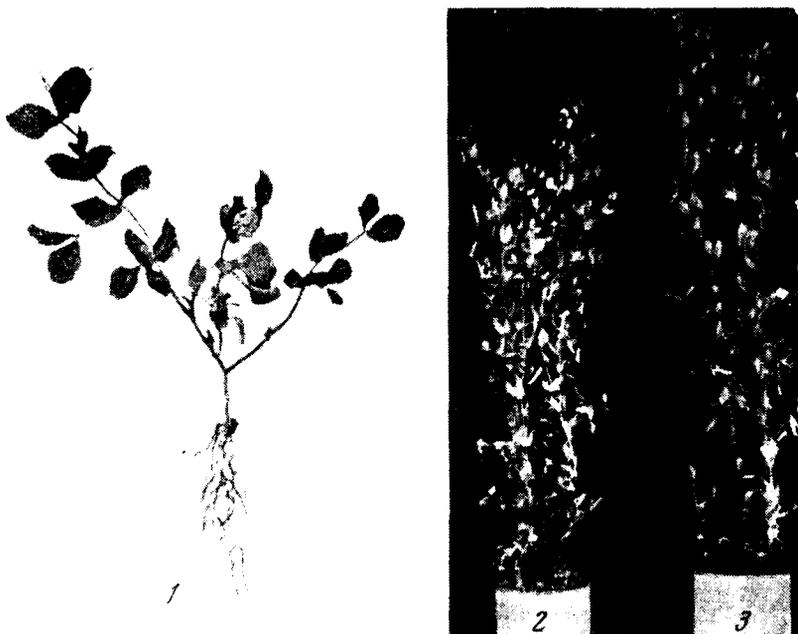


Рис. 31. Влияние заморозка силой от —7 до —8° на горох сорта Торсдаг.
 1 — растение после заморозка с отрастающими побегами, 2 — побеги не повреждались, 3 — побеги поврежденные и отросшие.

Влияние заморозков в разные фазы развития на урожай сухой массы кормовых бобов (на сосуд)

Вариант опыта	Высота растений, см	Общий урожай		Надземные части		Корни		Клубеньки (сырой вес)	
		г	%	г	%	г	%	г	%
Без заморозка (контроль)	80	25,5	100	15,8	100	9,7	100	0,9	100
Заморозок — 5° по всходам	70	27,3	107	16,3	103	11,0	113	1,3	144
в 3-й лист	70	21,3	80	13,3	84	8,0	83	0,8	89
в начале образования бобов	80	21,2	80	14,2	90	7,0	72	0,2	22

Примечание. Растения собраны с незрелыми бобами.



Рис. 32. Влияние заморозка —3° на картофель сорта Тулунский сеянец после появления всходов.

1 — опыт, 2 — контроль.

В Институте биологии Карельского филиала АН СССР по той же методике, что и в СИФИБР СО АН СССР, было изучено отношение к заморозкам $-2,6$ и $-3,5^{\circ}$ различных сортов и гибридов картофеля [34]. Установлено, что устойчивость к заморозкам изучаемых сортов и гибридов различна. Под влиянием заморозков этой силы все культурные сорта повреждаются от 10 до 80% (в среднем на 30—50%), дикие же формы практически не повреждаются.

Показано, что если при заморозке растения находятся в переохлажденном состоянии без образования льда, то температура до $-1,7^{\circ}$ не влечет за собой снижения урожая, при $-4,5^{\circ}$ урожай уменьшается до 4,5%. Чем глубже переохлаждение, тем больше снижается урожай [99].

По данным Н. П. Будыкиной [33], заморозок, не оставляющий видимых повреждений на ботве, но образующий лед в тканях, всегда снижает урожай и ботвы, и клубней. Повреждение ботвы в фазу цветения отрицательно сказывается на росте клубней уже на пятый день. К концу же вегетации повреждение ботвы на 30—40% снижает конечный урожай клубней на 30%; при повреждении ботвы на 60—80% урожай клубней уменьшался наполовину. Снижение урожая идет не за счет уменьшения числа клубней, а за счет их величины. В самом конце вегетации (в момент подсыхания нижних листьев) слабые заморозки не оказывают заметного отрицательного влияния на урожай клубней.

Кукуруза, как и картофель, культура малоустойчивая к заморозкам (см. табл. 44). Благодаря высокой продуктивности и ценным хозяйственным качествам, она распространена всюду. В последние 10—15 лет она продвинулась в более северные районы и Сибирь как силосная кормовая культура.

«Всходы кукурузы чувствительны к весенним заморозкам, — читаем мы в «Справочнике по кукурузе» [341], — но после однократного утреннего заморозка до -2 , -3 и даже -3 , -4° она способна поправиться и отрасти вновь. При более низких температурах растения кукурузы погибают. Осенние заморозки -3° убивают взрослые растения кукурузы». Такие же выводы делают Д. Ф. Проценко и П. С. Мишустина [290].

У проростков, по данным К. Н. Дановича [86], отрицательные температуры в первую очередь повреждают корни, затем мезокотиле, колеоптиле является самым устойчивым. Данович отмечает, что ему довелось наблюдать отрастание молодых растений кукурузы после того, как заморозок трижды убивал всю надземную часть всходов. Важно, чтобы сохранилась меристема точки роста, находящейся в узле кушения.

Для выяснения влияния заморозков на кукурузу нами проведено самое большое число опытов, так как кукуруза — очень удобный объект для физиологических исследований. В табл. 52 приводятся некоторые характерные результаты этих опытов, из них можно вывести следующие закономерности: 1) чем моложе растение кукурузы в момент заморозка, тем слабей его последей-

**Влияние заморозков на конечную продуктивность кукурузы гибрида
Буковнская-3**

Вариант опыта	Число дней от посева до уборки	Сухой вес одного растения					
		без заморозка		один заморозок		два ¹ заморозка	
		г	%	г	%	г	%
1962 г. Заморозок в фазу пяти листьев (среднее из восьми вариантов)							
Опыт с дозами удобрений, заморозок —3°	100	24,0	100	10,0	42	4,8	20
1963 г. Заморозок в фазу пяти листьев (среднее из 13 вариантов)							
Опыт с дозами удобрений, заморозок —3°	69	23,7	100	8,3	35	2,4	10
Опыт с формами удобрений, заморозок —4°	60	13,0	100	9,0	69	3,8	29
1964 г. Заморозки в фазу четырех листьев (среднее из пяти вариантов)							
Заморозок —1, —2°	100	41,0	100	36,0	86	36,0	88
—3, —4°	110	41,0	100	24,0	66	23,0	55

¹ Второй заморозок давался вслед за первым.

Таблица 53

Влияние силы, продолжительности и повторности заморозков на продуктивность кукурузы гибрида Буковинский-3

Вариант опыта	Сила и продолжительность заморозка	Урожай на сосуд			
		зеленой массы		воздушно-сухой массы	
		г	%	г	%
Без заморозков (контроль)	—	433	100	123	100
Только первый	—2°, 3 часа	407	94	108	88
Первый и второй		407	94	122	99
Только второй		475	110	122	99
Только первый	—2°, 6 час.	383	88	107	87
Первый и второй		370	85	108	88
Только второй		413	95	110	89
Только первый	—3°, 3 часа	400	92	107	87
Первый и второй		120	28	30	24
Только второй		133	31	28	23
Только первый	—3°, 6 час.	257	59	72	66
Первый и второй		240	55	68	55
Только второй		100	23	22	18

Примечание. Первый заморозок дан в фазу четвертого листа, второй — спустя 10 дней после первого.

ствие; 2) повторный заморозок усиливает последствие первого; 3) слабые заморозки, даже повторные, оказывают незначительное отрицательное влияние на урожай.

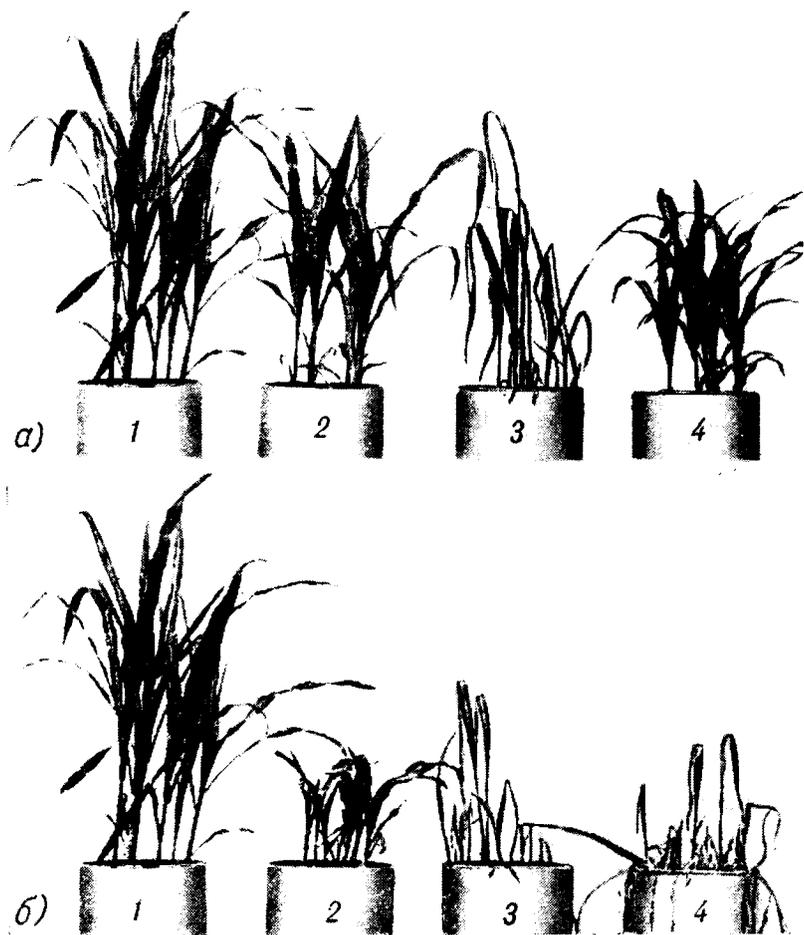


Рис. 33. Влияние силы заморозка на кукурузу гибрида Буковинский-3. (Растения сфотографированы спустя 14 дней после первого заморозка в фазу трех листьев и спустя 4 дня после второго заморозка.)

a — заморозок -2° ; *б* — заморозок -3° ; 1 — контроль, 2 — заморозок в фазу трех листьев, 3 — повторный заморозок 10 дней спустя после первого, 4 — два заморозка подряд.

Мы проводили опыты (опыт В. В. Паницкого, 1964 г.) для выяснения влияния силы и продолжительности заморозков на конечный урожай кукурузы. При этом повторные заморозки давались не вслед за первым, а спустя 10 дней. Учитывался и сырой, и сухой вес растения. Из данных табл. 53 видно, что повторный заморозок оказал такое же влияние, как и один второй. Повтор-

ный заморозок был менее «вредным», чем один второй, если он слабый. При сильном же заморозке второй усиливал действие первого (рис. 33). Даже слабый заморозок не оказывал стимулирующего влияния на кукурузу, как это обычно наблюдается у холодостойких растений.

Осенние заморозки -3° повреждают листья кукурузы. Последние теряют водоудерживающую способность и высыхают, что делает кукурузу малопродуктивной для силосования.

Томаты — теплолюбивая, слабоустойчивая к заморозкам культура. В Сибири, на Севере, в средней полосе томаты — только



Рис. 34. Влияние заморозков на томаты в период после высадки рассады в грунт (сорт Грунтовый Грибовский).

1 — заморозок -4° ; 2 — заморозок -3° ; 3 — заморозок -2° ; 4 — без заморозка.

рассадная культура. Здесь довольно часто после высадки в грунт бывают поздние весенние заморозки. Под влиянием таких заморозков урожай томатов резко снижается, а при сильных заморозках от -3 до -4° погибает. О последствии заморозков на конечный урожай томатов можно судить по рис. 34 и табл. 54. В опыте, результаты которого приводятся здесь, заморозки различной силы давались после того, как пересаженная из парников рассада прижилась и рост возобновился. В период образования плодов также был дан заморозок. Из табл. 54 видно, что заморозок -2° практически не повредил листьев растения, но урожай плодов все же снизился на 25%. При заморозке -3° в значительной мере были повреждены листья, а урожай плодов снизился уже на 61%. Заморозок -4° уничтожил листья растения полностью. С большим опозданием здесь началось отрастание пасынков побегов, но урожая плодов практически не было. В период плодообразования заморозок -3° убил полностью цветы, мелкие плоды

(которые оставались) и повредил верхушки листьев. Образовавшиеся до заморозка плоды прекратили дальнейший рост, но нормально созрели. У томатов, как и у других растений, урожай плодов под влиянием заморозков снижается больше, чем вегетативных органов.

Таблица 54

Влияние заморозков на урожай томатов сорта Грунтовый Грибовский

Вариант опыта	Высота растений, см	Число плодов на одном растении		Урожай плодов				Вес сухой ботвы	
		всего	созревших	общий		созревших		г	%
				г	%	г	%		
Контроль	67	30	6	665	100	335	100	52	100
Заморозок в период бутонизации									
—2°	62	18	1	500	75	90	27	55	106
—3°	40	16	—	260	39	—	—	48	92
—4°	15	—	—	—	—	—	—	—	—
Заморозок —3° в период плодобразования	68	8	8	334	50	334	100	40	77

Влияние заморозков на корнеплоды

Редис относится к заморозкоустойчивым культурам. Но в условиях заморозков продуктивность его снижается (рис. 35), что иллюстрируется следующими данными:

Вариант опыта	Сухой вес 10 растений, г	
	корнеплоды	ботва
Контроль	131	101
Заморозок		
—5°	59	53
—7°	11	47

Примечание. Заморозок дан в фазу четвертого листа.

Свекла сахарная и столовая относится к заморозкоустойчивым культурам (см. табл. 44). Заморозок —8° в фазу четырех листьев у сахарной свеклы снизил конечный урожай корнеплодов на 38% по сравнению с контролем, а у столовой свеклы — на 40%. Слабый заморозок от —4 до —5° стимулировал рост корнеплодов. Внеш-



Рис. 35. Влияние заморозка на редис, капусту и салат.

1 — без заморозка, 2 — заморозок в начале вегетации.

ний вид растений спустя 10 дней после заморозка -8° показан на рис. 36: видно заметное отставание в росте ботвы.

В другом опыте с сахарной свеклой заморозок давался в разные фазы развития. Уборка производилась в разгар роста корнеплодов до окончания естественной вегетации, но полученные данные представляют несомненный интерес. Во-первых, заморозок в период появления всходов практически не оказал влияния на



Рис. 36. Внешний вид сахарной (1, 2) и столовой (3, 4) свеклы спустя 10 дней после заморозка -8° .

1, 3 — без заморозка, 2, 4 — заморозок -8° .

урожаем растений. Заморозки в последующем, не повреждая листьев, уже снижают продуктивность растений, при этом урожай корнеплодов уменьшается больше, чем урожай ботвы (табл. 55).

Таблица 55

Влияние заморозков в разные периоды онтогенеза на рост сахарной свеклы (расчет на одно растение)

Вариант опыта	Число листьев	Урожай				Содержание сахара в корнях, %
		корнеплоды		ботва		
		г	%	г	%	
Контроль	22	118	100	170	100	17,7
Заморозок						
— 6° по всходам	21	120	102	150	88	18,6
— 6° в фазу 7—8 листьев	21	77	65	140	82	18,7
— 4° в фазу роста корнеплодов	21	70	59	120	71	18,7

Капуста относится к заморозкоустойчивым культурам, особенно в период образования кочанов. Заморозок -7° после полного приживания рассады не вызвал заметных повреждений, но рост впоследствии шел более замедленно, что сказалось на величине кочана (см. рис. 35).

Салат, как и капуста, относится к заморозкоустойчивым культурам, но заморозки снижают его урожай (см. рис. 35):

Вариант опыта	Урожай воздушно-сухой массы листьев на сосуд	
	г	%
Опыт 1		
Контроль	6,6	100
Заморозок -5°	3,0	45
Опыт 2		
Контроль	5,8	100
Заморозок -7°	1,7	29

Повреждение листочков начинается при -5° , полная их гибель — при -8° .

Влияние заморозков на конечную продуктивность **кормовых растений** изучалось в Институте биологии Карельского филиала АН СССР [34]. Исследуемые там 13 видов и сортов кормовых культур были разделены на три группы.

1. Наиболее устойчивые — гречиха Вериха, Сайда, Красильная, донник желтый и овес. Эти культуры выдерживают без особых повреждений заморозки от -6 до $-8,6^{\circ}$.

2. Менее устойчивые: мальва (силосная, мутовчатая, курчавая), сахарная свекла. Повреждаются до 30% заморозками от $-3,8$ до $-4,5^{\circ}$.

3. Малоустойчивые: горчица белая, редька масличная, рапс. Сильно повреждаются заморозками от $-3,8$ до $-4,5^{\circ}$.

Из шести видов многолетних трав наиболее устойчивыми оказались овсяница красная, лисохвост луговой. Они незначительно повреждались при -8° . Кормовые культуры при слабом повреждении снижают конечный урожай на 10—12%, при более сильном — до 50%.

Приведенных выше примеров вполне достаточно, чтобы заключить, что сильные заморозки вызывают депрессию роста и снижение конечной продуктивности у всех культур. Действие заморозков на урожай, как это можно видеть из приведенных примеров, неоднозначно. Оно зависит от силы и продолжительности заморозка, общего температурного фона, природы растения, физиологического состояния, фазы его развития и т. д.

Водный режим растений в условиях заморозков

В цитированных выше работах [98, 169] было показано, что после заморозка падает общая оводненность листьев, снижается интенсивность транспирации, падает содержание так называемой свободной и повышается содержание связанной воды. Водоудерживающая способность листьев снижается.

Начатая в Петрозаводске работа по изучению водного режима растений в условиях заморозка была продолжена в Иркутске А. К. Винтер [158, 181, 52]. Основные исследования проводились на кукурузе. Растения кукурузы гибрида Буковинский-3, выращенные в вегетационных сосудах на песчаной почве при влажности 60% полной ее влагоемкости, подвергались в фазе трех листьев действующую искусственных ночных заморозков -3° в течение часа и 6 часов от 0 до 0° .

Для анализа брали третий лист. Состояние воды в листьях исследовалось через 6 час. и 1, 3, 6 и 10 суток после действия заморозка. При этом определялось содержание воды: общей, упорядоченной, или так называемой связанной, соответствующей количеству оставшейся в клетках после применения водоотнимающей силы в 34 атм., и менее упорядоченной, или так называемой свободной, т. е. равной количеству отнятой из клеток воды при применении водоотнимающей силы в 34 атм. (30%-ный раствор сахарозы). По формуле Окермана рассчитывалось количество воды, связанное низкомолекулярными веществами в клетке [79]. По разности между содержанием связанной и упорядоченной низкомолекулярными веществами воды находилось содержание воды, упорядоченной высокополимерами — белками. Однако следует учитывать, что в таком разделении воды на фракции существует некоторая условность.

Содержание высокополимеров определялось методом, примененным И. Г. Сулеймановым [347]. Степень гидратации высокополимерных веществ рассчитывалась в граммах воды на 1 г высокополимерных соединений.

Осмотическое давление клеточного сока определялось кариоскопическим методом, транспирация растений — весовым методом Иванова с экспозицией в 2 и 6 мин. Состояние движения устьиц фиксировалось методом слепков (метод Молотковского); раствор коллодия наносился на нижний апикальный участок листа, ближе к средней жилке; слепки рассматривались под микроскопом МБУ. Проницаемость протоплазмы определялась по величине электропроводности вытяжек с помощью платиновых электродов и равновесного моста переменного тока, плечи которого были подобраны так, что непосредственно на магазине сопротивлений считывалась величина проводимости растворов.

Результаты исследований влияния заморозка на водный режим кукурузы приводятся в табл. 56. Как видно из таблицы, уже через 6 час. после заморозка общее содержание воды в листьях снизилось на 4%. В последующие дни наблюдалось выравнивание с контролем общего содержания воды в листьях. Количество свободной воды в листьях опытных растений также снизилось: через 6 час. после заморозков на 17%, через одни и трое суток на 9%. Впоследствии разница сглаживалась до 3%. Тенденция к снижению содержания свободной воды наблюдалась в обоих вариантах. По-видимому, имеет значение еще и возрастной фактор. Уменьшение как общего содержания, так и свободной воды сразу после

Влияние заморозков —3° на водный режим листьев кукурузы

Время, прошедшее после заморозка	Вариант опыта	Содержание воды, % от сырого веса					Степень гидратации высокополимеров, г H ₂ O/г	Осмотическое давление, атм.
		общая	менее упорядоченная свободная	более упорядоченная, связанная				
				общее содержание	упорядоченная высокополимерами	упорядоченная низкомолекулярными веществами		
6 час.	Контроль	91,04 ± 0,22	82,10 ± 0,36	8,94 ± 0,16	5,75	3,19	1,99	7,86 ± 0,31
	Опыт	87,00 ± 0,12	64,60 ± 0,24	22,40 ± 0,21	14,83	7,57	2,52	11,03 ± 0,12
Сутки	Контроль	90,40 ± 0,31	78,55 ± 0,28	11,75 ± 0,83	7,35	4,40	2,11	8,17 ± 0,23
	Опыт	84,52 ± 0,14	69,38 ± 0,19	15,14 ± 0,12	9,03	6,11	2,95	10,92 ± 0,18
3 суток	Контроль	89,93 ± 0,05	71,05 ± 0,31	18,88 ± 0,21	10,57	8,31	1,73	7,49 ± 0,11
	Опыт	87,91 ± 0,20	62,36 ± 0,17	25,55 ± 0,23	14,86	10,69	2,38	9,95 ± 0,25
6 суток	Контроль	90,30 ± 0,34	65,18 ± 0,13	25,12 ± 0,16	16,07	9,05	2,30	7,93 ± 0,46
	Опыт	89,12 ± 0,17	58,64 ± 0,41	30,48 ± 0,12	17,95	12,53	2,56	8,92 ± 0,13
10 суток	Контроль	90,50 ± 0,25	59,36 ± 0,24	31,14 ± 0,23	20,48	10,66	1,89	8,73 ± 0,16
	Опыт	89,38 ± 0,11	56,18 ± 0,14	33,20 ± 0,41	22,22	10,98	2,07	8,99 ± 0,11

заморозка происходит в результате быстрого испарения из межклетников той части воды, которая в силу эндосмоса не поступила вновь в протопласт.

Что касается связанной воды, то литературные данные по этому вопросу крайне противоречивы. Одни авторы склонны считать эту воду показателем морозоустойчивости растений [221, 11, 361, 70], другие отмечают снижение содержания ее при действии отрицательных температур [426, 410, 365, 12, 13]. Результаты, полученные нами относительно связанной воды, свидетельствуют, что ее содержание увеличивается не абсолютно: так, за 10 дней исследования количество ее возросло у контрольных растений с 9 до 31%, у опытных с 22 до 33%.

Анализируя литературные данные [13, 169, 297], касающиеся содержания связанной воды, а также результаты наших наблюдений, можно объяснить значительную разницу между вариантами сразу после заморозка следующим образом. Весенние заморозки служат как бы естественной закалкой для перенесения резких перепадов температур. Известно, что внутренней причиной закаливания является накопление в растениях растворимых углеводов и других осмотически активных веществ, а также повышение водоудерживающей способности протоплазмы. Поэтому, возможно, и увеличивается содержание связанной воды сразу после заморозка. Увеличение степени гидратации белков в наших опытах, а также содержания воды, упорядоченной низко- и высокомолекулярными веществами, и осмотического давления клеточного сока в какой-то мере подтверждает изложенное выше.

Однако резкие различия состояния воды в протопласте нельзя объяснить только физико-химическими изменениями. Нам представляется, что немаловажная роль здесь принадлежит также процессу транспирации и проницаемости протоплазмы для воды. Анализ полученных данных показал, что разница в интенсивности транспирации контрольного и опытного вариантов сохраняется на протяжении 10 дней после заморозка (рис. 37). Максимум транспирации у опытных растений наступал резко, после чего наблюдался такой же спад. В часы, когда метеорологические факторы достигают своего максимального напряжения, транспирация у опытных растений наибольшая.

Изменения, происходящие под действием заморозка в интенсивности транспирации, мы попытались увязать с данными, полученными при исследовании состояния устьиц. Существует зависимость транспирации у кукурузы от диффузионного сопротивления и величины устьичной щели [440]. Известны также случаи, когда устьица открываются в ответ на обезвоживание протоплазмы растительных клеток [435]. В наших опытах в часы максимальной транспирации у растений после заморозка устьица оказались полузакрытыми или закрытыми, и наоборот, при слишком широко открытых устьицах транспирация доходила до минимума. Открытие и закрытие устьичной щели происходит беспорядочно. Транспирация становится аналогичной эвапорации и не регули-

руется движением устьичных щелей [416]. Растения, перенесшие заморозок, находятся в большой зависимости от последующих условий. Так, они могут погибнуть от иссушения, если попадут на прямой солнечный свет, или сохранятся, если окажутся в тени.

Под действием заморозков повышается проницаемость протоплазмы (рис. 38). Когда растения попадают в камеру искусственных заморозков и начинается постепенное снижение температуры,

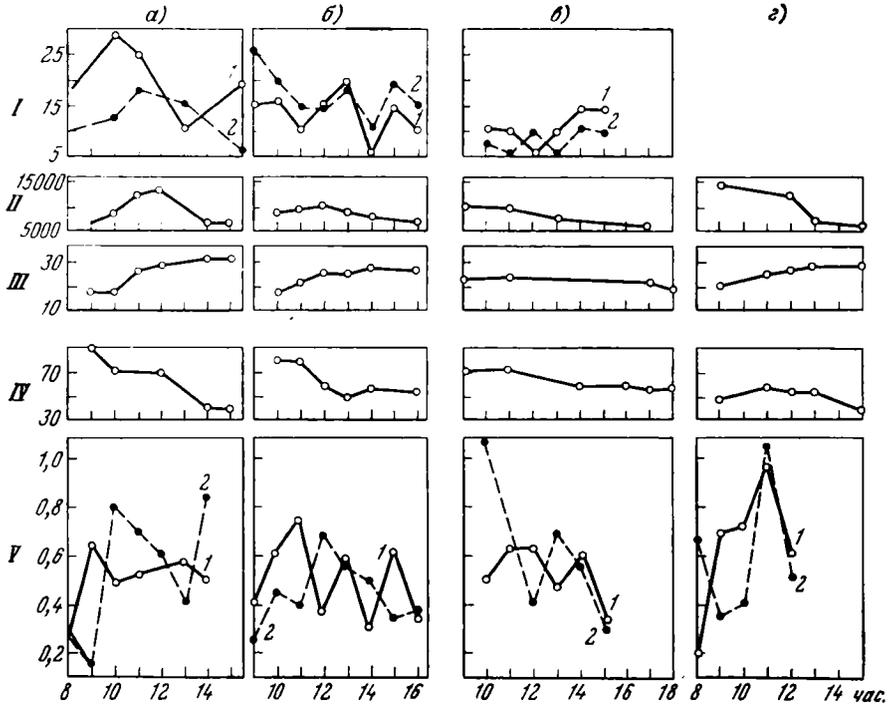


Рис. 37. Интенсивность транспирации, состояние устьиц кукурузы и напряженность метеофакторов после заморозков.

a — сразу после заморозка, *b* — через сутки, *в* — через трое суток, *г* — через шесть суток; *I* — величина устьичных щелей (мкм), *II* — освещенность (лк); *III* — температура (град.), *IV* — влажность воздуха (%), *V* — интенсивность транспирации (г воды на 1 г сухого веса в час); *1* — контроль, *2* — опыт.

они как бы стремятся избавиться от «избытка» влаги, имеющегося в активно растущих тканях. Тотчас же на листьях появляются капельки «росы», которые, по нашим наблюдениям, служат затравками в образовании льда при заморозке. В зависимости от степени повреждения растений заморозком изменяется и проницаемость протоплазмы.

Активность таких физиологических процессов, как фотосинтез, отток ассимилятов из листьев, сопряжена с активностью воды, находящейся в растении [4, 78, 5]. Мы исследовали сопряженность между некоторыми показателями водного режима, характеризую-

щими активность воды в растениях, и характером отрастания после заморозков. Получена положительная связь скорости роста растений кукурузы после заморозков с содержанием менее упорядоченной воды и отрицательная — с величиной осмотического давления клеточного сока. Следовательно, скорость ростовых процессов после заморозков коррелирует с активностью воды в тканях.

После заморозка в результате таяния межклеточного льда часть талой воды вновь поступает в клетку, а часть испаряется. В связи с этим резко повышаются проницаемость протоплазмы и осмотическое давление клеточного сока; снижается содержание свободной воды. Интенсивность транспирации невысокая как в результате нерегулирования устьичного аппарата, снижения оводненности тканей, так и, возможно, из-за уменьшения подачи воды корнями.

Из рассмотренного выше материала можно заключить, что снижение скорости роста после заморозка коррелирует с падением активности воды в клетках. Заморозок вызывает глубокие изменения в водном режиме: а) повышается содержание воды, связанное с осмотически активными веществами, а также с высокополимерными соединениями протоплазмы, что указывает на увеличение степени гидратации белков; б) увеличивается осмотическое давление клеточного сока в результате повышения полупроницаемости протоплазмы для воды. Заморозок нарушает соответствие между движением устьиц и процессом транспирации; дневной ход транспирации не регулируется устьичными движениями. Повышается проницаемость протоплазмы для воды, и растения после заморозка могут погибнуть от высыхания.

В последних исследованиях А. К. Винтер и А. Д. Метляковой [52а] было обнаружено, что в результате заморозков повреждаются клетки проводящих тканей. Это, несомненно, усугубляет действие заморозков на растения. Нарушение в водном режиме растений является одной из главных причин повреждения и гибели растений после заморозка.

О повреждающем действии аммиака и других токсических веществ, образующихся в растении после заморозка

Если влияние мороза на зимующие растения довольно обстоятельно изучено, то этого нельзя сказать в отношении действия кратковременных заморозков на яровые растения в период их активной вегетации. По данным исследований П. А. Генкеля

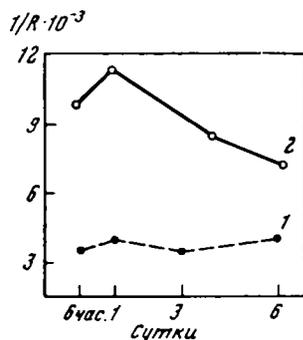


Рис. 38. Последствие заморозков (-3°) на проницаемость протоплазмы листьев кукурузы.

1 — контроль, 2 — опыт.

и К. П. Марголиной [66], устойчивость растений зависит от вязкости плазмы: чем ниже вязкость плазмы, тем выше устойчивость, и наоборот. Как указывает Х. Х. Енилеев [107], обработка семян хлопчатника в набухшем состоянии в течение 20 час. 0,25%-ным раствором азотнокислого аммония повышает устойчивость растений к заморозку.

В связи с вышеизложенным представляют интерес результаты, полученные нами совместно с сотрудниками [297, 180, 181], по определению в растениях кукурузы содержания небелковых форм азота до и после заморозка. Результаты этих определений показали значительное увеличение содержания аминного, амидного и аммиачного азота через 1—3 суток после заморозка в стеблях, листьях и корнях. При этом чем сильнее заморозок, тем выше содержание указанных форм, особенно аммиачного азота. Так, в одном из опытов на третий день после заморозка -4° в листьях кукурузы на 1 г сухого вещества аммиачного азота содержалось 3,44 мг, а в контроле — 0,34 мг, т. е. содержание аммиака повысилось в 10 (!) раз.

Такое же изменение обнаружено в листьях кормовых бобов. В фазу конца цветения на третий день после заморозка силой -9° было найдено (в мг на 1 г сухого вещества):

Азот	Контроль	Опыт
Аминный	1,75	2,40
Амидный	3,01	3,75
Аммиачный	0,40	1,30

Все эти данные показывают, что после заморозка в результате протеолиза накапливаются небелковые формы азота. Содержание указанных соединений достигает максимума на третьи сутки, затем постепенно снижается. Особое внимание следует обратить на содержание аммиака как соединения, ядовитого для растений.

Здесь уместна параллель между действием низких и высоких температур. По сведениям В. Ф. Альтергота [9], при высоких температурах в растениях в результате протеолиза накапливается аммиак, отравление которым и служит непосредственной причиной повреждения. По-видимому, то же самое наблюдается и при действии заморозка. В подтверждение сказанному можно добавить следующие факты. Если сильно поврежденные заморозком листья и стебли растения сразу же после заморозка удалить, то в скором времени от неповрежденных частей происходит отрастание и вегетация возобновляется. Если же удаление сделать через сутки, а тем более через трое суток, то растение погибает (рис. 39). У кукурузы при повреждении пластинки листа без повреждения влагалищной части молодые, еще не вышедшие из влагалища листья или соцветия на второй, третий, четвертый день после заморозка темнеют и загнивают, в то время как влагалищные части остаются долгое время зелеными.

Все вышеизложенное дает основание считать, что одной из причин повреждения и гибели растений от заморозков, снижения ими продуктивности без видимых внешних изменений является отравление меристематических тканей, в первую очередь тканей закладывающихся репродуктивных органов, аммиаком, образующимся в результате протеолиза. При инфильтрации аммиака в листья в концентрациях, образуемых в листьях при заморозках, удается получить точно такую же картину повреждений, какая наблюдается при заморозке.

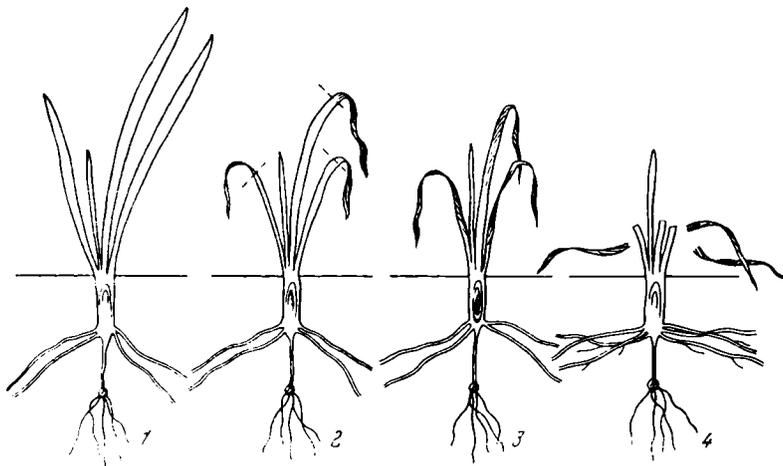


Рис. 39. Схема повреждения точки роста кукурузы образующимися в поврежденных листьях продуктами распада (аммиаком).

1 — контроль (без заморозка), 2 — заморозок -3° (повреждены кончики листьев), 3 — поврежденные растения через 3 дня (некрот точки роста), 4 — удаление поврежденных листьев предотвращает повреждение точки роста.

В свете этого предположения становится понятным факт повышения устойчивости растений к заморозку под влиянием обработки семян азотнокислым аммонием, установленный Х. Х. Енилеевым. Растения переносят с меньшими повреждениями повторное воздействие аммиака, образующегося под влиянием заморозка, так же как легче переносят засуху, если в момент прорастания семена подвергаются термическому высушиванию [64]. В какой-то мере это может пролить свет на положительное действие закалок переменными температурами.

Устойчивость растений к заморозкам в зависимости от предшествующих температур

Вопрос о влиянии предшествующих заморозку температур и температурных условий весны на отношение растений к заморозкам имеет важное теоретическое и практическое значение в растениеводстве. Как уже отмечалось, предшествующая замо-

**Устойчивость растений к заморозкам в зависимости от температуры почвы
(% от общего числа)**

Температура почвы, град.	Растения			
	поврежденные	полностью погибшие	поврежденные и погибшие	неповрежден- ные
Гречиха, сорт Белорусская тулунской репродукции				
Заморозок -3°				
18—20	13	42	55	45
8—10	18	28	46	54
Соя, сорт Хабаровская-4				
Заморозок -4°				
18—20	21	28	49	51
8—10	16	21	37	63
Кукуруза, гибрид Буковинский-3				
Заморозок -3°				
18—20	18	41	59	41
8—10	16	30	46	54
Бобы кормовые				
Заморозок -5°				
18—20	2	6	8	92
5—6	0	0	0	100
Заморозок -8°				
18—20	—	—	42	58
5—7	—	—	25	75

Таблица 58

**Влияние заморозка в начале вегетации (фаза второго листа) на созревание
и урожай гречихи в зависимости от температуры почвы (на сосуд)**

Температура почвы до заморозка	Длина вегета- ционного пе- риода, дни	Урожай								Зерно в общем урожае, %	Абсолютный вес зерна, г
		общий		зерно		солома		корни			
		г	%	г	%	г	%	г	%		
18—20°, без за- морозка . . .	80	20,8	100	5,5	100	12,3	100	3,0	100	26	28
18—20°, замо- розок -3°	83	16,8	80	4,6	84	9,8	80	2,3	77	27	20
8—10°, без за- морозка	102	17,4	83 (100)	4,7	84 (100)	10,9	89 (100)	1,8	60 (100)	27	19
8—10°, замо- рок -3°	104	12,8	61 (70)	3,8	70 (80)	7,4	60 (67)	1,6	53 (81)	90	18

розку среднесуточная температура оказывает определенное влияние на заморозкоустойчивость растений [97, 98]. Низкие предшествующие среднесуточные температуры несколько ослабляют вредное действие заморозка (см. табл. 45). Влияние предшествующих заморозку температур почвы изучалось на различных культурах. Все опыты однозначно показывают, что низкие положительные температуры почвы повышают устойчивость растений к заморозкам (табл. 57).

В табл. 58 показано, как под влиянием заморозка снизился урожай гречихи, а вегетационный период удлинился независимо от предшествующей температуры. Низкие температуры, предшествующие заморозку, снизили, как обычно, продуктивность растений. Отрицательное влияние заморозка на фоне низких температур у гречихи, как теплолюбивой культуры, даже несколько усилилось. Следует заметить, что на урожай были оставлены наиболее развитые и неповрежденные внешне растения.

Несколько иная картина наблюдается у холодостойких бобов. Низкая температура почвы и здесь снижает их продуктивность. Но действие одного и того же заморозка относительно тем слабей, чем ниже температура почвы, и наоборот (табл. 59).

Таблица 59

Влияние заморозков —5, —6° в фазу двух листьев на конечный урожай кормовых бобов в зависимости от предшествующей температуры почвы

Температура почвы от посева до заморозка, град.	Вариант опыта	Урожай воздушно-сухой массы на сосуд					
		общий		надземной части		подземной части	
		г	%	г	%	г	%
18—22	Контроль	24,11	100	18,21	100	5,90	100
	Опыт	17,16	71	12,56	69	4,60	78
10—12	Контроль	18,32	100	14,12	100	4,20	100
	Опыт	13,56	74	10,16	72	3,40	81
5—7	Контроль	15,00	100	11,04	100	3,96	100
	Опыт	12,01	80	8,61	78	3,40	86

Из приведенных данных следует, что предшествующие низкие температуры почвы повышают заморозкоустойчивость у теплолюбивых и холодостойких растений. Последствие же заморозков на урожай у этих растений проявляется по-разному в зависимости от предшествующих температур. У теплолюбивых сочетание низких предшествующих температур почвы с заморозком и абсолютно и относительно снижает урожай сильнее, чем сочетание заморозка с благоприятными температурами. У холодостойких при сочетании благоприятных температур почвы и заморозков продуктивность относительно снижается больше, чем при предшествующих низких температурах, хотя в последнем случае абсолютное снижение урожая все же значительнее.

С. Р. Поповым была проведена серия опытов по выявлению влияния низких положительных ночных температур воздуха перед заморозком. Оказалось, что как у теплолюбивых (кукуруза), так и у холодостойких (пшеница, бобы) низкие ночные температуры порядка 2—3° в течение 3—4 суток перед заморозком повышают заморозкоустойчивость растений. Такое воздействие у холодостойких, например у кормовых бобов, полностью нейтрализует отрицательное действие заморозка на конечный урожай. Это видно на рис. 40. В сосудах 2 и 3 растения подвергались одновременно



Рис. 40. Последствие заморозков —7° на кормовые бобы в фазе третьего настоящего листа в зависимости от ночной температуры, предшествующей заморозку.

1 — без заморозка (контроль), ночью температура 12—15°, 2 — заморозок, перед этим в течение шести ночей создавали температуру 2—3°, 3 — заморозок без предварительной закалки, ночью температура 12—15°.

действию заморозка —7° в фазу трех листьев, причем растения в сосуде 2 до заморозка шесть ночей находились при температуре 2—3° (днем условия были одинаковы). Это сказалось и на внешнем виде растений, и на последствии заморозка на урожай (г на сосуд):

Без заморозка	12,8 (100%)
Заморозок —7°	
без предварительной	
закалки	6,6 (52%)
с предварительной за-	
калкой (температура	
2—3° в течение ше-	
сти ночей)	13,0 (102%)

Интересные результаты были получены при закалке рассады томатов сорта Талалихин низкими ночными температурами (6—8°) в холодных парниках (днем условия были одинаковы 18—25°). В результате урожай плодов с куста после заморозка в начале бутонизации был следующим:

Вариант опыта	Урожай	
	г	%
Без закалки		
без заморозка	1432	100
заморозок —2°	510	36
С предварительной закалкой		
без заморозка	1715	120 (100)
заморозок —2°	1401	98 (82)

Следует сразу же отметить, что столь разительных результатов повышения продуктивности и заморозкоустойчивости удастся добиться лишь при определенном режиме минерального питания, в первую очередь при смешанных (почвенно-некорневых) подкормках через 3—4 дня вместе с поливом [186].

Подводя итог сказанному о влиянии предшествующих заморозку температур на устойчивость растений к весенним заморозкам, можно сделать вывод, что низкие температуры почвы и ночные понижения температуры воздуха способствуют повышению заморозкоустойчивости растений.

ЗАВИСИМОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ УСВОЯЕМЫХ РАСТЕНИЯМИ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ В ПОЧВЕ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

Тепловому режиму почвы посвящено довольно много работ [225, 139, 403, 404, 53, 243, 317, 100 и др.]. В рассматриваемом нами вопросе важным является то, что в зависимости от широты и долготы места, высоты его над уровнем моря, времени года, типа почвы, ее механического состава, увлажнения, рельефа, растительности и т. д. тепловой режим почвы формируется различно.

При продвижении с юга на север и с запада на восток суровость климата возрастает, ухудшаются его термические показатели. Так, по данным М. Е. Вильчинского [51], в Мичуринске безморозный период равен 145 дням, а в Иркутске, расположенном на той же широте, он составляет всего 96 дней; в Рязани и Тулуне, также расположенных на одной широте, он соответственно равен 145 и 74 дням. При среднегодовых отрицательных температурах и суровых зимах в Иркутске и Тулуне температуры почвы ниже, чем в Мичуринске и Рязани, особенно весной.

Основной запас тепла, полученный за весенне-летний период, по данным Н. И. Михайловой [238], аккумулируется в трехметровом слое почвы. При этом в слое 0—40 см аккумулируется 15—20% поглощенного тепла, а голая почва получает примерно на 22% тепла больше, чем покрытая растениями. Следовательно, температура почвы под растениями ниже, чем без них, на 0,5—4°.

Почвенный климат, в частности его главная составная часть — температура, оказывает воздействие на физические, химические и биологические процессы в почве, влияет на мобилизацию элементов минерального питания. Иными словами, температура почвы, по существу, является одной из составных частей ее плодородия (рис. 41).

Как отмечают С. Дж. Ричардс, Р. М. Хаган и Т. М. МакКалла [313], химические процессы, протекающие в почве, настолько сложны, что до сих пор еще не разработаны экспериментальные методы определения влияния на них температуры почвы. Эти чисто

химические процессы трудно и практически пока невозможно отделить от биологических.

Почву населяют бактерии, бактериофаги, актиномицеты, грибы, водоросли, простейшие (кореножки, жгутиковые), нематоды, земляные черви, различные насекомые и т. д. Многие из перечисленных обитателей почвы играют важную роль в биологических процессах, связанных с накоплением зольных элементов и соединений азота, необходимых высшим растениям. Активная жизнедеятельность микроорганизмов находится в большой зависимости от температуры почвы (рис. 41).

По данным Е. Н. Мишустина [239], основная роль в почвенных процессах принадлежит мезофильной и психрофильной микрофлоре. Эти микроорганизмы интенсивней всего размножаются при

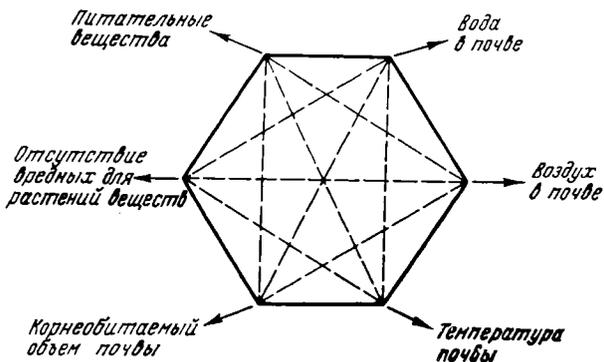


Рис. 41. Схема взаимосвязи факторов, определяющих плодородие почвы [339].

25—30°. Чтобы получить представление о напряженности микробиологической деятельности в почвах разных климатических зон, Мишустин приводит данные (табл. 60), говорящие о том, что во всех пунктах оптимальные температуры развития бактерий лежат выше имеющихся температур почвы. Следовательно, существует своеобразный резерв для более активной деятельности бактерий, особенно в северных районах.

По современным представлениям [239, 268, 275], обеспеченность растений элементами минерального питания из почвы зависит от ее поглотительной способности, реакции среды, поступления элементов питания в почвенный раствор в результате разложения микроорганизмами сложных соединений органической и минеральной части почвы на более простые, доступные растениям. Кроме того, растения своими корневыми выделениями сами могут перевести необходимые им соединения из нерастворимых и недоступных в растворимые и доступные.

Вопрос о влиянии температуры на почвенный поглощающий комплекс, на его взаимодействие с находящимися в почвенном растворе элементами минерального питания пока еще достаточно

**Сопоставление температур почвы и потребности сапрофитных бактерий
в тепле [239]**

Место взятия бактерий	Средняя температура почвы за май—август, град.	Примерная оптимальная температура для бактерии, град.	Разница между оптимальной и средней температурами, град.
Архангельск	10,5	28,5	18,0
Москва	12,7	30,0	17,3
Курск	16,4	34,0	17,6
Армавир	22,4	35,5	13,1
Средняя Азия	30,0	38,0	8,1

не разработан. Влияние температурных условий на вытеснение подвижных форм фосфора и калия из почвы показано в работе М. А. Репневской и Т. Г. Курошевой [310]. Авторы при изучении плодородия подзолов Кольского полуострова обратили внимание на изменение результатов анализов при определении содержания фосфора по Кирсанову и калия по Пейве в зависимости от температуры в лаборатории. При 20° показатели были в два раза и более выше, чем при 10°. В дальнейшем в специальных опытах ими было установлено, что температура раствора оказывает большое влияние на вытеснение подвижных форм фосфора из почвы. Наибольшие изменения наступают в интервале между 10 и 15°. Примерно такая же закономерность наблюдается и при вытеснении подвижных форм калия из почвы. Здесь также наибольшие изменения произошли в интервале между 10 и 15°. Следовательно, вытеснение катионов и анионов из почвы находится в прямой зависимости от температуры.

Воздействие температуры на реакцию среды

В самом начале наших работ по воздействию температуры почвы на растения было установлено, что с ее понижением почва под растением подкисляется. Эти результаты приводятся в табл. 61.

Позднее было установлено, что влияние температуры на кислотность зависит от многих сопутствующих факторов, в частности от влажности почвы, времени взятия пробы и т. д. В первый период вегетации влияние температуры на кислотность почвы сказывается сильнее всего (табл. 62).

При внесении извести по полной гидролитической кислотности влияние температуры на кислотность практически не улавливается.

Механизм подкисления почвы при низких температурах можно отчасти объяснить тем, что с понижением температуры поглощение катионов относительно возрастает, а поглощение анионов сни-

**Влияние температуры на кислотность почвы (мэв на 100 г почвы)
под растениями пшеницы на слабокислой известкованной песчаной почве
в фазу трубокования**

Вариант опыта	Температура почвы, град.	pH солевой	Обменная кислотность	Гидролитическая кислотность
Опыт 1				
Без удобрения	15—20	5,65	0,11	1,89
	6—7	5,10	0,15	2,03
NPK	15—20	5,60	0,16	2,12
	6—7	5,10	0,25	2,33
Опыт 2				
NPK	15—20	6,20	0,17	1,73
	6—7	5,00	0,25	2,24
Опыт 3				
Без удобрения	15—20	5,85	0,09	1,80
	6—7	5,00	0,18	2,15
NPK	15—20	5,55	0,08	1,91
	6—7	5,10	0,18	2,19

Таблица 6‡

Влияние пониженной температуры почвы в сочетании с различным ее увлажнением в разные периоды вегетации на показатели кислотности почвы (мэв на 100 г)

Форма кислотности почвы	Кислотность в зависимости от влажности и температуры почвы					
	90%		60%		30%	
	6—7°	15—20°	6—7°	15—20°	6—7°	15—20°
Начало вегетации (кушение)						
pH солевой	4,8	5,2	4,8	4,5	4,9	5,6
Обменная	0,42	0,12	0,35	0,18	0,21	0,19
Гидролитическая	2,24	1,38	2,20	1,73	1,89	1,52
После трубокования						
pH солевой	4,9	5,6	4,9	6,0	5,2	6,3
Обменная	0,28	0,12	0,24	0,18	0,18	0,17
Гидролитическая	2,24	1,89	2,19	1,73	2,06	1,56
Уборка						
pH солевой	4,6	4,8	4,8	5,5	5,2	5,6
Обменная	0,22	0,14	0,14	0,16	0,18	0,17
Гидролитическая	1,97	1,79	1,84	1,32	1,66	1,30

Примечание. Почва с целины, без известкования, удобренная NPK; культура — яровая пшеница.

жается. Кроме того, при низкой температуре, как будет показано позднее, лучше поглощается аммиачный азот, чем нитратный.

Под влиянием температуры почвы изменяется содержание подвижного алюминия. При этом наблюдаются большие колебания в абсолютных показателях. Так, в пару через месяц после начала опыта содержание алюминия (в мэкв на 100 г почвы) на песчаной почве ($pH=4,2$) при $15-20^\circ$ составляло 0,98, а при $6-7^\circ$ равнялось 1,3, на глинистой почве ($pH=4,1$) оно равнялось соответственно 2,6 и 3,9. Через 2,5 месяца эта разница почти сгладилась. Показатель суммы поглощенных оснований с понижением температуры, как правило, изменяется незначительно. Если на песчаной почве при $15-20^\circ$ она составляла 2,8 мэкв на 100 г почвы, то при $6-7^\circ$ она снижалась до 2,5 мэкв.

Концентрация подвижного фосфора в пару с понижением температуры в начале опыта несколько возрастает. Так, на суглинистой почве через месяц после начала опыта на 100 г содержалось 4,66 мг фосфора при $15-20^\circ$ и 5,0 мг при $6-7^\circ$. На глинистой почве эти величины оказались ниже: 2,5 мг при $15-20^\circ$ и 3,1 мг при $6-7^\circ$. К концу же опыта (через 3 месяца) содержание фосфора в опыте и контроле выравнивается или имеется тенденция к снижению его количества при низкой температуре. Такая же закономерность остается и при внесении фосфорных удобрений в почву.

Содержание калия под влиянием низкой температуры повышается в начале опыта, выравнивается или даже снижается в конце.

Так, на удобренной НРК песчаной почве в начале опыта при $15-20^\circ$ в пару найдено в контроле 17,5 мг калия на 100 г почвы, а при $6-7^\circ$ — 19,25 мг. В конце опыта эти величины изменились при $15-20$ и $6-7^\circ$ до 13,3 мг. Приведенные результаты дают основание думать, что температура оказывает большое влияние на почвенный поглощающий комплекс, а обмен катионов и анионов — на кислотность почвы и т. д. К сожалению, работ на эту тему пока ничтожно мало.

Вопрос о численности микроорганизмов при различных температурах почвы также остается малоизученным. Как отмечают Ричардс, Хаган, Мак-Калла [313], развитие микроорганизмов в почве более сложно, чем в питательной среде: между группами микроорганизмов наблюдается многообразная зависимость и конкуренция. Температура и число бактериальной микрофлоры изменяются непропорционально. Только в частично простерилизованной почве такая зависимость проявляется до температуры 30° . По данным Гривса и Джойса (цит. по Шоу [397]), которые инкубировали почву 24 месяца при 10, 20, 30 и 40° в условиях оптимальной влажности, наибольшее число микроорганизмов наблюдалось при 10° и наименьшее — при 40° .

«Связь между температурой почвы и активностью организмов может стать очень сложной, — пишет Рассел [303], — когда организмы двух или более видов живут вместе». В подтверждение он

приводит пример связывания азота азотобактером, живущим в присутствии разлагающих крахмал организмов аэрогенной группы, питающихся побочными продуктами разложения. Процесс связывания имеет два оптимума, один из которых (более высокий) соответствует низкой численности, но высокой активности микроорганизмов, обусловленной одновременно и температурой, и, в большой степени, обильным притоком питания в результате деятельности аэрогенных бактерий при более высоких температурах.

Накопление в почве усвояемого растениями азота в зависимости от температуры

В работе Ричардса, Хагана и Мак-Калла [313] отмечено, что пониженные температуры (10° и ниже) являются более благоприятными для аммонификации, чем высокие (40°). Далее, они констатируют, что температура может оказывать непосредственное влияние на скорость аммонификации своим прямым воздействием на активность ферментов микроорганизмов и на протекание химических реакций. Та или иная температура может вызвать гибель многих микроорганизмов, которые служат пищей для других микробиологических форм. При благоприятных условиях это может привести к усилению разложения органического вещества, что обычно усиливает и аммонификацию. Образование нитратов имеет те же оптимальные, что и аммонификация. Процесс нитрификации идет тем интенсивней, чем выше температура почвы в пределах от 5 до 35° , при более высокой температуре нитрификация подавляется.

В наших опытах, проведенных в 1955 г. на Соликамской сельскохозяйственной опытной станции, по определениям Г. Н. Беляева, пониженная температура почвы резко снижала нитрификацию и относительно способствовала накоплению аммиака. Так, низкая температура ($6-7^{\circ}$) снижала содержание нитратов с $14,51$ мг на 100 г почвы до $5,16$ мг и повышала количество аммиака с $0,81$ до $1,12$ мг. В других определениях в зависимости от температуры почвы содержание нитратов (мг на 100 г почвы) было следующим:

$15-20^{\circ}$	16,5
$12-14^{\circ}$	22,3
$8-10^{\circ}$	8,4
$6-7^{\circ}$	4,2

По-видимому, для условий Севера наиболее благоприятны умеренные температуры. Нитрификация подавляется при температурах ниже 10° .

На торфяных почвах в Карелии процесс минерализации органического вещества чаще всего доходит только до стадии аммиака [38, 39]. Процессы нитрификации совсем отсутствуют либо весьма слабо выражены даже в освоенных торфяных почвах. В точно таких же почвах Белоруссии, где температура выше, процесс

минерализации идет активно, если только осушение и обработка почвы обеспечивают интенсивный ход и аммонификации, и нитрификации [224]. Одной из основных причин слабой биологической активности торфяных почв Карелии является недостаток тепла, низкая температура почвы. При сравнении качественного и количественного содержания микроорганизмов в торфяных почвах Карелии и Белоруссии выявляется чрезмерная бедность почв Карелии. Сравнительное содержание (млн. на 1 г почвы) некоторых физиологических групп микроорганизмов в целинных торфяных почвах низинного типа Карелии и Белоруссии дается в работе В. А. Бухмана и М. М. Цыбы [40]:

	Карелия	Белоруссия
Общее число аммонификаторов	0,4	2,2—8,0
Маслянокислые бактерии	0,01—0,1	0,166—3,7
Денитрификаторы	0,1	0,136—0,167
Актиномицеты	0,16	0,21—1,3
Аэробные целлюлозоразрушающие . .	0,001	—
Споровые	0,046	0,964

Сказанное о торфяных почвах, как более холодных, в значительной мере относится и к минеральным. Здесь низкая температура, особенно в сочетании с переувлажнением и повышенной кислотностью, сильно тормозит процесс нитрификации. Последний

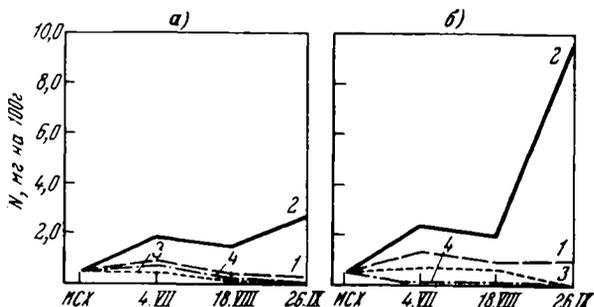


Рис. 42. Динамика нитратов в подзолистой почве Карелии в зависимости от температуры, влажности и известкования [39].

а — неизвестковая почва, б — известковая; влажность: 1 — 60% полной влагоемкости при 6—10°, 2 — 60% при 15—20°, 3 — 90% при 6—10°, 4 — 90% при 15—20°.

активизируется при умеренном увлажнении и известковании и при температуре 15—20°. Нитрификация идет очень слабо и на произвесткованной почве, но при низкой температуре. Она еще больше подавляется при избыточном увлажнении. Чем ниже температура, тем больше в почве аммиачного и меньше нитратного азота (рис. 42).

В Сибири, по данным А. Л. Афанасьевой [21], мобилизация питательных веществ почвы весной из-за медленного оттаивания идет очень вяло. Большую роль здесь играют питательные вещества, накопленные с осени. В отличие от других почвенно-климатических зон, по данным А. Н. Угарова [368], В. Т. Мальцева [233], И. Ф. Маркаданова и А. П. Арбатской [234], нитраты в Восточной Сибири сохраняются с осени до весны и используются растениями. Накопление нитратного азота весной из-за низких

температур почвы идет очень медленно и обнаруживается только во второй декаде мая, когда температура почвы становится устойчивой и достигает 10° . Заканчивается нитрификация осенью, в сентябре [233]. Интересно, что в пару минимум аммиака и максимум нитратов наблюдаются в июле. Осенью в почве содержание аммиачного азота в пару и под кукурузой несколько больше, чем нитратного (52 и 48%). Под зерновыми содержание аммиачного азота возрастает до 80%, а остальные 20% приходится на нитратный азот.

Е. И. Бузлукова [36] отмечает, что основным тормозом при минерализации органического азота в Восточной Сибири является тепловой режим, который оказывает сильное влияние на развитие микробиологической деятельности. По данным А. А. Шмука [396], нитрификация протекает в интервале от 4 до 40° . Но при низких температурах она идет очень медленно.

Обстоятельные исследования по динамике мобилизуемого азота в Восточной Сибири проведены А. Н. Угаровым [368]. Он утверждает, что наличие аммиачного азота в почве весной не обеспечивает молодые растения азотом. Угаров пишет: «Можно считать установленным, что в Восточной Сибири в ранний период вегетации растений, когда корневая система у них еще слабо развита, нитратный азот является основным и незаменимым источником азотной пищи растений. В дальнейшем, по мере развития корневой системы, значение нитратного азота как источника азотной пищи растений уменьшается и главную роль в этом отношении начинает играть аммиачный азот». Внесение как нитратного азота, так и особенно аммиачного (аммиачной воды) коренным образом улучшает обеспеченность растений азотом. Возникает противоречие. Аммиачный азот почвы растения весной усваивают плохо и в то же время хорошо усваивают его в виде аммиачной воды.

Дело заключается в том, что дерново-подзолистые почвы Иркутской области, по исследованиям В. Н. Кудеярова [195], при относительно высоком содержании закрепленного (поглощенного) аммония (NH_4) имеют низкое количество подвижных форм (NO_3 и NH_4), необходимых для питания растений, особенно в весенний период. Если сравнить дерново-подзолистые почвы Иркутской области с дерново-подзолистыми почвами Московской области по запасу гумуса и подвижных форм азота, то в сибирских почвах при относительно большом запасе гумуса и азота в почве в усвояемых формах его содержится меньше (табл. 63).

Как видно из табл. 63, в Восточной Сибири при высоком валовом запасе азота в почве усвояемого азота в пахотном горизонте в 2 раза меньше, чем в подобной же почве Московской области, фиксированного же азота $\text{N}-\text{NH}_4$ значительно больше.

Интересная работа по изучению водно-теплового режима почв Красноярского края проведена Ю. П. Вередченко [49]. В результате сопоставления водно-теплового режима почв Европейской территории СССР и Средней Сибири он пришел к интересным выводам. По его данным, период активных температур ($>10^{\circ}$)

Запас гумуса и различных форм азота в дерново-подзолистых почвах Иркутской и Московской областей [195]

Почва, место взятия пробы	Мощность слоя, см	Гумус, т/га	Валовой азот, т/га	Трудногидролизуемый азот, кг/га	Легкогидролизуемый азот, кг/га	N—NO ₃ кг/га	N—NH ₄ воднораство- римый и обменнопогло- щенный, кг/га	Усвояемый NO ₃ и NH ₄	N—NH ₄ фиксирован- ный, кг/га	Общий минеральный азот, кг/га
Дерново-слабо- подзолистая, Московская область	0—20	35,4	2,2	1560	206	33,5	72,6	106,1	134	240
	0—100	84,0	7,0	—	780	127,0	222,0	349,0	675	1024
Дерново-слабо- подзолистая, Иркутская область	0—20	45,9	3,0	1738	173	1,9	53,5	55,4	185	240
	0—100	111,8	9,5	—	738	1,9	248,0	249,0	1220	1470

в пахотном горизонте почв бывает лишь в течение 3—3,5 месяцев, причем к концу летнего периода эти температуры понижаются только до глубины 1,2—1,5 м. Небольшая мощность горизонта с активными температурами объясняется тем, что значительная часть летнего притока тепла расходуется на таяние льда глубоко промерзшей почвы. В таких холодных почвах, как отмечает автор, создается постоянное высокое увлажнение с глубины 1—1,5 до 2—2,5 м. Наличие мерзлого слоя в течение долгого времени обуславливает удовлетворительную обеспеченность растений влагой в засушливые годы.

Автор считает длительное сезонное промерзание почв при малом выпадении осадков (360—400 мм в год) полезным явлением для обеспеченности растений влагой. Промерзание, по его мнению, имеет двойное значение: положительное — для водного режима почв и отрицательное — для теплового режима. Устройство гряд для овощных культур, по его данным, улучшает тепловой режим почв. Образование (при освоении тайги) больших полевых массивов (в 20—25 га) лучше в тепловом отношении, чем небольших — в 2—3 га. Учитывая неблагоприятные условия теплового режима почв, Вередченко рекомендует вносить минеральные удобрения, особенно азотные, в предпосевной период (низкая температура обуславливает слабую подвижность питательных веществ весной).

В обстоятельных исследованиях Н. А. Ногиной [262] дается характеристика теплового режима почв с вечной мерзлотой.

Во-первых, в районах вечной мерзлоты более суровые зимы, продолжительней холодный период, глубже промерзание почв. Нисходящие токи почвенных растворов по пути своего следования резко изменяют температуру (от 15—25 до 5, —0,5°). Это оказывает существенное влияние на их состав и концентрацию, приводит к выпадению ряда элементов из растворов. Продолжительные отрицательные и низкие положительные температуры в рыхлой толще не могут не отразиться на процессах выветривания. Из-за низких температур в районах Забайкалья формируется ожелезненная кора выветривания. Здесь при наиболее высоких температурах лета выпадает и большее количество осадков, а в начале вегетации растений наблюдаются весенне-летние засухи. Но даже небольшие осадки быстро вызывают переувлажнение почвы, так как ее активный слой покоится (на глубине 1—2 м) на водонепроницаемой вечной мерзлоте. Кроме наличия вечной мерзлоты, здесь очень короткий период между весенними и летними заморозками. Из-за низких температур биологические процессы минерализации органических остатков вносимых органических удобрений идут замедленно.

По данным И. А. Мазилкина [227], на почвах Центральной Якутии накопление нитратов при 10° шло в два с лишним раза медленнее, чем при 28°, если в почву вносили серноокислый аммоний, и в четыре раза медленнее, если в почву вносили пептон.

Навоз в районах вечной мерзлоты в почве сохраняется 3—4 года. Поэтому здесь более разложившийся навоз эффективнее. Интересно в связи с этим привести данные Ваксмана и Герретсена [441] по влиянию температуры на разложение овсяной соломы в почве (табл. 64). При температуре 7° солома за 105 дней в зависимости от удобрений и влажности разложилась от 1 до 22%, а при 18° она за это же время разложилась наполовину.

Из-за климатических особенностей и в первую очередь, температурных условий почвы пищевой режим почв Забайкалья также своеобразен. В сухие и относительно холодные месяцы весны биологические процессы в почвах протекают крайне вяло, что прежде всего сказывается на содержании подвижных форм азота. Даже на черноземах в весенние месяцы растения в основном существуют за счет азота, сохранившегося в почве с осени предшествующего года. Именно весной в почве чаще всего недостает азота. Накопление азота идет довольно бурно, хотя и непродолжительно, и в самый теплый и наиболее увлажненный период лета растения не испытывают в нем острого недостатка [43].

На всех почвах Забайкалья наибольший эффект наблюдается от внесения фосфорных удобрений. Это объясняется тем, что фосфор здесь связан с органическим веществом почвы и полуторными окислами. Низкая температура почвы и недостаток влаги сами по себе вызывают замедленное поступление фосфора в растения [42]. Содержание в почвах фосфора, как и азота, повышается в летние месяцы.

Разложение овсяной соломы¹ в компосте при различных температурах [441]

Температура инкубации, град.	Влажность, %	Неразложившийся растительный материал, %			
		16 дней	48 дней	105 дней	273 дня
7 ¹	66	—	—	99,4	75,4
7	66	—	—	73,7	64,3
7	80	—	—	77,8	63,7
18	66	—	63,3	53,2	49,5
18	80	81,1	60,2	46,7	39,2
27 ¹	66	—	72,0	56,0	36,4
27	66	66,7	51,2	44,1	35,3
27	80	67,5	46,4	37,6	29,9
37 ¹	66	—	72,1	51,8	40,1
37	66	64,2	48,6	39,8	30,0
37	80	61,0	39,4	32,0	23,6

¹ Солома компостировалась без добавления питательных солей.

Мы кратко рассмотрели влияние температуры почвы на накопление в почве азота через аммонификацию и нитрификацию. О влиянии температуры почвы на денитрификацию есть данные Дженни [424], согласно которым денитрификация идет тем интенсивней, чем выше температура почвы. Наиболее резко она возрастает в интервале между 10° и 20° и в дальнейшем уже не увеличивается, а после 30° она уменьшается. В то же время аммонификация, по его сведениям, нарастает до 40°.

По данным Е. Н. Мишустина [239], бактерии-денитрификаторы широко распространены в почвах; тем не менее чрезмерных потерь азота нет. Последнее объясняется тем, что для деятельности денитрификаторов нужны анаэробные условия, а также высокое содержание нитратов, что в естественных условиях редко сочетается, так как для нитрификаторов необходимы аэробные условия, а накапливающиеся нитраты потребляются растениями или микроорганизмами.

Мобилизация фосфорных соединений, доступных растениям, при различных температурах почвы

Как уже отмечалось, доступные для высших растений соединения фосфора образуются как из органической, так и из минеральной части почвы путем перевода нерастворимых соединений фосфора, например трехкальциевого фосфата, в растворимые. Прямых исследований о влиянии температур на мобилизацию фосфора органических соединений нам не известно. Но так как эти фосфорные соединения получаются в результате разложения органических соединений, например корней, пожнивных остатков и так

далее, то имеющиеся и приведенные выше данные дают возможность составить необходимые представления (табл. 64). Чем благоприятней гидротермические условия для гниения, для разложения органических веществ, тем больше мобилизуется доступного для растений фосфора, что, по-видимому, относится в какой-то мере и к фосфору минеральной части почвы. Известно, что такие соединения, как трехкальциевый фосфат, переходят в растворимое состояние под влиянием образующейся угольной, азотной, серной и других кислот. Последние же образуются в результате деятельности микроорганизмов и самых различных процессов. Но содержание фосфатов подвижно, они связываются и биологически, и почвенным поглощающим комплексом.

Крайне большую подвижность фосфатов в Восточной Сибири на серых лесных почвах отмечает А. Н. Угаров [368]. Содержание усвояемых форм меняется во времени. Следовательно, благоприятные температурные условия для биологической жизни почвы могут быть благоприятными и для мобилизации легкодоступных фосфорных соединений, но они же могут способствовать и недоступности этих соединений.

Влияние температуры на комплекс микроорганизмов, осуществляющих превращение серы, изучено еще меньше, чем влияние на мобилизацию фосфора. Однако несомненно, что это явление имеет место. Как уже отмечалось, в Забайкалье в коре выветривания из-за низких температур накапливается много железа [262]. Такое же явление наблюдается и на почвах Севера, например в Карелии. Влияние низкой температуры на превращение соединений железа изучено мало, хотя из работ Н. Г. Холодного [381], Е. Н. Мишустина [239] известно о взаимозависимости этих явлений.

Влияние температуры почвы на взаимодействие почвы с вносимыми в нее удобрениями

Народная пословица гласит: «На хорошей земле сей яровые раньше, на худой позднее». Иными словами, когда растения обеспечены минеральной пищей (на хорошей почве), они приобретают большую способность переносить низкие температуры раннего срока сева. Но это говорит и о том, что на холодных почвах весной внесение легкодоступных элементов минерального питания имеет особое значение. Внесенное удобрение сразу же вступит в сложные взаимодействия с почвой, входя в соприкосновение с различными частицами и видоизменяясь. Процессы превращения удобрений зависят от природы самого удобрения, почвы, ее состава, влажности, аэрации и температуры.

По данным А. Н. Угарова [366], Н. И. Рынка [319, 320], Дж. Р. Адамса и др. [3], аммиак, внесенный в виде аммиачной воды, быстро и прочно поглощается в относительно малом объеме почвы. «Аммиачная вода, — пишет Н. И. Рынк [319] — продвигается от места ее внесения вверх, вниз и в горизонтальном

направлении на незначительное расстояние (8—10 см). При внесении ее с промежутками больше 20 см создается пестрота, полосатость посевов».

В опытах А. Н. Угарова [366] внесенный в почву аммиак почти полностью поглощался уже в день внесения. Через пять дней после внесения количество поглощенного аммиака снижалось, но при этом в пять раз возрастало содержание нитратного азота. Такие же результаты были опубликованы Н. И. Рынксом [320].

По данным только что цитированных американских авторов, нитрификация не происходит при температуре ниже 0° (табл. 65).

Таблица 65

Влияние температуры на нитрификацию аммиачной воды¹ в легком суглинке [3]

Длительность выдерживания, дни	Содержание нитратов (мг/кг) в пробах, взятых после внесения азота при температурах			
	3°	6°	8°	11°
7	0	0	0	0
14	0,8	0,8	2,4	4,0
21	—	1,6	6,1	15,2
28	2,0	5,6	18,4	22,4
35	3,2	6,4	22,4	37,6
42	4,8	17,6	36,0	48,0

¹ Аммиачная вода (гидроокись аммония) вносилась из расчета 100 мг/кг азота.

Она протекает тем быстрее, чем выше температура почвы. По данным Дж. Р. Адамса и др. [3], потеря аммиака тем меньше, чем ниже температура почвы. Низкая температура способствует лучшему закреплению аммиака в почве.

По данным Ф. В. Турчина [364], только 50—75% азота, внесенного в виде удобрений, используется растением. От 10 до 35% теряется через денитрификацию. При внесении аммиачного азота потери меньше, чем при внесении нитратного. От 5 до 25% внесенного азота потребляется почвенными микроорганизмами на построение их тела. При этом они предпочитают аммиачный азот в больших дозах, чем нитратный. Азот, поглощенный почвенными микроорганизмами, отчасти минерализуется и усваивается в год внесения удобрений. Таким образом, всегда при внесении азотных удобрений азот почвы мобилизуется на питание растений в больших количествах, чем без внесения удобрений. Даже при внесении азотных удобрений в подкормках в более поздние фазы эта закономерность отчетливо сохраняется. Мало известно о том, какое влияние оказывают температуры на баланс внесенного в виде удобрений азота.

Почвы способны в больших количествах поглощать фосфор, поэтому при внесении фосфорных удобрений он быстро связы-

вается. По данным В. Д. Панникова [268], только 10—20% фосфорной кислоты порошковидного суперфосфата используется растениями в год его внесения. По данным А. Н. Угарова [368], в пару содержание углекислорастворимой формы фосфора в серой лесной почве с мая по август повысилось в полтора раза.

По данным Стоффера и Рейпера [346], содержание азота в растениях сорго при температурах почвы от 16 до 27° изменялось незначительно. Содержание же фосфора при 16° было в два раза ниже, чем при 27° (при 16°—0,13%, или 0,20 мг на одно растение; при 27° 0,20%, или 0,68 мг).

Рассмотренные выше данные о влиянии температуры на мобилизацию питательных веществ почвы дают основание заключить, что это влияние огромно. Наличие питательных веществ в доступном для растений состоянии находится в прямой зависимости от температуры. При температуре почвы ниже 10° все процессы мобилизации питательных веществ подавлены. Они возрастают в интервале от 10 до 20—25°. На холодных почвах повышение температуры даже на незначительные величины имеет важное производственное значение.

ТЕМПЕРАТУРА ПОЧВЫ И МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

В предыдущих главах было показано, что температура почвы и заморозки оказывают большое влияние на все жизненные процессы растения, оно суммируется на росте и развитии как интегральных функций растения. Работами А. И. Полярного [280], В. В. Буткевича [37], Г. К. Самохвалова [325], Т. Т. Демиденко и В. П. Голле [90], Т. Т. Демиденко и Р. А. Барцовой [89], В. П. Дадыкина [83, 84], Ричардса, Хагана и Мак-Калла [313], А. И. Коровина [146, 147, 148, 150, 153], Кетчесона [130], Пробстинга [286], Д. В. Штраусберга [402], Нильсена, Хамприса [429], З. В. Титовой и С. С. Андреевко [353, 354] и многих других было показано, что отрицательное влияние низких температур почвы на конечный урожай растений коррелирует с определенными отклонениями в минеральном питании. В общих чертах эти отклонения выражались в снижении содержания зольных элементов и азота в растениях при низких температурах в период их активного роста.

Из всех элементов минерального питания большинство исследователей ставят на первое место фосфор. Подавляющая часть работ отмеченных выше авторов была проведена в эколого-физиологическом плане: растения выращивались при оптимальной и низкой температурах. В конце вегетации или в какой-либо ее период фиксировалась разница в вариантах, определялось содержание элементов питания в растениях или убыль их в питательном растворе.

По мнению некоторых авторов, температура не оказывает существенного влияния на первый этап — адсорбцию элементов на поверхности корней. На проникновение элементов в корневую систему и передвижение их по растению температура оказывает уже большее влияние [411, 398, 402, 140, 353, 354, 352].

Ваннер [442, 443] считает, что поглощение солей из растворов с более высокой концентрацией меньше зависит от температуры, чем поглощение из растворов с низкой концентрацией. Он объяс-

няет это тем, что при увеличении внешней концентрации уменьшаются затраты энергии на поглощение солей корневой системой. Последнее согласуется с данными Т. П. Ладониной [220].

И. И. Колосов [140], обобщив работы своих предшественников по влиянию температуры на поглощение и некоторые собственные исследования, пришел к выводу о большой зависимости поглощения элементов питания от температуры.

«Чем выше температура изучаемого раствора, — пишет И. И. Колосов, — тем больше из него поглощается веществ растениями. Отсюда следует, что при поглощении веществ и передвижении их в корневой системе имеют большое значение не только физико-химические, адсорбционные, но и химические процессы, протекающие с тепловым температурным эффектом. Действие температуры на поглощение веществ корневой системой растений определяется скоростью и прочностью образующихся соединений поглощаемых веществ с веществами клеток корней и скоростью освобождения активных мест, на которые адсорбируются вещества из наружного раствора. Более быстрое образование при повышении температуры каких-то химических соединений поглощаемых веществ с веществами клеток ускорит освобождение от них адсорбирующей поглощающей поверхности корней, а следовательно, и поглощение ею из окружающей среды новых веществ. Если поглощаемое вещество вступает в какие-то химические соединения с веществами клеток корней, то повышение температуры наружного раствора должно приводить к увеличению общего количества поглощаемых веществ корневыми системами растений. Чем прочнее будут образованные химические соединения, тем более сильного действия температуры на поглощение веществ растениями нужно ожидать».

К сожалению, автор не занимался изучением температур в интересующих нас диапазонах. Он использовал температуры (например 2 и 30°) как путь, как метод вскрытия механизмов поглощения. Нас же интересуют те низкие температуры, которые оказывают вредное последствие на урожай растений.

Нельзя не отметить, что под влиянием низкой температуры почвы изменяются сами корни — органы минерального питания. Во-первых, корни дольше остаются молодыми и медленней стареют; во-вторых, они утолщаются и меньше ветвятся. Утолщение идет за счет коровой паренхимы [356, 84, 150]. Как эти изменения отражаются на основных функциях корня, известно немного.

Поглощение минеральных солей, по данным Т. П. Ладониной [220], применявшей метод обрезков и бумажных индикаторов, у кукурузы и хлопчатника идет на всех участках корня. Самый кончик корня поглощает слабо, на следующих участках корня поглощение усиливается (зона активного поглощения — зона корневых волосков), а затем начинает снижаться. Но даже у основания корней (у корневой шейки) поглощение происходит. Поступление минеральных солей, хотя и незначительно, идет и в зонах опробковевших поверхностей.

Ладонина определяла способность различных участков корня удерживать поглощенный азот NO_3 . Оказалось, что только так называемая активная зона, т. е. кончики корней и зона корневых волосков, прочно удерживает поглощенный NO_3 , другие участки выделяют его обратно в раствор. Иными словами, активные участки поглощают метаболически, а другие участки — физически. Это подтверждается опытом по влиянию температуры раствора на поглощение солей (табл. 66).

Таблица 66

Влияние температуры раствора на поглощение азота и калия различными зонами корня кукурузы [220]

Вариант опыта	Окончание корня		Основание корня		Окончание корня		Основание корня		
	поглощено NO_3 , мг				поглощено К, мг				
	1000 см ² поверхности корня	1 г сухого вещества	1000 см ² поверхности корня	1 г сухого вещества	1000 см ² поверхности корня	1 г сухого вещества	1000 см ² поверхности корня	1 г сухого вещества	
N, 100 мг/л	24°	0,25	0,63	0,42	0,15	23,0	57,5	40,0	14,5
	2°	0,20	0,26	0,62	0,27	—	—	33,0	14,5
N, 300 мг/л	24°	0,50	1,17	0,88	0,30	27,0	62,8	65,0	22,4
	2°	0,28	0,54	0,80	0,29	23,0	43,7	55,0	20,0

Данные табл. 66 показывают, что соли, поглощенные недействительными участками корня, используются иначе, чем потребленные действительными участками. Если соли, поглощенные действительными участками, поступают внутрь корня, то поглощенные недействительными участками передвигаются от основания к деятельным корневым окончаниям, где они метаболически и усваиваются. В недействительную часть корней, в их свободное пространство, могут поступать путем диффузии и нужные и ненужные растению соли, в деятельной же части они потребляются уже избирательно.

Упомянутые выше данные Ваннера [442, 443], данные приведенной табл. 66, а также современные представления о механизмах поглощения питательных элементов растениями [322, 323, 274, 275, 324, 45—48, 284] дают основание думать, что низкие температуры подавляют метаболический путь поглощения, идущий в активной зоне, и слабо влияют на поглощение путем диффузии, на накопление элементов питания в свободном пространстве. Последнее для разбираемого нами вопроса имеет принципиальное значение, так как ниже будет показано, что повышением концентрации удобрений можно в значительной мере влиять на интенсивность поглощения элементов питания при низкой температуре.

Обстоятельные исследования по влиянию низких температур в зоне корней на поглощение и передвижение элементов минерального питания были проведены З. И. Журбицким и Д. В. Штраусберг [118], З. И. Журбицким [116], Д. В. Штраусберг [398—402]. Ими было установлено относительное поглощение азота, фосфора и калия в интервале от 2—3 до 20°. Оказалось, что при температуре ниже 5° в минимальном количестве поглощается азот, за ним следует фосфор. При температуре выше 5° хуже всего потребляется фосфор, азот и калий усваиваются лучше его. Авторы впервые изучили локальное влияние низких температур в зоне корней и в зоне надземных органов на поглощение элементов минерального питания и установили, что сильнее всего это влияние проявляется в зоне корней. Интересные исследования по влиянию низких температур в зоне корней проведены З. В. Титовой и С. С. Андреенко [353, 354].

Всеми отмеченными авторами проводились преимущественно кратковременные опыты продолжительностью от нескольких часов и, редко, до нескольких суток. При этом исходный материал в большинстве случаев готовился при оптимальных температурах. По данным О. М. Трубецковой [357], при быстром переходе от высоких температур к низким (в ее опытах от 27 до 9,5°) резко снижается концентрация ионов в пасоке. По данным Д. В. Штраусберг [402], предварительное выращивание растений в условиях пониженных температур не подготавливает растения к лучшему использованию питательных элементов при этих условиях. Более того, их способность поглощать питательные элементы при низких температурах еще больше снижается (табл. 67). Об этом же говорят результаты опытов З. В. Титовой и С. С. Андреенко [354]. Иными словами, предшествующие температурные условия оказывают большое влияние на поглощение растением того или иного элемента, особенно в краткосрочных опытах.

Таблица 67

Влияние температуры выращивания овса на поглощение им фосфора при разных температурах [402]

Средняя температура выращивания, град.	Температура поглощения P ³² , град.	Содержание P ³² , имп/мин. на 10 мг сухой массы		
		в листьях	в корнях	в целом растении
18	20	31	272	303
18	10	20	178	198
10	20	44	608	652
10	10	23	92	115

Возникает вопрос: а сколько же времени необходимо для того, чтобы растение приспособилось к переходу от высокой температуры к низкой?

В исследованиях О. П. Родченко, Б. П. Тарлинской [315], О. П. Родченко [314] при перемещении проростков кукурузы с 22—24° в температуру 2, 4, 6, 8, 10 и 20° было обнаружено, что при 6° и ниже рост делением вообще не идет, роста практически нет. При 8 и 10° рост делением начинается не раньше чем на четвертые сутки. Естественно, при задержанном росте нет и активного поглощения, хотя последнее, как утверждает В. Г. Гриф [73], вообще возможно (рост растяжением, сопровождающийся образованием различных веществ, например нуклеиновых кислот). При возобновлении роста делением на четвертые сутки, естественно, возрастает и поглощение. Ориентировочно можно считать, что для полной адаптации растений к низким температурам необходимо около четырех суток.

Поглощение и метаболизм азота и фосфора в период посев—всходы в зависимости от температуры почвы

В период посев—всходы развивающийся проросток находится под влиянием только температуры почвы, и именно в этот период в большинстве земледельческих районов нашей страны почва в той или иной мере имеет низкую температуру.

В литературе имеются сведения, что обеспеченность растений питательными веществами в это время оказывает большое влияние на силу роста семян и полевую всхожесть. В опытах В. Н. Прикладова [285] при проращивании семян яровой пшеницы сорта Днaмaнт на дистиллированной воде и почвенной вытяжке сила роста семян повышалась на 30% под влиянием последней. Сила роста семян на различных почвах возрастает от песка к более плодородной почве. В опытах с пшеницей сорта Гарнет были получены следующие результаты:

Субстрат	Сила роста	
	г	%
Песок (контроль) . . .	62	100
Опoдзoлeннaя пoчвa . .	85	137
Слaбoпoдзoлeннaя пoчвa	107	172
Слaбoпoдзoлeннaя пoчвa + 1/10 чaсть пeрeгнoя	121	195

Песок	Сила роста	
	г	%
Кoнтрoль	64	100
плюс азoт	92	144
плюс фoсфoр	112	175
плюс кaлий	77	120

При добавлении в песок минерального удобрения сила роста также возрастала.

Из этих опытов видно, что в период посев—всходы условия питания оказывают определенное стимулирующее влияние на силу роста и полевую всхожесть семян, особенно это относится к азоту и фосфору.

Как же влияет низкая температура на минеральное питание проростков в период посев—всходы? Ответ на этот вопрос дают опыты с пшеницей и кукурузой [170, 101, 183, 171]. При определении содержания азота и фосфора (как элементов, имеющих наиболее важное значение) в проростках, развивающихся в песчаной культуре на смеси Гельригеля, в зависимости от температуры и влажности почвы было получено, что поступление азота и фосфора из почвы в проростки начинается с момента прорастания семян, а интенсивность процесса зависит от температуры почвы (табл. 68). Влияние влажности не проявилось с такой отчетливостью. Можно лишь отметить тенденцию к повышению поглощения азота и фосфора при 60% по сравнению с 30% при температуре почвы 15—20° и к некоторому усилению адсорбции при 30% и 5—7°.

Таблица 68

Увеличение содержания азота и фосфора в проростках пшеницы по сравнению с контролем при различной влажности и температуре почвы (% на сухое вещество)

Влажность почвы (песка), % от полной влагоемкости	Азот		Фосфор	
	начало прорастания	начало всходов	начало прорастания	начало всходов
15—20°				
60	3,4	4,9	0,25	0,11
30	3,2	4,7	0,09	0,06
5—7°				
60	0,0	1,9	0,03	0,02
30	0,3	2,4	0,00	0,01

Интересно было выяснить, как расходуются запасы питательных веществ эндосперма семени и как начинается питание проростка извне в зависимости от температуры почвы. Опыты проводились на пшенице [101] и кукурузе [171]. Реакция растений пшеницы и кукурузы на воздействие низкой температуры принципиально была одинаковой, поэтому ниже приводятся результаты исследований по кукурузе.

В опытах низкие температуры почвы задерживали прорастание семян, рост проростков и появление всходов. Содержание фосфора и азота в проростках при низких температурах в течение всего периода прорастания было сниженным (рис. 43, 44). Это произошло как за счет более слабого использования фосфора и азота семени, так и за счет запаздывания и меньшей интенсивности поступления их извне. Так, если при температуре 20° поглощение фосфора извне началось с момента прорастания семян и по мере

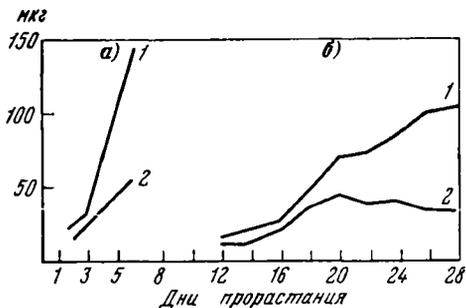


Рис. 43. Накопление общего фосфора в проростках кукурузы (гибрид Буковинский-3) в зависимости от температуры почвы в период посев—всходы.

а — при температуре 20°, б — 10–12°; 1 — стебель, 2 — корень.

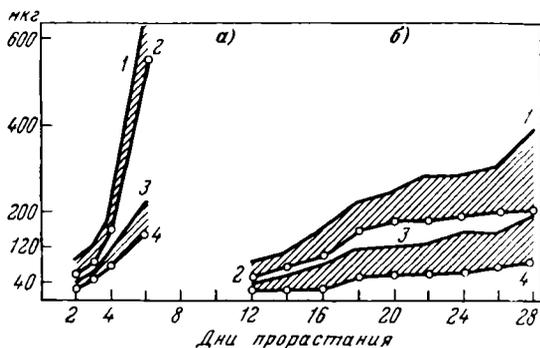


Рис. 44. Накопление общего и белкового азота в проростках кукурузы в зависимости от температуры почвы в период посев—всходы.

а — при температуре 20°, б — 10–12°; 1 — общий азот в стеблях, 2 — белковый азот в стеблях, 3 — общий азот в корнях, 4 — белковый азот в корнях; небелковый азот обозначен штриховкой.

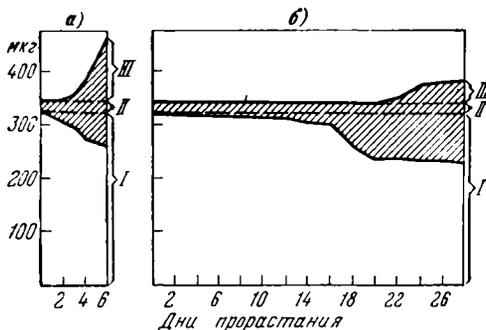


Рис. 45. Динамика фосфора в эндосперме и развивающемся проростке кукурузы в зависимости от температуры почвы в период посев—всходы.

а — при температуре 20°, б — 10–12°; I — фосфор эндосперма, II — фосфор зародыша, III — фосфор, поглощенный извне.

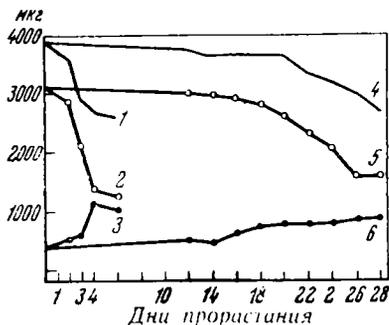


Рис. 46. Расходование азота эндосперма семени кукурузы в период посев—всходы в зависимости от температуры почвы.

При 20°: 1 — общий азот, 2 — белковый азот, 3 — небелковый, 4–6 — то же при 10–12°.

роста проростков интенсивность увеличивалась, то при 10—12° поглощение началось только перед самым появлением всходов и интенсивность его была слабой (рис. 45). Проростки при низкой температуре питались в основном за счет запасных соединений фосфора и азота семени.

Данные табл. 69 говорят о том, что при температуре 10—12° медленно расходуется нуклеопротеидный, липидный и органический кислоторастворимый фосфор семени. В результате замедленной минерализации этих соединений содержание неорганического фосфора в эндосперме семян низкое. По-видимому, проростки в условиях низких температур из-за сниженного поглощения и слабого использования фосфора семени испытывают недостаток в нем. Содержание общего азота в опытных проростках снижается за счет белкового при более высоком по сравнению с контролем содержании небелкового азота (см. рис. 44). В эндосперме опытных семян расход общего и белкового азота также ниже, чем в контрольных, а содержание небелкового азота находится на уровне контроля (рис. 46). Таким образом, небелковый азот, имеющийся в достаточном количестве и в эндосперме и в проростках, не используется на синтез белковых соединений, что, по-видимому, связано с недостатком фосфора в обменных процессах.

Таблица 69

Содержание форм фосфора (мкг на одно растение) в эндосперме семян кукурузы, прорастающих при различных температурах почвы

Период от посева до прорастания и всходов, дни	Форма фосфорных соединений			
	неорганический	органический кислоторастворимый	липидный	нуклеопротеидный
20°				
2 (прорастание)	35	188	20	61
3	40	170	18	56
4	80	140	15	40
6 (всходы)	55	155	40	38
10—12°				
12 (прорастание)	10	216	25	66
14	22	198	24	55
16	20	188	24	63
18	25	155	20	60
20	37	140	18	55
22	40	145	15	50
24	37	147	14	50
26	35	150	13	48
28 (всходы)	40	147	12	46

При определении содержания фракций фосфора в проростках оказалось, что в условиях низких температур их содержание снижено (рис. 47). Особенно резко уменьшается количество органического кислоторастворимого и нуклеопротеидного фосфора, и к моменту появления всходов это снижение достигает 30—36%. Низкое содержание белкового азота и органических форм фосфора в проростках при температуре 10—12° свидетельствует о невысоком уровне синтетических процессов.

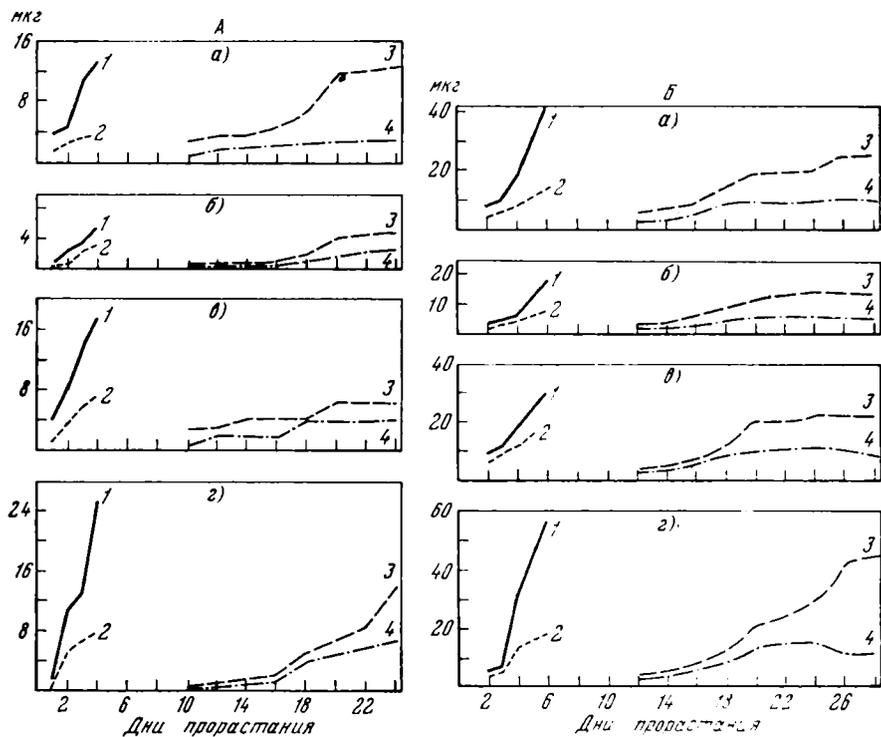


Рис. 47. Динамика фракций фосфора в проростках пшеницы (А) и кукурузы (Б) в зависимости от температуры почвы в период посев—всходы (в мкг на одно растение).

а — фосфор нуклеопротеидный, б — липидный, в — органический кислоторастворимый, г — неорганический; 1 — стебли и 2 — корни при температуре 15—20°; 3 — стебли и 4 — корни при температуре 5—7° для пшеницы и 10—12° для кукурузы.

Можно было предполагать, что уменьшение интенсивности обменных процессов при температуре опыта связано с подавлением окислительного фосфорилирования. Определение окислительного фосфорилирования в митохондриях кукурузы показало, что коэффициент Р/О проростков, выращенных при 10—12°, на 50% ниже, чем при 20° (табл. 70). Если при этом дыхание изменяется незначительно, то интенсивность фосфорилирования ниже уже на 60—70%. Наблюдаемая при 10—12° сниженная фос-

форилирующая активность митохондрий свидетельствует о снижении эффективности дыхания и уровня макроэргических соединений в проростках кукурузы.

Таблица 70

Влияние температуры почвы на окислительное фосфорилирование митохондрий кукурузы (расчет на 1 г белкового азота)

Номер опыта	Поглощенный кислород в атомах	Связанный фосфор в атомах	P/O	P/O, %
20°				
1	$1,9 \pm 0,15$	$2,8 \pm 0,09$	1,4	100
2	$2,0 \pm 0,20$	$2,8 \pm 0,12$	1,4	100
3	$2,2 \pm 0,10$	$3,0 \pm 0,20$	1,4	100
10—12°				
1	$2,0 \pm 0,09$	$0,9 \pm 0,10$	0,5	36
2	$1,7 \pm 0,20$	$1,3 \pm 0,15$	0,8	57
3	$1,8 \pm 0,16$	$1,2 \pm 0,14$	0,7	50

В результате можно считать, что низкая температура в период посев—всходы оказывает глубокое влияние на фосфорное и азотное питание и рост проростков кукурузы. Это влияние выражается, во-первых, в слабой мобилизации и сниженном использовании фосфора и азота запасных веществ семени; во-вторых, в более позднем и менее интенсивном поглощении фосфора и азота извне и, в-третьих, в запаздывании прорастания семян, в замедленном росте проростков и в задержке появления всходов. Снижение содержания фосфора идет в большей мере за счет органической кислоторастворимой и нуклеопротеидной фракций, азота — за счет белковой фракции. Влияние низкой температуры на минеральное питание связано с нарушением фосфорного обмена, со снижением интенсивности окислительного фосфорилирования в митохондриях клеток проростков.

Температура почвы и минеральное питание растений в период после появления всходов

В период после появления всходов растения все больше и больше переходят от питания за счет запасов семени к автотрофному питанию за счет питательных веществ почвы. Полный переход у пшеницы осуществляется к началу формирования третьего листа. В этот период начинается дифференциация конуса роста. Сам переход к полному автотрофному питанию сопровождается некоторым ослаблением интенсивности накопления сухой массы (рис. 48). Кривая интенсивности роста довольно четко копируется интенсивностью поступления фосфора (рис. 49) и в несколько

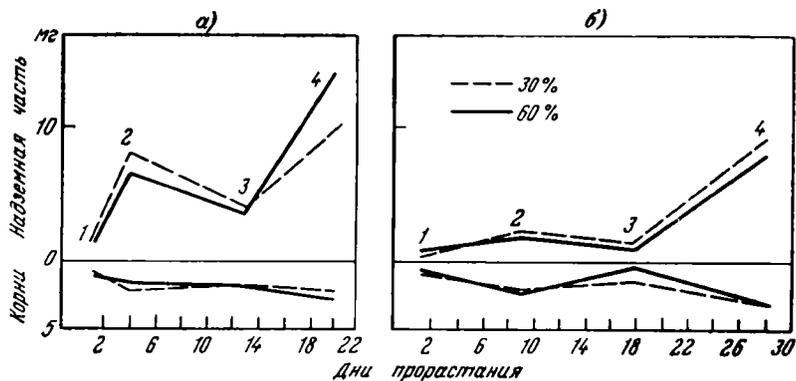


Рис. 48. Влияние температуры и влажности почвы на суточные приросты сухого вещества пшеницы по фазам развития (в мкг на одно растение). а — при температуре 10—20°, б — 5—7°; 1 — фаза первого листа, 2 — фаза второго листа, 3 — фаза третьего листа, 4 — фаза начала выхода в трубку (действие низкой температуры до третьего листа).

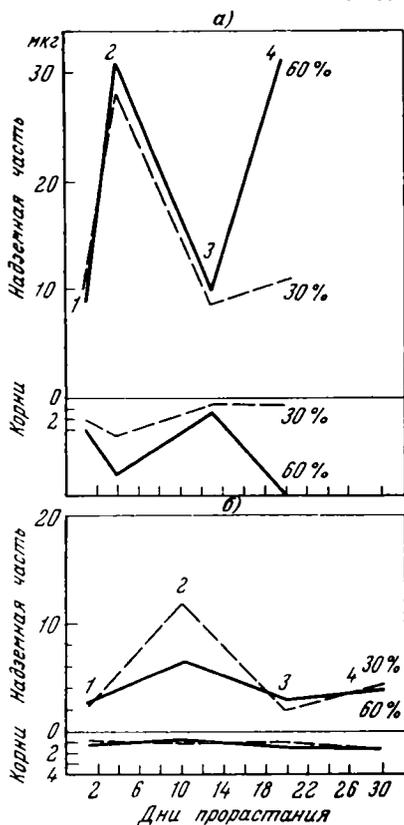


Рис. 49. Интенсивность поглощения фосфора пшеницей в зависимости от температуры и влажности почвы (в мкг на одно растение в сутки).

Усл. обозначения см. рис. 48.

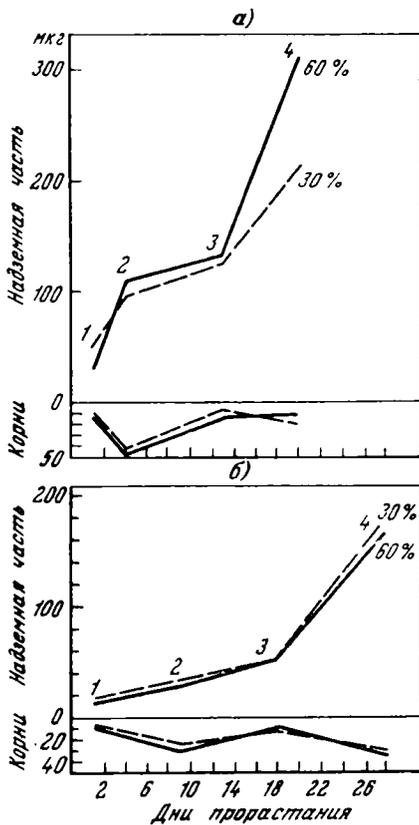


Рис. 50. Интенсивность поглощения азота пшеницей в зависимости от температуры и влажности почвы (в мкг на одно растение в сутки).

Усл. обозначения см. рис. 48.

меньшей степени — азота (рис. 50), которые практически одинаково изменяются и при оптимальной (60%), и при пониженной влажности (30%). Но нельзя не отметить, что имеется тенденция к более отрицательному влиянию недостаточного увлажнения при оптимальной температуре как на рост, так и на интенсивность поглощения питательных веществ.

Содержание фосфора в растениях при 5—7° ниже, чем при 18—20°. Особенно сильно снижается поступление фосфора в единицу времени (см. рис. 49). При 18—20° периоды повышения и понижения интенсивности поступления фосфора в надземные органы и корни совпадают. При 5—7° такого совпадения нет. Повышение интенсивности накопления фосфора в надземных органах растения сопровождается уменьшением его накопления в корнях. При сниженной влажности эта тенденция усиливается. В целом интенсивность накопления фосфора под влиянием низких температур за единицу времени снижается в 2—3 раза. Интенсивность накопления азота, как и сухого вещества, при низкой температуре уменьшается в 1,5—2 и даже 3 раза (см. рис. 50).

При сопоставлении соотношения азота и фосфора в органах растений в зависимости от температуры обнаруживается, что оно изменяется в начальные фазы с понижением температуры и что азот преобладает над фосфором:

Фаза (лист)	Надземные органы	Корни	Фаза (лист)	Надземные органы	Корни
18—20°			5—7°		
1-й	3:1	4:1	1-й	5:1	14:1
2-й	3:1	4:1	2-й	6:1	11:1
3-й	6:1	5:1	3-й	7:1	9:1
4-й (трубка)	8:1	5:1	4-й (трубка)	13:1	14:1

Определение в молодых растениях фракций фосфора и белкового азота показало, что температура в зоне корней сильно влияет на их содержание. Как уже отмечалось, содержание общего фосфора в растениях при температурах 5—7° ниже, чем при контрольных, что происходит как за счет органического, так и минерального фосфора (рис. 51). При этом количество неорганического фосфора уменьшается относительно и абсолютно сильнее, чем органического, что совпадает с данными И. В. Гулидовой и Т. П. Микулович [76].

Известно [81], что из общего количества фосфора, поступившего в растение, около половины находится в органической форме, остальная часть — в минеральной. Высокое содержание минерального фосфора — необходимое условие нормального фосфорного обмена. Минеральный фосфор в контрольных растениях составляет 50—60% общего, в то время как в растениях, выращенных при низких температурах, его содержится только 40—45%.

Данные о распределении органического фосфора в растениях пшеницы и кукурузы по фракциям — органического кислоторастворимого, липидного и нуклеопротеидного — в зависимости от температуры показали, что под влиянием низкой температуры меньше всего изменяется фракция липидного фосфора: в надземных органах эти изменения колеблются у пшеницы в пределах 1—5%, у кукурузы — 10—15% от контроля, в корнях они еще меньше (рис. 52). Наиболее сильно низкая температура влияет на содержание органического кислоторастворимого фосфора. В корнях пшеницы и кукурузы в этих условиях его меньше на 55—60%,

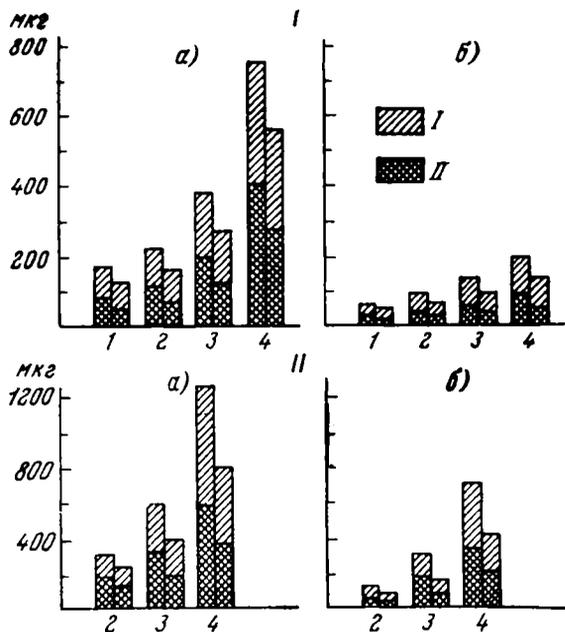


Рис. 51. Соотношение органического и минерального фосфора в растениях при низких температурах почвы (в мкг на одно растение).

а — надземные органы, б — корни; I — минеральный фосфор, II — органический фосфор; 1 — фаза первого листа, 2 — фаза второго листа, 3 — фаза третьего листа, 4 — фаза начала выхода в трубку; каждый левый столбик — температура 20°, правый — низкая температура (5—7° для пшеницы, верх и 10—12° для кукурузы, низ).

а в надземных органах — на 40—55% по сравнению с контролем. Снижение количества фосфора этой фракции усиливается от фазы первого к фазе третьего листа. В фазе четвертого листа, когда влияние низких температур было прекращено, включение фосфора в эту фракцию резко возросло, как возросло и содержание общего и неорганического фосфора. Нуклеопротеидный фосфор в первые фазы развития, когда расходуется фосфор семени, не снижается (у пшеницы) или уменьшается незначительно (у кукурузы). В фазу третьего листа содержание фосфора нуклеопротеидов начинает заметно снижаться и впоследствии (фаза четвертого листа) отстает от контроля в растениях кукурузы на 40%.

Поскольку наиболее резкие изменения в содержании нуклеопротеидов под влиянием низкой температуры наблюдаются в фазу третьего листа, в эту фазу и определялось содержание нуклеиновых кислот (табл. 71). Самое сильное снижение РНК под влия-

нием низкой температуры наблюдается в надземных органах растений: в растениях пшеницы оно составляет 30%, кукурузы — 35% по сравнению с контролем. Изменения в содержании фосфора ДНК колеблются в пределах 15—20%.

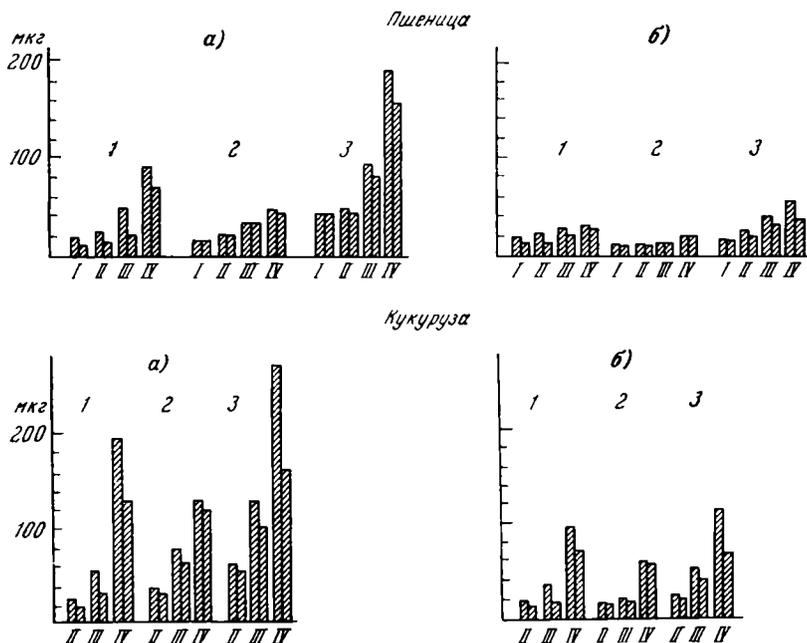


Рис. 52. Распределение органического фосфора по фракциям в зависимости от температуры почвы (расчет на одно растение).

a — надземные органы, *б* — корни; *I* — фаза первого листа, *II* — фаза второго листа, *III* — фаза третьего листа, *IV* — фаза четвертого листа; каждый левый столбик — температура 20°, правый — низкая температура (5—7° для пшеницы и 10—12° для кукурузы); *1* — органический кислоторастворимый фосфор, *2* — фосфор липидов, *3* — фосфор нуклеопротендов.

Таблица 71

Содержание РНК и ДНК (мг на одно растение) в корнях и надземных органах растений пшеницы и кукурузы в зависимости от температуры

Органы растения	РНК		ДНК	
	20°	5—7°	20°	5—7°
Пшеница				
Наземные	65,0	45,0	15,6	13,2
Корни	40,5	37,5	8,5	7,0
Кукуруза				
Наземные	84,0	57,0	20,0	16,0
Корни	43,4	35,0	10,5	9,1

Фосфорный обмен в растениях тесно связан с азотным обменом, так как за счет аккумулированной в фосфатных связях энергии протекает ряд процессов, в том числе образование аминокислот и синтез белков [214, 215]. Данные по содержанию белкового и небелкового азота в контрольных растениях и выращенных при низких температурах (рис. 53) показывают, что в условиях опыта количество общего азота в растениях снижается в основном за счет белкового азота и усиливается от фазы первого к фазе третьего листа. В фазе третьего листа количество белкового азота

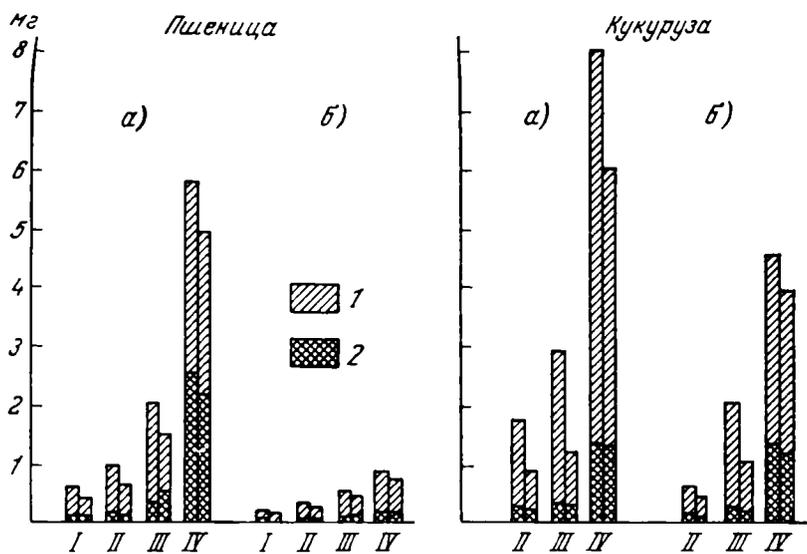


Рис. 53. Содержание белкового и небелкового азота при низких температурах почвы (в мкг на одно растение).

а — надземные органы, б — корни; 1 — белковый азот, 2 — небелковый азот; I — фаза первого листа, II — фаза второго листа, III — фаза третьего листа, IV — фаза четвертого листа; каждый левый столбик — температура 20°, правый — низкая температура (5–7° для пшеницы и 10–12° для кукурузы).

уменьшается особенно сильно. В корнях пшеницы оно уменьшается на 25%, а в надземных органах — на 40% по сравнению с контролем. Содержание небелкового азота при этом не ниже, а даже выше, чем в контроле. У кукурузы наблюдается еще более резкое снижение общего (на 50%) и белкового (на 50–60%) азота, количество небелкового азота в растениях, выращенных при низкой температуре, изменяется в пределах 10–15%.

После прекращения действия низкой температуры содержание небелкового азота в опытных растениях продолжает оставаться высоким, одновременно возрастает и количество белкового азота. В этот период значительно увеличивается интенсивность накопления белкового азота (рис. 53). Если содержание белкового азота в надземных органах контрольных растений в фазу четвертого

листа увеличивается в 3 раза по сравнению с предыдущей фазой, то в опытных растениях — в 6 раз, а в корнях соответственно в 2 и 3 раза.

Полученные экспериментальные данные показывают, что влияние низкой температуры на поглощение фосфора и азота непосредственно связано с ее действием на обмен фосфорных и азотных соединений в тканях растений. Если принять, что неорганический фосфор является исходной формой в фосфорном обмене не только в корнях, но и в надземных органах, то процессы обмена фосфорных соединений при низкой температуре почвы протекают при предельно низком его содержании. В результате замедляется включение фосфора в органические соединения, снижается скорость их превращений и соответственно понижается энергетический уровень физиологических процессов. Последнее подтверждается тем, что в растениях, выращенных при низких температурах, на 50—60% снижается содержание органического кислоторастворимого фосфора, фракция которого заключает в себе вещества, играющие исключительно важную роль в процессах аккумулярования и передачи энергии в живой клетке. Этим можно объяснить снижение интенсивности дыхания, торможение процессов активации сахаров и их повышенное накопление в тканях растений [157, 439]. Одновременно, по-видимому, замедляются и процессы активации аминокислот, их включение в белковые соединения, что выражается в снижении содержания белкового и накоплении небелкового азота.

Исследования по формам фосфора приводят к заключению, что отставание растений в росте, накопление ими сухого вещества при низких температурах почвы у пшеницы и кукурузы в начале их вегетации коррелируют со скоростью поступления в растения фосфора и азота, с их включением в состав органических соединений. В этих условиях сокращается количество как неорганического, так и органического фосфора, причем происходит сдвиг в сторону относительного уменьшения первого.

При температурах 5—7° наиболее заметно снижается содержание фракций кислоторастворимого фосфора, меньше — липидной. Количество фосфора нуклеопротеидов уменьшается по мере роста растений, и наибольшие изменения наступают в фазе третьего листа и позднее. Количество РНК больше всего снижено в надземных органах растений. При низких температурах сокращается содержание белкового азота, в то время как содержание небелкового существенно не меняется.

В настоящее время влияние низких температур на азотное и фосфорное питание изучено полнее, чем на поглощение других элементов, в частности калия и кальция [150, 116, 402, 353, 354]. Ранее было показано [150], что уменьшение температуры почвы снижает поглощение калия и кальция у пшеницы. З. И. Журбицкий [116] и Д. В. Штраусберг [402] приводят данные по значительному замедлению поступления калия и кальция в растения при низких температурах в зоне корней.

С целью выявления взаимосвязи температуры почвы и питания растений калием и кальцием И. Н. Фроловым [184, 185] на протяжении ряда лет была проведена серия специальных опытов на молодых растениях кукурузы (гибрид Буковинский-3), гречихи (сорт Белорусская тулунской репродукции) и сои (сорт Салют 216) в водных культурах на половинной смеси Кнопа. Проростки готовились при 18—20° на перлите. В момент полных всходов их переносили в литровые сосуды на питательную смесь и помещали в термостатные ванны термовегетационных камер. Температура питательного раствора поддерживалась в пределах 5—6, 8—10 и 18—20° (ночью 5, 8, 18°, а днем 6, 10, 20°). В каждый сосуд высаживалось по 10 проростков.

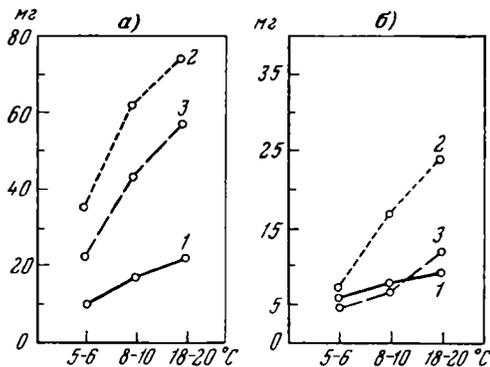


Рис. 54. Влияние различных температур в зоне корней на поглощение калия (а) и кальция (б) из питательного раствора Кнопа (в мг/г сухого веса корней).

1 — кукуруза, 2 — гречиха, 3 — соя.

Определения проводились в фазе двух-трех листьев. Содержание калия и кальция определялось на пламенном фотометре.

Типичная картина поглощения калия и кальция в зависимости от температуры приводится на рис. 54. Как видно из кривых поглощения, у всех трех культур одна и та же закономерность — с понижением температуры интенсивность поглощения калия и кальция из раствора снижается. Разница между культурами лишь в относительной ин-

тенсивности: гречиха поглощает сильнее, кукуруза — слабей. При определении содержания калия и кальция в различных органах молодых растений обнаруживается любопытная закономерность. Если в листьях и стеблях кривые содержания соответствуют кривым поглощения, то в корнях картина обратная: чем выше температура, тем ниже содержание, и чем сильнее поглощение той или иной культуры, тем меньше содержится калия и кальция в корнях (рис. 55).

Из данных опытов можно сделать вывод, что низкие температуры угнетают поглощение калия и кальция и что, чем выше температура в интервале от 5 до 20°, тем интенсивнее поглощаются указанные элементы. Кроме того, низкие температуры снижают поступление калия и кальция из корней в надземные органы.

Чтобы составить более целостное представление о влиянии понижения температуры почвы на поглощение элементов минерального питания, необходимо знать, что оно идет при разных температурах в зоне корней и при одинаковой температуре воздуха, а также при локальном влиянии низких температур в зоне корней и в зоне надземных органов. Подобных опытов пока проведено мало. Ис-

ходя из периода адаптации к низким температурам в пределах 3—4 суток, мы определяли продолжительность опытов в 5—6 суток. Ниже излагаются результаты двух опытов, проведенных в водных культурах на питательной смеси Кнопа. Эти опыты были повторены дважды. Приводим результаты второго повторения, так как закономерность была той же.

Опыт по влиянию различных температур в зоне корней на поглощение питательных элементов кукурузой (гибрид Буковинский-3) проведен в корневых термостатах при естественном освещении. Продолжительность температурного воздействия — 6 суток, фаза развития кукурузы в начале опыта — начало четвертого листа. До фазы четвертого листа растения выращивались при температуре 15—25° (15° — ночью, 25° — в середине дня). Подготовленные таким образом растения сутки выдерживались на водопроводной воде при 15—25°. После этого их помещали в литровые сосуды (по 10 растений на сосуд) при температурах 1, 5, 10, 15, 20—25 и 30°. При заданных температурах растения еще одни сутки выдерживались на водопроводной воде, а затем 5 суток на половинной смеси Кнопа. Повторность — 10 сосудов в одном варианте. Уход за растениями — общепринятый для водных культур [28]. Ежедневно брались пробы для определения изменений в концентрации элементов минерального питания в питательном растворе. На шестые сутки опыт заканчивался, в растениях определялось содержание азота, фосфора, калия, кальция и серы. Об интенсивности поглощения того или иного элемента питания судили по убыли его в растворе и содержанию в растениях.

На рис. 56 приводятся результаты поглощения указанных элементов питания на шестой день воздействия различных температур. По кривым видно, что с повышением температуры в зоне корней интенсивность поглощения элементов питания во всех случаях возрастает, но с разной скоростью. Так, в интервале от 1 до 5° интенсивность поглощения азота, фосфора, кальция и серы практически мало изменилась. Исключение составляет калий,

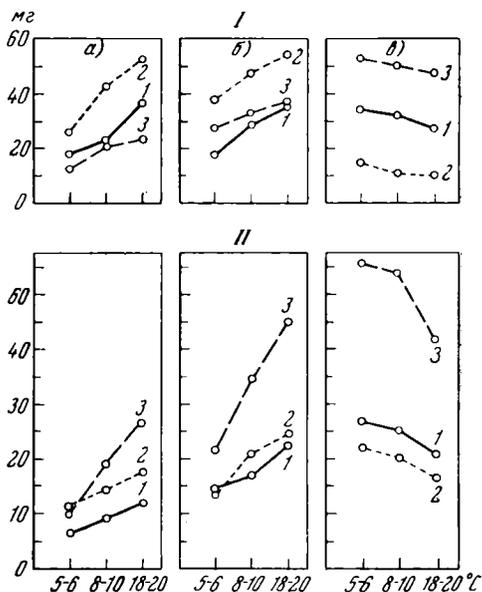


Рис. 55. Содержание калия (I) и кальция (II) в органах в зависимости от температуры почвы (в мг/г сухого веса).

а — листья, б — стебли, в — корни; 1 — кукуруза, 2 — гречиха, 3 — соя.

поглощение которого возрастает в два с лишним раза. В интервале от 5 до 10° несколько снизилось поглощение фосфора и кальция. Поглощение же серы по сравнению с предыдущим интервалом возросло в 7 раз, азота — примерно в 4 раза, а кальция — несколько снизилось.

Температура 10° с физиологической точки зрения для кукурузы является особенно интересной. Дело в том, что до 8° у кукурузы рост делением практически отсутствует. Он начинается при 8° и довольно интенсивно нарастает при последующем повышении

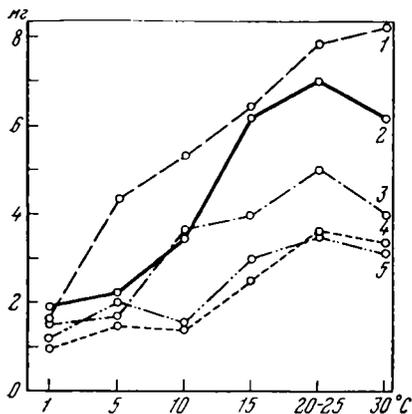


Рис. 56. Поглощение элементов минерального питания растениями кукурузы за 6 суток воздействия различных температур в зоне корней при естественном освещении (в мг на одно растение).

1 — K₂O, 2 — N, 3 — SO₃, 4 — P₂O₅, 5 — CaO.

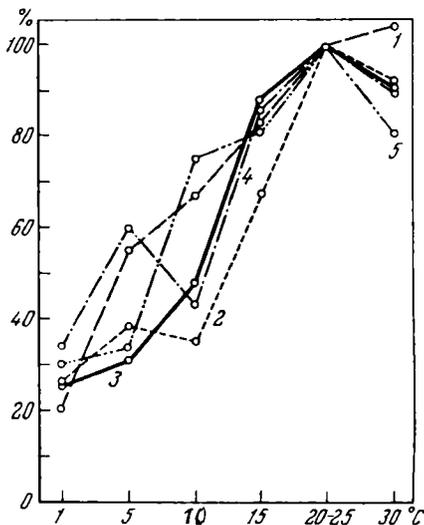


Рис. 57. Поглощение элементов минерального питания растениями кукурузы при различных температурах в зоне корней по отношению к интенсивности поглощения при 20—25°.

1 — K₂O, 2 — P₂O₅, 3 — N, 4 — CaO, 5 — SO₃.

температуры [315]. При 10° этот рост идет при сниженном поступлении фосфора и кальция, в результате чего вновь образующиеся клетки обеднены ими. Последнее является важным исходным моментом в объяснении отрицательного последствия низких температур на растения. Установленное ранее положение о наибольшем отрицательном последствии низкой температуры в интервале 3—4° выше температуры первоначального роста (биологического нуля) той или иной культуры находит свое дополнительное подтверждение. Поглощение фосфора и кальция интенсивно возрастает при температуре около 12°. Но после 12° исчезает и «вредное» последствие низкой температуры [183].

В интервале от 10 до 15° интенсивней всего шло поглощение азота. По сравнению с интервалом от 5 до 10° оно увеличилось

более чем в 2 раза. Поглощение серы, наоборот, стало менее интенсивным. Поглощение калия шло по-прежнему, так же примерно происходило и потребление фосфора и кальция. В следующем интервале от 15 до 20—25° (постоянной была температура 20°, до 25° температура раствора поднималась на непродолжительное время иногда в середине дня) интенсивность поглощения всех элементов питания нарастала более или менее одинаково. При 30° поступление всех элементов, исключая калий, замедлилось. Следовательно, температура 20—25° в зоне корней для поглощения большинства изучаемых элементов питания является оптимальной. Если оптимальную температуру поглощения (20—25°) принять за 100%, мы получим те отклонения от «нормы», которые возникают под влиянием более низких и высоких температур (рис. 57).

Кривые относительного поглощения элементов питания (рис. 57) показывают, что самые большие отклонения имеют место при 10°. Если сопоставить элементы по степени подавленности поглощения, то они распределятся в следующем порядке:

1° — К, N, P, S, Ca	KNP
5° — N, S, P, K, Ca	NPK
10° — P, Ca, N, K, S	PNK
15° — P, S, K, Ca, N	PKN
30° — S, Ca, N, P, K	NPK

Температуры 1 и 5° не являются активными, так как рост делением подавлен и вегетация практически не идет. В первом случае в минимальном количестве поглощается калий, во втором — азот. При температурах 10 и 15° ростовые процессы идут уже активно, фосфор используется минимально, а при 30° хуже всего поглощается сера. Можно сделать также вывод, что в зависимости от температуры в зоне корней изменяется не только абсолютное и относительное содержание элементов питания, но и их соотношение. Так, если в содержании серы и азота при температуре 1 и 5° разница невелика, а при 10° их количество в растениях примерно одинаково, то при 10, 20 и 30° серы значительно меньше, чем азота.

Результаты опыта подтвердили сделанный ранее вывод, что при низких температурах в первую очередь расстраивается фосфорный обмен [146, 150, 170, 171, 101]. Именно при тех температурах, когда возможен рост, фосфор находится в минимуме. Привлекает внимание кальций, так как его поступление в растение при активных низких температурах сильно снижается. Роль же его в холодостойкости растений пока не выяснена.

Интересно выяснить, как низкие температуры влияют на поглощение элементов минерального питания при воздействии не только на корни, но и на надземные органы, а также на корни и надземные органы одновременно. Подобные опыты были проведены с фасолью С. М. Ивановым [126], З. И. Журбицким [116] и Д. В. Штраусберг [402]. Опыты были кратковременными. После этих работ распространилось мнение, что низкие температуры

оказывают влияние на минеральное питание главным образом через корни. Следует отметить, что проведение опытов по локальному влиянию низких температур в зоне корней и в зоне надземных органов связано с большими техническими трудностями, что не позволяло нам на первых порах ставить подобные опыты.

Опыты по влиянию локального охлаждения зоны корней и зоны надземных органов на поглощение питательных элементов были проведены в специально сконструированной установке с пшеницей сорта Скала, кукурузой гибрида Буковинский-3, гречихой сорта Белорусская тулунской репродукции и соей сорта Салют 216 в водной культуре на половинной смеси Кнопа [185]. Растения до двух-трех листьев выращивались при температуре 20—25°. Затем (с фазы второго листа) в течение шести суток они находились при различных сочетаниях температур по схеме, представленной в табл. 72.

Таблица 72

Влияние температурных условий на вес надземных органов и корней растений в конце опыта

Температура, град.		Вес сухого вещества 10 растений					
питательного раствора	воздуха	общий		надземная масса		корни	
		г	%	г	%	г	%
		Пшеница					
22	22	1,15	100	0,98	100	0,17	100
22	5	1,20	104	0,93	95	0,27	159
5	22	1,03	90	0,87	89	0,16	94
5	5	0,93	81	0,78	79	0,15	88
Кукуруза							
22	22	1,19	100	1,00	100	0,19	100
22	10	0,99	82	0,74	74	0,25	133
10	22	1,07	90	0,89	89	0,18	95
10	10	0,66	55	0,53	53	0,13	68
Гречиха							
22	22	0,66	100	0,58	100	0,08	100
22	10	0,45	67	0,37	64	0,08	100
10	22	0,55	83	0,48	83	0,07	88
10	10	0,39	59	0,33	57	0,06	75
Соя							
22	22	1,99	100	1,79	100	0,20	100
22	10	1,73	87	1,44	89	0,29	145
10	22	1,76	88	1,58	88	0,18	90
10	10	1,25	63	1,09	61	0,16	80

Продолжительность дня в опыте 14 час., сила света 5000—7000 лк на уровне листьев. Повторность — трех-четырёхкратная. Пробы питательного раствора на анализ брались ежедневно

в 12 час. После взятия последней пробы, на шестые сутки опыт заканчивался. При этом отделялись корни, стебли, листья, высушивались при 105° и анализировались. Результаты первой и второй серии опытов очень близки, поэтому мы приводим здесь данные последней серии.

В зависимости от локальных температурных условий изменения роста и веса корней и надземных органов происходят по-разному (табл. 72). Низкая температура воздуха при оптимальной температуре в зоне корней подавляет рост надземных органов и стимулирует рост корней. Низкая же температура в зоне корней при благоприятной температуре воздуха подавляет рост как корней, так и надземных органов. Наибольшее отставание роста наблюдается при сниженных температурах почвы и воздуха.

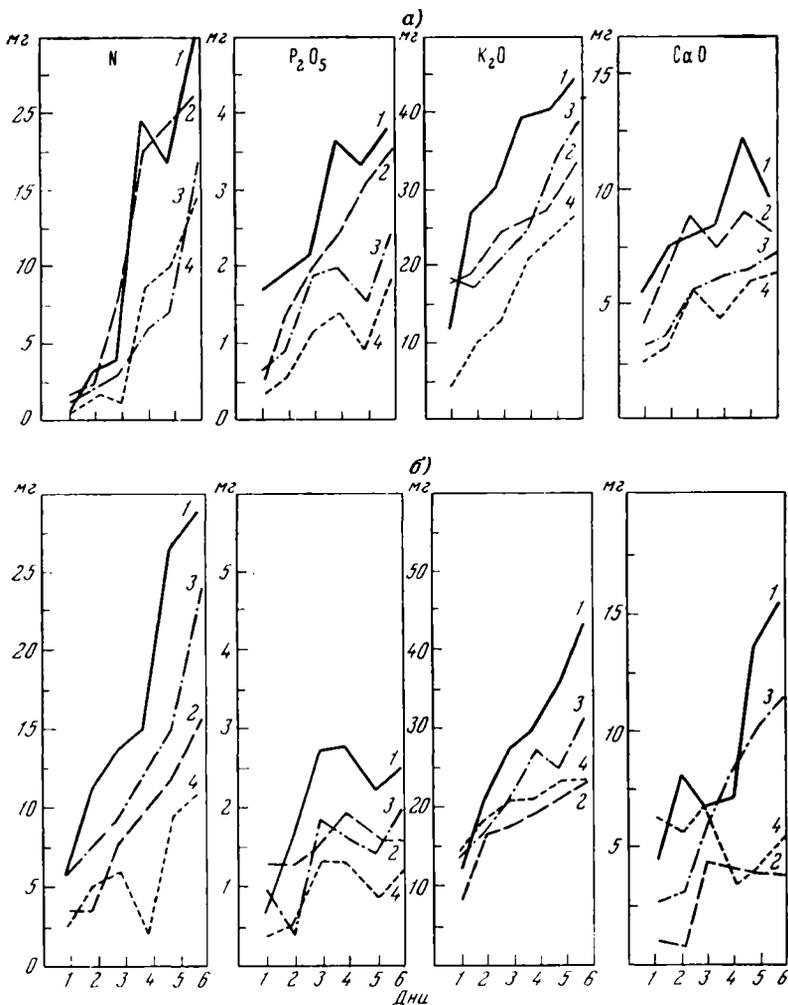
Динамика поглощения питательных веществ раствора в период опыта приводится на рис. 58. Видно, что при оптимальной температуре почвы и воздуха поглощение всех элементов идет наиболее интенсивно, а при низких в обеих зонах — больше всего подавлено. Варианты с локальным охлаждением надземных органов или корней занимают промежуточное положение.

У кукурузы низкая температура оказывает более сильное отрицательное влияние на поглощение корнями азота, фосфора и кальция по сравнению с действием этой же температуры на надземные органы. В поглощении же калия наблюдается обратная зависимость. У гречихи и сои температура 10° в зоне корней также сильнее угнетает поступление азота и фосфора, чем низкая температура воздуха. Поглощение калия и кальция, напротив, больше подавляется при низкой температуре в зоне надземных органов.

У пшеницы закономерности несколько иные. Здесь при оптимальных температурах, как и у кукурузы, гречихи и сои, поглощение идет наиболее интенсивно, а подавленность поглощения при низкой температуре воздуха и почвы сохраняется только для азота и фосфора. Калий и кальций поступают хуже всего при температуре 5° в зоне корней и оптимальной температуре воздуха. Уменьшение скорости поглощения азота происходит при низкой температуре воздуха, фосфора, калия и кальция — при низкой температуре в зоне корней.

Из всего сказанного следует, что степень влияния локального охлаждения корней и надземных органов на интенсивность поглощения отдельных элементов минерального питания различна и зависит от особенностей отношения к теплу подопытной культуры.

В табл. 73 приводятся результаты определения количества элементов минерального питания в листьях, стеблях и корнях в зависимости от температурных условий. При сравнении крайних вариантов привлекает внимание резкое различие содержания всех элементов в листьях и корнях. Если при оптимальных температурах воздуха и зоны корней содержание азота, фосфора и калия выше в листьях, то при низких температурах воздуха и почвы самое высокое содержание элементов минерального питания в корнях. Эта закономерность сохраняется и при действии мини-



мальных температур в зоне корней в условиях оптимальной температуры воздуха. Если же низкие температуры влияют только на надземные части растения, различия в содержании исследуемых элементов в листьях и в корнях незначительны, содержание азота и калия изменяется по типу «крайнего теплого» варианта, а при охлаждении зоны корней — по типу «крайнего холодного». В последнем случае, по-видимому, подавляется передвижение указанных элементов в надземные органы. Следовательно, снижение температуры в зоне корней и в зоне надземных органов по-разному влияет на распределение элементов минерального питания между органами растений. Так, низкая температура воздуха снижает поглощение элементов минерального питания, но незначи-

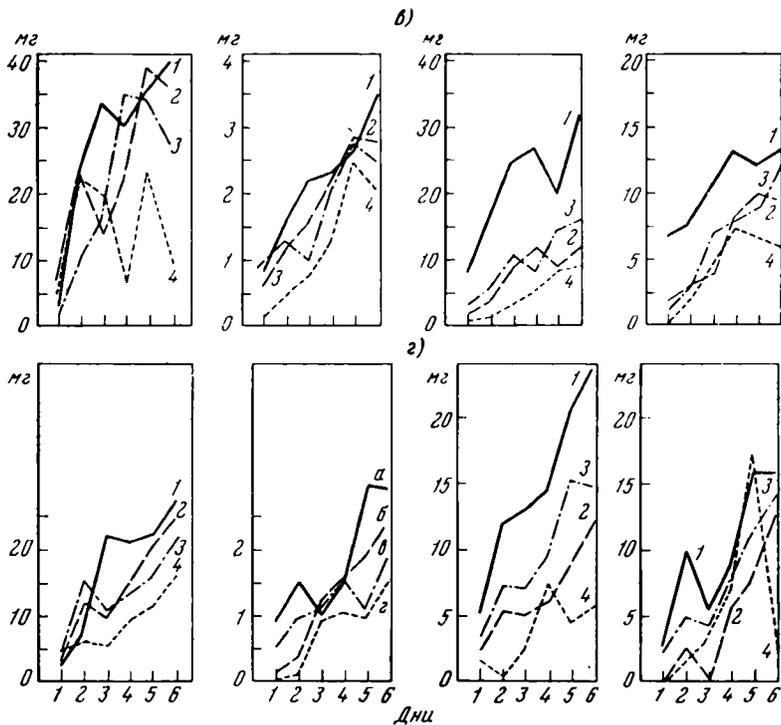


Рис. 58. Влияние низкой температуры 10° на поглощение азота, фосфора, калия и кальция (в мг/г сухого веса) растениями кукурузы (а), гречихи (а) и влияние 5° на поглощение растениями пшеницы (б) в зонах корней и надземных органов.

1 — контроль: 22° в зоне корней и надземных органов, 2 — низкая температура в зоне надземных органов и оптимальная (22°) в зоне корней, 3 — низкая температура в зоне корней и оптимальная (22°) в зоне надземных органов, 4 — низкая температура в зонах корней и надземных органов.

тельно сказывается на их распределении; такая же температура в зоне корней снижает и поступление элементов минерального питания и оказывает сильное влияние на их распределение.

В результате проведенного опыта с четырьмя культурами можно составить представление о том, что низкие температуры оказывают наиболее угнетающее влияние на рост и поглощение питательных элементов при одновременном действии их на корни и надземные органы. Низкие температуры в зоне корней при оптимальной температуре воздуха по своему действию приближаются к ее влиянию на все растения. При этом содержание питательных элементов увеличивается в корнях и снижается в надземных органах. Низкие температуры воздуха при оптимальной температуре в зоне корней также оказывают угнетающее влияние на рост надземных органов, но стимулируют рост корней. Поглощение питательных элементов также угнетается, но разница

Влияние температурных условий на содержание элементов минерального питания в органах растений (расчет на 1 г сухого вещества)

Температура, град.		Орган растения	Азот		Фосфор		Калий		Кальций	
питательного раствора	воздуха		мг	%	мг	%	мг	%	мг	%
		Пшеница								
22	22	Листья	31,7	100	4,0	100	48,3	100	17,6	100
		Стебли	23,4	100	1,8	100	66,0	100	19,0	100
		Корни	21,0	100	3,3	100	10,3	100	46,0	100
22	5	Листья	30,9	97	3,7	92	39,0	81	12,6	71
		Стебли	23,8	102	2,1	111	45,8	95	15,4	82
		Корни	26,8	128	4,0	121	12,5	121	42,8	93
5	22	Листья	23,9	94	2,2	55	39,0	81	11,6	66
		Стебли	22,1	95	2,5	138	59,0	89	16,2	85
		Корни	32,1	148	5,5	151	17,0	165	51,2	111
5	5	Листья	22,2	70	2,5	65	37,5	78	10,1	58
		Стебли	23,4	100	3,5	189	68,3	104	15,8	83
		Корни	38,9	185	7,7	233	42,8	415	60,8	132
Кукуруза										
22	22	Листья	43,7	100	6,2	100	73,5	100	11,4	100
		Стебли	34,4	100	5,4	100	97,7	100	12,0	100
		Корни	26,7	100	5,2	100	17,6	100	18,1	100
22	10	Листья	41,9	96	5,7	92	65,7	89	10,9	95
		Стебли	35,1	102	5,9	109	87,1	91	12,8	107
		Корни	27,3	103	6,1	118	16,9	96	19,7	107
10	22	Листья	33,4	76	3,5	63	57,4	78	8,7	77
		Стебли	29,2	85	4,9	91	84,2	86	11,5	96
		Корни	29,6	111	6,5	125	33,3	191	25,9	143
10	10	Листья	27,5	62	3,6	50	42,9	58	8,1	71
		Стебли	37,1	108	4,8	89	63,0	65	9,6	80
		Корни	40,9	154	10,1	195	74,0	420	32,4	179
Гречиха										
22	22	Листья	51,6	100	3,8	100	78,4	100	12,5	100
		Стебли	33,4	100	3,3	100	103,1	100	16,7	100
		Корни	29,9	100	2,7	100	15,6	100	17,3	100
22	10	Листья	50,5	98	3,3	87	72,5	92	9,7	78
		Стебли	33,7	101	3,2	96	91,8	89	14,5	87
		Корни	32,5	109	2,9	104	14,7	95	18,5	107

Температура, град.		Орган растения	Азот		Фосфор		Калий		Кальций	
питательного раствора	воздуха		мг	%	мг	%	мг	%	мг	%
10	22	Листья	44,2	85	3,0	79	54,3	69	8,3	66
		Стебли	31,4	94	2,7	82	80,2	78	12,4	74
		Корни	53,4	178	4,5	167	19,4	125	24,8	143
10	10	Листья	31,2	65	2,8	73	40,8	52	7,1	57
		Стебли	27,5	82	2,8	84	97,2	94	14,4	86
		Корни	61,1	204	5,7	211	34,8	223	26,4	153
С о я										
22	22	Листья	62,4	100	4,1	100	53,0	100	27,4	100
		Стебли	29,3	100	6,4	100	74,5	100	30,9	100
		Корни	30,1	100	3,9	100	42,4	100	32,5	100
22	10	Листья	58,4	93	4,0	98	51,1	97	26,1	95
		Стебли	29,6	101	6,7	105	66,5	89	29,6	96
		Корни	31,2	103	4,7	121	41,5	98	31,4	97
10	22	Листья	39,6	63	3,7	90	34,1	64	21,6	79
		Стебли	25,2	86	6,8	107	67,5	91	26,5	86
		Корни	41,4	137	6,3	162	73,5	173	49,7	153
10	10	Листья	26,3	42	3,0	76	24,2	46	16,2	59
		Стебли	38,0	129	5,4	85	62,3	83	29,1	94
		Корни	48,8	157	7,5	192	105,9	249	62,8	193

в содержании их в надземных органах и корнях незначительна. Вообще же действие низкой температуры, независимо от того, распространяется ли оно только на корни, или только на надземные органы, или одновременно на те и другие, приводит к снижению поступления элементов минерального питания по сравнению с растениями, растущими при оптимальной температуре.

Особенности усвоения растениями аммиачного и нитратного азота при низкой температуре почвы

Как известно, основными формами минерального азота, которые поглощаются растениями из почвы, являются нитратная и аммиачная. Исследованиями Д. Н. Прянишникова [29] и его учеников было показано, что та и другая формы хорошо усваиваются растениями, но по-разному, в зависимости от внешних условий, и частности от рН среды. При смещении реакции среды в сторону подкисления лучше усваивается нитратный азот, при подщелачивании обе формы усваиваются хорошо и аммиачная форма не уступает нитратной.

Как уже отмечалось, при проведении опытов по влиянию низкой температуры почвы на эффективность различных форм

азотных удобрений еще в 1953 г. было подмечено, что в самом начале вегетации растения лучше развиваются по аммиачному азоту [146, 148, 150]. В дальнейшем же, начиная с четвертого листа и особенно после выхода в трубку, картина меняется. Растения лучше развиваются по нитратному азоту на почве с кислой реакцией среды, одинаково — со слабокислой реакцией и лучше — по аммиачному азоту на почве с нейтральной реакцией. В специально проведенных опытах с яровой пшеницей сорта Диамант в течение трех лет было установлено, что до конца преимущество аммиачного азота на постоянно холодной почве проявляется на произвесткованной по полной гидролитической кислотности почве (рис. 59).

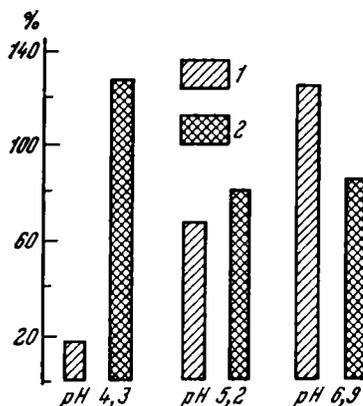


Рис. 59. Зависимость урожая зерна яровой пшеницы сорта Диамант по аммиачному $[(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4]$ и нитратному (NaNO_3) азоту от реакции среды при температуре почвы $6-7^\circ$ в течение всей вегетации (в % к урожаю по аммиачно-нитратному азоту NH_4NO_3).

1 — аммиачный азот, 2 — нитратный.

азота, например аммиачной воды, особенно высока [366, 367, 368, 319].

Все эти факты нуждались в объяснении их с физиологической точки зрения. Это было сделано А. К. Глянько, который за 5 лет обнаружил интересные особенности в азотном обмене у растений при низких температурах в зоне корней в зависимости от аммиачной и нитратной форм азота. Вновь было подтверждено, что при низких температурах в зоне корней растения лучше растут по аммиачному азоту. Из данных табл. 74 видно, что, во-первых, низкие температуры больше подавляют рост надземных органов по сравнению с корнями; во-вторых, при $18-20^\circ$ все формы азота практически одинаково влияют на рост растений, в то время как на холодной почве по аммиачному азоту растения имеют больший вес.

Накопление сухого вещества растениями пшеницы при различной температуре в зоне корней в зависимости от формы азотного удобрения (фаза третьего листа)

Форма азотного удобрения	Вес сухого вещества, г на сосуд					
	целое растение	надземные органы	корни	целое растение	надземные органы	корни
	18—20°			5—7°		
Ca (NO ₃) ₂	1,80	1,29	0,51	1,07	0,63	0,44
(NH ₄) ₂ SO ₄	1,83	1,23	0,60	1,31	0,76	0,55
NH ₄ (OH)	1,87	1,32	0,55	1,42	0,81	0,61

Было установлено [165, 166], что при температуре почвы ниже 10° у растений и абсолютно и относительно лучше усваивается аммиачный азот по сравнению с нитратным. При температурах около 10° обе формы усваиваются растениями примерно одинаково. При повышении температуры нитратный азот усваивается лучше (и абсолютно и относительно) (рис. 60). Было обнаружено также, что при низких температурах почвы (5—10°) растения без вреда для себя переносят высокие концентрации аммиачного азота, но при 15—20° они полностью погибают.

В. В. Буткевич еще в 1937 г. на яровой пшенице показал, что в диапазоне от 10 до 40° азотнокислый аммоний из физиологически щелочной соли при оптимальных температурах раствора переходит в соль физиологически кислую при пониженной температуре (ниже 15°).

Опыт Буткевича был повторен с кукурузой гибрида Буковинская-3. В одном случае молодые растения кукурузы помещались на раствор NH₄NO₃ в водопроводной воде, имеющей различную температуру. Через 72 часа реакция среды изменялась: при низкой температуре в сторону подкисления, при оптимальной — в сторону подщелачивания:

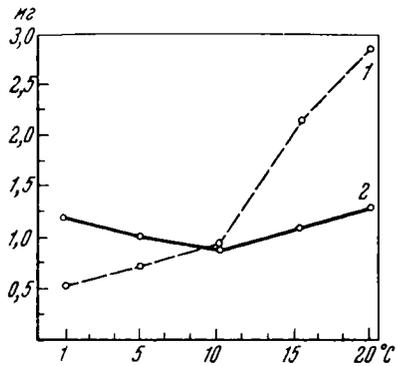


Рис. 60. Влияние температуры в зоне корней на поглощение аммиачного и нитратного азота растениями яровой пшеницы сорта Скала (в мг на одно растение).

1 — NO₃, 2 — NH₄.

рН раствора		Величина изменения рН	рН раствора		Величина изменения рН
в начале опыта	в конце опыта		в начале опыта	в конце опыта	
10—12°			20—22°		
5,25	4,70	—0,55	5,15	5,70	+0,55
5,15	3,90	—1,25	5,15	5,45	+0,30
5,25	4,20	—1,05	5,15	5,69	+0,54

В другом опыте в смеси Гельригеля в качестве источника азотного питания давался аммиачный и нитратный азот. В результате в зависимости от температуры за 72 часа реакции рН раствора изменилась (табл. 75).

Таблица 75

Изменение реакции питательного раствора в зависимости от формы азотного удобрения и температуры в зоне корней кукурузы (продолжительность опыта 72 часа)

Температура питательного раствора, град.	рН раствора		Величина изменения рН
	в начале опыта	в конце опыта	
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$			
10—12	5,10	3,37	—0,73
	5,35	5,00	—0,35
20—22	5,45	4,10	—1,35
	5,15	3,90	—1,25
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$			
10—12	5,15	5,47	+0,32
	5,15	5,53	+0,38
20—22	5,10	5,77	+0,67
	5,10	5,90	+0,80

Из данных, представленных выше и в табл. 75, видно, что подкисление происходит за счет более интенсивного поглощения катиона или аниона и температура оказывает влияние на этот процесс. В случае NH_4NO_3 при низкой температуре почвы более интенсивно поглощается катион, а при высокой температуре — анион.

Интересно, что внесение в питательный раствор цистеина, способствующего усилению восстановительных процессов и активизирующего ферменты (нитратредуктазы), резко увеличивало поглощение нитратного и подавляло поглощение аммиачного азота (мг на одно растение) 13-дневными растениями пшеницы при низкой температуре:

Форма азота	За 48 час.	За 72 часа	Форма азота	За 48 час.	За 72 часа
Холод (7—8°)			Холод (7—8°) + цистеин $3,2 \times 10^{-5}$ М		
NO_3^-	0,21	0,29	NO_3^-	0,26	0,33
NH_4^+	0,21	0,32	NH_4^+	0,20	0,24

Как уже отмечалось, при температуре около 10° поглощение аммиачного и нитратного азота растениями в абсолютных величинах идет примерно одинаково. Явные преимущества аммиачного азота обнаруживаются при температурах ниже 10° (рис. 60).

В более длительных опытах в почвенной культуре, как правило, аммиачный азот усваивается лучше, что уже было отмечено выше. Если при 18—20° в содержании аммиачного и нитратного азота в растениях и при том и другом питании большой разницы не обнаруживается, то при низких температурах (7—9°) эта разница имеется (табл. 76).

Таблица 76

Содержание аммиачного и нитратного азота (мг/г сухого вещества) в растениях пшеницы в зависимости от температуры почвы и источников азотного питания

Температура почвы, град.	Содержание N — NH_4^+			Содержание N — NO_3^-		
	общие	надземные органы	корни	общие	надземные органы	корни
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$						
7—9	5,66	1,83	3,83	11,70	3,52	8,18
18—20	5,98	3,91	2,07	18,72	10,86	7,86
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$						
7—9	7,62	1,34	6,28	3,70	1,23	2,47
18—20	5,34	1,85	3,49	18,03	10,94	7,09

Примечание. Продолжительность опыта 30 дней.

В опыте с поглощением и распределением меченого аммиачного и нитратного азота 18-дневными растениями кукурузы при 11 и 23° в зоне корней было установлено, что температура 11° оказывает отрицательное влияние на поглощение обеих форм азота и на их передвижение из корней в листья. При этом отчетливо проявляется тенденция к большей задержке передвижения из корней в листья аммиачного азота, чем нитратного (табл. 77).

Поглощение и распределение меченого аммиачного и нитратного азота по органам 18-дневных растений кукурузы в зависимости от температуры в зоне корней

Форма азотного удобрения	Экспозиция, часы	Поглощение меченого азота, мг на сосуд	Распределение поглощенного азота по органам растений, %		
			листья	стебли	корни
Температура 11°					
Ca (N ¹⁵ O ₃) ₂	24	5,17	12	11	77
	72	19,93	13	37	50
(N ¹⁵ H ₄) ₂ SO ₄	24	7,94	4	15	81
	72	19,23	10	33	57
Температура 23°					
Ca (N ¹⁵ O ₃) ₂	24	8,82	13	35	52
	72	30,39	24	42	34
(N ¹⁵ H ₄) ₂ SO ₄	24	9,68	9	32	59
	72	31,10	22	46	32

Таблица 78

Распределение меченого неорганического азота по органам кукурузы в зависимости от температуры в зоне корней

Форма азотного удобрения	Экспозиция, часы	Меченый N—NO ₃ ⁻ или N—NH ₄ ⁺ , мг на сухой вес растения в сосуде				Доля меченого N—NO ₃ ⁻ или N—NH ₄ ⁺ в общем азоте, %			
		всего	листья	стебли	корни	всего	листья	стебли	корни
Температура 11°									
Ca (N ¹⁵ O ₃) ₂	24	4,36	0,29	0,50	3,57	84	47	85	90
	72	9,23	0,45	1,73	7,05	46	17	24	70
(N ¹⁵ H ₄) ₂ SO ₄	24	3,73	Не обнаружен	0,48	3,25	47	—	39	50
	72	3,90	То же	0,47	3,43	20	—	7	31
Температура 23°									
Ca (N ¹⁵ O ₃) ₂	24	6,01	0,45	1,64	3,93	68	40	53	86
	72	12,38	1,42	6,01	4,95	41	19	47	48
(N ¹⁵ H ₄) ₂ SO ₄	24	4,57	Не обнаружен	0,27	4,30	47	—	9	75
	72	1,96	То же	0,62	1,34	6	—	4	13

Содержание меченого азота в аминокислотах и белках при нитратном и аммиачном питании кукурузы в зависимости от температуры в зоне корней (продолжительность опыта 72 часа)

Форма азотного удобрения	Температура в зоне корней, град.	Меченый азот, мг на сухой вес растений в сосуде	Распределение по органам растений, %		
			листья	стебли	корни
В свободных аминокислотах					
Ca(N ¹⁵ O ₃) ₂	11	3,49	25	45	30
(N ¹⁵ H ₄) ₂ SO ₄	11	5,99	13	34	53
Ca(N ¹⁵ O ₃) ₂	23	5,62	13	35	52
(N ¹⁵ H ₄) ₂ SO ₄	23	7,57	18	44	38
В белках					
Ca(N ¹⁵ O ₃) ₂	11	4,69	26	54	20
(N ¹⁵ H ₄) ₂ SO ₄	11	6,96	19	38	43
Ca(N ¹⁵ O ₃) ₂	23	10,24	34	38	28
(N ¹⁵ H ₄) ₂ SO ₄	23	14,55	32	43	25

Если из поглощенного азота выделить минеральный, белковый азот и азот аминокислот и сравнить распределение по органам растений, то картина проявляется более отчетливо. Выясняется, что низкая температура тормозит включение азота в органические соединения, в результате чего он остается в неорганической форме (табл. 78, 79).

Из данных табл. 78 и 79 видно, что неорганического азота в растениях содержится больше при питании нитратной формой азота. При низких температурах неорганического азота больше всего в корнях, причем это выражено сильнее при нитратной форме удобрений. При определении азота в составе свободных аминокислот и белков обнаружено, что низкая температура тормозит их синтез по обоим формам, но все же больше по нитратной, чем по аммиачной. В случае аммиачного питания связывание поглощенного N—NH₄⁺ при пониженной температуре, как и при оптимальной, происходит главным образом в корнях.

Пониженная температура в зоне корней оказывает отрицательное влияние на превращение и включение минерального азота в органические соединения, на передвижение азотистых соединений из корней в листья. При нитратном питании пониженная температура оказывает отрицательное влияние на восстановление N—NO₃⁻ в корнях, включение азота в органические соединения и транспорт нитратного азота в надземные органы. Обнаружено, что при низкой температуре в корнях снижается активность нитратредуктазы (табл. 80), уменьшается содержание нитратов в тканях корней:

Номер сосуда	Количество NO ₂ , мг/г сухого веса			
	через 2 суток	через 6 суток	через 2 суток	через 6 суток
	5—6°		23—25°	
1	0,148	0,089	0,442	0,297
2	0,155	0,073	0,410	0,434
3	0,144	0,077	0,370	0,467
Среднее	0,149	0,080	0,407	0,400

Восстановление N — NO₃⁻ и включение его в органические соединения происходит в надземных органах.

Таблица 80

Активность нитратредуктазы у растений пшеницы в фазе двух листьев при различной температуре в зоне корней (мкг NO₂ на 1 г сырого вещества за 20 мин.)

Дата определения (июль)	5—7°		20—22°	
	листья	корни	листья	корни
13	—	—	38,8	30,2
15	33,5	13,3	36,5	29,5
16	31,2	13,9	39,0	21,6
17	28,1	13,7	27,9	26,4

Включение аммиачного азота в органические соединения происходит в корнях, при пониженной температуре этот процесс замедляется. Транспорт азотистых соединений из корней в листья сокращается в большей степени при аммиачном питании, чем при нитратном. Вследствие этого процессы азотного обмена сильнее нарушаются в надземных органах, чем в корнях, а при низких температурах и аммиачном питании в корнях накапливаются аминокислоты и амиды (табл. 81).

Отрицательное действие пониженной температуры на скорость поглощения аммиачного и нитратного азота обусловлено прежде всего нарушением процессов жизнедеятельности в корнях растений. Это ведет к замедлению передвижения азотистых соединений из корней в надземные органы и накоплению минерального азота в корнях. Более отрицательное влияние пониженной температуры на перемещение азотистых соединений при аммиачном питании по сравнению с нитратным связано, по-видимому, с тем, что на транспорт органических азотистых соединений необходимо больше энергетических затрат, чем на транспорт азотистых соединений, представленных главным образом нитратами.

Содержание суммы свободных аминокислот и амидов в растениях пшеницы в зависимости от температуры почвы и формы азота (мг/г сухого веса)

Форма азотного удобрения	Азот амидов		Меченый азот аминокислот	
	надземные органы	корни	надземные органы	корни
7—10°				
Ca (N ¹⁵ O ₃) ₂	2,49	3,22	7,15	4,79
(N ¹⁵ H ₄) ₂ SO ₄	2,82	3,43	7,67	10,28
18—20°				
Ca (N ¹⁵ O ₃) ₂	1,78	2,54	8,31	5,10
(N ¹⁵ H ₄) ₂ SO ₄	2,04	2,84	7,98	5,02

Таблица 82

Содержание сахаров в растениях пшеницы в фазе трех листьев при аммиачном и нитратном питании в зависимости от температуры почвы (мг/г сухого вещества)

Температура в зоне корней, град.	Редуцированные сахара		Дисахара		Сумма сахаров	
	листья	корни	листья	корни	листья	корни
Ca(NO ₃) ₂						
5—7	59,81	68,12	62,43	79,82	122,24	147,94
18—20	10,19	7,45	5,34	4,11	15,53	11,56
(NH ₄) ₂ SO ₄						
5—7	57,71	76,75	55,50	25,44	113,21	102,19
18—20	11,36	6,85	3,82	2,43	15,18	10,67

Таблица 82а

Содержание форм фосфорных соединений у пшеницы в зависимости от формы азотных удобрений при разных температурах почвы (мг Р на 1 г сухого вещества)

Фракции кислоторастворимого фосфора	(NH ₄) ₂ SO ₄		Ca(NO ₃) ₂	
	листья	корни	листья	корни
5—6°				
Общий	2,31 ± 0,06	1,30 ± 0,14	1,47 ± 0,11	1,20 ± 0,08
Минеральный	1,70 ± 0,08	0,53 ± 0,05	1,01 ± 0,08	0,68 ± 0,06
Органический	0,61 ± 0,08	0,77 ± 0,09	0,46 ± 0,04	0,52 ± 0,05
18—19°				
Общий	2,62 ± 0,24	2,18 ± 0,17	2,33 ± 0,02	2,28 ± 0,19
Минеральный	1,57 ± 0,08	1,35 ± 0,17	1,63 ± 0,10	1,31 ± 0,14
Органический	1,05 ± 0,09	0,83 ± 0,09	0,70 ± 0,04	0,97 ± 0,01

Низкая температура почвы вызывает накопление в растениях сахаров, причем при нитратном питании в корнях их больше, чем в листьях. При нитратном питании увеличивается содержание сахаров (табл. 82), особенно в корнях, где при низких температурах повышено количество дисахаров, а при аммиачном питании — моносахаров.

Аммиачное и нитратное питание в зависимости от температуры по-разному влияет на содержание фосфора и фосфорный обмен (табл. 82а). При пониженной температуре снижается содержание общего, органического и минерального кислоторастворимого фосфора в обоих вариантах.

Аммиачное питание способствует лучшему поглощению фосфора и передвижению его в надземные органы. При этом в корнях увеличивается количество органического кислоторастворимого фосфора. При нитратном питании поглощение фосфора и передвижение его в надземные органы подавлено по сравнению с аммиачным. Предполагают, что меньшее отрицательное влияние пониженной температуры почвы на углеводный и фосфорный обмен в корнях растений при аммиачном питании связано с положительным влиянием ионов аммония на цикл лимонной кислоты и на синтез макроэргических соединений.

О связи минерального питания при низких температурах почвы с дыханием

Жизненные процессы растений, в том числе и минеральное питание, не могут идти без затраты энергии. Энергия же освобождается в результате дыхания, в результате окисления органических соединений, образуемых при фотосинтезе. Интересные данные по влиянию низких температур на дыхание растений были получены И. В. Гулидовой и Т. П. Микулович [76]. Интенсивность дыхания изучалась на семи—десятидневных проростках озимой пшеницы и кукурузы. Найдено, что растения, выращенные в условиях холода (0—5, 10°), отличаются большей интенсивностью дыхания при температурах от 3 до 25°, чем растения, выращенные при 25°. Пониженная интенсивность дыхания присуща также растениям, подвергшимся охлаждению лишь в зоне корней или только в течение ночи.

Авторы считают, что повышение интенсивности дыхания в условиях холода позволяет растениям компенсировать затраты энергии на процессы жизни. У холодостойкой озимой пшеницы при температуре около 0° интенсивность дыхания в их опыте была в 2 раза выше, чем у кукурузы, что позволило пшенице расти при этих температурах, в то время как кукуруза не росла.

Интересным в исследованиях Гулидовой и Микулович является попытка увязать дыхание с содержанием в растениях фосфора и серы. Ими было обнаружено, что всходы, выращенные в условиях пониженной температуры, содержат меньше фосфора, чем всходы, выращенные при 25°. Различие обусловлено меньшим содержа-

нием неорганического фосфора, запас которого у растений, подвергшихся охлаждению, на 40—50% меньше, чем у контрольных.

Исходя из того, что содержание SH-групп является одним из факторов холодостойкости, авторы определили их содержание в растениях в зависимости от условий выращивания. Гулидова и Микулович [76] получили следующие величины содержания SH-групп (мл 0,001 н. AgNO₃ на 1 г сырого вещества) в зависимости от температуры:

Растение	25°	10°
Озимая пшеница		
листья	0,49	0,79
корни	0,18	0,22
Кукуруза		
листья	0,26	0,34
корни	0,4	0,13

В результате была установлена связь интенсивности дыхания с содержанием SH-групп: кукуруза содержала их меньше, чем озимая пшеница.

Авторами была сделана попытка установить, какие ферменты дыхательной цепи повышают свою активность при понижении температуры. В результате они пришли к выводу, что доля дыхания, активизируемого ферментами, содержащими SH-группы, в листьях пшеницы, выращенной при 0—5°, несколько выше, чем в листьях растений из камеры с температурой 25°. Повышение интенсивности дыхания под воздействием температур, близких к 0°, происходит у пшеницы без изменения состава завершающих оксидаз. Доля дыхания, подавляемого азидом натрия, составляет у растений, выращенных при 25°, как и при 0—5°, около 65%.

По данным К. А. Пуриевича [294], температура оказывает влияние не только на интенсивность дыхания, но и на его химизм: с повышением температуры CO₂ выделяется гораздо интенсивней, чем поглощается кислород (табл. 83). Из данных табл. 83 видно, что с понижением температуры дыхательный коэффициент снижается у фасоли в 2 раза, а у подсолнечника в 4 раза. Это говорит о некоторой самостоятельности процесса поглощения кислорода и выделения углекислого газа. Н. С. Туркова [363] объясняет этот факт тем, что оксидазы менее чувствительны к пониженным температурам и хуже активируются при ее повышении, чем система карбоксилаз. Активность последних сильно зависит от колебаний температуры: резко повышается при возрастании температуры и столь же резко падает при снижении.

В проведенных нами исследованиях [157] по влиянию температуры на дыхание и эффективность окислительных ферментов у холодостойких и теплолюбивых растений было показано, что при повышении температуры (20—25°) у холодостойких (пшеница,

Влияние температуры на интенсивность дыхания и величину дыхательного коэффициента у этиолированных проростков фасоли и подсолнечника

Температура, град.	Поглощение O ₂ , мл	Выделение CO ₂ , мл	CO ₂ /O ₂
Фасоль			
6—7	17,2	9,2	0,53
18—19	15,8	11,4	0,72
35	16,4	16,2	0,99
Подсолнечник			
6—7	7,8	1,2	0,15
18—19	12,7	6,3	0,50
35	15,5	10,5	0,68

картофель) и теплолюбивых (кукуруза) растений интенсивность дыхания корней примерно одинакова. При низких температурах интенсивность дыхания корней у теплолюбивых уменьшается более резко, чем у холодостойких.

Влияние кратковременного воздействия пониженной или повышенной температуры почвы на содержание в растениях фосфора отчетливо заметно через сутки [350]. Изменение же интенсивности дыхания при колебании температуры в зоне корней наступает уже через час (за меньший промежуток времени наблюдения не проводились) и, следовательно, предшествует другим физиологическим сдвигам, в частности изменению интенсивности поглощения солевых веществ.

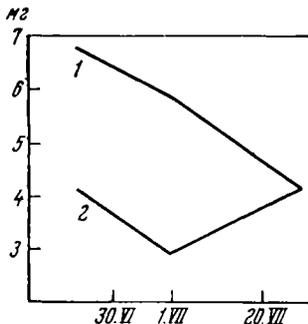


Рис. 61. Интенсивность дыхания растений картофеля в зависимости от температуры в зоне корней (в мг O₂ на 1 г сырого веса в час). 1 — дыхание при 20°, 2 — при 10°.

[157]. Указанная закономерность отчетливо коррелирует с состоянием дыхания корней, так как торможение процессов роста и развития у растений вызывает снижение интенсивности дыхания корней (рис. 61).

Как было отмечено выше [321, 18, 363], дыхание обеспечивает процессы минерального питания энергией через образование АТФ

в результате окислительного фосфорилирования. Определенное окислительное фосфорилирование в митохондриях кукурузы [171] показало, что коэффициент Р/О у проростков кукурузы, выращенных при 10—12°, на 50% меньше, чем при 20° (табл. 84). При этом если дыхание под влиянием низких температур уменьшается незначительно, то интенсивность фосфорилирования понижается на 50—60%. Недостаточная фосфорилирующая активность митохондрий свидетельствует о снижении эффективности дыхания и уровня макроэргических соединений в проростках кукурузы. Иными словами, влияние низкой температуры на минеральное питание начинается с нарушения фосфорного обмена, с замедления интенсивности окислительного фосфорилирования в митохондриях клеток проростков, со снижения связывания энергии дыхания в макроэргических фосфорных соединениях.

Таблица 84

Влияние температуры на окислительное фосфорилирование митохондрий кукурузы (расчет на 1 мг белкового азота)

Номер опыта	Количество поглощенных атомов кислорода	Количество связанных атомов фосфора	Р/О	Р/О, %
20°				
1	1,9 ± 0,15	2,8 ± 0,09	1,4	100
2	2,0 ± 0,20	2,8 ± 0,12	1,4	100
3	2,2 ± 0,10	3,1 ± 0,20	1,4	100
Среднее	2,0 ± 0,75	3,1 ± 0,20	1,4	100
10—12°				
1	2,0 ± 0,09	0,9 ± 0,10	0,5	36
2	1,7 ± 0,20	1,3 ± 0,15	0,8	57
3	1,8 ± 0,16	1,2 ± 0,14	0,7	50
Среднее	1,8 ± 0,15	1,1 ± 0,13	0,7	48

В дальнейших исследованиях [102] с проростками кукурузы было показано, что при действии низких температур (10°) снижается интенсивность дыхания (рис. 62). Сначала задерживается синтез общего нуклеотидного фосфора, в общем содержании нуклеотидного фосфора снижается доля лабильного фосфора и повышается доля стабильного (рис. 63). Такое смещение этих фракций связано с обеднением энергией нуклеотидов, что, очевидно, объясняется тем, что при низких температурах нарушаются условия для ресинтеза макроэргических соединений подобно тому, как было отмечено в опытах Э. И. Вискребенцевой [60] при калийном

Рис. 62. Интенсивность дыхания корней и побегов проростков кукурузы при разных температурах (в мл на одно растение).

а — побеги, б — корни; 1 — исходная проба, II — через 6 час., III — через сутки; IV — через двое суток; 1 — при 24°, 2 — при 10°.

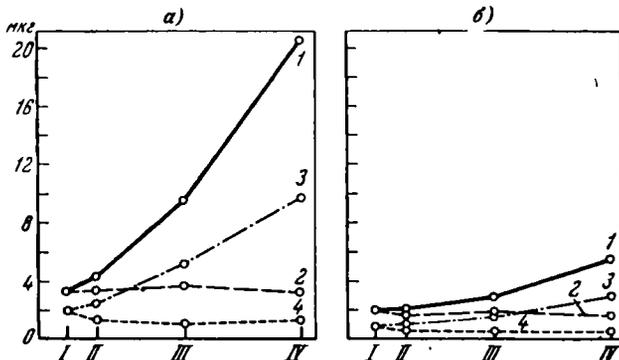
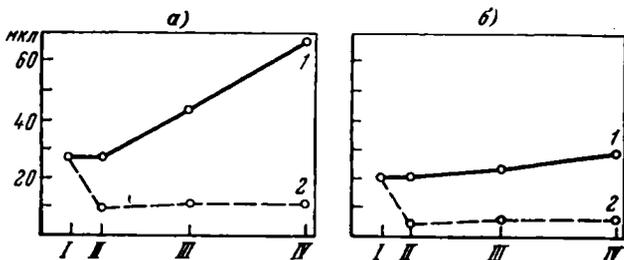


Рис. 63. Содержание нуклеотидного фосфора в проростках кукурузы при различных температурах почвы (в мкг на одно растение).

а — побеги, б — корни; 1 — исходная проба, II — через 6 час., III — через сутки, IV — через двое суток; 1 — общий фосфор нуклеотидов при 24°, 2 — то же при 10°, 3 — лабильный фосфор нуклеотидов при 24°, 4 — то же при 10°.

Рис. 64. Содержание фосфора фракции фосфорилированных сахаров в побегах и корнях проростков кукурузы (в мкг на одно растение).

а — побеги, б — корни; 1 — исходная проба, II — через 6 час., III — через сутки, IV — через двое суток; 1 — общий фосфор фракции фосфорилированных сахаров при температуре 24°, 2 — то же при 10°, 3 — лабильный фосфор фракции фосфорилированных сахаров при температуре 24°, 4 — то же при 10°.

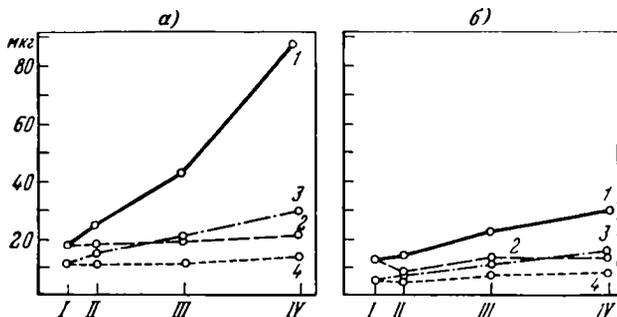
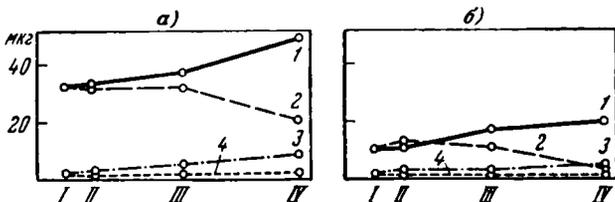


Рис. 65. Содержание неорганического и липидного фосфора в проростках кукурузы при различных температурах (в мкг на одно растение).

а — побеги, б — корни; 1 — исходная проба, II — через 6 час., III — через сутки, IV — через двое суток; 1 — фосфор неорганический при 24°, 2 — то же при 10°, 3 — фосфор липидов при 24°, 4 — то же при 10°.

голодании. В условиях опытов Д. А. Дульбинской эти изменения являются, по-видимому, одной из первичных реакций на воздействие низкой температуры и связаны с понижением интенсивности дыхания и его эффективности у растений.

Известно, что скорость дыхания регулируется активностью ферментных систем и достаточным количеством дыхательных субстратов [93]. В литературе имеются данные, свидетельствующие о подавлении активности окислительно-восстановительных ферментов в условиях низких температур [348, 340]. Если считать, что основным дыхательным субстратом являются фосфорилированные сахара, то их уровень в тканях проростков будет также влиять на скорость дыхания.

По определениям Д. А. Дульбинской, содержание фосфора фосфорилированных сахаров в проростках кукурузы после шестичасового и суточного воздействия низкой температуры не отличалось от контрольного. Различия появились лишь на вторые сутки (рис. 64). Было обнаружено, что синтез лабильного фосфора (который составляет незначительный процент от общего фосфора фосфорилированных сахаров) при низкой температуре сильно подавлен и едва улавливается. Торможение реакций фосфорилирования сахаров четко проявляется лишь на вторые сутки, что, по-видимому, объясняется последствием низкой температуры на ресинтез макроэргических соединений, так как эта реакция обнаруживается несколько позднее, чем подавление синтеза нуклеотидов. Можно полагать, что синтез фосфорилированных сахаров в первые моменты действия низкой температуры не изменяется и их содержание, очевидно, не является первичным и лимитирующим фактором, ведущим к ослаблению дыхания. Позднее, на вторые сутки, снижение интенсивности фосфорилирования оказывает решающее влияние на скорость дыхания, что сопровождается накоплением простых сахаров [148, 439].

Торможение процессов фосфорилирования сахаров и окислительного фосфорилирования в условиях низких температур связано с недостатком фосфора в обменных процессах, о чем можно судить по низкому содержанию неорганического фосфора (рис. 65). Из приведенных данных видно, что если при 24° идет активное поглощение, которое сопровождается интенсивным нарастанием неорганического фосфора, то при 10° поглощение настолько замедленно, что содержание неорганического фосфора находится на уровне исходного.

Известно, что неорганический фосфор — общий компонент для процессов дыхания и гликолиза. При его недостатке скорость этих процессов замедляется. Так, при синтезе каждой молекулы АТФ в оптимальных условиях этерифицируются три молекулы неорганического фосфора. При низких температурах недостаток фосфора, по-видимому, будет замедлять образование АТФ и других трифосфатов. Поэтому большая часть энергии, освобождаемая при переносе электронов по дыхательной цепи, будет выделяться в виде

тепла и лишь незначительная — фиксироваться в аденозинтрифосфате.

Мы исходим из того, что одной из первичных реакций при действии на растения низких температур в зоне корней является нарушение в фосфорном обмене, именно в звене его связи с дыханием, с передачей энергии дыхания на макроэргические соединения. В этих условиях замедляется интенсивность дыхания и синтез макроэргических соединений. И то и другое коррелирует с низким уровнем неорганического фосфора в обменных процессах, с нарушением поглощения его при низких температурах.

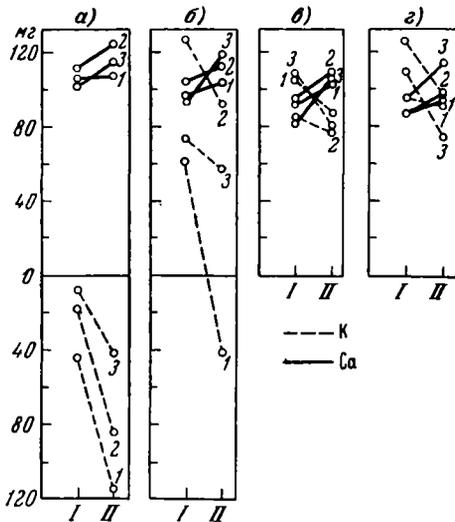
ЗАМОРОЗКИ И МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Использование водных культур для изучения влияния заморозков на растения требует внесения в общепринятую методику вегетационного опыта [28, 337] изменений, для того чтобы под влиянием заморозка не переохлаждался или тем более не замерзал питательный раствор. Для этого перед заморозком, как и в почвенных культурах, сосуды с растениями помещают в ящик, изолируют друг от друга с помощью ваты и дополнительно утепляют пенопластом, что сводит к минимуму охлаждение раствора в период заморозка. В результате температура раствора сохраняется на уровне 8—12°, что довольно точно имитирует температуру почвы, создающуюся в естественных условиях в период заморозка. Это является важным моментом в опытах. При температурах ниже 8—10°, особенно при температурах ниже биологического нуля, наступают дополнительные изменения в поглощении элементов питания.

В ходе опытов было установлено, что слабые и сильные заморозки по-разному влияют на минеральное питание. В начале вегетации заморозки от —1 до —1,5° для теплолюбивых культур и от —3 до —4° для холодостойких не оказывают сколько-нибудь существенного влияния на минеральное питание. Более того, такие заморозки могут даже несколько стимулировать поглощение отдельных элементов в период заморозка. Более сильные заморозки (ниже —1,5° для теплолюбивых культур и —4° для холодостойких) вызывают уже заметные отклонения, которые проявляются в изменении скорости поступления элементов. Отклонения в минеральном питании фиксируются в первые 5—6 дней, они тем больше, чем сильнее заморозок. На 10-й—12-й день последствие заморозка затухает.

Заморозки оказывают влияние на поглощение элементов минерального питания, замедляя или ускоряя его как в момент самого заморозка, так и после него. Разберем это на примере исследований с калием и кальцием, выполненных И. Н. Фроловым. Опыт проводился с кукурузой, гречихой и соей в водных культурах [185].

Заморозок давался в фазу двух-трех листьев. Перед опытом в течение двух суток растения выдерживались на водопроводной воде, а перед заморозком помещались на свежеприготовленную смесь Кнопа. Продолжительность заморозка от 0 до 0° была 6 час., время действия самой низкой температуры — 1 час, сила заморозка —1,5 и —3°. Результаты одного из опытов приводятся на рис. 66. Видно, что в момент заморозка идет отток калия из корней в раствор. При этом, чем сильнее заморозок, тем отток больше. Как и в случае влияния различных температур в зоне корней, между культурами нет разницы в направленности процесса, а имеются лишь количественные отличия. В противоположность этому в период заморозка поглощение кальция возрастает, и с повышением силы заморозка имеется тенденция к некоторому усилению поглощения. Эта тенденция развивается после заморозка, особенно на третий день.



Через сутки после заморозка отток калия из корней в питательный раствор наблю-

Рис. 66. Поглощение калия и кальция растениями из питательного раствора при действии заморозков различной силы (в мг/г сухого веса корней).

а — в момент заморозка, б — через сутки после заморозка, в — через двое суток, г — через шесть суток; I — заморозок силой —1,5°, II — заморозок силой —3°; 1 — кукуруза, 2 — гречиха, 3 — соя.

дается только у кукурузы. У гречихи и сои идет уже поглощение, но оно тем медленнее, чем сильнее заморозок. Подобное же наблюдается и через три и шесть суток после заморозка. На шестые сутки было определено содержание калия и кальция в различных органах растения. Полученные данные приводятся в табл. 85. Здесь отчетливо видна следующая закономерность: при слабом заморозке (—1,5°) содержание калия в надземных органах на шестой день выше, чем в растениях, не подвергавшихся заморозку. Оно снижается лишь в корнях. При более сильном заморозке (—3°) картина меняется — в надземных органах количество калия уменьшается, в корнях — повышается. В содержании кальция все наоборот: при слабом заморозке его количество в надземных органах сокращается по сравнению с контролем, а в корнях возрастает; при сильном заморозке оно увеличивается в надземных органах и снижается в корнях.

Опыты по поглощению и метаболизму фосфора в зависимости от заморозков проводились Н. И. Бакуменко с кукурузой гибрида Буковилский-3 и пшеницей сорта Скала при тех же условиях, что

Содержание калия и кальция (мг/г сухого вещества) в органах растений в зависимости от силы заморозков (пробы взяты через шесть суток после заморозка)

Орган растения	Калий			Кальций		
	контроль	опыт		контроль	опыт	
	мг	мг	%	мг	мг	%
Заморозок силой $-1,5^{\circ}$						
Кукуруза						
Листья	34,3	38,8	113	18,4	17,3	94
Стебли	32,1	36,7	111	23,4	20,0	85
Корни	17,9	17,9	100	12,4	16,0	128
Гречиха						
Листья	56,7	65,4	113	15,2	13,7	90
Стебли	53,9	57,4	106	31,5	29,4	93
Корни	11,2	10,5	94	16,7	17,3	104
Соя						
Листья	21,5	23,6	109	28,4	25,6	90
Стебли	40,6	45,4	112	54,0	45,1	83
Корни	53,8	51,7	96	43,2	44,8	103
Заморозок силой $-3,0^{\circ}$						
Кукуруза						
Листья	37,4	33,5	89	12,0	12,6	105
Стебли	34,5	32,1	95	22,6	23,2	103
Корни	26,5	28,2	106	21,0	20,8	99
Гречиха						
Листья	53,2	45,6	86	17,3	18,7	108
Стебли	55,0	51,6	94	24,5	26,6	108
Корни	9,5	11,0	116	16,3	15,2	93
Соя						
Листья	24,0	22,1	92	26,5	27,4	104
Стебли	35,4	35,8	101	44,9	45,0	100
Корни	47,2	53,7	114	40,3	41,8	96

и опыты по поглощению калия и кальция [155, 24, 156]. Сила заморозков для пшеницы —5,6 и —7,2°, для кукурузы —3,4°. Данные по влиянию заморозка на поглощение фосфора кукурузой представлены в табл. 86. Результаты показали, что в процессе заморозка при самой низкой температуре воздуха в камере опытные растения поглощали фосфора в 2,5 раза больше, чем контрольные. Существенная разница в поглощении между контрольными и опытными растениями сохранялась в течение трех суток после заморозка.

Таблица 86

Поглощение фосфора растениями кукурузы во время заморозка и после него
(мг P₂O₅ на 1 г сухого вещества корней)

Время взятия проб	Температура воздуха во время замо- розка, град.	Температура питательного раствора, град.		Поглощено фосфора		
		контроль	опыт	контроль	опыт	разность
Во время заморозка						
Начало опыта	14	18	18			
Через						
5 час.	0	18	11,2	3,75 ± 0,05	3,11 ± 0,08	+0,64
8 час.	-3,5	17,6	8,4	1,05 ± 0,02	2,60 ± 0,10	-1,55
11 час.	0	18	7,2	1,90 ± 0,07	2,18 ± 0,10	-0,28
После заморозка						
Через						
5 час.	—	18	18	1,37 ± 0,05	0,92 ± 0,02	0,45
24 часа	—	20	20	4,85 ± 0,00	5,64 ± 0,10	-0,79
72 часа	—	21	21	5,73 ± 0,06	6,31 ± 0,03	-0,58

Анализ пасоки показал, что поступивший фосфор легко транспортировался в надземные органы. Так, в пасоке опытных растений, собранной через 15 часов после заморозка, фосфора было 0,54 мг/мл, а в пасоке контрольных растений — 0,36 мг/мл.

Разница в содержании фосфора в пасоке между контролем и опытом сохранилась и через 24 часа после заморозка. Так, в пасоке растений, подвергшихся заморозку, обнаружено фосфора 0,62 мг/мл, в пасоке контрольных растений — 0,40 мг/мл.

Рассмотрим, какие изменения претерпевает фосфор в корнях и надземных органах растений в связи с воздействием на них заморозков. Прежде всего проследим, какое последствие заморозок оказывает на рост корней. Из данных табл. 87 видно, что отчетливое отставание роста корней проявляется на третьи сутки и чем глубже заморозок, тем сильнее его последствие. Поглощение корнями фосфора в какой-то мере коррелирует с их ростом (рис. 67).

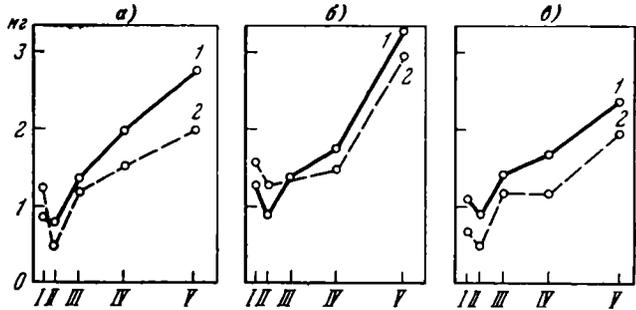
Последствие заморозка на рост корней (г абсолютно сухого веса 50 растений)

Время после заморозка, часы	Кукуруза, заморозок $-4,3^{\circ}$			Пшеница, заморозок $-5,6^{\circ}$			Пшеница, заморозок $-7,2^{\circ}$		
	контроль	опыт	% от контроля	контроль	опыт	% от контроля	контроль	опыт	% от контроля
6	1,7	1,6	97	0,7	0,7	100	0,6	0,6	100
24	2,1	1,8	88	0,8	0,8	100	0,8	0,7	87
72	2,4	2,0	83	1,1	1,0	86	1,0	0,8	80
144	3,0	2,3	77	1,6	1,4	83	1,2	0,9	75

Приведенные данные показывают, что влияние заморозка на поглощение фосфора начинается уже в момент самого заморозка. Как правило, при снижении температуры, особенно после перехода

Рис. 67. Действие и последствие заморозка на поглощение фосфора растениями (в мг на 100 мг абсолютно сухого веса корней).

а — кукуруза, заморозок $-4,3^{\circ}$, б — пшеница, заморозок $-5,6^{\circ}$, в — пшеница, заморозок $-7,2^{\circ}$; 1 — контроль, 2 — опыт; I — при максимальной силе заморозка, II — через 6 час. после заморозка, III—V — соответственно через одни, три и шесть суток после заморозка.



ее через 0° , поглощение фосфора корнями увеличивается, и это возрастание идет с углублением заморозка. В дальнейшем интенсивность поступления фосфора снижается. Поступление зависит от силы заморозка: при сильном заморозке снижение начинается в середине заморозка, при менее сильном — уже после него, иногда через несколько суток. Но, так или иначе, после заморозка интенсивность поглощения фосфора замедляется и тем больше, чем сильнее заморозок. Необходимо отметить, что при заморозках $-4,3^{\circ}$ для кукурузы и $-7,2^{\circ}$ для пшеницы у большинства растений повреждались два нижних листа. При заморозке $-5,6^{\circ}$ у пшеницы полностью повреждался лишь первый нижний лист, верхние же листья внешне не изменялись.

Заморозки оказывают влияние не только на поглощение фосфора, но и на его содержание и превращение в корнях (табл. 88). При сильном заморозке содержание общего фосфора снижается сразу или спустя сутки, при менее сильном — только на третьи сутки. При этом во всех случаях после заморозка увеличивается

**Последствие заморозка на содержание фосфора и его фракций в корнях
(мкг на 100 мг абсолютно сухого веса)**

Время после заморозка, часы	Фосфор									
	общий		неорганический		органический кислоторастворимый		макроэргический		нуклеотпротенный	
	конт-роль	опыт	конт-роль	опыт	конт-роль	опыт	конт-роль	опыт	конт-роль	опыт
Кукуруза, заморозок —4,3°										
6	1005	802	462	546	216	187	6,6	6,1	202	197
24	1036	991	605	610	229	183	8,5	7,4	220	201
72	1120	1044	636	713	215	176	9,1	8,0	199	175
144	1247	1144	552	646	206	169	9,0	7,8	171	143
Пшеница, заморозок —7,2°										
6	928	927	307	368	126	113	9,8	9,4	254	245
24	950	907	331	379	163	146	8,4	8,2	258	232
72	946	876	338	410	221	142	8,8	7,0	218	185
144	1133	1020	465	512	163	196	8,6	6,6	200	162
Пшеница, заморозок —5,6°										
6	1215	1287	704	779	143	142	9,0	8,9	200	197
24	1225	1275	684	761	149	162	9,0	9,4	212	221
72	1441	1277	748	771	164	136	8,6	7,0	166	141
144	1211	1039	653	683	148	127	7,3	5,8	154	132

Таблица 89

**Последствие заморозка на содержание РНК и белка в корнях растений
(мг Р на 100 мг абсолютно сухого веса)**

Время после заморозка, часы	РНК		Белок общий	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Кукуруза, заморозок —4,3°				
6	—	—	—	—
24	2,48	2,14	19,05	18,71
72	2,37	2,03	20,30	18,81
144	2,20	1,80	23,45	21,56
Пшеница, заморозок —7,2°				
6	3,10	3,06	27,10	26,80
24	2,94	2,68	27,65	25,85
72	2,65	2,02	27,40	26,05
144	2,24	1,64	29,75	27,65
Пшеница, заморозок —5,6°				
6	2,21	2,28	19,37	19,63
24	2,08	2,27	18,81	18,91
72	1,98	1,76	22,18	21,40
144	1,64	1,45	23,37	22,01

количество неорганического фосфора и падает содержание органического, особенно кислоторастворимой фракции, в том числе макроэргического фосфора. После менее сильного заморозка в течение первых суток содержание всех фракций фосфора возрастает или остается без изменения, снижение наступает только на третьи сутки и происходит менее интенсивно, чем при заморозке большей силы.

Совпадение хода поглощения фосфора и его содержания в корнях подчеркивает объективность изменения процессов поглощения под влиянием заморозка. В связи с этим интересно было выяснить влияние заморозка на содержание РНК и белка (табл. 89). Содержание ДНК под влиянием заморозка практически не изменилось (табл. 90).

Таблица 90

Действие заморозка на количество фосфорсодержащих соединений в листьях кукурузы и пшеницы (мкг Р на 1 г сырого веса)

Вариант опыта	Вес фосфорсодержащих соединений							
	общий	неорганический	органический кислоторастворимый	макроэргический	липидный	сумма НК	РНК	ДНК
Кукуруза, заморозок —4,3°								
Контроль . . .	699	195	244	3,96	90	196	156	40
Опыт	671	288	179	2,30	89	174	135	39
Пшеница, заморозок —6,2°								
Контроль . . .	1010	235	265	3,80	100	226	170	56
Опыт	952	315	224	2,90	102	201	144	57

Примечание. Ошибка определения составляет 1—3%.

Результаты анализов показали, что после сильного заморозка уменьшилось общее количество РНК и белка, причем РНК в большей степени, чем белка. Наибольшее снижение РНК наблюдается на шестые сутки после заморозка. При заморозке —5,6° у пшеницы в первые сутки незначительно увеличивалось содержание РНК и белка; снижение обнаружилось и на третьи и шестые сутки после заморозка.

Важные изменения найдены при определении форм фосфора в надземных органах (табл. 90). В момент заморозка в листьях опытных растений повышается содержание неорганического фосфора и падает содержание фосфора общего. Существенно понижается количество органического фосфора кислоторастворимой фракции. В значительной мере уменьшается количество общего органического фосфора этой фракции, в том числе и макроэргического фосфора нуклеотид — ди- и трифосфатов. Что же касается

фракции нуклеиновых кислот, то снижение в содержании фосфора суммы нуклеиновых кислот происходит за счет РНК, фосфор ДНК практически не изменяется.

Анализируя полученные результаты, можно предположить, что заморозок вызывает прежде всего нарушения в обмене макроэргических соединений. Это согласуется с указаниями ряда авторов, что низкие температуры вызывают нарушение процесса окислительного фосфорилирования [141, 421]. Пониженные температуры усиливают расход высокоэнергетических соединений на процессы терморегуляции [335, 104] и перестройки субмикроскопического строения протопласта. При повреждающем действии отрицательных температур возможен также распад этих соединений.

Изменение направленности энергетического обмена, по-видимому, является общей реакцией на повреждающее действие температурного фактора. Уменьшение содержания органического фосфора кислоторастворимой фракции, вероятно, вызвано усилением ферментативного расщепления лабильных соединений фосфорных эфиров, сахаров и нуклеотидов. На это указывает повышение активности неспецифической кислой фосфатазы в тканях растений при действии отрицательной температуры [418]. В нашем опыте с четырехсуточными проростками кукурузы при заморозке от -2 до -3° повышается активность кислой фосфатазы по гидролизу глицерофосфата (мг Р на 1 г сырого веса за 60 мин.).

Номер опыта	Контроль	Опыт
1	$1,70 \pm 0,05$	$2,17 \pm 0,03$
2	$2,60 \pm 0,04$	$3,13 \pm 0,03$
3	$2,35 \pm 0,03$	$3,01 \pm 0,07$

Деполимеризацией молекул РНК при действии отрицательных температур [382], вероятно, можно объяснить понижение содержания фосфора РНК в листьях растений, подвергнутых действию заморозка.

Таким образом, приведенные выше результаты указывают на то, что заморозок в период высокой активности физиологических процессов вызывает в листьях глубокие нарушения метаболизма фосфорных соединений: распад органических соединений, сопровождающийся накоплением неорганического фосфора.

Целью опытов было также выяснение состояния фосфорного обмена в листьях растений, перенесших заморозок. Полученные данные по последствию заморозка на фосфорный обмен представлены на рис. 68. Эти результаты свидетельствуют о том, что в период после заморозка в листьях растений пшеницы обнаруживаются отчетливые изменения в обмене фосфорсодержащих веществ, которые прежде всего выражаются в значительном накоплении неорганического фосфора и снижении содержания органических соединений фосфора. В листьях опытных растений найдено значительно меньше фосфора органического кислоторастворимого, суммы НК и РНК, чем в листьях контрольных растений. Мало изменяется количество фосфора общего, липидного и ДНК.

После заморозка фосфорный обмен в листьях опытных и кон-

трольных растений имеет одинаковую направленность, но выражен различно (рис. 69). Величина отношения Р органического к Р неорганическому, характеризующая активность включения неоргани-

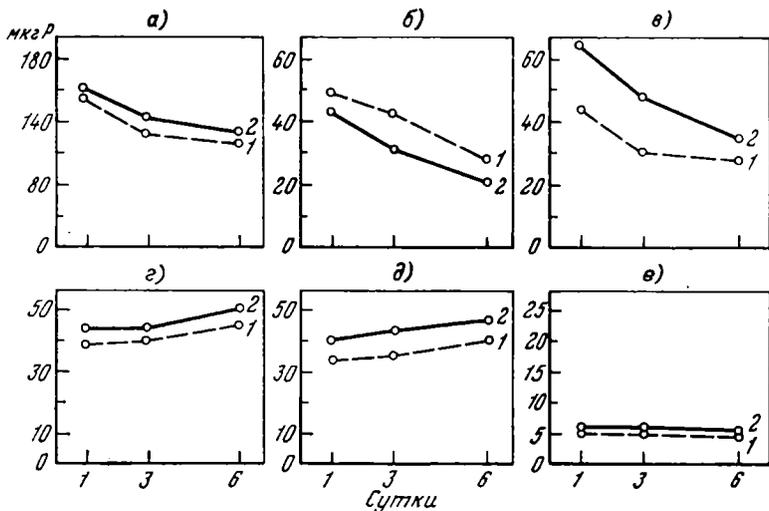


Рис. 68. Последствие заморозка на содержание фракций фосфора в листьях пшеницы (в мкг Р на один лист — третий).

а — Р общий, б — неорганический, в — органический кислоторастворимый, г — липидный, д — РНК; е — ДНК; 1 — опыт, 2 — контроль.

ческого фосфора в синтез органических фосфорсодержащих веществ, показывает, что в листьях опытных растений при высокой обогащенности тканей неорганическим фосфором процессы синтеза идут на низком уровне. Повышенная концентрация фосфора в тканях не всегда коррелирует с активным синтезом органических соединений фосфора [438, 431] и может быть результатом снижения интенсивности обмена веществ [358].

Из данных опытов по поглощению и метаболизму фосфора растениями в зависимости от силы заморозков можно прийти к следующим выводам.

Заморозки оказывают влияние на ход поглощения фосфора как в момент их непосредственного действия, так и в последствии. В течение заморозка (в момент снижения температуры и при переходе ее через 0°) и в дальнейшем поглощение фосфора сначала возрастает, а затем замедляется. Наступление этого момента зависит от силы заморозка: оно обнаруживается либо уже в момент заморозка, либо на про-

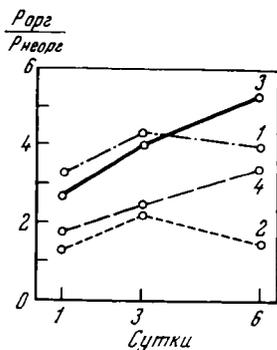


Рис. 69. Последствие заморозка на изменение величины отношения фосфора органического к неорганическому в листьях кукурузы (1, 2) и пшеницы (3, 4).

1, 3 — контроль, 2, 4 — опыт.

тяжении первых суток после него. В дальнейшем идет торможение поглощения и тем сильнее, чем глубже заморозок.

Содержание общего фосфора в растениях коррелирует с его поглощением. Под влиянием заморозка снижается количество органических форм фосфора, особенно кислоторастворимого, в том числе фосфора, макроэргического и РНК, и возрастает доля неорганического. Уменьшение содержания макроэргического фосфора указывает на изменение в энергетическом обмене. Накопление неорганического фосфора, по-видимому, вызвано деполимеризацией органических соединений фосфора, и возможно также, что заморозки подавляют процессы включения неорганического фосфора в органические соединения. Заморозки угнетают накопление сухого вещества растениями.

Что касается влияния заморозков на азотный обмен растений, то мы уже довольно подробно изложили имеющиеся данные в главе III при разборе механизма последствия заморозков. Нам остается лишь дополнить сказанное результатами опытов по влиянию заморозков на поглощение азота. Но прежде чем перейти к изложению результатов опытов, следует сделать следующее отступление. Дело в том, что заморозок может влиять на минеральное питание как непосредственно, так и через температуру в зоне корней. Установлено, что при кратковременном понижении температуры в зоне корней в период заморозка до -7 , -8° существенных изменений в поглощении элементов питания корнями нет. Более же низкие температуры, особенно температуры ниже биологического нуля, вносят значительные изменения в ход поглощения веществ.

Для иллюстрации сказанного в табл. 91 приводятся данные специально поставленного опыта по влиянию температуры в зоне корней на поглощение азота из питательной смеси Кюпа в момент заморозка, а в табл. 92 — после него. Из табл. 91 видно, что при понижении температуры воздуха поглощение минерального азота во всех вариантах уменьшается, но в различной степени в зависимости от температуры питательного раствора. Чем ниже температура в зоне корней, тем больше снижается интенсивность поглощения азота. Наиболее интересно сравнение тех опытных вариантов, где температура воздуха изменялась одинаково, а температура в зоне корней была различной. При температуре 15° в зоне корней в момент заморозка поглощение азота усиливалось, но несколько снижалось сразу после окончания заморозка. При резком понижении температуры в зоне корней при переходе через 0° поглощение азота прекращалось и возобновлялось у кукурузы только при температуре выше 8° .

Из полученных данных следует, что поглощение азота, так же как и других элементов питания, корнями растений в момент заморозка в значительной мере определяется температурой в зоне корней: если она не ниже $7-8^{\circ}$, то заморозок даже несколько стимулирует поступление азота, если ниже — подавляет. Определенные изменения в потреблении азота проявляются и после действия

Зависимость поглощения растениями кукурузы азота из питательного раствора от температуры в зоне корней во время заморозка (расчет на одно растение, фаза третьего листа)

Вариант опыта	Часы						Количество поглощенного азота за заморозок, мг
	20	24	3—4	6	8	10	
Контроль (без заморозка)							
Температура воздуха, град. . .	21	15	14	14	13	23	—
Температура питательного раствора, град. . .	21	17	15	15	15	18	—
Поглощено азота, мг	0,50	0,12	0,15	0,15	0,40	0,60	1,92
Заморозок без охлаждения в зоне корней							
Температура воздуха, град. . .	5	0	—3	0	5	10	—
Температура питательного раствора, град. . .	19	15	15	15	15	15	—
Поглощено азота, мг	0,23	0,15	0,25	0,35	0,30	0,40	1,68
Заморозок с сильным охлаждением в зоне корней							
Температура воздуха, град. . .	5	0	—3	0	5	10	—
Температура питательного раствора, град. . .	8	6	4	2	3	8	—
Поглощено азота, мг	0,10	0,10	0,01	0,00	0,00	0,06	0,27

Таблица 92

Последствие заморозка —3° на поглощение растениями кукурузы нитратного азота (мг за сутки) из питательного раствора в зависимости от температуры в зоне корней в период заморозка (расчет на одно растение, фаза третьего листа)

Вариант опыта	Сутки						За 6 суток, мг
	1-е	2-е	3-е	4-е	5-е	6-е	
Контроль (без заморозка) . . .	2,04	2,06	2,07	1,80	2,00	1,86	11,83
Заморозок без охлаждения в зоне корней	1,50	1,60	1,93	1,90	2,00	2,10	11,03
с охлаждением в зоне корней	0,80	0,86	0,77	0,90	1,63	6,36	11,32

заморозка, но опять же в зависимости от степени понижения температуры в зоне корней (см. табл. 92). Поглощение азота в первые дни в варианте с охлаждением корней уменьшается почти вдвое по сравнению с контролем и вариантом, где температура зоны корней была равна контролю.

Все изложенное дает основание заключить, что заморозки оказывают существенное влияние на процесс минерального питания растений, на поглощение и усвоение элементов. При этом в зависимости от создающейся температуры в зоне корней в период заморозка влияние его может проявляться по-разному. Варианты приведенного эксперимента (табл. 91, 92) могут служить лишь моделью условий, редко встречающихся в природе. При почных заморозках температура почвы снижается как правило незначительно (до 8—12°). Ход же потребления азота в этом случае будет средним между двумя опытными вариантами вариантом разобранного выше опыта.

Последствие заморозков на поглощение серы изучалось Т. С. Гранитовой на кормовых бобах и сое сорта Хабаровская-4. Результаты этих исследований приводятся в табл. 93.

Таблица 93

Последствие заморозков на поглощение серы растениями кормовых бобов и сои (фаза двух настоящих листьев, расчет на одно растение)

Вариант опыта	Поглощено							
	сразу после заморозка		через сутки		через трие суток		через шесть суток	
	мг	%	мг	%	мг	%	мг	%
Кормовые бобы, заморозок —6, —7°								
Контроль . . .	1,1	100	1,1	100	2,1	100	3,0	100
Заморозок . .	2,4	210	2,3	209	1,5	71	2,6	86
Соя, заморозок —4, —5°								
Контроль . . .	0,8	100	1,2	100	2,0	100	2,4	100
Заморозок . .	2,1	263	1,2	100	1,5	75	1,9	80

Из табл. 93 видно, что сразу после заморозка поглощение активизируется более чем в 2,5 раза, а затем наступает его спад.

Минеральное питание тесно связано со всеми физиолого-биохимическими процессами, протекающими в растениях. Наиболее важным из них при заморозке является, несомненно, водный режим, влияющий на минеральное питание и связанный с ним. Выше мы уже разобрали, как заморозки влияют на водный режим. Само повреждение растения связано прежде всего с образованием льда. В период заморозка в растениях устанавливается определенное равновесие между жидкой и твердой фазами. По современным представлениям, лед образуется в межклеточниках и, связывая воду в виде кристаллов, обезвоживает клетки, в первую очередь

за счет вакуолярной воды [359, 230, 331, 332]. Обезвоживание и механическое давление льда на поверхностный слой протоплазмы клеток — основная причина повреждения и гибели клеток в момент заморозка. Как и под влиянием любого неблагоприятного фактора, растения при действии заморозка переходят в возбужденное состояние, которое ведет к временному усилению поглощения или выделения элементов питания, что мы и отмечали в приведенных выше примерах. После же заморозка интенсивность поглощения элементов питания и рост, как правило, подавляются. Под влиянием заморозка оводненность тканей в надземных органах в первые дни снижается (табл. 94), что происходит, по-видимому, за счет испарения из межклеточников той части воды, которая после оттаивания вновь не поступила в протопласт. Содержание так называемой свободной воды под влиянием заморозка снижается, а связанной — возрастает, что сохраняется на шестой и даже десятый день.

Тенденция к снижению оводненности тканей после заморозка наблюдается также и в корнях (табл. 94), но выражена она слабее, чем в надземных органах. Под влиянием заморозка изменяется осмотическое давление клеток — оно повышается в первые сутки на 3—5 атм. Следовательно, возрастает сосущая сила клеток и их водоудерживающая способность. Увеличение же осмотического давления и сосущей силы клеток свидетельствует о падении активности воды в клетках, о снижении метаболических процессов в период после заморозка.

Сразу после заморозка устьица растений находится в состоянии своеобразного шока, транспирация ими нормально не регулируется, идет судорожно и зависит в значительной мере от складывающихся условий внешней среды [181, 158]. Нарушения в водном режиме тесно связаны с изменениями в дыхании, а то и другое — с минеральным питанием.

Интенсивность дыхания надземных органов и корней под влиянием заморозков также зависит от силы заморозка. При слабых заморозках дыхание усиливается в надземных органах и в корнях, при сильных заморозках усиливается в корнях и подавляется в надземных органах, сохраняя это и в период после заморозка, а затем падает [376]. Примерно также изменяется и интенсивность поглощения элементов минерального питания, особенно таких, как азот, фосфор и сера.

Итак, заморозки оказывают всестороннее глубокое влияние на все физиологические процессы растений, в том числе на поглощение и передвижение минеральных веществ и их метаболизм. При понижении температуры (начало образования в тканях льда) растение возбуждается и поглощение большинства элементов усиливается, а позднее, после заморозка, наступает спад и интенсивность поглощения снижается.

В момент заморозка поступление одних элементов всегда усиливается (кальций), других — ослабевает (калий); поглощение азота, фосфора и серы при снижении температуры в период

**Водообмен в листьях и корнях кукурузы в процессе оправления растений
после заморозка**

Время, прошедшее после заморозка	Части растений	Вариант опыта	Общее содержание воды, % от сырого веса	Количество воды, % от сырого веса		Осмотическое давление клеточ- ного сока, атм.
				свободной	связан- ной	
6 час.	Лист	К	91,28 ± 0,11	82,61 ± 0,14	8,67	9,83
		О	86,30 ± 0,18	63,80 ± 0,15	22,50	13,02
	Корень	К	91,77 ± 0,24	84,40 ± 0,11	6,37	6,12
		О	90,09 ± 0,19	80,30 ± 0,20	9,79	7,34
1 сутки	Лист	К	92,55 ± 0,08	80,12 ± 0,06	12,41	10,42
		О	88,8 ± 0,13	60,50 ± 0,03	28,30	14,11
	Корень	К	90,34 ± 0,20	83,21 ± 0,15	7,13	5,10
		О	89,72 ± 0,17	78,11 ± 0,21	11,61	6,93
3 суток	Лист	К	90,40 ± 0,31	78,55 ± 0,23	11,85	11,42
		О	88,93 ± 0,14	72,02 ± 0,16	16,91	12,80
	Корень	К	93,03 ± 0,28	87,10 ± 0,41	5,93	4,79
		О	92,90 ± 0,21	85,70 ± 0,30	7,20	4,91
6 суток	Лист	К	91,13 ± 0,13	76,70 ± 0,19	14,43	12,14
		О	90,33 ± 0,17	71,31 ± 0,24	19,02	13,82
	Корень	К	92,60 ± 0,23	83,65 ± 0,05	8,95	5,15
		О	91,82 ± 0,11	81,92 ± 0,11	9,90	5,94
10 суток	Лист	К	91,00 ± 0,12	62,30 ± 0,12	28,70	12,91
		О	90,80 ± 0,14	60,93 ± 0,19	29,87	13,04
	Корень	К	92,90 ± 0,19	49,10 ± 0,16	42,80	4,36
		О	91,43 ± 0,23	46,00 ± 0,33	45,43	4,80

Примечание. К — данные контрольного варианта, О — опытного.

заморозка возрастает. Эти элементы более интенсивно потребляются в период заморозка средней силы и некоторое время после него, а затем наступает спад и торможение поглощения (возможно, из-за недостатка притока углеводов). При заморозке большой силы интенсивность абсорбции снижается уже в момент заморозки и этот процесс может замедлиться в течение последующих трех—пяти суток.

Подавленность метаболизма элементов минерального питания в растениях после заморозка соответствует снижению интенсивности дыхания, фотосинтеза [169, 376]. В целом под влиянием заморозка в течение 10—12 дней заторможен общий тонус синтетических процессов, что в итоге приводит к удлинению вегетационного периода и снижению конечной продуктивности растений.

ГЛАВА VII

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ И ЗАМОРОЗКОВ НА УСВОЕНИЕ БОБОВЫМИ АЗОТА АТМОСФЕРЫ

Потребность в азоте в земледелии колоссальна. Д. Н. Прянишников [292] считал, что вопрос азотного питания в целом невозможно решать, применяя только азотные удобрения, нужно использовать биологический путь и в первую очередь культуру бобовых растений. Многие из бобовых обладают довольно высокой холодо- и заморозкоустойчивостью [345, 231]. Последнее имеет важное значение для разбираемого нами вопроса, особенно применительно к Северу и Сибири.

Какое же влияние низкие температуры почвы и заморозки оказывают на азотфиксацию бобовых? Из монографий М. В. Федорова [371], Е. Н. Мишустина и В. К. Шильниковой [240], а также из работы [30] можно заключить, что практически этот вопрос в экспериментальном плане пока не изучен. При детальном изучении литературы В. А. Воробьев [54] пришел к выводу, что по влиянию температуры почвы на азотфиксацию у однолетних бобовых имеются достоверные экспериментальные данные лишь в пределах от 12 до 36° и выше. Наиболее изучены температуры выше 19°. Но, как уже неоднократно отмечалось, значительная часть территории нашей страны, где могут возделываться и возделываются бобовые растения, характеризуется продолжительной холодной весной. Здесь часто в первые 20—30 дней после посева почва имеет температуру ниже 12°, а нередко держится на уровне 5—10°. По влиянию заморозков на азотфиксацию данных вообще нет. В связи с вышеизложенным в 1962 г. В. А. Воробьев под руководством автора начал исследовать влияние температуры почвы и заморозков на азотное питание у однолетних бобовых — гороха, кормовых бобов, сои. Эксперименты проводились на песчаной почве, очень бедной азотом (0,009%) в вегетационных сосудах с горохом сорта Торсдаг, кормовыми бобами (из ГДР и Польши) и соей сорта Хабаровская-4. Все опыты проводились с инокуляцией семян. Содержание азота определялось параллельно двумя колориметрическими методами — по Любошинскому и Зальта [425] и с помощью реактива Неслера. Анализы были подвергнуты отдельно

все органы растений — листья, стебли, бобы, зерно, клубеньки и корни. Одновременно с растениями по мере взятия проб анализировалась использовавшаяся в опытах почва и учитывался расход исходных запасов азота семян. Для определения общего азота брался предварительно высушенный до абсолютно сухого состояния материал. Белковый азот определялся в свежем материале. Определение количества фиксированного азота атмосферы проводилось балансовым методом [235, 409].

Результаты исследований по влиянию температуры почвы и заморозков на азотфиксацию растений были опубликованы [160, 161, 162, 163, 164, 56, 54, 55]. Ниже приводятся лишь самые основные результаты всей проведенной работы, представляющие, по мнению автора, наибольший интерес.

Влияние температуры почвы на растения, в том числе на бобовые, было рассмотрено в предыдущих главах. Кривая зависимости продуктивности бобов от температуры почвы приведена на рис. 22. Из этого рисунка видно, что оптимальной для роста бобов является температура в интервале от 18 до 25°. При более низкой и более высокой температуре рост бобовых замедлен. Интересно, что кривая фиксации азота атмосферы почти точно копирует кривую накопления сухого вещества бобовыми растениями в зависимости от температуры почвы (рис. 70).

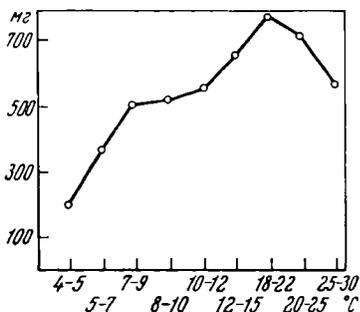


Рис. 70. Зависимость конечной азотфиксации растений кормовых бобов от температуры почвы.

Зависимость сроков образования клубеньков на корнях инокулированных бобовых растений и начала азотфиксации от температуры почвы

По данным М. В. Федорова [371], в зависимости от культуры и сорта клубеньки образуются в различные сроки с момента посева. Так, у гороха образование клубеньков начинается в интервале от 6 до 9 дней, у вики, бобов, сои и красного клевера — между 10 и 14-ым днем, а у люцерны — к 21-му дню. Указанный срок образования клубеньков наступает при оптимальных условиях. В зависимости же от условий среды — типа почвы, аэрации, световых и тепловых условий, а также влажности — время образования клубеньков может изменяться [236, 136, 377, 427, 371, 277, 75]. На время образования клубеньков и начала азотфиксации оказывает влияние минеральное питание [188, 371, 373, 422, 430]. Многие авторы придают важное значение влажности почвы, особенно в первый период после посева [371, 302]. Наилучшим условием считается увлажнение почвы в пределах от 40 до 80% полной влагоемкости.

Для выяснения степени влияния низкой температуры на образование клубеньков в зависимости от влажности почвы нами была проведена серия специальных опытов [160]. В табл. 95 приводятся результаты, полученные с бобами и горохом. При температуре 15—20° образование клубеньков у бобов и гороха имело место при влажности почвы от 20 до 80% полной влагоемкости, но различалось по времени. Наиболее полное формирование клубеньков отмечалось при 50—65% у бобов и при 50—80% у гороха. В этих условиях первые видимые клубеньки у бобов обнаруживались на 13—14-й день, а у гороха — на 14—18-й день после посева в фазе двух-трех настоящих листьев. При влажности 20% первые клубеньки у обеих культур образовывались лишь на 27—28-й день в фазу четырех настоящих листьев. При влажности 80% задержка формирования клубеньков наблюдалась только у бобов. Как и при недостатке влаги, клубеньки появились только на 27-й день и тоже в фазу четырех листьев. Образование клубеньков шло сначала на главном корне, чаще всего у самого семени, а спустя два-три дня и на боковых корнях, при этом окраска их менялась от белой до бледно-розовой.

Таблица 95

Влияние влажности почвы и различной температуры в зоне корней на срок появления клубеньков на корнях кормовых бобов и гороха

Влажность почвы, % от полной влагоемкости	Бобы		Горох		Бобы		Горох	
	фаза	дней от посева						
	15—20°				5—10°			
20	4 листа	27	4 листа	28	3 листа	39	3 листа	32
30	2 листа	18	4 листа	24	3 листа	37	3 листа	31
50	2 листа	14	3 листа	18	3 листа	37	3 листа	31
65	2 листа	13	2 листа	14	3 листа	38	4 листа	32
80	4 листа	27	3 листа	18	4 листа	39	4 листа	34

При низкой температуре почвы (по сравнению с 15—20°) образование клубеньков запаздывало при всех градациях влажности на 4—8 дней у гороха и на 12—25 дней у бобов. Первые клубеньки при температуре 5—10° появились практически одновременно, на 31—34-й день у гороха и на 37—39-й день у бобов, в фазе трех-четырех настоящих листьев. Число закладывающихся первых клубеньков при пониженной температуре было меньшим, но размеры их были крупнее. Цвет, форма, а также место расположения клубеньков на корнях и глубина залегания при 5—10 и 15—20° были одинаковыми.

В дальнейшем особое внимание уделялось изучению образования клубеньков при температурах почвы от 4 до 30°. Опыты при

заданных температурах продолжались до 98 дней, влажность почвы поддерживалась в пределах 55—65% полной влагоемкости. В результате установлено, что образование клубеньков на корнях бобов и гороха происходит при всех исследованных грациях температур. Формирование клубеньков происходит при тех температурах в зоне корней, при которых возможен рост растений. Чем ниже температура почвы, тем медленнее появляются всходы и формируются первые настоящие листья, тем медленнее образуются и клубеньки. Но при этом образование клубеньков запаздывает не только во времени, но и относительно фаз развития, как и в предыдущих опытах. Так, если при температуре 18—22° (контроль) образование первых видимых клубеньков отмечалось на 13—14-й день после посева в фазу двух настоящих листьев, то при 10—12° их появление запаздывало на 12—13 дней, а при 5—7° уже на 26—42 дня и наблюдалось лишь в фазе трех-четырех и даже пяти-шести настоящих листьев (табл. 96).

Таблица 96

Сроки появления первых видимых клубеньков на корнях кормовых бобов и гороха при различной температуре почвы

Температура почвы ¹ , град.	Бобы кормовые			Горох Торсдаг		
	фаза развития	до появления первых клубеньков, дни		фаза развития	до появления первых клубеньков, дни	
		от посева	от начала всходов		от посева	от начала всходов
4—5	3—4 листа	61	38	4 листа	48	25
5—7	4 листа	56	38	3—4 листа	39	25
6—7	5—6 листьев	52	36	4—5 листьев	36	21
7—9	4—5 листьев	40	18	4—5 листьев	33	22
8—10	3—4 листа	38	20	4 листа	31	20
10—12	3—4 листа	26	19	3—4 листа	25	18
10—15	3 листа	25	18	3—4 листа	23	16
18—22	2 листа	14	9	2 листа	13	8
20—25	2 листа	13	8	2 листа	12	7
20—30	2 листа	13	8	2 листа	12	7

¹ Заданная температура почвы сохранялась в течение всей вегетации растений.

Особенно медленно шел рост растений при температуре 4—5°, равной биологическому нулю подошвенных культур [345, 105]. Но формирование клубеньков происходило и при 4—5°, хотя началось у гороха на 48-й день после посева, а у бобов только на 61-й. С понижением температуры размеры клубеньков возрастали. Эта закономерность у бобов была выражена в большей мере, чем у гороха (табл. 97).

Количество и размеры первых видимых клубеньков кормовых бобов и гороха при различной температуре почвы

Температура почвы ¹ , град.	Бобы кормовые			Горох Торсдаг		
	число дней от посева до появления первых клубеньков	число клубеньков на растение	размер клубеньков, мм	число дней от посева до появления первых клубеньков	число клубеньков на растение	размер клубенька, мм
4—5	61	1	2,6	48	3	1,5
6—7	52	3	2,7	36	1	2,0
8—10	38	2	2,3	31	4	1,0
12—20	14	7	0,7	14	5	1,5

¹ Указанная температура почвы сохранялась в течение всей вегетации.

Влияние температуры почвы на начало образования клубеньков в зависимости от условий минерального питания бобовых

В литературе имеются сведения о том, что на образование клубеньков и интенсивность азотфиксации большое влияние оказывает минеральный азот. Отмечается тормозящее влияние высоких доз азотных удобрений и стимулирующее — малых [188, 371, 78, 413]. Оптимальные дозы азота, при которых наилучшим образом идет образование клубеньков и азотфиксация, у разных культур различны. В ряде работ [373, 372] показано, что для гороха наиболее эффективны 0,1, а для фасоли и сои 0,4—0,8 дозы. При полном отсутствии азота в среде или при наличии его в мизерных дозах растения развиваются плохо. По данным И. В. Козлова [137], у фасоли при дозе меньше 0,1 нормы клубеньки образуются очень поздно или даже совсем не образуются.

Имеются и противоположные данные. Стеварт [436] и А. Д. Калиньш [128] считают, что образование клубеньков происходит независимо от доз минерального азота. В. Е. Шевчук [391], рассматривая влияние минерального азота у ряда бобовых в Сибири, под Иркутском, в полевых опытах в зависимости от срока сева, отмечает, что при раннем посеве (5 мая) первые клубеньки у однолетнего люпина в варианте без удобрения появились через 25—31 день после всходов. При внесении небольших доз минерального азота (15 кг/га) образование клубеньков ускорилось на семь дней, а при внесении больших доз (60 кг/га) — замедлилось на пять дней по сравнению с контролем. При позднем севе (25—30 мая) без удобрений клубеньки образовались на 16—20-й день после посева. Малые дозы не оказывали существенного влияния на время образования клубеньков по сравнению с контролем, а высокие

**Влияние условий минерального питания при различной температуре почвы
на начало образования клубеньков у кормовых бобов и гороха**

Варианты опыта	Бобы		Горох	
	число дней от посева до появления первых клубеньков	фаза развития	число дней от посева до появления первых клубеньков	фаза развития
15—20°				
Без удобрений	14	2 листа	14	3 листа
PK ¹	14	2 листа	14	3 листа
PK + 50N	15	3 листа	15	3 листа
PK + 100N	17	3 листа	15	3 листа
PK + 500N	24	5 листьев	23	4 листа
5—10°				
Без удобрений	38	3 листа	32	4 листа
PK ¹	38	3 листа	31	4 листа
PK + 50N	39	3 листа	33	4 листа
PK + 100N	38	3 листа	32	4 листа
PK + 500N	43	5 листьев	39	5 листьев

¹ Фосфор и калий вносились из расчета 500 мг каждого на сосуд.

Таблица 99

**Влияние условий минерального питания при различной температуре почвы
на число и размеры первых видимых клубеньков инокулированных кормовых
бобов и гороха**

Вариант опыта	Бобы		Горох	
	число	размер, мм	число	размер, мм
15—20°				
Без удобрений	3	1,0	4	1,0
PK ¹	6	1,5	8	1,5
PK + 50N	12	2,5	14	2,0
PK + 100N	10	2,0	10	1,5
PK + 500N	6	1,5	7	1,0
5—10°				
Без удобрений	2	1,5	3	1,5
PK ¹	4	2,0	4	1,7
PK + 50N	3	2,4	6	2,2
PK + 100N	5	3,2	8	2,6
PK + 500N	1	2,0	4	2,0

¹ Фосфор и калий вносились из расчета 500 мг каждого на сосуд.

дозы задерживали появление клубеньков уже на 18 дней. Автор объясняет это температурными условиями, складывающимися в разные сроки сева.

В наших опытах влияние фосфорно-калийных удобрений не отразилось существенным образом на времени образования клубеньков по сравнению с неудобренным контролем. Внесение $\frac{1}{10}$ и $\frac{1}{5}$ дозы азота по фосфорно-калийному фону вызвало незначительную задержку в появлении клубеньков. Большое влияние на появление клубеньков оказала полная доза азота в NPK. Появление клубеньков в этом случае запоздало как во времени, так и относительно фазы развития (табл. 98). Следует отметить, что задерживающее влияние азота на появление клубеньков при пониженной температуре сказывается слабее, чем при оптимальной.

Условия минерального питания сильно влияют на число и размеры клубеньков как при контрольной, так и при пониженной температуре (табл. 99; число и размер клубеньков даны па одно растение). Фосфорно-калийное питание и малые дозы азота на его фоне стимулируют образование клубеньков, увеличивают их размеры.

Влияние температуры почвы на начало и размеры азотфиксации

М. В. Федоров [371] считает, что азотфиксация у бобовых начинается почти с первых же дней образования клубеньков. Примерно такого же мнения придерживаются и другие авторы. О влиянии температуры почвы на разрыв между началом образования клубеньков и началом азотфиксации экспериментальных данных нет. Для установления момента начала азотфиксации и ее размеров у бобовых в зависимости от температуры почвы были проведены специальные опыты.

Растения бобов и гороха выращивались на одинаковом фоне питания из расчета (в мг): N—10, P—100, K—100 на 1 кг сухой почвы (удобрения — азотнокислый, аммоний, простой суперфосфат и хлористый калий), влажность почвы 50—60% полной влагоемкости. Изучалось воздействие температуры в интервале от 4—5 до 18—22° как в течение всего вегетационного периода, так и временное, только в течение первых 30 дней от посева. Опыты продолжались 98 дней.

Начиная со дня образования клубеньков через день или два брались пробы растений и почвы для установления начала азотфиксации методом «баланса» [235, 409]. В случае положительного баланса азота в растениях определялась среднесуточная интенсивность азотфиксации и устанавливалась дата ее возможного начала. В табл. 100 показан ход расчетов при определении возможного начала азотфиксации.

Таким же путем было определено начало азотфиксации при воздействии различных температур только в первые 30 дней от посева (в дальнейшем растения росли в условиях вегетационного до-

**Расчеты для определения сроков начала азотфиксации у кормовых бобов
при постоянном действии различной температуры почвы**

Показатель	4—5°	7—9°	10—12°	18—22°
Количество азота на сосуд, мг	77,36	77,36	77,36	77,36
Число дней от посева семян до появления первых клубеньков	61	40	26	14
Число дней до первого анализа растений и почвы на содержание азота	66	42	26	14
Количество азота в растениях, мг	71,88	72,81	74,66	76,20
Остаток азота в сосуде, мг ¹	5,48	4,55	2,70	1,16
Баланс азота, мг	0	0	0	0
Число дней до очередного анализа растений и почвы на содержание азота	68	44	28	16
Количество азота в растениях, мг	85,23	92,34	95,93	103,16
Остаток азота в сосуде, мг	4,13	2,02	0,63	0
Баланс азота, мг	+12,0	+17,0	+19,2	+25,8
Число дней между сроками анализов	2	2	2	2
Среднесуточная интенсивность фиксации, мг на сосуд	6,0	8,5	9,6	12,9
Наиболее вероятные сроки начала азотфиксации (дней от посева)	67	43	27	15

¹ Суммарное количество неиспользованного азота семени и удобрений.

Таблица 101

Начало формирования клубеньков и поступления фиксированного азота у бобовых растений при временном действии различной температуры почвы в начале вегетации (30 дней от посева)

Температура почвы в первые 30 дней, град.	Бобы кормовые		Горох Торсдаг	
	число дней от посева до			
	появления первых клубеньков	начала азот-фиксации	появления первых клубеньков	начала азот-фиксации
4—5	43	45—46	40	45
5—7	39	41—42	36	40
7—9	32	34—35	33	36
10—12	26	27—28	25	27
12—15	19	20—21	18	20
18—22	14	14—15	13	14

мика при одинаковых температурных условиях). Результаты этих определений приводятся в табл. 101. Данные табл. 100 и 101 показывают, что начало поступления фиксированного азота обнаруживается через 1—3 дня после появления клубеньков. Оно наступает тем позже, чем ниже температура почвы и продолжительнее ее действие. С понижением температуры возрастает разрыв между временем образования клубеньков и началом азотфиксации. В этом опыте иммитировались температурные условия весны в период после посева, возможные в Сибири и на Севере. Чем холоднее весна, тем позже наступает азотфиксация, тем меньше время фиксации в условиях короткого лета.

Следует отметить, что известное положение о том, что усвоение атмосферного азота начинается только тогда, когда растения полностью исчерпают запасы азота семени и субстрата [371], правильно только для оптимальных температур. При пониженных же температурах часть запасов азота семядолей сохраняется и после начала азотфиксации (табл. 102).

Таблица 102

Использование азота субстрата и семян растениями кормовых бобов до начала азотфиксации при различной температуре почвы

Температура почвы в течение всей вегетации, град.	Азот, мг на сосуд		Число дней от посева до начала азотфиксации	Использованный азот			
	с удобрениями	с семенами		удобрений		семян	
				мг	%	мг	%
18—22	50	27,36	15	50	100	27,36	100
10—12	50	27,36	27	50	100	26,73	98
7—9	50	27,36	43	50	100	25,34	93
4—5	50	27,36	67	50	100	23,23	85

Азотфиксация растений связана с образованием клубеньков на корнях растений. Представляет интерес определить, какое влияние низкие температуры почвы оказывают на рост клубеньков. В табл. 103 приводятся данные по динамике сухого веса клубеньков на корнях растений по фазам развития. Нарастание сухого веса клубеньков до фазы цветения идет интенсивно в интервале от 7—9 до 18—22° и мало зависит от продолжительности действия пониженной температуры, особенно до фазы бутонизации. Сильное угнетение роста клубеньков происходит при температуре 4—5° в зоне корней.

В связи с разбираемым вопросом хотелось бы рассмотреть динамику содержания азота в растениях в целом и в клубеньках в зависимости от температуры почвы. Опыты показали, что, чем ниже температура почвы, тем меньше кормовые бобы накапливают сухого вещества в одну и ту же фазу развития. При этом низкие

Изменение сухого веса клубеньков кормовых бобов в зависимости от температуры почвы и продолжительности ее действия (расчет на сосуд или на три растения)

Температура почвы, град.	Сухой вес клубеньков по фазам развития растений, мг				
	5—6 листьев	бутонизация	полное цветение	зеленые бобы	
				мг	%
Температура почвы не изменяется в течение всей вегетации					
18—22	125	255	315	630	100
10—12	120	250	390	339	54
7—9	70	230	300	300	48
4—5	—	30	75	86	14
Заданная температура почвы поддерживается в первые 30 дней вегетации					
18—22	125	250	309	—	—
10—12	140	198	375	390	62
7—9	180	250	360	516	82
4—5	30	137	240	288	46

Таблица 104

Динамика поглощения фиксированного азота (мг) растениями кормовых бобов в зависимости от температуры почвы и продолжительности ее действия (расчет на сосуд)

Температура почвы, град.	Фазы развития растений							
	5—6 настоящих листьев	бутонизация	полное цветение	зеленые бобы				
				поглощенный азот (всего)		фиксированный азот		% фиксированного азота атмосферы от поглощенного
				мг	%	мг	%	
Температура почвы не изменяется в течение всей вегетации								
18—22	67,90	170,1	444,8	768,8	100	691,4	100	90
10—12	14,35	125,2	413,2	552,3	72	475,0	65	86
7—9	13,89	104,7	257,1	501,6	65	424,4	61	84
4—5	0	43,5	103,8	200,7	26	123,4	17	61
Заданная температура почвы поддерживается в первые 30 дней вегетации								
18—22	67,90	269,5	418,2	694,9	90	617,6	89	89
10—12	64,70	153,8	294,8	620,5	81	543,2	78	87
7—9	36,85	169,8	282,3	563,8	73	486,5	70	86
4—5	13,92	87,5	149,2	294,7	38	217,3	31	74

температуры в первые 30 дней оказывают сильное последствие (рис. 71).

Температура почвы отражается на содержании азота в сухом веществе бобовых. С понижением температуры оно повышается и тем сильнее, чем ниже температура почвы (рис. 72).

Разница в содержании азота увеличивается к фазе зеленых бобов. Количество азота собственно в клубеньках в зависимости от температуры почвы изменяется согласно той же закономерности, что и в целом растении (рис. 73). Содержание азота при постоянном действии различных пониженных температур увеличивается больше, чем при действии их только в начале вегетации.

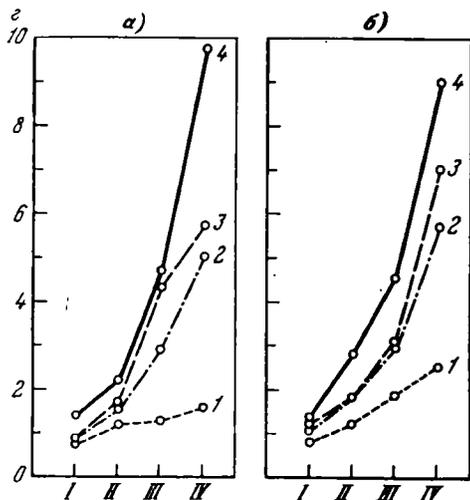


Рис. 71. Динамика накопления сухого вещества у кормовых бобов в зависимости от температуры почвы и продолжительности ее действия (расчет на одно растение).

a — заданная температура поддерживается в течение всей вегетации, *б* — заданная температура поддерживается в первые 30 дней вегетации; I — фаза пяти листьев, II — фаза бутонизации; III — фаза цветения, IV — фаза зеленых бобов; 1 — 4—5°, 2 — 7—8°, 3 — 10—12°, 4 — 18—22°.

Наиболее важной частью проводимых нами исследований является учет размеров азотфиксации в зависимости от температуры почвы (табл. 104). Из данных табл. 104 видно, что конечные размеры усвоения растениями азота воздуха уменьшаются с понижением температуры почвы и тем больше, чем продолжительнее ее действие. Наивысшая продуктивность азотфиксации, как свидетельствуют данные табл. 104, обеспечивается при температуре почвы 18—22°. По мере снижения температуры падают размеры

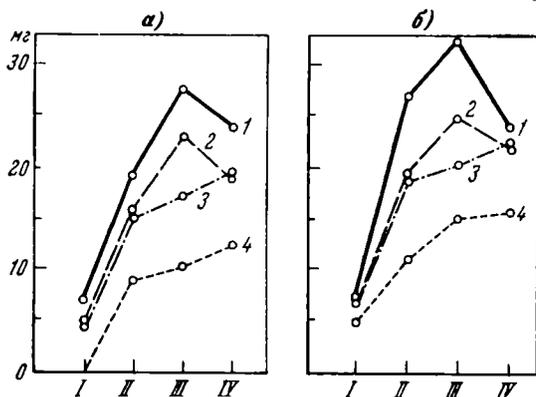


Рис. 72. Динамика общего азота у кормовых бобов в зависимости от температуры почвы и продолжительности ее действия (расчет на одно растение).

Усл. обозначения см. рис. 71.

азотфиксации. Воздействие низких и пониженных температур в первые 30 дней вегетации отрицательно сказывается на величине конечной азотфиксации. В наших опытах конечные размеры азотфиксации при низких температурах почвы только в начале вегетации были ниже, чем при 18—22°, на 20—40%. Следовательно, температурные условия весны (после посева бобовых) могут весьма существенно влиять на последующий урожай и размеры усвоения азота атмосферой бобовыми растениями.

В ходе опытов, кроме конечной продуктивности азотфиксации, была определена среднесуточная азотфиксация в зависимости от температуры почвы. Оказалось, что при всех температурах суточная азотфиксация нарастает до фазы цветения, достигая здесь

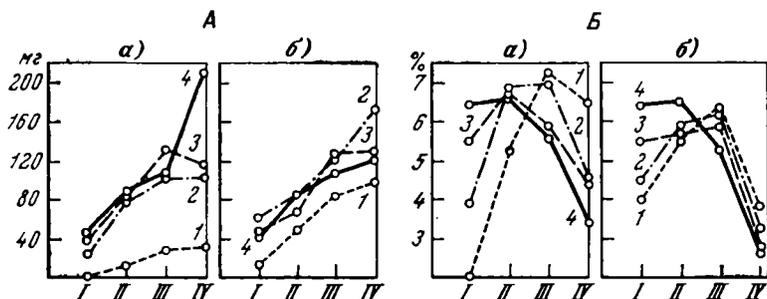


Рис. 73. Динамика сухого веса клубеньков (А) и содержания в них азота (Б) у кормовых бобов в зависимости от температуры почвы и продолжительности ее действия.

Усл. обозначения см. рис. 71.

своего максимума при температуре почвы выше 10°. При температуре (постоянно или только в первые 30 дней) выше 10° после цветения размеры среднесуточной азотфиксации снижаются. При температурах ниже 10° она продолжает нарастать и после цветения (рис. 74). Температура почвы оказывает определенное влияние на продолжительность питания растений фиксированным азотом атмосферы, а также на азотфиксирующую способность клубеньков, что видно из данных табл. 105. Продолжительность азотфиксации и средняя интенсивность поступления фиксированного азота в растения за сутки уменьшаются с понижением температуры.

Интересным фактом является влияние температуры почвы на «работоспособность» клубеньков. При постоянном воздействии заданной температуры почвы на растения фиксация азота клубеньками тем больше, чем ниже температура (табл. 105). Если различные пониженные температуры даются только в начале вегетации, обнаруживается обратная зависимость: чем ниже температура почвы, тем меньше фиксируется азота на единицу сухого вещества клубеньков. По-видимому, смена температурного режима сказывается отрицательно на «работоспособности» клубеньков. Этот мо-

мент остается пока неясным и нуждается в дальнейшем исследовании.

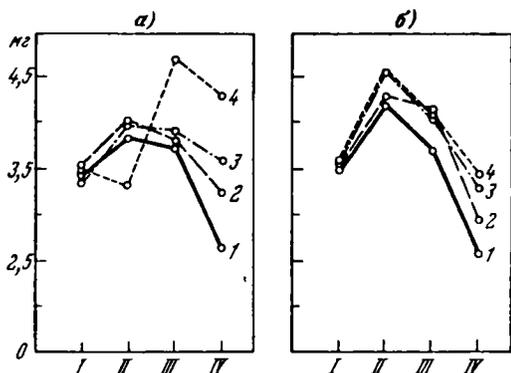


Рис. 74. Динамика среднесуточной активности азотфиксации в зависимости от температуры почвы и продолжительности ее действия (в мг N на сосуд).

Усл. обозначения см. рис. 71.

Рис. 75. Поглощение азота на 1 г сухого вещества надземной массы у кормовых бобов при пониженных температурах почвы и разной продолжительности их действия.

I — заданная температура поддерживается в течение всей вегетации, II — заданная температура поддерживается в первые 30 дней вегетации; 1 — 4—5°, 2 — 7—9°, 3 — 10—12°, 4 — 18—22°.

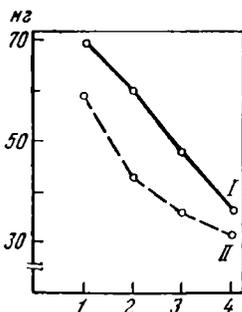


Таблица 105

Продолжительность питания растения кормовых бобов фиксированным азотом и конечная азотфиксирующая способность клубеньков при различной температуре почвы

Температура почвы, град.	Общая продолжительность азотфиксации, дни	Средняя интенсивность поступления фиксированного азота на сосуд, мг/сутки	Фиксированный азот атмосферы, мг на 100 мг сухого веса клубеньков
Температура почвы не изменяется в течение всей вегетации			
18—22	64	10,80	109,7
10—12	54	8,79	139,7
7—9	45	9,42	141,4
4—5	25	4,94	145,1
Заданная температура почвы поддерживается в первые 30 дней вегетации			
18—22	59	10,47	171,6
10—12	55	9,87	139,3
7—9	50	9,73	94,5
4—5	40	5,43	75,7

В опытах по влиянию температуры почвы на фиксацию азота вновь подтверждается ранее сделанный нами вывод о том, что при неблагоприятных температурных условиях на единицу образуемого урожая сухой массы расходуется больше зольных веществ и азота, чем при оптимальных температурах [148]. Это видно из рис. 75.

С практической точки зрения важным является распределение фиксированного азота между надземными органами и корнями в зависимости от температуры почвы. Это необходимо знать для

Рис. 76. Распределение поглощенного азота между надземными и подземными частями у кормовых бобов при различной продолжительности действия (в %) пониженной температуры почвы.

a — заданная температура почвы поддерживается в течение всей вегетации растений, *б* — заданная температура поддерживается в первые 30 дней вегетации растений; I — азот надземных частей, II — азот корней; 1 — 18—22°, 2 — 10—12°, 3 — 7—9°, 4 — 4—5°.

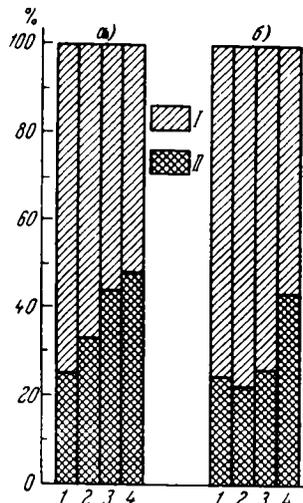
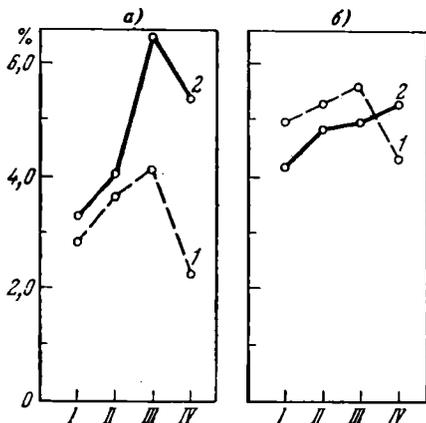


Рис. 77. Динамика общего азота корней (*a*) и листьев (*б*) у кормовых бобов при постоянном действии низкой температуры почвы (в % на сухой вес).

I — фаза пяти листьев, II — фаза бутонизации, III — фаза цветения, IV — фаза зеленых бобов; 1 — 18—22°, 2 — 4—5°.

того, чтобы судить о величине выноса азота с урожаем и об остатке его в почве после снятия урожая. Влияние различных температур почвы на распределение органического сухого вещества и поглощенного азота между корнями и надземными частями растений показано в табл. 106 и на рис. 76. Данные табл. 106 подтверждают уже отмеченную в главе II закономерность: с понижением температуры почвы доля корней в общем урожае сухого вещества возрастает. При постоянном действии пониженной температуры содержание азота в корнях составляет тем большую часть всего поглощенного растениями азота, чем ниже температура почвы (рис. 76). При воздействии низких температур почвы только в начале вегетации такой четкой закономерности уже нет; она наблюдается только для температуры 4—5°.

Интересно, что количество азота в корнях и листьях при постоянном воздействии низких температур почвы меняется по-разному в зависимости от фазы развития и органа. В корнях при 4—5° во все фазы развития азота содержится больше, чем при 18—22° (в контроле). Эта разница увеличивается по мере роста и развития растения. В листьях же в начальные фазы развития при 4—5° азота содержится больше, и только в конце вегетации (фаза зеленых бобов) все выглядит наоборот (рис. 77).

Таблица 106

Распределение урожая сухого вещества между корнями и надземными частями растений кормовых бобов при различной температуре почвы в зависимости от продолжительности ее действия (расчет на сосуд)

Температура почвы, град.	Общий вес, г	Надземные части		Корни	
		г	% от общего веса	г	% от общего веса
Температура почвы не изменяется в течение всей вегетации					
18—22	29,2	20,9	72	8,3	28
10—12	17,0	11,5	67	5,5	38
7—9	15,0	8,3	55	6,7	45
4—5	4,7	2,9	62	1,8	38
Заданная температура почвы поддерживается в первые 30 дней вегетации					
18—22	27,0	21,7	80	5,3	20
10—12	20,9	17,0	81	3,9	19
7—9	17,0	13,0	76	4,0	24
4—5	7,6	4,9	65	2,7	35

Действие температуры почвы на азотфиксацию у бобовых в зависимости от условий минерального питания

Мы уже разобрали вопрос о влиянии температуры на время образования клубеньков на корнях бобовых в зависимости от условий минерального питания. Остается выяснить, как температура и различные условия минерального питания изменяют число клубеньков и размеры конечной азотфиксации.

Опыты проводились при температуре 5—7 и 18—22°. Фоном служила полная доза фосфора и калия из расчета 500 мг питательного начала на сосуд (5 кг почвы), дозы азота были соответственно 50, 100 и 500 мг. Температурное воздействие осуществлялось только в первые 30 дней после посева семян, в дальнейшем растения выращивались в вегетационном домике. Различный уровень азотного питания достаточно четко отразился на накоплении сухого вещества и азота в растениях. По мере увеличения дозы азота урожай сухой массы возрастал, увеличивалось и содержа-

ние азота независимо от температуры почвы (рис. 78). Относительная эффективность минерального азота была значительно выше при низкой температуре (рис. 79).

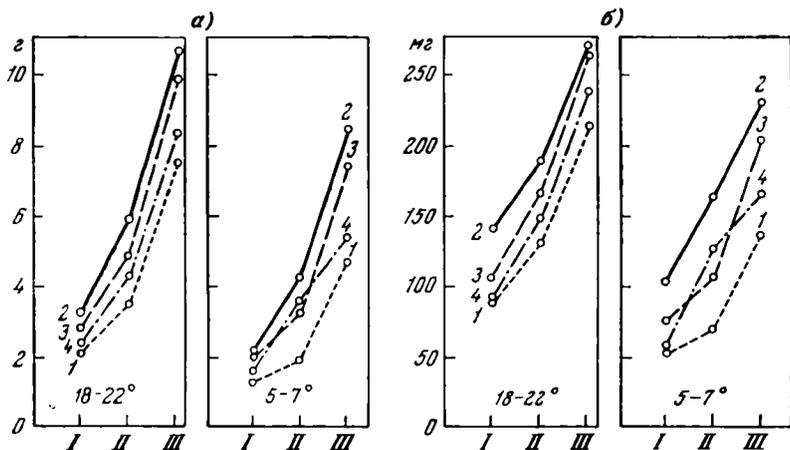


Рис. 78. Динамика сухого вещества (а) и азота (б) у кормовых бобов в зависимости от количества минерального азота при низкой температуре почвы в первые 30 дней вегетации (расчет на сосуд).

I — фаза пяти листьев, II — фаза бутонизации, III — фаза цветения; 1 — РК, 2 — РК+50N, 3 — РК+100N, 4 — РК+50N.

В табл. 107 приводятся данные о влиянии доз азотных удобрений на число и сухой вес клубеньков в разные фазы разви-

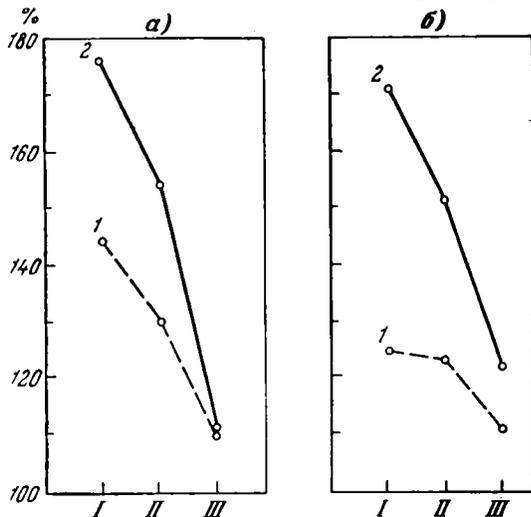


Рис. 79. Относительная эффективность различных доз минерального азота в накоплении сухого вещества (а) и азота (б) у кормовых бобов при низкой температуре почвы в начале вегетации (за 100% принят вариант РК, все расчеты на сосуд).

I — РК+50N, II — РК+100N, III — РК+50N, 1 — температура почвы в первые 30 дней вегетации 18-22°, 2 — температура в первые 30 дней 5-7°.

тия от температуры почвы. Видно, что при пониженных температурах в начале вегетации клубеньков образуется меньше, но они крупнее, поэтому вес их больше, чем у контрольных растений.

С повышением дозы азота число и вес клубеньков снижаются независимо от температуры почвы. Но при этом нельзя не отметить, что угнетение образования клубеньков с возрастанием доз азота в зависимости от температур почвы различно: оно меньше при низкой температуре. Последнее имеет принципиально важное значение для практики.

Таблица 107

Влияние доз минерального азота на количество клубеньков (на одно растение) и их сухой вес (мг) у инокулированных кормовых бобов при низкой температуре почвы в начальный период

Вариант опыта	Бутонизация		Цветение		Зеленые бобы	
	число клубеньков	сухой вес	число клубеньков	сухой вес	число клубеньков	сухой вес
18—22°						
PK	59	80	88	130	94	165
PK + 500N	7	20	12	30	26	100
PK + 100N	29	40	36	60	39	120
PK + 50N	41	80	64	90	89	125
5—7°						
PK	33	90	75	125	76	227
PK + 500N	10	35	22	50	35	160
PK + 100N	28	90	46	165	60	287
PK + 50 N	38	110	69	190	70	157

Усвоение атмосферного азота наблюдалось во всех вариантах опыта, но с различной эффективностью в зависимости от уровня минерального питания и температуры почвы (табл. 108, 110). Наиболее эффективно азотфиксация шла в варианте при 100 мг азота, что составляет $\frac{1}{5}$ дозы (500 мг на сосуд). При этом эффективность $\frac{1}{5}$ дозы выше при низкой температуре почвы (т. е. в условиях холодной весны). Высокая доза азота (500 мг) во всех случаях снизила интенсивность усвоения бобовыми атмосферного азота в обоих температурных вариантах. В то же время малые дозы азота во всех случаях стимулировали азотфиксацию. Последнее подтверждает найденный эмпирически прием внесения небольших доз азота под бобовые, особенно в условиях Сибири и Севера [371, 94, 391]. Наши данные показывают, что в условиях холодных почв в весенний период доза должна быть повышена с $\frac{1}{10}$ до $\frac{1}{5}$. В связи с этим следует отметить высокую эффективность малых доз азота при внесении молибдена в почву: $\frac{1}{10}$ дозы становится более эффективной по сравнению с $\frac{1}{5}$. Ниже приводятся полученные нами данные по влиянию молибдена на азотфиксацию в зависимости от температуры почвы.

Влияние молибдена на количество клубеньков (на одно растение) и их сухой вес (мг) у инокулированных кормовых бобов при различной температуре почвы в первые 30 дней вегетации

Вариант опыта	Число дней от посева до появления первых клубеньков	Бутонизация		Цветение		Зеленые бобы	
		число клубеньков	сухой вес	число клубеньков	сухой вес	число клубеньков	сухой вес
18—22°							
PK	15	59	80	90	130	94	165
PK + 50N	16	62	80	64	90	80	125
PK + 50N + + Mo	12	48	75	63	95	96	190
5—7°							
PK	39	50	90	64	125	79	227
PK + 50N	40	52	110	70	190	65	157
PK + 50N + + Mo	36	44	105	60	200	55	200

Роль молибдена в азотфиксации растений и зависимость ее от температуры почвы

По влиянию микроэлементов на азотфиксацию имеется обширная литература. Среди всех микроэлементов, участвующих в азотфиксации, большинство авторов отводят молибдену одну из первых ролей. Молибден значительно повышает урожай гороха, сои, бобов, вики, люпина, донника и др. [414, 437, 74, 380, 134, 135, 391, 392, 213, 306, 287]. Молибден способствует повышению содержания в урожае белка и витаминов [394, 250, 270, 271, 316, 309, 245].

Молибден у инокулированных растений ускоряет образование клубеньков, увеличивает их число, размеры и общий вес [427, 428, 193, 306, 392, 135, 269].

Физиологическую роль молибдена в жизни бобовых, в частности в азотфиксации, нельзя считать полностью раскрытой. Молибден принимает участие в каталитическом действии ферментов, связанных с работой клубеньковых бактерий [394, 271]. Н. С. Авдонин и И. П. Аренс [2] отмечают, что при отсутствии молибдена в листьях накапливается нитратный азот, а синтез аминокислот подавлен. Н. А. Корнеев и др. [143] считают, что молибден принимает непосредственное участие в работе нитратредуктазы. Ее активность, по данным Г. Я. Жизневской [111] и Я. В. Пейве [271, 272], существенно возрастает в присутствии молибдена. Недостаток молибдена, следовательно, тормозит восстановление нитратов, сдерживает синтез белков. Нитратредуктаза, по сведениям Я. В. Пейве [271],

помимо восстановления нитратов, принимает непосредственное участие в переносе электронов в процессе фиксации атмосферного азота.

Как же влияет молибден на азотфиксацию в зависимости от температурных условий весны? К сожалению, таких данных нет. Это и послужило причиной постановки соответствующих опытов [162, 55]. Методика постановки и проведения исследований та же, что и с дозами азота. Действие молибдена, вносимого в виде водного раствора молибдата натрия из расчета 15 мг действующего вещества на сосуд, испытывалось на фоне 50N500P500K в зависимости от разных температур в первые 30 дней вегетации. После



Рис. 80. Влияние молибдена на накопление сухого вещества надземных (а) и подземных (б) частей растений кормовых бобов при различной температуре почвы в первые 30 дней вегетации (в г на одно растение).

I — фаза бутонизации, II — фаза цветения, III — фаза зеленых бобов; 1 — PK, 2 — PK+50N, 3 — PK+50N+15Mo.

этого растения находились в равных условиях вегетационного домика. Общая продолжительность опыта 98 дней.

Результаты опытов по влиянию молибдена на динамику сухого вещества в растениях приводятся на рис. 80. Как видно из кривых графика, между накоплением сухого вещества и содержанием в растениях азота имеется полная корреляция. При этом молибден интенсифицирует накопление сухого вещества независимо от температуры почвы. Но при низкой температуре абсолютная продуктивность растений и содержание азота все же снижены.

Молибден ускорил начало образования клубеньков, повысил их сухой вес, способствовал снижению числа клубеньков (табл. 108). На содержание азота в корнях и клубеньках бобов молибден не оказал большого влияния (табл. 109), но в его присутствии повысились конечный урожай и размеры азотфиксации.

Относительная эффективность молибдена была выше в условиях холодной весны (табл. 110). Из данных табл. 110 можно заключить, что применение молибдена с малыми дозами азота существенно увеличивает урожай бобов и улучшает усвоение ими атмосферного азота.

Влияние молибдена на содержание азота в подземных частях кормовых бобов при различной температуре почвы в первые 30 дней вегетации (% на сухое вещество)

Вариант опыта	Бутонизация		Цветение		Зеленые бобы	
	корни	клубеньки	корни	клубеньки	корни	клубеньки
18—22°						
PK	4,17	4,82	3,01	7,24	2,26	4,88
PK + 50N	3,74	8,36	3,42	7,94	2,74	4,80
PK+50N+Mo	4,48	9,12	3,72	8,32	3,19	4,93
5—7°						
PK	2,15	5,67	2,61	6,15	2,27	3,20
PK + 50N	2,63	8,10	3,59	4,42	3,28	2,27
PK+50N+Mo	2,76	8,00	2,49	5,64	3,36	3,55

Таблица 110

Влияние молибдена в зависимости от доз связанного азота на накопление сухого вещества, содержание азота и его фиксации кормовыми бобами при различной температуре почвы в первые 30 дней вегетации (расчет на одно растение)

Вариант опыта	Вес сухого вещества		Азот		Фиксированный азот атмосферы	
	г	%	г	%	г	%
18—22°						
PK	7,59	100	213,1	100	203,9	100
PK + 100N	9,84	130	262,0	123	219,6	107
PK+100N+Mo	10,23	135	301,3	141	258,9	127
PK + 50N	8,37	110	239,0	112	213,2	104
PK+50N+Mo	12,37	163	421,1	197	395,3	193
5—7°						
PK	4,79	100	134,7	100	125,6	100
PK + 100N	7,41	155	203,4	151	161,0	128
PK+100N+Mo	8,30	173	262,4	194	220,0	175
PK + 50N	5,29	111	165,1	122	139,3	111
PK+50N+Mo	9,59	200	332,7	247	306,8	244

Действие низких температур почвы и заморозков на азотфиксацию бобовых в зависимости от условий минерального питания

Известно, что всходы бобов, выдерживают заморозки от - 4 до -6° [232, 109, 105] и даже до -8° [253, 87, 194]. По данным В. Н. Степанова [345], всходы бобов и гороха не повреждаются даже

заморозками —6, —8 и даже —10°. Литературных сведений о влиянии заморозков на азотфиксацию нет.

Уже первые опыты показали, что при заморозках —6, —8° снижается число, сухой вес клубеньков и содержание азота в растениях независимо от предшествующей температуры почвы и условий минерального питания. Но эти факторы влияют на абсолютные показатели. Так, более сильное отрицательное последствие заморозок оказывает при его сочетании с предшествующей низкой температурой почвы. Относительное же отрицательное влияние заморозка выше при оптимальных температурах (табл. 111).

Таблица 111

Влияние сочетания предшествующих низкой и нормальной температур почвы с заморозком (—6, —8°) на образование клубеньков и поглощение азота инокулированными растениями кормовых бобов при различном уровне их минерального питания (учет проведен в фазу зеленых бобов, расчет на одно растение)

Вариант опыта	Урожай сухой массы ¹		Число клубеньков	Сухой вес клубеньков, мг	Содержание азота	
	г	%			мг	%
18—22°						
РК						
контроль	26,18	100	95	180	230,1	100
заморозок	15,27	58	40	85	119,7	52
5—7°						
РК						
контроль	17,32	100	89	210	146,3	100
заморозок	11,12	64	57	125	89,2	61
18—22°						
РК+50N						
контроль	28,80	100	82	140	264,0	100
заморозок	17,90	62	56	105	155,8	59
5—7°						
РК+50N						
контроль	18,14	100	66	120	172,0	100
заморозок	12,28	67	38	95	117,0	68

¹ Надземных органов и корней вместе взятых.

С повышением дозы минерального азота устойчивость растений к заморозку повышается.

Процент поврежденных заморозком растений зависит от предшествующей температуры и условий минерального питания. Заморозок от -6 до -8° в начале третьего листа продолжительностью 1 час дал следующие результаты:

	18—22°	5—7°
РК (фон)	52	45
Фон+50N	28	20
Фон+100N	42	25
Фон+50N	45	32
Фон+50N+15Mo	55	60

Заслуживают особого рассмотрения данные варианта с молибденом, где у растений обнаружилась самая высокая чувствительность к заморозку, а предшествующая низкая температура не повысила устойчивость растений. Это связано с проявлением общеизвестной закономерности, которая состоит в том, что с усилением ростовых процессов морозостойкость падает. В данном случае молибден интенсифицирует ростовые процессы, особенно при низкой температуре почвы, но при этом снижается заморозкоустойчивость.

Таблица 112

Влияние заморозков при различной начальной температуре почвы на сухой вес и фиксацию атмосферного азота кормовыми бобами (расчет на сосуд)

Вариант опыта	Вес сухого вещества		Количество фиксированного азота атмосферы		
	растений, г	клубеньков, мг	мг	%	мг на 100 мг сухого веса клубеньков
5—7°					
Контроль	15,9	470	417,9	100	88,9
Заморозок	10,6	370	219,9	53	59,3
18—22°					
Контроль	25,1	375	640,0	100	170,6
Заморозок	14,3	330	336,6	53	102,0

Влияние на азотфиксацию заморозков -6 , -8° в фазу двух-трех листьев зависит от начальной температуры почвы (табл. 112).

Из табл. 112 видно, что заморозок снижает урожай и размеры конечной азотфиксации. При этом «работоспособность» клубеньков также снижается под влиянием заморозка и значительно сильнее при низких предшествующих температурах почвы.

Указанные выше изменения зависят от условий минерального питания, в частности от дозы азота (табл. 113 и 114).

Влияние температуры почвы и заморозка на накопление сухого вещества и азота кормовыми бобами при различном уровне минерального питания растений (расчет на сосуд)

Вариант опыта		Вес сухого вещества			Поглощение азота		
удобрение	темпе- ратура почвы, град.	г	‰	‰ к варианту без заморозка	мг	‰	‰ к варианту без заморозка
РК (фон)	18—22	22,8	100	—	639,2	100	—
	5—7	14,3	63 (100)	—	404,1	63 (100)	—
Фон+500N	18—22	31,9	140	—	800,5	125	—
	5—7	25,4	111 (178)	—	690,8	108 (171)	—
Фон+100N	18—22	29,5	129	—	786,1	123	—
	5—7	22,2	97 (155)	—	610,3	95 (151)	—
Фон+50N	18—22	25,1	110	—	717,0	112	—
	5—7	15,9	70 (111)	—	495,4	77 (122)	—
Фон+50N+15Mo	18—22	37,1	163	—	1263,4	198	—
	5—7	28,8	126 (201)	—	998,0	156 (247)	—
Заморозок —6, —8°							
РК (фон)	18—22	11,2	100	49	280,1	100	44
	5—7	8,0	71 (100)	56	232,2	83 (100)	57
Фон+500N	18—22	24,3	217	76	538,9	192	67
	5—7	23,9	213 (299)	94	624,1	223 (269)	90
Фон+100N	18—22	19,2	171	65	558,0	198	71
	5—7	21,3	190 (266)	96	546,0	194 (235)	89
Фон+50N	18—22	14,3	127	57	414,1	148	57
	5—7	10,6	95 (133)	67	297,4	106 (129)	60
Фон+50N+15Mo	18—22	17,7	158	48	526,5	187	42
	5—7	11,5	102 (144)	40	307,0	109 (132)	31

Примечание. В скобках даны проценты к контролю при 5—7°.

Из табл. 113 видно, что, чем больше дозы минерального азота, тем выше урожай, тем интенсивнее поглощается азот растениями. Действие удобрений проявляется относительно сильнее при пониженных температурах. Заморозок снижает продуктивность растений, и здесь проявляется уже отмеченная ранее закономерность: чем выше доза минерального азота, тем выше устойчивость к заморозку, и наоборот.

Особо следует отметить значение молибдена. Без заморозка — это оптимальный вариант и по продуктивности и по накоплению азота в растениях. Однако вариант РК+50N с молибденом оказался наименее устойчивым к заморозку. Повышение холодоустойчивости снизило заморозкоустойчивость.

Влияние температуры почвы и заморозка на динамику сухого веса клубеньков и содержание в них общего азота по фазам при различном уровне минерального питания кормовых бобов (расчет на сосуд)

Вариант опыта		До цветения		Цветение		Формирование бобов	
удобрение	температура почвы, град.	сухой вес, мг	содержание азота, %	сухой вес, мг	содержание азота, %	сухой вес, мг	содержание азота, %

Без заморозка

РК (фон)	18—22	240	4,82	390	7,24	495	4,88
	5—7	270	5,67	375	6,15	680	3,20
Фон+500N	18—22	60	1,02	90	5,42	300	5,42
	5—7	105	2,12	150	6,01	480	4,70
Фон+100N	18—22	120	7,14	180	8,31	360	4,92
	5—7	270	6,52	495	7,74	860	2,02
Фон+50N	18—22	240	8,36	270	7,94	375	4,80
	5—7	330	8,10	570	4,42	470	2,27
Фон+50N+15Mo	18—22	225	9,12	285	8,32	570	4,93
	5—7	315	8,00	600	5,64	600	3,55

Заморозок —6, —8°

РК (фон)	18—22	105	5,23	165	6,64	195	4,80
	5—7	195	5,16	225	8,37	320	2,66
Фон+500N	18—22	—	—	45	6,24	75	4,43
	5—7	30	1,46	90	8,85	243	6,05
Фон+100N	18—22	60	5,07	150	6,51	310	4,84
	5—7	240	4,71	345	7,56	790	2,54
Фон+50N	18—22	90	7,62	195	5,90	330	4,65
	5—7	80	8,06	270	5,32	370	2,73
Фон+50N+15Mo	18—22	135	4,17	195	6,52	375	4,43
	5—7	140	4,08	270	3,62	380	3,68

В табл. 114 приводятся результаты учета влияния изучаемых факторов на вес клубеньков и содержание в них азота. Приведенные данные свидетельствуют о различном содержании азота в клубеньках в зависимости от возраста растений и условий их выращивания. Наибольшее количество азота в клубеньках (в % на сухой вес) наблюдалось в вариантах с малыми дозами азота, особенно с молибденом, независимо от температурных воздействий. Оно

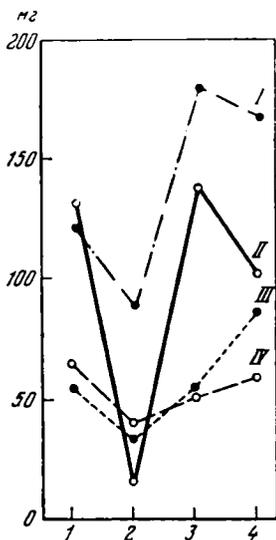


Рис. 81. Азотфиксирующая способность клубеньков кормовых бобов в зависимости от температуры почвы, заморозков и условий минерального питания (в мг на 100 мг сухого веса клубеньков).

1 — 18—22°, II — 5—7°, III и IV — соответственно те же температуры + заморозок силой —7°; 1 — 500P 500K (фон), 2 — фон + 500N, 3 — фон + 100N, 4 — фон + 50N.

было максимальным в фазы бутонизации цветения, но понижалось к концу вегетации растений. Исключение составляли клубеньки растений, питание которых осуществлялось преимущественно за счет минерального азота (фон + 500N): содержание азота было наименьшим в фазе бутонизации и повышалось с возрастом.

Усвоение молекулярного азота происходило во всех вариантах, но конечные размеры азотфиксации определялись условиями выращивания растений. Мы не наблюдали прямой связи между числом клубеньков и размерами азотфиксации, последнее в большей степени зависело от их суммарного веса.

Азотфиксирующая способность клубеньков (в расчете на единицу сухого веса) была выше при контрольной температуре: она повышалась с уменьшением доз минерального азота независимо от температуры почвы (рис. 81) и была максимальной в вариантах с молибденом. Наименьшей активностью обладали клубеньки растений, получавших максимальную дозу азота (500 мг на сосуд). Низкая температура почвы снизила азотфиксирующую способность клубеньков на 27—69%.

Сочетание пониженной температуры почвы с заморозком —7° привело к резкому понижению как азотфиксирующей способности клубеньков (рис. 81), так и размеров

азотфиксации (табл. 115). Конечная продуктивность азотфиксации при начальной низкой температуре сократилась по сравнению с контрольной на 22—40%. Предпосевное внесение небольших доз азота ($1/5$ и $1/10$ дозы) стимулировало азотфиксацию и повысило ее по сравнению с контролем РК на 4—28%, а полная доза азота, наоборот, снизила вдвое. Применение молибдена на фоне минимальной дозы азота ($1/10$) способствовало наиболее интенсивной азотфиксации: ее размеры возросли по сравнению с вариантом РК в 2—2,5 раза. Эффективность молибдена была выше при начальной низкой темпе-

Влияние температуры почвы и заморозка на усвоение атмосферного азота кормовыми бобами при различном уровне минерального питания растений (расчет на сосуд)

Вариант опыта		Фиксированный азот				
		без заморозка		заморозок		% к варианту без заморозка
удобрение	температура почвы, град.	мг	%	мг	%	
PK (фон)	18—22	611,8	100	252,7	100	41
	5—7	376,7	62 (100)	204,8	81 (100)	54
Фон+500 N	18—22	273,2	45	11,5	5	4
	5—7	163,4	27 (43)	96,7	38 (47)	59
Фон+100 N	18—22	658,7	108	430,6	170	65
	5—7	482,9	79 (128)	418,6	165 (204)	87
Фон+50 N	18—22	639,6	104	336,7	131	53
	5—7	418,0	68 (111)	220,0	87 (107)	53
Фон+50 N+15 Mo	18—22	1186,0	194	449,1	178	38
	5—7	920,6	150 (244)	229,6	91 (112)	25

Примечание. В скобках даны проценты к контролю при 5—7°

ратуре. Аналогичная зависимость наблюдалась и при заморозке, хотя размеры азотфиксации в результате его действия снизились в зависимости от условий питания на 23—96%. Наибольшее снижение количества фиксированного азота при действии заморозка наблюдалось в вариантах с полной дозой азота и молибденом, а наименьшее — в вариантах с малыми дозами азота.

В результате всего изложенного можно сделать следующие выводы.

Изучено влияние различных температур почвы, заморозков, условий минерального питания на рост однолетних бобовых культур, на ход образования клубеньков на корнях, сроки начала азотфиксации и ее конечные размеры.

В интервале от 4 до 30° линейный рост и накопление сухого вещества у бобовых постепенно возрастают до 18—25°, а затем снижаются. Азотфиксация имеет место при всех температурах, ее кривая почти точно копирует кривую изменения роста.

Клубеньки на корнях бобовых образуются при всех температурах почвы, при которых возможен рост растения. При 18—22° клубеньки начинают образовываться на 13—14-й день в фазе двух настоящих листьев. По мере снижения температуры замедляется рост растений, запаздывает и начало образования клубеньков. При 4—5° они образуются на 48—61-й день после посева в фазе пяти-шести листьев. Усвоение атмосферного азота начинается через 1—3 дня после образования первых клубеньков, т. е., чем ниже температура почвы, тем позднее сроки азотфиксации.

С повышением дозы минерального азота в почве образование клубеньков запаздывает. С повышением температуры сроки удлиняются, а с ее понижением — укорачиваются. Малые дозы азота стимулируют образование клубеньков, увеличивают их размеры, повышенные оказывают обратное действие.

Больше всего атмосферного азота фиксируется растениями при 18—22°. С понижением температуры падают и размеры конечной азотфиксации. В зависимости от температуры почвы в начале вегетации (имитация различных температурных условий весны) конечные размеры азотфиксации тем меньше, чем ниже была температура почвы. При температуре ниже 10° в первые 30 дней вегетации размеры азотфиксации снижаются до 40% по сравнению с температурой 18—22°.

Продолжительность азотфиксации тем меньше, чем ниже температура почвы (при длине вегетационного периода до 100 дней). В такой же зависимости находится средняя интенсивность поступления фиксированного азота воздуха в растения.

Среднесуточная интенсивность фиксации атмосферного азота при температурах почвы выше 10° возрастает до цветения, после чего идет на убыль. При температурах ниже 10° ее интенсивность продолжает нарастать и после цветения.

На размеры конечной азотфиксации оказывает влияние минеральное питание. При повышении дозы азота размеры конечной азотфиксации снижаются. Наивысшая азотфиксация происходит при $\frac{1}{5}$ дозы азота и при $\frac{1}{10}$ дозы азота в сочетании с молибденом. Положительное влияние малых доз азота в сочетании азота с молибденом относительно выше при низких температурах почвы.

На формирование клубеньков и азотфиксацию бобовых влияют весенние заморозки. Заморозок в фазу двух настоящих листьев снижает число и сухой вес клубеньков, уменьшает общую продуктивность растений и размеры конечной азотфиксации.

Устойчивость растений к заморозку возрастает по мере повышения дозы минерального азота и при низких температурах почвы. Молибден, повышая устойчивость растений к низким температурам, снижает их заморозкоустойчивость.

РОЛЬ УДОБРЕНИЙ В ПОВЫШЕНИИ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К НИЗКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ ПОЧВЫ И ЗАМОРОЗКАМ И ИХ ПРОДУКТИВНОСТИ

Накопленный за последние 20 лет экспериментальный материал свидетельствует о несомненной роли климата в эффективности удобрений. В связи с этим есть необходимость развить дальше представления Д. Н. Прянишникова [291] о влиянии погодноклиматических условий на минеральное питание и эффективность удобрений. В частности реакцию растений на минеральное питание можно представить в виде четырехугольника—тетраэдра: почва — удобрение — растение — погодноклиматические условия [152, 153, 117] (рис. 82). Выделение погодноклиматических условий в самостоятельный и обязательный фактор при изучении минерального питания и роста растений поможет более целеустремленно разрабатывать теоретические основы использования удобрений применительно к различным почвенноклиматическим зонам страны и для повышения устойчивости растений к неблагоприятным условиям погоды. В последнее время вопросами эффективности удобрений в различных почвенноклиматических зонах страны начали заниматься агроклиматологи [205, 206].

Наиболее изученным в экспериментальных условиях является влияние низких температур почвы на эффективность удобрений.

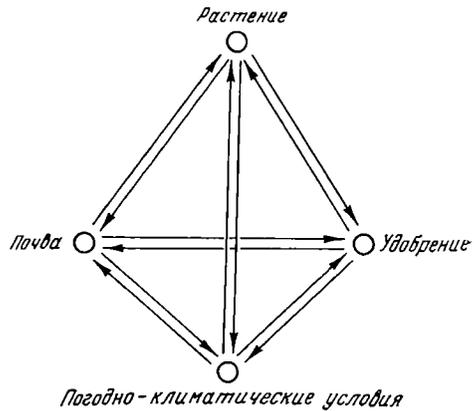


Рис. 82. Минеральное питание растений в связи с влиянием почвы, применяемыми удобрениями и погодноклиматическими условиями.

Уже в первых опытах [280, 37, 90, 89 и др.] было показано, что эффективность одних и тех же удобрений на одной и той же почве различна в зависимости от ее температуры. Так, в опыте А. И. Полярного [280] при температуре почвы 10—12 и 19—26° конечный урожай пшеницы был практически одинаковым по полному удобрению и разный при исключении одного из элементов. Наибольшее снижение урожая зерна под влиянием низкой температуры (на 53%) было в варианте без фосфора.

В опытах Р. С. Лимарь [223] внесение полного удобрения нивелировало разницу в урожае овса при различных температурах почвы, в то время как по неполному удобрению она проявлялась отчетливо.

Д. Кетчесон [130] также приходит к выводу, что при низкой температуре почвы, чтобы не снизить конечный урожай кукурузы, надо вносить фосфор вместе с семенами даже в том случае, когда по химическим показателям в почве его вполне достаточно. Дополнительное внесение фосфорных удобрений в холодную почву помогает растениям кукурузы преодолеть отрицательное влияние низкой температуры.

В. И. Разумов [299] на основании большого числа экспериментов по росту и развитию растений пришел к выводу, что если световая стадия проходит при ненормальных условиях (например, при низких температурах), то значение минерального питания возрастает. По его данным, температурные условия могут сильно повлиять на скорость развития, а иногда и изменить отношение растений к длине дня.

В монографиях В. П. Дадыкина [84], А. И. Коровина [150], З. И. Журбицкого [116], Д. В. Штраусберг [402] приводятся многочисленные экспериментальные данные о том, как минеральное питание изменяет отношение растений к условиям среды, в частности к низким температурам почвы. Путем изменения концентрации питательных веществ, их соотношений можно в значительной мере повысить устойчивость растений к холоду.

Отрицательное действие низких температур проявляется в удлинении вегетационного периода, в замедленном росте, снижении продуктивности, особенно урожая репродуктивных органов, а также в снижении качества урожая.

Исходя из закономерностей влияния климата на химический состав растений сахарной свеклы, установленный И. Ф. Бузановым [35], И. М. Толмачев с сотрудниками провели в Киеве следующий опыт [355]. В исходной смеси Д. Н. Прянишникова они изменили содержание зольных элементов по северному и южному типу. В одном случае они дали больше одновалентных катионов (северная смесь), в другом — двухвалентных (южная смесь), а в третьем как бы еще больше концентрировали южную смесь (оюженная смесь). На указанных смесях при прочих равных условиях они вырастили томаты. Результаты этого опыта приводятся в табл. 116. Данные таблицы показывают, что не только климат меняет зональный состав растений, но и минеральное питание изменяет реакцию

растений на климат. Иными словами, условиями минерального питания можно влиять на растения в нужную нам сторону. В другом опыте у этих же авторов южные смеси повысили зимостойкость озимой ржи, а северные — снизили ее.

Т а б л и ц а 116

Влияние условий минерального питания на качество плодов томатов [355]

Питательные смеси	$\frac{K + NH_4}{Ca + Mg}$	Урожай плодов, г на растении	Сахар плодов, % на сырое вещество	Кислота, % на сырое вещество	Витамин С, мг на 100 г сырого вещества	Площадь листьев одного растения, см ²	Хлорофилл, мг на 100 г сырого вещества
Северная . . .	1,17	1075	3,1	0,36	15,10	820	110,4
Д. Н. Прянишникова . . .	0,71	1832	3,6	0,24	17,16	1185	111,4
Южная . . .	0,56	2107	3,8	0,23	22,00	1576	114,7
Оуженная . .	0,35	1905	4,0	0,21	23,32	1250	112,8

О влиянии климата на эффективность минеральных удобрений говорят результаты первых географических опытов, проведенных в СССР. Было обнаружено, что с продвижением с запада на восток Европейской территории СССР средние прибавки зерновых от небольших доз удобрения в одной и той же почвенной зоне составили на западе 70%, на востоке 52%. Такая же закономерность наблюдается и с картофелем: от одних и тех же доз полного минерального удобрения в западных районах прибавка составляла 50—60 ц/га, в восточных — только 30 ц/га. Чем суровей климат, тем ниже эффективность удобрений, и наоборот. Изменения эффективности удобрений объясняли различным увлажнением почвы. На неполноту такого объяснения обратил внимание В. П. Дадыкин [83], который писал, что наряду с увлажнением важную роль играет температура почвы.

Уже первые исследования по влиянию удобрений на длину вегетационного периода растений в условиях Севера показали, что, чем холоднее лето, тем значительнее сказываются условия минерального питания на длине вегетационного периода [145]. И наоборот, чем теплее лето, тем слабее влияние удобрений на ускорение или задержку созревания. В опыте, проведенном с яровой пшеницей и ячменем на супесчаной почве Соликамской сельскохозяйственной опытной станции, при посеве в один день уборка в восковую спелость проводилась в зависимости от состава удобрений в течение трех недель. По повышенным дозам фосфора и калия в НРК вегетационный период сократился на 8—9 дней у пшеницы и на 9—10 дней у ячменя по сравнению с неудобренным вариантом. В то же время внесение дополнительных доз азота, особенно азота с калием, удлинило вегетационный период на 10—15 дней.

Было также установлено, что в пониженных частях рельефа, как более холодных, влияние удобрений проявляется относительно сильнее, чем в повышенных и прогреваемых [145, 148].

Весьма важным моментом является то, что сочетание доз и соотношений удобрений, сокращающих длину вегетационного периода растений на Севере, как правило, увеличивают урожай и улучшают качество зерна. Внесение азотно-фосфорного и полного удобрения повышает качество зерна при неблагоприятных температурных условиях [281].

Прежде чем перейти к изложению экспериментальных данных по влиянию минеральных удобрений на растения при различных температурах почвы и заморозках, коротко остановимся на реакции почв Севера и Восточной Сибири на удобрения.

Почвы Севера, как правило, бедны питательными веществами, и внесение удобрений повышает их плодородие в несколько раз. Об этом говорят опыты многочисленных исследователей, в частности работников Соликамской сельскохозяйственной опытной станции. Заслуживают внимания также опыты А. Е. Шкляева [393], проведенные на Северовосточной (Вятской) опытной станции с 34 различными почвами Северо-Востока Европейской части СССР (Кировская и Пермская области, Коми и Удмуртская АССР). Как видно из приведенных в табл. 117 данных, на всех без исключения основных почвах внесение удобрений резко повышает урожай, особенно сочетание азота с фосфором.

Такие же результаты были получены нами в 1957—1958 гг. на различных почвах Карелии, т. е. на почвах Северо-Запада Европейской части СССР. Кроме общепринятой, в этом опыте испытывалась северная доза соотношения NPK — 1 : 3 : 1,5 (табл. 118).

Даже целинные почвы Севера нуждаются в удобрениях. Так, при основании Соликамской сельскохозяйственной опытной станции в 1929 г. на вновь распаханной никогда не удобрявшейся почве был получен следующий урожай ячменя:

Вариант опыта	Общий урожай		Зерно	
	ц/га	%	ц/га	%
Без удобрений	24,9	100	11,6	100
Без азота (PK)	30,6	123	14,9	128
Без фосфора (NK)	43,9	176	19,5	168
Без калия (NP)	57,0	229	26,3	218
Полное удобрение (NPK)	60,1	241	29,5	254
Навоз, 20 т/га	33,5	134	18,5	159
Навоз, 60 т/га	53,8	216	30,0	258

Рассмотренные выше примеры дают основание считать, что почвы Северо-Запада и Северо-Востока Европейской части СССР нуждаются во всех питательных веществах и в первую очередь

Реакция различных почв Северо-Востока Европейской части СССР
на минеральные удобрения (овес) [393]

Почва	Урожай зерна, г на сосуд					Прибавка от NPK	
	без удо- брений	без азота (PK)	без фос- фора (NK)	без калия (NP)	полное удобрение (NPK)	г	%
Песчаная	2,2	7,3	1,2	19,9	22,2	20,0	909
Супесчаная	9,2	11,8	12,6	16,2	18,4	9,2	100
Суглинистая лег- кая оподзолен- ная	15,2	13,0	23,8	28,7	29,1	12,9	85
Суглинистая лег- кая оподзолен- ная	3,0	7,0	3,2	18,1	15,2	12,2	407
Глинистая тяже- лая оподзолен- ная	12,3	10,9	22,7	26,2	26,3	14,0	114
Глинистая тяже- лая оподзолен- ная	4,4	8,9	6,0	16,8	18,2	13,8	314
Болотный черно- зем	5,6	10,8	11,4	19,0	21,4	15,8	283
Карбонатная . . .	11,4	11,1	18,1	21,1	24,4	13,0	114

Реакция различных почв Карелии на минеральные удобрения (ячмень)

Почва	Урожай зерна, г на сосуд						Прибавка от NPK	
	без удобре- ний	без азота (PK)	без фосфора (NK)	без калия (NP)	полное удобрение		г	%
					NPK	север- ная доза		
Супесчаная	3,8	3,8	1,0	4,1	7,1	12,1	3,3	87
Суглинистая лег- кая оподзолен- ная	7,0	6,9	—	13,3	16,7	15,8	9,7	139
Суглинистая тяже- лая оподзолен- ная	3,8	8,0	2,2	14,1	14,9	17,7	11,1	292
Суглинистая с вновь распахан- ного луга	4,1	7,7	5,4	11,4	12,3	16,5	8,2	200
Торфяная низин- ная	2,5	5,0	2,8	6,9	12,4	16,2	9,9	396

в фосфоре и азоте. Доза навоза 60 т/га заменяет полное минеральное удобрение.

В опытах, проведенных совместно с В. Н. Дохунаевым в 1950—1952 гг. в Якутске на различных почвах Центральной Якутии в вегетационных сосудах, было показано, что внесение полного удобрения эффективно во всех случаях (табл. 119).

Таблица 119

Реакция различных почв Центральной Якутии на минеральные удобрения (яровая пшеница сорта Якутянка)

Почва	Урожай зерна, г на сосуд					Прибавка от NPK	
	без удобрений	азот	фосфор	калий	полное удобрение (NPK)	г	%
Песчаная	1,9	6,4	1,8	6,6	7,9	6,0	315
Лесная слабоосолоделая из-под раскорчевки	4,1	6,3	6,8	5,5	9,4	5,3	129
Луговая солонцеватая	5,6	7,6	7,6	5,9	8,6	3,0	54
Лесная слабоосолоделая	3,8	6,0	4,2	4,4	7,9	4,1	108
Лесная сильноосолоделая	3,1	7,7	3,8	3,1	8,1	5,0	161
Лесная коричневая	2,5	7,5	2,5	1,7	8,3	5,8	232
Коричневая старопашотная	4,1	9,2	4,6	4,4	9,2	5,1	124
Аласная	7,0	10,2	6,4	5,9	9,4	2,4	34

Почвы юга Восточной Сибири потенциально более плодородны [368, 320, 196, 195, 281], но и на них действие удобрений, особенно азотных и фосфорных, высокоэффективно. В опытах М. Н. Попковой [281], проведенных в Иркутском зерносовхозе на темно-серой и серой лесных почвах, выщелоченном черноземе и лугово-черноземной (пыхуне) почве, в зависимости от условий года урожай яровой пшеницы и особенно содержание белка колебались значительно. Внесение же азотно-фосфорного и полного удобрения позволило получить высокий урожай и в теплое и в холодное лето и зерно хорошего качества.

Из работ А. Н. Угарова [368], М. П. Паницкой [267], М. Н. Попковой [281] известно, что даже при высоком содержании питательных веществ в почвах Восточной Сибири в условиях низких температур весной внесение минеральных удобрений, особенно азотно-фосфорных, весьма эффективно.

Из сказанного выше об эффективности удобрений на почвах Севера и Восточной Сибири следует, что все без исключения почвы

реагируют на азотные удобрения, почти все — на фосфор и только отдельные — на калий. Однако при внесении азота и фосфора калий тоже становится эффективным.

Как в условиях Севера, так и в условиях Восточной Сибири относительная эффективность удобрений, особенно фосфорных, возрастает в годы с холодным летом. Последнее говорит о том, что удобрения способствуют лучшему произрастанию полевых культур при сниженных температурах и недостатке тепла.

Если сокращение вегетационного периода, усиление ростовых процессов и повышение конечного урожая сельскохозяйственных растений на почвах с пониженной температурой считать показателями их большей холодостойкости, то холодостойкость достигается при создании оптимальных условий минерального питания. Чем полнее удовлетворены потребности растений в питательных элементах, тем выше их способность формировать высокий урожай при недостатке тепла. При этом относительная эффективность оптимальных условий питания возрастает тем больше, чем сильнее влияние неблагоприятных факторов (табл. 120).

Таблица 120

Влияние минеральных и органических удобрений при различной температуре почвы на урожай зерна и длину вегетационного периода яровой пшеницы (почва песчаная)

Вариант опыта	Урожай зерна на сосуд		Продолжительность периода, дни		
	г	%	посев — колошение	колошение — созревание	посев — созревание
6—7°					
Без удобрений . . .	0,2	100	73	44	117
НРК	3,8	1 900	66	45	111
Навоз	1,6	800	66	46	112
Перегной	0,6	300	69	45	115
Навоз+НРК	6,9	3 450	63	42	105
15—20°					
Без удобрений . . .	2,0	100	47	37	84
НРК	10,6	503	48	35	83
Навоз	2,9	145	47	35	82
Перегной	2,3	115	47	35	82
Навоз+НРК	16,1	805	47	33	80

В опыте, проведенном с различными культурами на песчаной и глинистой почве, обнаружилась подобная же закономерность. При 15—20° разница почв почти не отразилась ни на длине вегетационного периода, ни на урожае зерна. Совсем другая картина при температуре почвы 6—7°. На глинистой почве вегетационный период короче, чем на песчаной, у пшеницы на 15, у ячменя на 8, а у овса на 22 дня. Соответственно с сокращением вегетационного периода на глинистой почве повысился и урожай зерна, особенно у пшеницы и овса.

Влияние температуры почвы на урожай и его распределение между зерном, соломой и корнями на песчаной и глинистой почвах (почва удобрена NPK)

Почва	Длина вегетационного периода, дни	Урожай воздушно-сухой массы, г на сосуд				Зерно в урожае, %
		общий	зерно	солома	корни	
Пшеница						
15—20°						
Песчаная . . .	88	36,2	13,4	18,8	4,0	37
Глинистая . . .	87	37,3	12,9	20,3	4,1	35
6—7°						
Песчаная . . .	117	36,2	4,9	23,2	8,1	14
Глинистая . . .	103	45,8	11,6	23,9	10,3	25
Ячмень						
15—20°						
Песчаная . . .	83	44,0	20,1	19,1	4,8	45
Глинистая . . .	83	45,1	20,5	18,5	6,1	45
6—7°						
Песчаная . . .	110	36,5	9,8	18,2	8,5	27
Глинистая . . .	102	44,3	14,1	21,6	8,6	32
Овес						
15—20°						
Песчаная . . .	87	43,5	18,6	20,0	4,9	43
Глинистая . . .	85	43,6	20,0	16,0	7,6	46
6—7°						
Песчаная . . .	122	35,4	5,6	15,5	14,3	16
Глинистая . . .	100	56,6	15,6	19,9	21,1	28

В чем же причина столь неожиданного результата? Во-первых, при сравнении агрохимических показателей видно, что глинистая почва богаче основаниями и более ими насыщена:

Элемент	Песчаная почва	Глинистая почва
pH	4,4	4,2
Сумма поглощенных оснований, мэкв на 100 г почвы	1,42	14,58
Насыщенность почвы основаниями, %	32,4	59,2
Подвижные формы, мг на 100 г почвы		
P ₂ O ₅	3,75	5,4
K ₂ O	4,37	6,8

По-видимому, в условиях, близких к оптимальным, влияние этого фактора практически не обнаруживается, в то время как при недостатке тепла он сказывается весьма отчетливо. Но у нас пока нет прямых доказательств положительного влияния насыщенности почвы основаниями при пониженных температурах. Есть лишь косвенные доказательства, которые сводятся к тому, что при внесении извести и магнезия в песчаную почву эффективность удобрений возрастает. Так, на длительно удобрявшейся почве внесение извести по полной гидролитической кислотности в полевых условиях в год с холодным летом повышает урожай зерна и сокращает длину вегетационного периода на три-четыре дня. В теплое же лето эта мера практически не сказывается.

Во вторых, очевидно, глинистая почва более богата микроэлементами. Мы не определяли содержание микроэлементов в указанных почвах, но внесение их в песчаную почву при пониженных температурах сказывается весьма положительно: вегетационный период при 6—7° сокращается, а урожай зерна несколько повышается, чего не наблюдается при 15—20°.

В нашем опыте с глинистой почвой внесение смеси микроэлементов (В, Си, Zn) не отразилось ни на длине вегетационного периода, ни на урожае зерна яровой пшеницы ни в «тепле» (15—20°), ни в «холоде», (6—7°). На песчаной же почве микроэлементы, не оказав также влияния в «тепле», при температуре почвы 6—7° сократили вегетационный период со 120 до 115 дней, повысив урожай зерна с 7,0 до 9,5 г на сосуд.

Внесение микроэлементов вместе с северной дозой еще значительно приближает песчаные почвы к глинистым в условиях недостатка тепла (табл. 122).

Таблица 122

Влияние северной дозы и смеси микроэлементов на длину вегетационного периода и урожай зерна пшеницы на песчаной почве в зависимости от температуры почвы

Вариант опыта	Длина вегетационного периода, дни	Урожай зерна, г на сосуд	Длина вегетационного периода, дни	Урожай зерна, г на сосуд
	6—7°		15—20°	
НPK	127	11,4	85	14,7
Северная доза	123	14,5	82	16,1
Северная доза + микроэлементы	123	16,1	82	16,1

Такие же результаты были получены в опытах А. А. Шахова и его сотрудников: внесение северной дозы вместе с бором уравнивало плодородие почв Крайнего Севера и почв Подмоскovie [122, 388].

Данные табл. 120, 121, 122 дают основание думать, что одинаково поставленный опыт в зависимости от условий года может

иметь разные и даже противоречивые результаты, что мы нередко и наблюдаем в практике.

Далее, влияние удобрений может проявляться по-разному в зависимости от степени оподзоленности почвы. Оно тем сильнее, чем больше оподзолена почва (табл. 123).

Таблица 123

Влияние удобрений на созревание и урожай ячменя в зависимости от оподзоленности почвы

Оподзоленность супесчаной почвы	Удобрения	Дата созревания	Урожай зерна, г на сосуд	Прибавка, % от NPK
Слабооподзоленная	Без удобрений NPKCa	30 VII	20,6	0
		28 VII	31,4	52
Среднеоподзоленная	Без удобрений NPKCa	2 VIII	5,6	0
		28 VII	23,5	308
Сильнооподзоленная	Без удобрений NPKCa	3 VIII	3,4	0
		28 VII	24,3	615

Если на слабооподзоленной почве от внесения удобрений урожай повысился на 52%, то на сильнооподзоленной почве это увеличение составило 615%.

Уже отмечалось, что при повышении концентрации питательных элементов во внешней среде зависимость их поглощения корнями растений от температуры почвы уменьшается. По всей вероятности, это объясняется усилением роли механизма поступления веществ путем диффузии через свободные пространства.

Таблица 124

Влияние высоких доз азота, фосфора и калия в NPK на длину вегетационного периода и урожай яровой пшеницы в зависимости от температуры почвы¹

Вариант опыта	Длина вегетационного периода, дни	Урожай зерна на сосуд		Длина вегетационного периода, дни	Урожай зерна на сосуд	
		г	%		г	%
		15—20°		6—7°		
NPK	87	13,3	100	114	5,1	100
4NPK	93	14,4	117	120	2,4	47
PK+4N	93	9,2	75	122	2,3	45
NK+4P	87	14,7	119	109	8,2	160
NP+4K	87	10,4	85	112	7,8	153
N+3P+1,5K (серверная доза)	85	14,8	120	107	10,9	214

¹ Воздействие температуры в течение всей вегетации.

При внесении повышенных доз азотных, фосфорных и калийных удобрений их эффективность в значительной степени определяется температурой почвы (табл. 124). Влияние высоких доз азота сказывается резко отрицательно при снижении температуры, в то время как фосфорных и калийных — резко положительно. Наивысшая продуктивность и самый короткий вегетационный период были по северной дозе удобрений (в НРК при этом входят три дозы фосфора и полторы дозы калия). Именно увеличение дозы фосфора и калия повышает холодостойкость растений, делает их способными расти, формировать высокий урожай и ускорять созревание при низких температурах почвы.

Опыты по влиянию удобрений на повышение продуктивности растений в зависимости от температуры почвы выполнены нами в различных районах Севера и в Восточной Сибири. Ниже приводятся результаты, характеризующие особенности действия удобрений в условиях Севера и Сибири.

Влияние удобрений на длину вегетационного периода и урожай растений в зависимости от температуры в условиях Севера

Азотные удобрения. Почвы Севера бедны азотом, внесение азотных удобрений — необходимое условие развития там растениеводства, получения высоких урожаев возделываемых культур. Но, как было уже отмечено, азотные удобрения, применяемые без фосфора и калия, на Севере могут не только не принести пользы, но и оказать вред, так как они затягивают созревание (табл. 124).

На фоне фосфора и калия на вновь распаханной никогда не удобрявшейся почве действие азота очень сильно, причем с возрастанием дозы увеличивается и урожай (табл. 125). Но с повышением дозы азота общий урожай и урожай зерна изменяются не пропорционально: урожай зерна растет медленнее, чем общий урожай. Только варьируя дозировку фосфора и калия, как будет

Таблица 125

Действие на овес и последствие на озимую рожь доз азотных удобрений на вновь распаханной супесчаной почве

Вариант опыта	Урожай с 1 га							
	овса (1929 г.)				озимой ржи (1930 г.)			
	общий		зерно		общий		зерно	
	ц	%	ц	%	ц	%	ц	%
Без удобрений	17,3	100	9,3	100	22,9	100	6,1	100
60Р60К	18,6	104	10,8	116	31,3	136	8,4	138
РК+30N	31,2	177	17,2	185	34,5	150	9,5	156
РК+60N	42,2	240	23,2	250	43,4	189	10,7	176
РК+120N	54,4	308	27,6	297	71,2	311	16,9	278

показано дальше, можно увеличить долю зерна и тем самым повысить общий урожай. Действие азотных удобрений после многолетнего ежегодного использования почвы под различные культуры с внесением минеральных удобрений остается примерно таким же. В специальном опыте, данные которого приводятся в табл. 126, было выяснено, что через 20 лет эффективность малых доз азота повысилась, а больших — понизилась.

Т а б л и ц а 126

Влияние доз азота на длину вегетационного периода и урожай зерна пшеницы и ячменя на супесчаной почве (1949 г.)

Вариант опыта	Длина вегетационного периода, дни	Урожай зерна с 1 га		Длина вегетационного периода, дни	Урожай зерна с 1 га	
		ц	%		ц	%
	Пшеница Диамант			Ячмень Винер		
Без удобрений	110	11,9	100	94	9,7	100
60Р60К	106	16,7	140	87	15,1	156
РК+30N	106	20,0	168	87	19,4	200
РК+60N	108	21,7	182	89	20,3	209
РК+120N	112	22,1	185	107	21,0	217

Согласно экспериментальным данным ряда авторов и особенно обстоятельным исследованиям А. С. Алова [6, 7], Н. С. Авдонина [1], Г. К. Самохвалова [326], В. И. Попова [282], В. В. Церлинг [386], потребность в азоте в первый период роста и развития незначительна, она возрастает по мере возмужания растений. Внесение высоких доз азота в первый период жизни угнетает их рост, особенно корневую систему. Наши опыты также подтвердили эти выводы для почв Севера [148]. При повышенном азотном питании, по выражению Е. И. Ратнера [305], растения продолжительнее работают «на себя». При этом увеличивается содержание общего и белкового азота, уменьшается содержание сахаров. Наши определения содержания сахаров в листьях и корнях, проведенные по фазам развития, в общем подтвердили этот вывод и для условий Севера.

При обильном азотном питании содержание азота в листьях возрастает в основном за счет белкового азота [148]. Следовательно, при таком питании у растений содержится относительно больше белков, меньше сахаров, особенно моносахаров, смещается соотношение между фосфором и азотом в сторону уменьшения содержания фосфора, количество хлорофилла возрастает [388]. В результате растение более продолжительное время наращивает вегетативные органы, дольше остается зеленым, молодым. При этом удлинение вегетационного периода начинается с выхода в трубку, т. е. за счет периода «большого роста», и периода созревания; первые периоды, как правило, не удлиняются.

Под влиянием повышенных доз азота продолжительность меж-
фазных периодов (в днях) меняется у пшеницы следующим
образом:

Период	NPK	PK + 3N	Период	NPK	PK + 3N
Посев — всходы	5	5	Молочная — вос- ковая спелость	26	29
Всходы — 3-й лист	11	11	Посев — колоше- ние	56	58
3-й лист — трубно- вание	14	14	Колошение — со- зревание	46	50
Трубкавание — ко- лошение	26	28	Посев — созрева- ние	102	108
Колошение — мо- лочная спелость	21	21			

По мере роста и развития растений тормозящее влияние повы-
шенных доз азота проявляется все меньше и меньше и, наконец,
как бы переходит в свою противоположность — увеличенная доза
азота вызывает усиленный рост корней и надземных органов.
По повышенным дозам азота интенсивные ростовые процессы
как бы отодвигаются на более поздний период (рис. 83). В ре-
зультате может повыситься урожай, но на его формирование ухо-
дит больше времени, что для Сибири и Севера из-за краткости
периода вегетации является отрицательным.

Эту особенность влияния доз азотных удобрений на растения
подмечали многие исследователи. Н. С. Авдонин [1] исходя из
этого, предложил вносить до посева не всю дозу азота, а только
часть; оставшуюся же часть вносить по всходам в подкорм-
ках. Подкормки азотом применяли и до Н. С. Авдонина, но
предшественников было иное. Они считали, что азот, вно-
симый до посева, вымывается и не используется растениями,
применение же его в подкормках позволяет избежать вымы-
вания. Н. С. Авдонин учитывает смену требований растения
к условиям азотного питания в процессе онтогенеза. В первый пе-
риод потребность в азоте меньше, чем в последующие. Поэтому
и дозу нужно увеличивать по мере возрастания потребности рас-
тений в азоте. К такому же выводу пришел В. И. Попов [282] и
многие другие. В наших опытах [145] внесение азота дробно — до

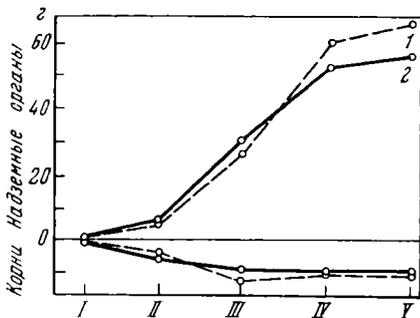


Рис. 83. Динамика накопления сухой массы корней и надземных органов у яровой пшеницы в зависимости от дозы азота в NPK (урожай в г на сосуд).

I — третий лист, II — трубкавание, III — колошение, IV — молочная спелость, V — восковая спелость; 1 — PK+3N, 2 — NPK.

посева и по всходам — повышало урожай растений и не вызывало удлинения вегетационного периода.

В полевых условиях на Севере эффективность всех форм азотных удобрений на известкованной почве исключительно высока, хотя в зависимости от условий лета проявляется значительная разница между ними. Если сопоставить данные урожая за ряд лет по различным формам удобрений с условиями лета, то мы установим зависимость между погодными условиями и той или иной формой удобрений. С. В. Шерба [405] на основании большого числа полевых опытов пришел к выводу, что в «засушливые годы отрицательное влияние кислотности усиливается, эффективность физиологически кислых форм падает резко, чем щелочных и нейтральных, и различия между ними увеличиваются. В благоприятные по влажности годы относительная эффективность физиологически кислых форм понижается и все формы по эффективности сблизжаются между собой».

Но одно увлажнение на Севере еще не предрешает степени эффективности той или иной формы удобрений. Здесь важную роль играет температурный фактор. Опыты по изучению влияния температуры почвы и ее известкования на эффективность различных форм азотных удобрений проводились на протяжении трех лет на Соликамской сельскохозяйственной опытной станции. Основное внимание было уделено изучению аммиачных и нитратных форм как наиболее распространенных. Результаты опыта показали (табл. 127), что аммиачные формы удобрений при пониженных температурах почвы в первый период роста и развития более эффективны. Влияние пониженной температуры идет в двух противоположных направлениях. Если почва произвесткована и не содержит повышенной кислотности, то влияние оказывается положительным, если почва кислая, — отрицательным. Наряду с этим имеет значение и степень увлажнения почвы. Если сравнить урожай по натронной селитре и сульфату аммония за два различных по температурным условиям года, то получим разницу в зависимости от температуры.

В лето 1949 г., нормальное по температурным условиям, по нитратному азоту сформировался более высокий урожай зерна — 33,3 ц/га, чем по аммиачному, — 21,7 ц/га, а в холодное и сырое лето 1950 г., наоборот, — 17,9 и 19,3 ц/га.

Внесение азотных удобрений по фону навоза, как правило, ведет к увеличению общего урожая. Урожай же зерна во многом зависит от погодных условий и культуры. Так, урожай зерна яровых в годы с повышенным увлажнением по навозу бывает ниже, несмотря на более высокий урожай общей массы. В годы сухие навоз усиливает эффективность всех форм удобрений, что видно из сопоставления данных по урожаю зерна пшеницы за два года (табл. 128). Следовательно, на Севере разные формы азотных удобрений могут давать в различные годы прямо противоположные результаты. Это обусловлено большой зависимостью эффективности удобрений от температуры и увлажнения. В главе V мы

Влияние форм минеральных удобрений на длину вегетационного периода
и урожай зерна яровой пшеницы в зависимости от температуры почвы

Форма удобрения	15—20°				6—7°			
	посев—коло- шение	колошение— созревание	посев—созре- вание	урожай зерна, г на сосуд	посев—коло- шение	колошение— созревание	посев—созре- вание	урожай зерна, г на сосуд

Почва песчаная, известкованная, 1953 г.

Без удобрения	47	37	84	2,0	73	44	117	0,2
NPK: NH_4NO_3 , супер- фосфат, KCl	48	35	83	10,6	66	45	111	3,8
NPK: $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, су- перфосфат, KCl	47	38	85	7,7	66	51	117	0,7
NPK: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, супер- фосфат, KCl	48	35	83	10,4	67	43	110	4,9

Почва песчаная, известкованная по половине гидролитической кислотности,
1954 г.

NPK: NH_4NO_3 , супер- фосфат, KCl	50	33	83	10,1	66	57	123	9,0
NPK: $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, су- перфосфат, KCl	50	33	83	9,1	64	62	126	6,1
NPK: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, супер- фосфат, KCl	50	33	83	10,4	67	55	122	7,4

Почва песчаная, известкованная по полной гидролитической кислотности, 1955 г.

NPK: NH_4NO_3 , супер- фосфат, KCl	50	40	90	17,3	70	58	128	9,0
NPK: $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, су- перфосфат, KCl	48	41	89	16,7	67	63	130	11,3
NPK: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, супер- фосфат, KCl	50	40	90	15,2	71	55	126	7,7

Примечание. Агрохимическая характеристика песчаной почвы приведена на стр. 222.

уже разобрали физиологическую сущность преимущества аммиачного азота перед нитратным при низких температурах почвы.

Т а б л и ц а 128

Влияние форм азотных удобрений в сочетании с навозным фоном на урожай яровой пшеницы (ц/га) в зависимости от погодных условий лета (по данным Соликамской сельскохозяйственной опытной станции)

Погодные условия	NaNO ₃		(NH ₄) ₂ SO ₄		NH ₄ NO ₃	
	навоз	без навоза	навоз	без навоза	навоз	без навоза
Лето сухое, нормальное (средняя температура за V—VIII 14,7°, сумма осадков за V—VIII 69 мм)	23,9	16,8	18,2	12,8	18,1	15,5
Лето влажное, нормальное (средняя температура за V—VIII 14,5°, сумма осадков за V—VIII 232 мм)	18,6	20,9	17,7	20,3	18,5	22,0

Заканчивая разбор экспериментального материала по влиянию азотных удобрений на формирование растениями урожая в условиях Севера, мы можем сделать один общий вывод. На Севере азотные удобрения при совместном их применении с фосфорными и калийными являются мощным фактором управления длиной вегетационного периода и формирования урожая в производственных условиях. Значение азота в NPK зависит от реакции среды почвы, ее температуры. С повышением кислотности почвы влияние азота на длину вегетационного периода сильнее. При низких температурах действие азота, затягивающее вегетационный период, также усиливается, и в этих условиях аммиачные формы азота имеют преимущества перед нитратными, особенно в начале вегетации. Повышенные дозы азота в NPK угнетают рост растений в молодом возрасте, что усугубляется пониженными температурами. В первые периоды вегетации его дозы должны быть умеренными с преобладанием фосфора и калия. Желательно азот давать мелко: часть до посева, остальное — в подкормках.

Фосфорные удобрения. Как уже отмечалось в главах II и IV, в повышении холодостойкости растений фосфор играет ведущую роль, что побуждает автора рассмотреть влияние фосфорных удобрений на растения более подробно. О значении фосфора для растений Д. Н. Прянишников [291] писал: «Общее влияние фосфора на ход развития растений является обратным азоту: недостаток фосфора дает замедление в прохождении отдельных стадий развития растений; в случае же азотных удобрений это замедление вызывается избытком азота. Поэтому внесение фос-

фора, помимо влияния на массу урожая, вызывает еще и ускорение созревания его (если, конечно, имеет место недостаток фосфора)». Об этом же пишут Б. А. Чижов [385], А. В. Соколов [336] и многие другие.

Первые опыты, проведенные Соликамской сельскохозяйственной опытной станцией на вновь распаханной, никогда не удобрявшейся супесчаной и песчаной почвах (из-под леса), показали высокую эффективность фосфорных удобрений. Причем увеличение дозы с 30 до 120 кг питательного начала на 1 га обеспечило прогрессивный рост урожая (табл. 129). Спустя 20 лет после интенсивного применения минеральных удобрений эффективность фосфорных удобрений остается также довольно высокой. В табл. 130 даются результаты опыта, проведенного на почве, постоянно удобрявшейся минеральными удобрениями и находящейся в эксплуатации, при внесении возрастающих доз фосфора. Здесь проявляется та же закономерность, какую мы уже отмечали при выяснении влияния доз азотных удобрений, — эффективность малых доз повышается, а высоких — снижается.

Таблица 129

Влияние доз фосфорных удобрений на неудобрявшейся раньше песчаной слабоподзолистой почве на урожай овса

Вариант опыта	Общий урожай		Зерно	
	ц/га	%	ц/га	%
Без удобрения	21,7	100	12,0	100
60N60K — фон	37,0	170	18,8	157
NK+30P	39,3	181	19,4	162
NK+60P	41,6	191	21,4	178
NK+90P	44,4	205	22,0	183
NK+120P	46,9	216	23,8	198

Таблица 130

Влияние доз фосфорных удобрений на длину вегетационного периода и урожай яровой пшеницы на песчаной слабоподзолистой почве после ее 20-летнего использования

Вариант опыта	Длина вегетационного периода, дни	Урожай зерна	
		ц/га	%
Без удобрения	107	14,6	100
60N60K — фон	111	—	—
NK+30P	106	28,0	192
NK+60P	106	32,7	224
NK+100P	105	34,2	234
NK+150P	102	33,5	229

Многочисленные стационарные опыты, проведенные на Соликамской сельскохозяйственной опытной станции по выявлению эффективности различных форм фосфорных удобрений, показали, что действие фосфорных удобрений на азотно-калийном фоне довольно высокое, но не во все годы одинаковое. В годы с холодным летом относительные прибавки от всех форм фосфорных удобрений возрастают [148]. В опыте, проведенном в термовегетационном домике при различных температурах почвы (6—7 и 15—20°) с тремя формами удобрений (суперфосфатом, преципитатом и фосфоритной мукой), не было обнаружено определенной зависимости между температурными условиями и эффективностью суперфосфата и преципитата. В отношении же фосфоритной муки в течение трех лет наблюдалась одна и та же картина: с понижением температуры почвы эффективность фосфоритной муки уменьшалась гораздо больше, чем суперфосфата и преципитата [148].

Основное внимание при изучении влияния фосфорных удобрений в условиях недостатка тепла на урожай и длину вегетационного периода было обращено на поиски максимально возможного ускорения роста и созревания различных культур. В результате нами была предложена северная доза удобрений [146, 147, 150, 151, 153, 154]: на одну дозу азота вносят 2—3 дозы фосфора и 1,5—2 дозы калия. Теоретическая сущность этого приема, как уже отмечалось в главе V, состоит в том, что, чем выше концентрация фосфора в растворе, тем меньше его поглощение зависит от температуры. В этом случае, вероятно, усиливается его диффузное поступление через свободное пространство.

Проверка северной дозы в производственных условиях показала, что при ее внесении действительно можно в полевых условиях ускорить созревание до 10 дней и повысить урожай зерна от 2 до 6 ц/га. При этом четко обнаружилось, что влияние северной дозы тем сильнее, чем холоднее лето [148, 150, 151, 153, 154].

Работы А. А. Шахова [388], М. Г. Зайцевой и В. А. Поздняковой [121], М. Г. Зайцевой и др. [122] по фосфорному обмену и фотосинтезу на Крайнем Севере показывают первостепенную роль фосфора в фотосинтезе и минеральном питании. Если исходить из положения о том, что значение минерального питания оценивается в той мере, в какой оно влияет на основную функцию растений — фотосинтез [254], то роль фосфора на Севере первостепенна.

Фосфор оказывает существенное влияние также на интенсивность дыхания растений. По данным М. Г. Зайцевой и др. [122], при дефиците фосфора снижается общая интенсивность дыхания. В наших исследованиях с понижением температуры почвы снижалось поступление фосфора в растение [150, 182, 101, 170, 171], что в свою очередь коррелировало со сниженной интенсивностью дыхания, повышением активности пероксидазы и уменьшением активности полифенолоксидазы [157].

По данным ряда авторов [291, 336, 50] и наших исследований, особо важное значение для растений фосфор имеет в первые фазы развития, т. е. как раз в то время, когда температура почвы по-

нижена и поступление фосфора подавляется в большей степени (рис. 84). Указанная закономерность отмечалась нами неоднократно [146, 148, 151, 182, 170]. Из всего изложенного следует, что на Севере растения в начальный период роста и развития испытывают фосфорное голодание и тем сильнее, чем холоднее погода, чем ниже температура почвы. Это фосфорное голодание особенно проявляется на Крайнем Севере [122].

Мы проводили опыты на бедной питательными веществами песчаной почве в сосудах-всадниках [149]: из охлажденной части сосудов давали один азот, один фосфор, калий, кальций, магний; все остальные недостающие компоненты поступали из теплых частей сосудов. Результаты опыта приводятся на рис. 85. Как видно на фотографии, наибольшее угнетение растения испытывают в варианте, где фосфор давали из холодной почвы (6—7°, сосуд 3).

Фосфорное голодание растения испытывают даже при наличии подвижного фосфора в почве, если почва холодная. А почва, как правило, бывает холодной в Сибири и на Севере в первый период роста и развития растений — весной и в начале лета. Следовательно, в годы с холодным летом растения в Сибири и на Севере могут испытывать фосфорное голодание в той или иной мере даже при наличии фосфора в почве, что вызывается не только низкой температурой почвы, но также и ее кислотностью [20, 131, 132]. Сказанное подтверждается следующим простым опытом. В сосудах, разделенных перегородкой (двойных сосудах по принципу сосудов-всадников), в одной половине помещалась кислая почва (рН=4,0), в другой — песчаная, реакция которой была близка к нейтральной (рН=6,1). Растения выращивались таким образом, что одна половина корней находилась в кислой почве, другая — в песчаной. В кислую почву вносились в одном случае азот, в другом — фосфор, в третьем — калий, а в песчаную почву вносились все остальные недостающие компоненты, исключая содержащиеся в кислой почве. В результате еще раз было показано, что именно фосфор трудней всего усваивается из кислой почвы. Внесение извести, нейтрализующей кислотность, улучшает фосфорное питание, и растения развиваются нормально (рис. 86). Естественно, что оба эти фактора влияют одновременно и дополняют друг друга.

Суммируя сказанное, особенно результаты по первичному метаболизму фосфора в корнях растений [215, 216, 122, 101], можно составить довольно полное представление о роли фосфора на

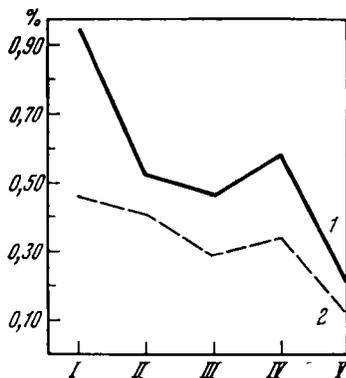


Рис. 84. Содержание фосфора в надземных органах ячменя (в % на сухое вещество) в зависимости от температуры почвы.

I — третий лист, II — трубка цветения, III — колосшение, IV — молочная спелость, V — восковая спелость; 1 — 15—20°, 2 — 6—7°.

холодных почвах. Прежде всего фосфор участвует во многих реакциях гликолиза, цикла ди- и трикарбоновых кислот, карбоксилирования, аминирования. Он необходим при синтезе пептидных связей.

Первичная ассимиляция и использование фосфора корнями растений в зависимости от температуры были уже разобраны нами в главе V.

При недостатке фосфора в корнях замедляется превращение сахаров в кислоты-акцепторы, вследствие чего аммиак связывается



Рис. 85. Влияние пониженной температуры почвы (6—7°) на усвоение ячменем азота, фосфора, калия, кальция и магния.

1 — все питательные вещества из теплой части сосуда (15—20°) — контроль; опыт — один элемент из холодной почвы, все остальные — из теплой: 2 — азот, 3 — фосфор, 4 — калий, 5 — кальций, 6 — магний.

органическими веществами в соединения, несвойственные нормальным растениям, малопригодные для синтеза протеинов [217, 199].

Ясно, что для усиления роста, увеличения продуктивности растений на Севере необходимо повысить интенсивность поглощения фосфора растением, особенно в первые периоды онтогенеза. Одним из путей такой активации и является применение северной дозы, т. е. повышенной дозы фосфора и калия в NPK по отношению к азоту, что всегда увеличивает содержание фосфора в корнях и надземных органах [101, 170, 179].

Повышение содержания фосфора в NPK и в растениях коррелирует с ускоренным накоплением сухой массы растения (рис. 87). В целом по северной дозе формируется более высокий



Рис. 86 Влияние кислой почвы ($pH=4$) и ее известкования по $1/2$ гидролитической кислотности (внесение $CaCO_3$) на усвоение азота, фосфора и калия яровой пшеницей.

1 — NPK из песка, из кислой почвы — 0, 2 — NK из песка, из кислой почвы — P, 3 — NK из песка, из той же, но произвесткованной почвы — PCa.

урожай (рис. 88) и более интенсивно (рис. 89), а сам характер формирования приближается к «южному типу» [342].

Но ускорить созревание и повысить урожай в условиях Севера можно не только применением северной дозы. Внесение гранулированного суперфосфата в рядки вместе с зерном повышает эффективность фосфорных удобрений. Мы уже отмечали, что

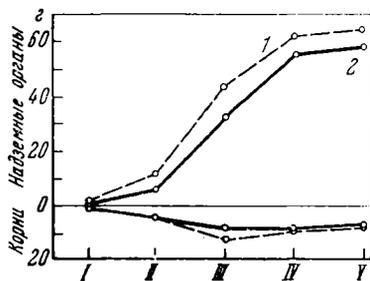


Рис. 87. Динамика накопления сухой массы корней и надземных органов у яровой пшеницы в зависимости от дозы фосфора в NPK (урожай в г на сосуд).

I — третий лист, II — трубкование, III — колошение, IV — молочная спелость, V — восковая спелость; 1 — NK+3P, 2 — NPK.



Рис. 88. Влияние NPK и северной дозы на рост и развитие кукурузы.

1 — NKCa, 2 — NPKCa, 3 — северная доза.

потребность в фосфоре у растений особенно велика в начальный период онтогенеза. Она удовлетворяется наилучшим образом именно при рядковом внесении суперфосфата вместе с зерном, так как



Рис. 89. Влияние северной дозы на холодной почве (6—7°) на рост и развитие пшеницы в фазу трубкования.

1 — NPK, 2 — северная доза.

фосфорное питание обеспечивается сразу же, начиная с прорастания семени. Об эффективности этого агроприема в литературе существует много данных [1, 307 и др.].

В наших опытах по влиянию рядкового внесения суперфосфата на урожай яровой пшеницы были получены следующие результаты (ц/га):

Вариант опыта	Контроль (фон)	Фон + суперфосфат (40 кг/га)
Без удобрения	9,3	12,5
40N120P100K	20,5	24,1
100N100P100K	27,6	28,4
40N+6 ц золы	18,1	25,6

Из литературных данных известно, что органические удобрения повышают поглощение фосфора растениями [291, 289, 150, 151].

В наших опытах совместное внесение NPK и северной дозы с навозом давало самый высокий урожай растений и наиболее короткий вегетационный период. Часть данных уже приводилась в табл. 120. Было отмечено, что влияние органических удобрений на эффективность минеральных, особенно отчетливо сказывается в годы с холодным летом. Последнее подтверждается и прямыми результатами опытов (табл. 131). Из этих данных можно заключить, что эквивалентом северной дозы может быть совместное применение NPK с навозом. Но при неблагоприятных температурных условиях внесение северной дозы с навозом дает все же наилучшие результаты. Следовательно, внесение полного минерального удобрения — навоза и извести — это тоже своеобразная северная доза.

Таблица 131

Влияние минеральных и органических удобрений на урожай яровой пшеницы при различной температуре почвы

Вариант опыта	Длина вегетационного периода, дни	Урожай, г на сосуд		Зерно, в урожае, %
		общий	зерна	
Почва охлаждена (6—7°)				
NPK	133	29,1	7,7	26
Северная доза	131	36,7	10,4	28
Навоз+NPK	131	37,1	11,6	31
Навоз+северная доза	129	40,1	14,6	36
Почва без охлаждения (15—20°)				
NPK	95	46,4	17,2	37
Северная доза	93	55,9	20,0	36
Навоз+NPK	95	55,0	20,1	37
Навоз+северная доза	93	53,1	18,8	35

Таким образом, при пониженных температурах и повышенной кислотности почвы прежде всего снижается поступление фосфора

и растение и происходит сдвиг в соотношении между фосфором и азотом в сторону преобладания последнего над первым; фосфорное питание на Севере имеет решающее значение в управлении длиной вегетационного периода растений и получении высокого урожая, особенно в годы с холодным летом. Внесение в почву одних фосфорных удобрений мало влияет на величину урожая, только совместное использование фосфора, азота и калия позволяет обнаружить исключительную эффективность первого.

Особенно велика потребность в фосфоре в первые периоды роста и развития. Внесение северной дозы, т. е. повышенных доз фосфора в сочетании с повышенными дозами калия (по отношению к азоту), исключительно благоприятно для формирования высокого урожая, для ускорения созревания растений.

Роль повышенных доз фосфора особенно возрастает в годы с неблагоприятным холодным летом и слабее проявляется в годы с теплым. Применение северной дозы формирует урожай по «южному типу»: рост и развитие происходит наиболее интенсивно в первые периоды вегетации, а поглощение света возрастает на 25% [85, 390]. Повышенные дозы фосфора можно в известной мере заменить органическим удобрением, внесенным совместно с NPK.

Особенно важно обеспечить растению обильное фосфорное питание в самый первый период его жизни. Внесение гранулированных удобрений в рядки вместе с зерном наиболее полно удовлетворяет эту потребность.

Калийные удобрения. Мы уже в той или иной мере останавливались на влиянии калийных удобрений на урожай и вегетационный период. Было отмечено, что повышенные дозы калия (и фосфора) в северной дозе способствуют ускорению созревания и интенсификации ростовых процессов в начале онтогенеза. Данные по влиянию повышенной дозы калия в NPK на динамику накопления сухого вещества растениями пшеницы приводятся на рис. 90. Как видно из кривых, повышенные дозы калия сказываются положительно в начале и конце вегетации.

Отдельные формы калия потребляются по-разному в зависимости от погодных условий лета. В годы с холодным летом некоторые формы калийных удобрений имеют преимущество. В годы с теплым летом указанное преимущество не проявляется. Это можно подтвердить данными по влиянию температуры почвы на эффективность форм калийных удобрений. В этом опыте было обнаружено, что при 15—20° существенной разницы между фор-

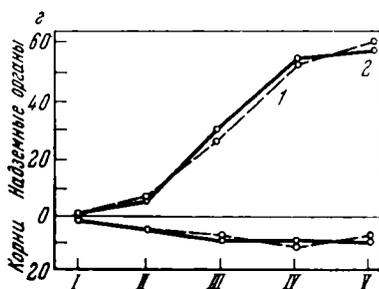


Рис. 90. Динамика накопления сухой массы корней и надземных органов у яровой пшеницы в зависимости от доз калия в NPK (урожай в г на сосуд).

1 — NP+3K, 2 — NPK; I—V — то же, что на рис. 87.

мами калийных удобрений на неудобрявшейся ранее почве нет. Это различие обнаруживается при температуре почвы 6—7°. Так, в одном из опытов урожай зерна яровой пшеницы по KNO_3 составлял 4,6 г на сосуд; по KCl и K_2SO_4 понижался соответственно до 3,8 и 2,5 г на сосуд. При этом по K_2SO_4 вегетационный период был на пять дней длиннее по сравнению с KCl . Такая же картина наблюдалась и в последующие годы.

Следует отметить, что в первые периоды онтогенеза рост и развитие растений в варианте с K_2SO_4 происходит так же, как в других вариантах удобрений, но во второй половине вегетации начинается отставание, которое усиливается к созреванию. Поэтому в полевых условиях указанная выше закономерность не всегда может проявиться, если вторая половина лета была теплой.

Из всего изложенного по влиянию удобрений на растения в условиях Севера можно сделать следующее заключение. Почвы Севера в большинстве своем имеют низкое естественное плодородие и нередко кислую реакцию. Поэтому для получения высоких урожаев необходимо систематически применять удобрения, известковать кислые почвы.

На Севере много света, но мало тепла. В условиях короткого лета из-за недостатка тепла и холодных почв созревание сельскохозяйственных культур в отдельные годы затягивается и часто не заканчивается до наступления осенних холодов. Поэтому необходимо уметь не только получать высокий урожай, но и знать, как ускорить созревание растений, как сократить длину их вегетационного периода.

Величина общего урожая на Севере регулируется главным образом дозой азота, а качество урожая и длина вегетационного периода — дозой фосфора и калия, точнее, отношением дозы азота к дозам фосфора и калия. Преобладание же в почве азота над фосфором и калием ведет к удлинению вегетационного периода, преобладание фосфора и калия над азотом — к его сокращению. Роль фосфора относительно тем выше, чем больше недостаток тепла.

При недостатке тепла в области корней поступление фосфора замедляется, что в свою очередь ведет к снижению интенсивности других физиологических процессов, связанных с прямым или косвенным участием фосфора.

В результате фосфорного голодания снижается холодостойкость растений, что выражается в удлинении вегетационного периода, в снижении общего урожая, особенно урожая репродуктивных органов.

Чтобы ускорить созревание и повысить урожай при недостатке тепла, необходимо повысить интенсивность поступления фосфора в растения в начальные периоды онтогенеза; это достигается:

- а) повышением дозы фосфора в 2—3 раза, а дозы калия — в 1,5—2 раза по отношению к дозе азота (северная доза удобрений, соотношение между азотом, фосфором и калием 1:3:1,5);
- б) внесением минеральных удобрений (NPK) совместно с орга-

ническими; на холодных почвах лучший результат достигается при внесении органического удобрения с северной дозой;

в) рядковым внесением фосфорных удобрений вместе с зерном по полному удобрению, а еще лучше — по органическому и минеральному удобрению;

г) внесением микроэлементов, применением аммиачных форм удобрений.

Значение минеральных удобрений для продуктивности растений на почвах Восточной Сибири

А. Н. Угаров утверждает, что в Восточной Сибири температурный фактор оказывает примерно такое же влияние на растения и их минеральное питание, как и на Севере. Более того, весной низкие температуры почвы в Восточной Сибири сохраняются даже дольше, чем на Европейском севере. Последнее отмечается всеми исследователями. «В связи с ранними осенними заморозками, поздним весенним оттаиванием и медленным прорастанием — пишут А. М. Артюшин и др. [19] — почвы Восточной Сибири содержат недостаточное количество подвижных форм азота и фосфора».

Наиболее интересным и новым является то, что удобрения, особенно азотные, в Восточной Сибири эффективны при высоком содержании питательных веществ в почве. Это наблюдается до тех пор, пока почва остается холодной. По мере прогревания в ней накапливаются подвижные формы азота и фосфора. Но если до прогревания в почву не были внесены удобрения, урожай снижается из-за недостатка азота и фосфора.

По данным А. Н. Угарова [368], А. И. Кузнецовой [196], А. И. Кузнецовой и сотр. [197], Н. И. Рынка [319, 320], В. Е. Шевчука [391], В. Т. Мальцева [233], М. П. Паницкой [267], М. П. Попковой [281] и других, серые лесные, лугово-черноземные (пылуны) почвы и выщелоченные черноземы прежде всего отзывчивы на азотные удобрения. Для зерновых здесь эффективны умеренные дозы — 45—50 кг/га. Более высокие дозы (90—100 кг) затягивают вегетационный период и снижают качество зерна, так как из-за краткости теплого периода созревание заканчивается в условиях низких температур и заморозков. Фосфорные удобрения эффективны при одновременном внесении азотных.

В условиях Якутии, по данным Е. И. Нечаевой [252], из-за недостаточного увлажнения и низких температур почвы навоз медленно разлагается и оказывает слабое действие на повышение урожая. Минеральные удобрения являются более эффективными. В среднем по республике минеральные удобрения повышают урожай зерновых на 45%, а картофеля — на 42%. На мерзлотно-таежных палевых осолоделых почвах наиболее эффективны азотные удобрения. Фосфор и калий проявляет свое действие только при сочетании с азотом. Положительное действие фосфора заключается еще и в том, что он сокращает вегетационный период пше-

ницы и ускоряет созревание. Наиболее устойчивые прибавки дает полное удобрение в дозах 40—50 кг питательного начала каждого элемента на 1 га.

В 1951 г. нами был проведен полевой опыт по влиянию минеральных удобрений на лесной осолоделой почве бывшей животноводческой опытной станции под Якутском на урожай яровой пшеницы, сорт Теремок-42. Опыт показал, что полное удобрение удваивает урожай:

Вариант опыта	Урожай зерна	
	ц/га	%
Без удобрений	10,9	100
50N50P50K	18,0	165
50N150P75K (северная доза)	20,6	199

Интересно, что совместное внесение органических и минеральных удобрений в Якутии с ее сухим и суровым климатом мало эффективно [252], в то время как на той же широте, в Карелии, где имеется избыток влаги, очень результативно именно их совместное применение.

Важно, по нашему мнению, утверждение Е. И. Нечаевой [252], что «неблагоприятные условия и повышенные дозы удобрений увеличивают расход азота и фосфора на создание весовой единицы урожая». Я также неоднократно отмечал [148, 149, 150], что, чем ниже температуры, тем больше питательных веществ расходуется на единицу формирующегося урожая. Это было косвенно подтверждено опытами Л. М. Закман [123] в Салехарде и Норильске. Было показано, что высокие дозы удобрений стимулируют фотосинтез, особенно при низких суточных температурах. Повышенное содержание азота и зольных веществ обнаружил А. Д. Егоров [103] в кормовых растениях Верхоянского района Якутии.

Фосфорные удобрения в Восточной Сибири на фоне азотных играют важную роль в преодолении отрицательного влияния низких температур в начале вегетации. В наших опытах [179], проведенных на суглинистой серой лесной почве Иркутской опытной станции с пшеницей и кукурузой, было установлено, что азотно-фосфорный обмен у растений в поле идет точно так же, как в условиях термовегетационных камер. Особенно отчетливо это проявилось в опыте 1963 г. с кукурузой (сорт Стерлинг). Содержание в почве питательных веществ было довольно высокое: азота — 28 мг/кг, P_2O_5 , по Кирсанову, — 182, K_2O — 100 мг/кг. Удобрения были внесены по зяби согласно схеме:

1. Контроль — без удобрения.
2. NPK — по 90 кг N, P_2O_5 и K_2O .
3. 3NPK — по 270 кг N, P_2O_5 , K_2O .
4. 3N+PK — 270 кг N и по 90 кг P_2O_5 и K_2O .
5. 3P+NK — 270 кг P_2O_5 и по 90 кг N и K_2O .

Сразу же после внесения удобрений, а затем вторично перед посевом поле было продисковано в два следа и заборонено, а после посева (21 мая) прикатано. Семена перед посевом были обработаны ТМТД, глубина заделки — 5 см, междурядья — 70 см. В табл. 132 приводится температура воздуха и почвы во время опыта. Эти данные показывают, что июнь и две последние декады августа были холодными.

Для суждения о влиянии минеральных удобрений на фосфорно-азотный обмен и прирост сухой массы в фазу второго, третьего и восьмого листьев были взяты растительные пробы с площади 4,2 м². В растениях определялись фосфор и его включение во фракции, азот и его включение в белковые вещества. Фракционирование фосфорсодержащих соединений проводилось по методу Шмидта и Тангаузера, фосфор определялся по Фиске и Субарроу. Белковый азот осаждался трихлоруксусной кислотой, азот определялся по Любошинскому и Зальта. В фазу второго листа брались также почвенные пробы, в которых были определены фосфор по Кирсанову и нитратный азот калориметрическим методом с дисульфифеноловой кислотой.

Всходы кукурузы появились на 21-й день после посева. Полевая всхожесть по вариантам составляла 44—48% числа высеянных всхожих семян, т. е. была очень низкой. Урожай зеленой массы кукурузы учитывался пробными площадками по 10,5 м² с трехкратной повторностью. Урожай сухой массы был получен пересчетом зеленой массы на сухой вес по влажности листьев и стеблей в момент уборки.

Уже в период трех-четырёх листьев по окраске и величине растений можно было отчетливо уловить разницу между вариантами. По мере роста эта разница в значительной мере сохранялась. Лето 1963 г. было холодным, и урожай кукурузы в производственных условиях оказался низким. Невысоким он был и в опыте. Наилучший конечный результат получили в варианте с повышенной дозой фосфора (табл. 133).

Накопление сухого веса коррелирует с изменениями в фосфорно-азотном обмене. При этом последние предшествуют изменениям в росте растений. Если в фазе второго листа влияние удобрений на сухой вес надземных органов проявилось слабо, то на содержании фосфора и азота в листьях оно сказалось уже отчетливо (табл. 134).

В период появления всходов, в фазу восьми листьев и в период наиболее активной вегетации по вариантам определялось содержание фосфора и нитратов в почве (табл. 135).

Из данных табл. 134 и 135 видно, что количество фосфора и азота в растениях в начале вегетации в значительной мере коррелирует с содержанием их в почве, но строгой зависимости здесь, по-видимому, нет.

В ранее проведенных исследованиях [170] было установлено, что переход фосфора в органические соединения и включение его в различные фракции при низких температурах сдерживается

Таблица 132

Температура почвы и воздуха (град.) в период проведения опыта с кукурузой (1963 г.)

Месяц и декада	Средняя многолетняя воздуха	Средне-суточная воздуха	Минимальная на поверхности почвы	Среднесуточная почва	
				на глубине 10 см	на глубине 20 см
Май					
1	5,7	6,2	-10,0	9,2	5,5
2	8,1	7,4	-7,5	13,1	9,6
3	10,5	12,5	-6,6	12,4	9,0
За месяц	8,1	8,7		11,6	8,0
Июнь					
1	12,7	12,1	-3,2	14,4	10,8
2	14,6	14,6	4,0	18,3	14,9
3	16,2	12,9	2,5	17,6	15,3
За месяц	14,5	13,2		16,8	13,7
Июль					
1	17,3	18,6	2,5	26,3	21,6
2	17,7	17,3	8,5	20,6	17,9
3	17,6	18,0	9,5	25,2	19,7
За месяц	17,5	18,0		24,0	19,7
Август					
1	16,7	20,3	6,0	25,0	22,0
2	15,8	13,8	5,5	19,6	17,4
3	13,1	11,7	4,5	17,4	16,4
За месяц	15,0	15,8		20,7	18,6
Сентябрь					
1	15,5	5,5	-4,0	13,2	11,9
2	8,0	7,2	-5,0	14,2	11,2
3	8,4	3,1	-9,0	9,4	9,0
За месяц	8,0	5,3		12,3	10,7

Таблица 133

Влияние доз удобрений на абсолютно сухой вес растений в начале вегетации и на конечный урожай кукурузы

Вариант опыта	Сухой вес растений, % к контролю			Урожай			
				зеленой массы		сухой массы	
	2-й лист	3-й лист	8-й лист	ц/га	%	ц/га	%
Контроль	100	100	100	278,5	100	40,3	100
NPK	98	122	107	339,9	124	46,9	116
3NPK	83	157	130	370,0	135	49,1	122
3N+PK	105	170	136	334,1	122	41,3	103
3P+NK	66	178	174	384,0	140	71,1	176

Влияние доз удобрений на содержание общего фосфора и азота в молодых растениях кукурузы (% на сухое вещество)

Вариант опыта	2-й лист		3-й лист		8-й лист	
	P ₂ O ₅	N	P ₂ O ₅	N	P ₂ O ₅	N
Контроль . . .	0,60	2,5	0,40	1,2	0,11	1,4
NPK	0,71	3,0	0,37	1,6	0,11	2,2
3NPK	0,71	4,0	0,37	1,4	0,12	2,0
3N+PK	0,60	3,5	0,34	1,2	0,10	2,5
3P+NK	1,11	4,9	0,51	1,5	0,11	2,0

Влияние доз удобрений на содержание фосфора и нитратов в почве (мг/кг воздушно-сухой почвы)

Вариант опыта	13 июня		11 июля		10 августа	
	P ₂ O ₅	NO ₃	P ₂ O ₅	NO ₃	P ₂ O ₅	NO ₃
Контроль	39,8	7,0	17,5	6,0	—	5,2
NPK	42,0	19,2	37,5	40,8	19,5	12,2
3NPK	93,5	20,4	93,3	37,2	37,5	57,8
3N+PK	39,8	36,1	75,0	54,8	35,2	41,9
3P+NK	95,5	24,8	41,5	20,4	35,2	3,1

недостаточным уровнем неорганического фосфора. Низкая концентрация последнего зависит от интенсивности его проникновения в корни. Результаты опыта показывают, что одна из главных причин замедленного роста кукурузы при недостатке тепла состоит в слабом поступлении в растения фосфора из почвы. Чем больше фосфора в растениях, тем интенсивней фосфорно-азотный обмен, тем активнее рост в начале вегетации и тем выше конечный урожай кукурузы. Одним из путей интенсификации фосфорно-азотного обмена в условиях холодной весны является введение в NPK повышенных доз фосфора по отношению к азоту и калию. Увеличенные дозы NPK, как и возрастающие дозы азота в NPK, в условиях холодной весны слабо влияют на конечный урожай сухого вещества кукурузы.

Минеральное питание и устойчивость растений к заморозкам

Вопрос о влиянии удобрений на устойчивость растений к заморозкам менее всего разработан. Интересные исследования были, как уже отмечалось, проведены и проводятся под руководством С. Н. Дроздова в Институте биологии Карельского филиала АН

СССР. Работая преимущественно с картофелем, С. Н. Дроздов и его сотрудники пришли к выводу, что вносимые в почву удобрения могут влиять на заморозкоустойчивость растений, но степень влияния все же довольно ограничена.

О роли различных элементов минерального питания в заморозкоустойчивости единого мнения среди исследователей нет. Так, о влиянии калия и кальция на устойчивость растений к заморозкам отдельные авторы высказывают совершенно противоположные мнения. И. Х. Шмель [395], например, наблюдал снижение заморозкоустойчивости саженцев яблони под влиянием калия. Но в опытах В. Н. Прокошева [288] калий повышает заморозкоустойчивость картофеля.

И. И. Гунар и др. [77], отмечая отрицательное влияние калия на заморозкоустойчивость растений, объясняют его тем, что при нормальных условиях периоды поглощения и выделения калия и кальция ритмично чередуются. Последнее говорит о периодическом изменении функционального состояния растений: возбуждения — торможения. При неповреждающих раздражениях эти чередования сохраняются, возбуждению соответствует процесс выделения калия и поглощения кальция, а торможению — напротив, процесс поглощения калия и выделения кальция. При сильном воздействии раздражителя у растений теряется способность переходить к фазе торможения, вследствие этого первоначальное сильное выделение калия из корней не сменяется его обратным поглощением, что, по-видимому, и наблюдалось нами в опытах при повреждающих заморозках (см. рис. 66). При избытке одновалентных катионов в питательном растворе увеличивается амплитуда колебаний в ритме поглощения ионов, причем усиление происходит в основном за счет выделительной функции корня. Следовательно, при воздействии на корневую систему растений одновалентными катионами происходит активирование выделительной функции в отношении калия.

Расхождение результатов различных авторов по влиянию калия и кальция частично можно объяснить, вероятно, тем, что они работали с различными культурами, и это не могло не отразиться на результатах.

Нами была поставлена задача — определить роль калия и кальция в заморозкоустойчивости калие- и кальциелюбивых культур. Опыты были проведены И. Н. Фроловым с гречихой сорта Белорусская Тулунской репродукции, соей сорта Салют 216, кукурузой гибрида Буковинский-3 и кормовыми бобами. Выбор культур определялся как их различной устойчивостью к заморозкам, так и отношением к калию и кальцию. Гречиха — калиелюбивая, а соя, бобы и кукуруза — кальциелюбивые. Опыты проводились в песчаной культуре на смеси Гельригеля (контроль). На фоне смеси Гельригеля вносились дозы с избытком и недостатком калия и кальция, а именно: фон + 2 дозы калия; + 2 дозы кальция — избыток, фон + $1/4$ дозы калия; + $1/4$ дозы кальция — недостаток. Посев проводился наклюнувшимися семенами. До заморозка рас-

тения выращивали при различных температурах почвы в термовегетационных камерах: гречиха, соя и кукуруза — при 8—10 и 18—20°, бобы — при 5—6 и 18—20°. В каждый сосуд высевалось по 20 семян гречихи и по 15 семян кукурузы, сои, бобов. В фазу одного настоящего листа всходы прореживались, и на сосуд оставлялось по 15 растений гречихи и по 10 растений сои, кукурузы и бобов. В фазу двух настоящих листьев изучалось влияние заморозка силой —3° для гречихи, сои и кукурузы, а для бобов —5°. Продолжительность заморозка от 0 до 0°—6 час., с самой низкой температурой —1 час. В дополнительных опытах исследовались заморозки —1,5°. Повторность трех- или четырехкратная. Процент погибших и поврежденных растений определялся спустя сутки, когда поврежденные растения резко выделялись по внешним признакам. В первый же день после заморозка часть растений бралась для анализов; у взятых растений отдельно фиксировали семядоли, первый и второй настоящие листья и междоузлия. Пробы высушивались при 105° и анализировались на пламенном фотометре, а кальций — трилонометрическим методом. Для определения конечного урожая в каждом сосуде оставляли по два самых развитых внешне неповрежденных растения.

Полученные данные о влиянии заморозка на устойчивость растений в зависимости от предшествующей температуры приведены в табл. 136. Из таблицы видно, что устойчивость растений к заморозку определяется и уровнем минерального питания, и температурой почвы, и особенностями культуры. Влияние доз калия и кальция на устойчивость растений у отдельных культур проявилось по-разному. У калиелюбивой гречихи при избытке калия наблюдается повышение устойчивости растений к заморозку, а при его недостатке — снижение. При избытке кальция устойчивость к заморозку у гречихи снизилась. При недостатке кальция растения выдерживали заморозок, но погибали через 3—5 дней после заморозка. Погибли и те растения, которые не имели никаких видимых внешних повреждений.

Соя, кукуруза и бобы, как кальциелюбивые растения, наибольшую заморозкоустойчивость имели при избытке кальция, а при повышенных дозах калия снижали ее. Устойчивость к заморозку снизилась как при недостатке калия, так и при недостатке кальция. Растения, находящиеся до заморозка в условиях низких температур в зоне корней во всех случаях были более устойчивы к заморозку. Последнее подтверждает положение о том, что устойчивость растений к заморозку зависит от температуры в предшествующий ему период.

Необходимо отметить, что характер повреждения у подопытных культур различный. У гречихи раньше всего повреждаются междоузлия, а затем молодые листья. У кукурузы сильнее повреждаются наиболее старые, а у сои и бобов — более молодые листья.

Как видно из данных табл. 136 и фотографий (рис. 91—93), растения после заморозка в зависимости от уровня калиевого и

**Влияние доз калия и кальция на устойчивость растений к заморозкам
(% от общего числа) в зависимости от температуры почвы**

Вариант опыта	Температура почвы, град.	Неповрежденные	Поврежденные	Погибшие	Поврежденные и погибшие
Гречиха, сорт Белорусская Тулунской репродукции					
NPKCa	18—20	45	13	42	55
	8—10	54	18	28	46
NPCa+2K . . .	18—20	62	14	24	38
	8—10	59	23	18	41
NPCa+1/4K . .	18—20	23	12	65	77
	8—10	41	20	39	59
NPK+2Ca . . .	18—20	Погибли	Погибли	Погибли	
	8—10	0	9	99	100
NPK+1/4Ca . .	18—20	Погибли все	спустиа 3—5	дней после	заморозка
	8—10	33	13	54	67
Соя, сорт Салют 218					
NPKCa	18—20	51	21	28	49
	8—10	63	16	21	37
NPCa+2K . . .	18—20	62	7	31	38
	8—10	65	11	24	35
NPCa+1/4K . .	18—20	53	12	35	47
	8—10	63	8	29	37
NPK+2Ca . . .	18—20	80	0	20	20
	8—10	81	8	7	15
NPK+1/4Ca . .	18—20	34	18	48	66
	8—10	43	21	36	57
Кукуруза, гибрид Буковский-3					
NPKCa	18—20	41	18	41	59
	8—10	54	16	30	46
NPCa+2K . . .	18—20	13	29	58	87
	8—10	27	31	42	73
NPCa+1/4K . .	18—20	34	25	41	66
	8—10	34	34	32	66
NPK+2Ca . . .	18—20	53	21	26	47
	8—10	67	16	17	33
NPK+1/4Ca . .	18—20	10	27	63	90
	8—10	23	21	56	77
Бобы кормовые					
NPKCa	18—20	92	2	6	8
	5—6	100	0	0	0
NPCa+2K . . .	18—20	81	5	14	19
	5—6	92	0	8	8
NPCa+1/4K . .	18—20	86	4	10	14
	5—6	81	6	13	19
NPK+2Ca . . .	18—20	100	0	0	0
	5—6	100	0	0	0
NPK+1/4Ca . .	18—20	78	4	18	22
	5—6	66	8	26	34
Пшеница, сорт Скала					
NPKCa	18—20	46	13	41	54
NPCa+2K . . .	18—20	54	11	35	46
NPK+2Ca . . .	18—20	51	18	31	49



а)



б)

Рис. 91. Влияние доз калия и кальция на устойчивость гречихи к заморозку -3° .

а — растения до заморозка, б — после заморозка; 1 — смесь Гельригеля, 3 — три дозы калия в смеси, 5 — три дозы кальция в смеси.



а)



б)

Рис. 92. Влияние доз калия и кальция на устойчивость сои к заморозку -4° .

Усл. обозначения см. рис. 91.

кальциевого питания отличаются различной устойчивостью к заморозку. Эта их способность согласуется с соотношением калия и кальция в растениях. При изменении соотношения калия и кальция в сторону преобладания калия заморозкоустойчивость повышается у гречихи, при преобладании кальция — у сои.

Из сказанного можно заключить, что, во-первых, устойчивость растений к заморозку не является постоянной, она изменяется от условий минерального питания, температуры, предшествующей заморозку, и особенностей культуры. Во-вторых, устойчивость растений к заморозку повышается при изменении соотношения калия и кальция в сторону преобладания калия над калием или калия над кальцием. В третьих, при повреждающем заморозке урожай снижается, при неповреждающем — повышается.

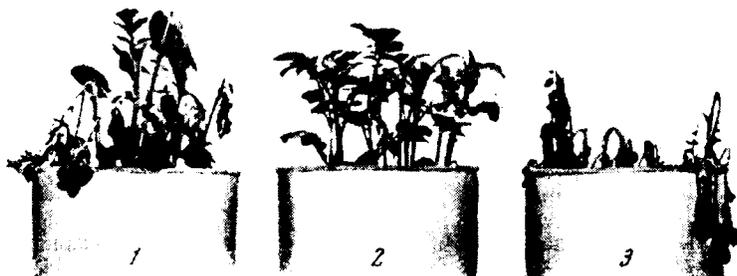


Рис. 93. Влияние доз калия и кальция на устойчивость картофеля к заморозку -3° .

1 — NPKCa, 2 — 3K+NPCa, 3 — 3Ca+NPK.

Результаты опытов по влиянию калия и кальция на заморозкоустойчивость говорят о том, что один и тот же элемент минерального питания у одних культур может снижать заморозкоустойчивость, у других — повышать. По-видимому, нельзя однозначно говорить о роли того или иного элемента питания в заморозкоустойчивости для всех культур. Так, обильное азотное питание снижает устойчивость к заморозку у большинства культур. Но у бобовых, особенно требовательных к азотному питанию, азот повышает заморозкоустойчивость и снижает отрицательное последствие заморозка. Из табл. 137 видно, что, чем выше доза минерального азота, тем меньше сказывается последствие заморозка на конечной продуктивности растений, и наоборот.

Выше было отмечено, что обильное питание калием таких калиелюбивых культур, как гречиха, повышает ее заморозкоустойчивость. Такая же закономерность наблюдается и у картофеля (рис. 93). В то же время обильное кальциевое питание, как видно из табл. 136, повышает устойчивость к заморозку сои и кукурузы, но снижает ее у гречихи и картофеля.

Последствие заморозка -7° в фазу трех листьев на продуктивность кормовых бобов в зависимости от доз минерального питания (убрано в фазе цветения)

Вариант опыта	Вес сухого вещества на одно растение		
	г	% к контролю без заморозка	% к контролю без азота
РК			
Без заморозка	7,6	100	100
Заморозок	3,7	49	100
РК+50N			
Без заморозка	8,4	100	110
Заморозок	4,7	56	127
РК+100N			
Без заморозка	9,8	100	129
Заморозок	6,6	67	178
РК+500N			
Без заморозка	10,6	100	139
Заморозок	8,1	76	219
РК+50N+Mo			
Без заморозка	12,4	100	163
Заморозок	5,9	48	159

Примечание. Опыт проводился в вегетационных сосудах, вмещающих 5 кг песчаной почвы, бедной азотом (0,009%), удобренной фосфором и калием из расчета 0,1 г питательного начала на 1 кг сухой почвы. Семена были инокулированы. До уборки оставлены три растения на сосуд, повторность опыта — четырех-пятикратная.

Таким образом, можно сделать вывод, что устойчивость растений к заморозку повышается благодаря усиленному питанию тем элементом минерального питания, к которому данная культура специфически требовательна. Разумеется, эта закономерность сформулирована пока лишь в самой общей форме и нуждается в дальнейшей доработке и уточнении применительно к формам, дозам удобрений и отдельным культурам.

Наиболее сложным является выяснение роли фосфора в заморозкоустойчивости. Известно, что усиленное фосфорное питание повышает холодостойкость растений: под его влиянием они приобретают способность более активно расти в условиях низких температур, ускорять созревание и увеличивать урожай, особенно репродуктивных органов [150, 153, 154]. Но то, что интенсифицирует рост растений при низких положительных температурах в начале вегетации (а в естественных условиях начало вегетации проходит при пониженных температурах), как правило, снижает их заморозкоустойчивость. В табл. 137 приводится вариант, в котором внесение молибдена в начале вегетации интенсифицировало рост

бобов, но резко снижало их устойчивость к заморозку. Та же закономерность наблюдается и в отношении фосфора. Обильное фосфорное питание в самом начале вегетации, если оно вызывает усиление процесса роста, снижает устойчивость растений к заморозку (рис. 94). Но, с другой стороны, оно способствует быстрому отрастанию и восстановлению поврежденных органов. Это нельзя не отметить, так как имеющиеся у нас данные позволяют утверждать, что минеральные удобрения играют большую роль в восста-



Рис. 94. Влияние доз фосфора на устойчивость яровой пшеницы к заморозку в фазу трех листьев (последствие заморозка в фазу колошения).

1 — NPK, без заморозка, 2 — NPK, заморозок -7° , 3 — 3P+NK, без заморозка, 4 — 3P+NK, заморозок -7° .

новлении растений после заморозка, в уменьшении его отрицательного влияния.

Весьма интересна роль серы в повышении заморозкоустойчивости. Так, при выращивании растений с применением в качестве источника фосфорного питания простого и двойного суперфосфата было обнаружено, что при обычных условиях ни один из них не имеет каких-либо преимуществ. В условиях же сильного заморозка резко проявляется положительное действие простого суперфосфата, содержащего в своем составе серу в виде CaSO_4 . Двойной же суперфосфат, не имеющий серы, в условиях заморозка уступает простому (табл. 138).

Влияние заморозка —4° в фазу двух настоящих листьев на эффективность простого и двойного суперфосфата (соя, сорт Хабаровская-4)

Вариант опыта	Длина вегетационного периода, дни		Урожай зерна на сосуд			
	без заморозка	заморозок	без заморозка		заморозок	
			г	%	г	%
НРК (простой суперфосфат) . . .	92	92	10,6	100	12,2	100 (115)
НРК (двойной суперфосфат) . . .	97	109	10,8	104	8,3	68 (77)

Примечание. В скобках дается урожай зерна к контролю без заморозка (%).

В модельных опытах в почвенной и песчаной культуре роль серы в устойчивости растений к заморозку проявляется весьма отчетливо (рис. 95 и 96).

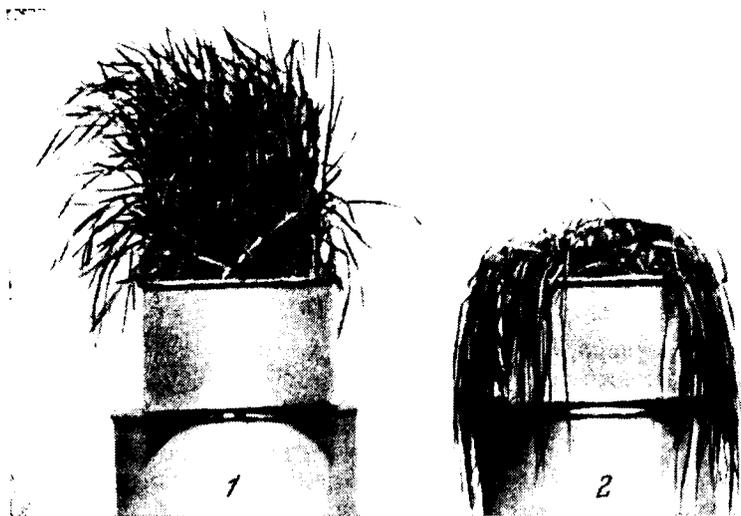


Рис. 95. Влияние серы на устойчивость яровой пшеницы к заморозку —8°.

1 — $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 2 — NH_4NO_3 .

Как уже отмечалось, устойчивость к заморозку в период появления всходов у растений бывает индивидуальной. Причины этого пока не выяснены, имеются лишь отдельные наблюдения, в какой-то мере проливающие свет на это явление. Суть этого явления состоит в том, что переход молодых проростков к самостоятельному автотрофному питанию у отдельных растений идет

по-разному. Экземпляры, наиболее полно перешедшие на автотрофное минеральное питание, обладают повышенной стойкостью по сравнению с растениями, у которых этот процесс по какой-то причине не закончен. Более того, у таких экземпляров имеется своеобразный «критический» период. Растения, израсходовавшие минеральные вещества семени и не начавшие питаться за счет минеральных веществ почвы, обладают пониженной устойчивостью к неблагоприятным условиям, в том числе и к заморозкам. Этот момент у отдельных особей и является «критическим». Как правило, после сильного заморозка такие растения сильно повреждаются и выпадают. Причина одновременного и неодинакового перехода отдельных растений к самостоятельному минеральному

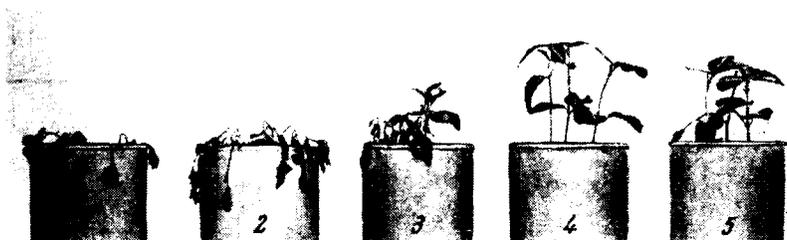


Рис. 96. Влияние доз серы на устойчивость сои к заморозку. Растения через сутки после заморозка -5° .

1 — смесь Гельригеля без серы, 2 — $\frac{1}{4}$ дозы серы в смеси, 3 — смесь Гельригеля с нормой серы, 4 — две дозы серы в смеси, 5 — три дозы серы в смеси.

питанию не ясна и нуждается в дальнейшем изучении. Но факт разной устойчивости отдельных экземпляров и корреляция ее с переходом к минеральному питанию за счет веществ почвы не подлежит сомнению.

О влиянии минерального питания на повышение холодо- и заморозкоустойчивости рассады томатов

В практике довольно часто случается, что после перенесения рассады томатов в грунт, наступают кратковременные похолодания с ночными заморозками. В результате растения в различной степени повреждаются и даже полностью гибнут.

Для повышения холодостойкости и заморозкоустойчивости теплолюбивых растений, особенно томатов, рекомендуются термические способы обработки семян. Среди этих приемов наибольшее распространение получили закалки переменными температурами и закалки рассады в парниках перед ее высадкой в грунт [57—59, 8, 408, 226, 31, 65]. В последнее время даются рекомендации выращивать рассаду в полутеплых и холодных парниках [408, 31].

В период с 1960 по 1967 г. З. П. Черных изучала способы выращивания рассады томатов с повышенной устойчивостью к низ-

ким температурам и заморозкам после высадки их в грунт [186] (сорта томатов Талалихин и Штамбовый Алпатьева).

Набухшие семена перед посевом закалялись в течение 10 дней температурой 18° днем и $-3, -5^{\circ}$ ночью. После закалки семена высевали в ящики размером $25 \times 50 \times 10$ см, установленные в теплые парники. Почва в ящиках состояла из семи частей торфа, трех частей перегноя, одной части раствора коровяка (1:5) и удобрялась (в расчете на ящик) аммиачной селитры (2 г), простым суперфосфатом (7 г) и хлористым калием (2 г). В начале мая сеянцы пикировались на расстояние 8×8 см в ящики с той же почвенной смесью, которые стояли в теплых и холодных парниках. После пикировки контрольным растениям до высадки в грунт давались четыре минеральные подкормки из расчета (на парниковую раму) 4 л раствора НРК при соотношении между компонентами 1:3:1 (северная доза). Концентрация раствора для аммиачной селитры и хлористого калия 0,1%, для суперфосфата — 0,3%. Опытным растениям, в отличие от контрольных, подкормки давались из того же расчета через каждые три-четыре дня. Подкормки во всех случаях производились из лейки во время полива. В фазу начала бутонизации растения пересаживались в вегетационные сосуды размером 20×25 см с песчаной почвой, удобренной НРК из расчета 0,1 г питательного начала на 1 кг сухой почвы. В дальнейшем рассаду помещали в вегетационный домик и после приживания подвергали действию искусственных заморозков. В случае полевых опытов растения подвергались действию заморозков в ящиках перед высадкой в грунт. При пересадке растения выбирались с большим комом земли, и они практически мало страдали от повреждения корневой системы.

Первые опыты, проведенные с закалкой семян при одинаковом режиме минерального питания, но при различных температурных условиях в период выращивания рассады, не привели к желаемой цели. Урожай плодов с одного растения был ниже при выращивании рассады в холодных парниках. Разница в теплом парнике составляла 1736 г (100%), в холодном — 1048 г (60%).

Как выяснилось в дальнейшем, качество рассады из холодных парников во многом зависит от погоды в период ее выращивания. При теплой погоде в мае в холодных парниках можно выращивать неплохую рассаду, мало уступающую рассаде из теплых парников и превосходящую ее по устойчивости к заморозкам.

Закалка семян переменными температурами с последующим выращиванием из них рассады в теплых парниках практически не повышает ее устойчивости к заморозкам, что видно из табл. 139. Растения из холодных парников более устойчивы к заморозку, чем из теплых. При этом следует отметить, что рассада в холодных парниках без соответствующего режима минерального питания несколько отстает в росте и развитии от рассады в теплых парниках.

Влияние закалки семян переменными температурами на устойчивость томатов к заморозкам в зависимости от условий выращивания (сорт Талалихин)

Условия выращивания рассады	Заморозок, град.	Растения, сохранив- шиеся после заморозка, %	Урожай плодов на одно растение	
			г	%
Теплый парник				
Намоченные семена (контроль)	Без заморозка	100	1153	100
Намоченные семена	—2	0	0	0
Закаленные семена	—2	23	225	19
Холодный парник				
Намоченные семена (контроль)	Без заморозка	100	1009	100
Намоченные семена	—2	66	396	39
Закаленные семена	—2	80	504	50

Для преодоления отрицательного влияния низких температур в холодных парниках мы применяли минеральную почвенно-внекорневую подкормку, которую производили через каждые три-четыре дня раствором НРК в указанной выше концентрации с соотношением между компонентами 1:3:1 (северная доза). Растения в холодных парниках, получавшие частые минеральные подкормки, развивались лучше и быстрее, чем растения, не получавшие их. Подкормки способствовали не только лучшему росту, но и лучшему развитию генеративных органов. Подкормленные растения имели первую и вторую цветочные кисти с большим числом цветков (табл. 140). Опубликованные данные [407] говорят о том, что при повышенных ночных температурах в период выращивания рассады требуется усиленное азотное, а не фосфорное питание, и что в подкормках надо давать больше азота, чем фосфора и калия. При низких же температурах требуется больше фосфора, о чем уже говорилось выше.

В 1965 г. при выращивании рассады проводились опыты с исключением отдельных элементов минерального питания как из почвы, так и из подкормок (табл. 141). Из приведенных данных видно, что растения из теплого парника имели низкую устойчивость к заморозкам, их конечный урожай снизился в три раза. При этом сохранившиеся плоды у подмерзших растений были меньше, чем у контрольных. Растения из холодного парника при подкормках через 3—4 дня имели приземистый здоровый вид, внешне не повреждались заморозком.

Результаты рассмотренного опыта показывают, что при определенном режиме минерального питания можно в холодных парниках выращивать хорошую заморозкоустойчивую рассаду. При-

менение основного удобрения и подкормок без азота снижает качество рассады и ее устойчивость к заморозкам. При исключении как фосфора, так и калия растения полностью теряют устойчивость. Но и внесение одного фосфора не делает растения устойчивыми, урожай плодов также оказывается сниженным по сравнению с NPK.

Таблица 140

Влияние режима минерального питания в холодном парнике на число цветков в первой и второй цветочных кистях и урожай плодов

Вариант опыта	На- чало цвет- нения	Число			Урожай на одно растение	
		листьев до пер- вой цве- точной кисти	цветков на пер- вой цве- точной кисти	цветков на второй цветоч- ной кисти	г	%
Сорт Талалихин						
Контроль — теплый пар- ник, четырехразовая подкормка NPK	15 VI	9	7—9	6—7	1005	100
Холодный парник, четы- рехразовая подкормка NPK	15 VI	8	6—7	5—6	990	98
Холодный парник, под- кормка NPK через 3— 4 дня	12 VI	8	11—15	8—10	1511	151
Сорт Штамбовый Алпатьева						
Контроль — теплый пар- ник, четырехразовая подкормка NPK	14 VI	8	7—8	4—5	821	100
Холодный парник, четы- рехразовая подкормка NPK	14 VI	7	6—8	4—5	831	101
Холодный парник, под- кормка NPK через 3— 4 дня	12 VI	6	9—12	7—9	911	111

В 1966 г. опыты были повторены и получены такие же результаты, как и в 1965 г., с той лишь разницей, что урожай был ниже во всех вариантах, так как лето было очень холодным. В производственных условиях в этом году урожая томатов и огурцов (культур теплолюбивых) не было вовсе.

В результате проведенных исследований с томатами можно сделать следующее заключение. При обычном режиме минерального питания хорошая рассада томатов вырастает только в теплых парниках, но эта рассада неустойчива к заморозкам. В холодных парниках рассада приобретает устойчивость к заморозкам, но отстает в росте, и при коротком северном или сибирском лете урожай плодов снижается.

Влияние режима минерального питания при выращивании рассады томатов на устойчивость ее к заморозкам и конечный урожай плодов (сорт Талалихин)

Вариант опыта		Состояние растений после заморозка	Сохранившиеся растения, %	Урожай на растение	
минеральное питание	заморозок			г	%
Теплый парник					
Контроль, четырехразовая подкормка NPK	Без заморозка —2°	Подмерзли пластинки листьев, пасынки, цветы	100 50	1432 511	100 36
Холодный парник¹					
Подкормка NPK	Без заморозка —2°	Растения не имели видимых повреждений	100 100	1715 1401	120 98
В почве и подкормках исключен азот	Без заморозка —2°	Подмерзли пластинки листьев, пасынки	100 75	1242 522	87 36
В почве и подкормках исключен фосфор	Без заморозка —2°	Растения погибли	100 0	1276 0	90
В почве и подкормках исключен калий	Без заморозка —2°	Повреждены стебли и листья	100 25	1359 151	95 10
В почве и подкормках давался один фосфор	Без заморозка —2°	Растения погибли	100 0	816 0	51

¹ Во всех опытных вариантах подкормки давались через каждые 3—4 дня.

Закалка набухших семян переменными температурами без последующего выращивания рассады в холодных парниках практически не повышает ее устойчивости к заморозкам.

Наиболее холодостойкую и заморозкостойчивую рассаду томатов можно получить при следующих условиях: посев производить в теплом парнике набухшими семенами, закаленными переменными температурами, и в фазе двух настоящих листьев пикировать сеянцы в холодные парники в хорошо удобренную почву (с преобладанием фосфора над азотом). В дальнейшем через каждые 3—4 дня нужно вносить жидкую минеральную подкормку NPK на листья и в почву (в слабой концентрации).

Рассада, выращенная при указанном режиме минерального питания, имеет повышенное число цветков на первых двух кистях, приобретает устойчивость к пониженным температурам и заморозкам и дает повышенный конечный урожай плодов.

Из всего изложенного можно сделать следующие основные выводы.

1. Почвы районов с ограниченными тепловыми ресурсами весьма отзывчивы на минеральные и органические удобрения. Естественное содержание питательных элементов в этих почвах, как правило, не сбалансировано для произрастания культурных сельскохозяйственных растений. При рациональном применении удобрений, основанном на знании потребности растений в питательных элементах при минимальной обеспеченности их теплом, можно ускорять созревание растений и добиваться их высокой продуктивности. Наиболее важное звено — обеспечение растений азотом и фосфором с обязательным преобладанием фосфора, особенно в самом начале вегетации.

2. Регулируя уровень минерального питания путем внесения различных доз и соотношений удобрений, можно повысить холодостойкость и заморозкоустойчивость растений. При этом следует иметь в виду, что не все, усиливающее холодостойкость, в одинаковой мере действует и на заморозкоустойчивость. Холодостойкость повышают те вещества, которые интенсифицируют фосфорный обмен при низких положительных температурах; заморозкоустойчивость возрастает при обильном питании теми элементами, к которым данная культура специфически требовательна.

Во многих районах нашей страны, особенно таких, как Север и Сибирь, тепловые ресурсы для возделываемых сельскохозяйственных культур в той или иной мере ограничены. Вегетации растений весной и осенью мешают низкие температуры и заморозки. Световые же условия в это время для растений вполне благоприятны. Низкие температуры и заморозки всесторонне влияют на рост и развитие возделываемых здесь сельскохозяйственных культур. Это влияние осуществляется главным образом через минеральное питание, водный режим и фотосинтез.

В работе сделана попытка на основании имеющихся в литературе данных и собственных экспериментальных исследований в различных районах Европейского Севера и Восточной Сибири за последние двадцать лет подвести краткий итог нашим знаниям по влиянию низких температур почвы и заморозков на растения. Кроме того, рассмотрена возможность воздействия на их холодостойкость и заморозкоустойчивость прежде всего через регулирование минерального питания.

Низкими температурами, оказывающими отрицательное последствие на рост, развитие и урожай растений в начальный период онтогенеза, являются температуры на 3—4° выше биологического нуля, или температуры первоначального роста той или иной культуры. Температуры выше и ниже указанного интервала крайнего отрицательного последствия на конечную продуктивность растений не оказывают.

Отрицательное последствие «вредных» низких температур в пределах 3—4° совпадает с пониженной способностью растений в этом температурном интервале поглощать фосфор. При этом начинающийся активный рост делением идет при крайне обедненном содержании фосфора во вновь образующихся клетках, а следовательно, при низком энергетическом уровне. Эта своеобразная фосфорная дистрофия меристем, сохраняемая отчетливо в указанном интервале низких температур, и является одной из главных причин снижения продуктивности растений при действии низких температур почвы в начале вегетации. Ведущим звеном всех этих процессов является фосфорный обмен. Уменьшение использования энергии дыхания в процессе окислительного фосфорилирования ведет к снижению содержания макроэнергетического фосфора в клетках и тканях, к замедлению энергетического обмена.

Все, что способствует активизированию фосфорного обмена при низких температурах, способствует и повышению холодостойкости растений.

Недостаток тепла в течение всей вегетации растений или только в один из начальных ее этапов удлиняет вегетационный период и снижает конечный урожай, особенно урожай репродуктивных органов.

Если тепло в тот или иной период вегетации в минимуме и жизненные процессы растений идут на нижнем температурном пределе, то регулированием других факторов, например минерального питания, можно в значительной мере повысить эффективность использования ограниченных ресурсов тепла.

У растений имеются своеобразные механизмы для роста на постоянно или временно холодных почвах, пути использования ограниченных тепловых ресурсов дня и ночи. Так, если верхняя часть корневой системы в дневное время вместе с поверхностным слоем почвы прогревается хотя бы на несколько часов до температур, близких к оптимальным, то это делает растение способным заглублять корни в холодную почву и брать из нее воду и минеральную пищу. Без такого прогрева верхней части корневой системы растения эту способность утрачивают. При кратковременном прогреве верхней части корневой системы в ней происходят важные и необходимые процессы синтеза, обеспечивающие активную жизнедеятельность растения на холодных почвах.

При воздействии низкой температуры на все растение или локально — только на корни или только на подземные органы — рост замедляется. Электроподогрев почвы до 15—20° в ранневесенний период в условиях Иркутска дает возможность ускорить созревание холодостойких овощных растений на 20—30 дней и в несколько раз повысить их продуктивность.

Кроме низких температур почвы, продуктивность растений в различной степени снижают и весенние заморозки. Последствие на урожай зависит от силы и продолжительности заморозка, от предшествующей температуры, условий увлажнения, минерального питания, культуры и сорта. Слабые заморозки не оказывают отрицательного последствие, у холодостойких растений они даже часто стимулируют ростовые процессы. Сильные же заморозки, порядка —3° для теплолюбивых и —6, —7° для холодостойких, всегда оказывают отрицательное последствие. Конечный урожай в результате снижается от 10 до 70%.

Пока обнаружено три механизма последствие заморозков на растение. Один из них состоит в своеобразном «параличе» устьичного аппарата, в расстройстве способности его регулировать транспирацию, в результате чего ход ее при повышенной проницаемости клеток в значительной мере определяется ходом метеорологических условий. Кроме того, заморозок в различной степени поражает проводящие сосуды. При таком нарушении терморегуляции и при сильной инсоляции с высокой температурой воздуха в это время растения могут быть сильно повреждены и даже по-

гибнуть от высыхания. Последнее может не наступить, если после заморозка стоит облачная или прохладная погода или если растения находятся в тени.

Второй механизм обусловлен возможным отравлением тканей растений, особенно меристематических, накапливающимся в результате повреждающего действия заморозка аммиаком. Низкие ночные температуры, предшествующие заморозку, повышают устойчивость растений. Это объясняется тем, что в растениях в результате заторможенного роста накапливаются углеводы. Они повышают устойчивость в момент заморозка и нейтрализуют вредное действие образующегося аммиака, что выражается в образовании из углеводов кислот — акцепторов аммиака, переводящих его в аминокислоты.

Третий механизм заключается в снижении интенсивности поглощения минеральных питательных веществ в первые 5—10 дней после заморозка. Слабые заморозки интенсифицируют поступление питательных веществ в растение. В период сильного заморозка снижается поступление калия, фосфора и азота и в то же время усиливается приток кальция и серы. При этом наступает даже отток калия из корней в почву. После заморозка на протяжении 10—12 дней идет постепенная нормализация.

Роль отдельных элементов минерального питания в повышении и снижении заморозкоустойчивости для разных культур различна. Заморозкоустойчивость растений усиливалась при обильном питании тем элементом, к которому они специфически требовательны: у культур, требовательных к азоту, заморозкоустойчивость возрастает при повышенном питании азотом, у калиелюбивых — калием, у кальциелюбивых — кальцием и т. д.

Заморозкоустойчивость таких рассадных культур, как томаты, усиливается под влиянием частых (через 3—4 дня) внекорневых подкормок НРК с преобладанием фосфора в период закалки рассады перед высадкой ее в грунт.

Повышение холодостойкости растений, т. е. их способности активно расти при низких положительных температурах благодаря интенсификации фосфорного обмена, ведет к снижению их заморозкоустойчивости.

У бобовых низкие температуры почвы как в течение всей вегетации, так и только в первые 20—30 дней задерживают начало и снижают конечные размеры азотфиксации. Образование клубеньков на корнях бобовых, возможность самой азотфиксации идет при таких низких температурах, при каких возможен рост самого растения. При этом лишь начало азотфиксации отодвигается в 3—4 раза по сравнению с оптимальными температурами. Чтобы интенсифицировать азотфиксацию при низких температурах, необходимо вносить минеральный азот в дозе около $\frac{1}{5}$ общепринятой нормы. Азотфиксация дополнительно усиливается при внесении молибдена.

Сильные весенние заморозки резко снижают азотфиксирующую способность бобовых. Осенние заморозки останавливают азотфик-

сацию, и на восстановление поврежденных органов расходуется фиксированный азот атмосферы. Усиленное питание бобовых минеральным азотом повышает их холодостойкость и заморозкоустойчивость.

Если низкие температуры и заморозки оказывают воздействие на весь ход минерального питания, то существует и обратная зависимость — применяемые удобрения влияют на устойчивость растений к неблагоприятным температурным условиям. Поэтому в районах с ограниченными тепловыми ресурсами эффективность удобрений во многом зависит от того, насколько они повышают холодостойкость и заморозкоустойчивость возделываемых культур. При теплом лете будет проявляться общеизвестная схема влияния удобрений на урожай. В годы с холодными веснами, а тем более еще и в годы, когда холодная весна переходит в холодное лето, в эту общепринятую схему должны быть внесены поправки на погодно-климатические условия.

Погодно-климатические условия в широком понимании этого слова целесообразно включить в схему реакции растений на удобрения как самостоятельный фактор и изображать ее в виде четырехугольника — тетраэдра: почва — растение — удобрения — погодно-климатические условия. Исходя из указанной зависимости реакция растений на погодно-климатические условия, в частности на низкие температуры и заморозки, будет изменяться под влиянием почвы и вносимого минерального питания, что и доказывается нашими исследованиями.

В районах с ограниченными тепловыми ресурсами при разработке системы удобрений следует учитывать их роль в преодолении недостатка тепла отдельными культурами и ориентироваться на годы с холодным летом. Необходимо предусматривать преобладание фосфора и калия над азотом. Из азотных удобрений нужно отдавать предпочтение (с учетом особенностей культуры) аммиачно-нитратным и аммиачным формам; из фосфорных — простому суперфосфату как содержащему серу, весьма эффективную в повышении устойчивости растений к заморозкам.

Холодо- и заморозкозащитная роль удобрений резко снижается на кислых известкованных почвах и усиливается при известковании и совместном внесении органических и минеральных удобрений.

Для повышения заморозкоустойчивости под возделываемые растения следует вносить увеличенные дозы тех питательных элементов, к которым данная культура специфически требовательна.

Все агротехнические приемы, ведущие к постоянному или хотя бы к периодическому дополнительному прогреву почвы в дневное время, будут способствовать мобилизации поглощенных питательных веществ, осуществлению в верхней части корневой системы процессов синтеза, необходимых для ускорения роста и развития растений. На постоянно холодных почвах и заморозкоопасных местах следует отдавать предпочтение возделыванию тех

культур, которые формируют урожай за счет вегетативных органов.

В нашей работе мы затронули лишь часть вопросов о роли низких температур почвы и заморозков в росте и минеральном питании растений. Дальнейшие успехи изучения влияния термического фактора на растения во многом будут зависеть от возможности его регулирования в опытах и от наличия специально сконструированных установок и станций искусственного климата.

Раскрыть роль погодно-климатических условий, и в первую очередь термического фактора в онтогенезе, минеральном питании и фотосинтезе растений, в формировании конечного урожая у различных культур и сортов — это та теоретическая проблема, решение которой необходимо для практики сельского хозяйства. И эта проблема стоит на повестке дня.

1. Авдонин Н. С. Подкормка сельскохозяйственных растений. М., Сельхозгиз, 1954.
2. Авдонин Н. С., Аренс И. П. Эффективность молибдена на кислой дерново-подзолистой почве. — В кн.: «Теоретические основы регулирования минерального питания растений». (Тезисы к совещанию.) М., 1964.
3. Адамс Дж. Р. и др. Жидкие азотные удобрения и их использование. М., «Колос», 1965.
4. Алексеев А. М. Водный режим растений и влияние на него засухи. Казань, Таткнигоиздат, 1948.
5. Алексеев А. М., Пахомова Г. И. О связи водного режима с физико-химическими свойствами высокополимерных компонентов протоплазмы. — Физиол. растений, 1965, т. 12, вып. 1.
6. Алов А. С. Соотношение азота и калия в питании зерновых культур в процессе роста. — Докл. ВАСХНИЛ, 1944, вып. 1.
7. Алов А. С. Факторы эффективности удобрений (обзор отечественной и зарубежной литературы за 1915—1965 гг.). Вып. 6. (32). Ч. 1. Биологические факторы эффективности удобрений, 1966.
8. Алпатыев А. В. Помидоры. М., «Московский рабочий», 1955.
9. Альтергот В. Ф. Самоотравление растительной клетки при высоких температурах как результат необратимого хода биохимических процессов. — Труды Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева, 1937, т. 1, вып. 2.
10. Альтергот В. Ф. Действие повышенных температур и физиологически активных соединений на растения. — Доклад-обобщение опубликованных научных работ, представленных на соискание ученой степени доктора биол. наук. Новосибирск, Госиздат, 1965.
11. Амбарцумян М. А. Метод борьбы с отрицательным влиянием морозов и заморозков на многолетние культуры. — В кн.: «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960.
12. Ананьина В. М. Коллоидные изменения в растениях картофеля в связи с устойчивостью к заморозкам. — Физиол. растений, 1958, т. 5, вып. 1.
13. Ананьина В. М. Об устойчивости картофельного растения к заморозкам в условиях Мурманской области. — В кн.: «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960.
14. Андреенко С. С., Керечки Б. О влиянии пониженной температуры в зоне корней на некоторые физиологические процессы в растениях кукурузы. — ДАН СССР, 1966, т. 168, № 4.
15. Андреенко С. С., Титова З. В. Количественные изменения хлорофилла в листьях проростков кукурузы при разной температуре в зоне корней. — ДАН СССР. Нов. сер., 1957, т. 116, № 1.
16. Андреенко С. С., Титова З. В. Влияние пониженных температур в зоне корней кукурузы на интенсивность дыхания и активность ферментов. — Науч. докт. высшей школы. Биол. науки, 1959, № 2.
17. Андрес Р. Х. Влияние глубины посева и температуры на густоту стояния и мощность проростков сахарной кукурузы. — Сельское хоз-во за рубежом, 1954, № 4.
18. Арнон Д. И. Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема

фотосинтеза. — В кн.: «Механизм фотосинтеза». Труды V Междунар. биохим. конгресса. М., Изд-во АН СССР, 1962.

19. Артюшин А. М. и др. Минеральные удобрения и дозы их внесения. М., «Колос», 1967.

20. Аскинази Д. Л. Фосфорный режим почв. М., Изд-во АН СССР, 1948.

21. Афанасьева А. Л. Микробиологические процессы в почве в зависимости от условий агротехники. — В кн.: «Вопросы земледелия в Сибири» М., Сельхозгиз, 1956.

22. Бабушкин Л. Н. Метеорологические факторы и растение. Ташкент, Госиздат, 1959.

23. Баертуев А. А. Гречиха в Восточной Сибири. Улан-Удэ, 1961.

24. Бакуменко Н. И. Влияние заморозков на поглощение и метаболизм фосфора в растениях кукурузы. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.

25. Баранов П. А. Культура растений в крайних для жизни условиях высокогорной пустыни Памира. — Яровизация, 1937, № 4—5.

26. Баранникова З. Д. Условия прохождения третьей стадии развития овса. — Зап. ЛСХИ, 1956, вып. 11.

27. Баранникова З. Д. Температура и качество света как фактора прохождения третьей стадии у овса. — Зап. ЛСХИ, 1958, вып. 13.

28. Баславская С. С., Трубецкова О. М. Практикум по физиологии растений. М., Изд-во МГУ, 1964.

29. Белозеров А. Т., Дергачев К. В. Пути повышения урожайности яровой пшеницы в Красноярском крае. Красноярск, 1960.

30. Биологический азот и его роль в земледелии. М., «Наука», 1967.

31. Брежнев Д. Д. Томаты. Л., «Колос», 1964.

32. Бубнов П. С. Отношение зернобобовых к теплу и свету. Автореф. дисс. М., 1949.

33. Будыкина Н. П. Влияние кратковременных заморозков на рост, развитие и урожай картофеля. Тезисы докл. науч. конф. Петрозаводского ун-та. Петрозаводск, 1967.

34. Будыкина Н. П. и др. Сравнительная заморозкоустойчивость полевых культур. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам почвы и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.

35. Бузанов И. Ф. Агробиологические свойства сахарной свеклы. Киев, Изд-во УАСХН, 1960.

36. Бузлукова Е. И. Динамика подвижных форм азота в почвах Иркутской области. — Материалы по исследованию почв Иркутской области. вып. 27. Сер. биол. Иркутск, 1961.

37. Буткевич В. В. Температура почвы и влияние удобрений на урожай и качество яровой пшеницы. — ДАН СССР, 1937, т. 17, № 11.

38. Бухман В. А. К вопросу превращения форм азота в торфяно-болотистых почвах Карелии. — Изв. Карельского и Кольского филиалов АН СССР, 1958, № 4.

39. Бухман В. А., Погодина Т. Н. Влияние температуры и влажности почвы на динамику форм азота. В кн.: «Вопросы физиологии и экологии растений в условиях Севера». Петрозаводск, Госиздат, 1960.

40. Бухман В. А., Цыба М. М. Агрохимические свойства и плодородие торфяных почв Карелии. Петрозаводск, Карельское кн. изд-во, 1967.

41. Вавилов Н. И. Проблемы северного земледелия. — В кн.: Вавилов Н. И. Избр. труды, т. 5. М., «Наука», 1965.

42. Важенин И. Г. Проблемы фосфатов в почвах Забайкалья. — Тезисы докл. к конференции почвоведов Сибири и Дальнего Востока. Горно-Алтайск, 1962.

43. Важенин И. Г., Важенина Е. А. О некоторых особенностях плодородия почв Забайкалья. — Труды I Сибирской конференции почвоведов. Красноярск, 1962.

44. Вартапетян Б. Б., Курсанов А. Л. Обмен воды тканей расте-

ний с жидкой и парообразной водой наружной среды. — Физиол. растений, 1961, т. 8, вып. 5.

45. Вахмистров Д. Б. Современные представления о механизмах первичного поглощения солей растениями. — Агрохимия, 1966, № 11.

46. Вахмистров Д. Б. О двух механизмах избирательности при поглощении растениями элементов минерального питания. — Физиол. растений, 1966, т. 13, вып. 5.

47. Вахмистров Д. Б. К вопросу о функции свободного пространства корней растений. Сравнительное изучение поглотительной способности клеток корня ячменя. — Физиол. растений, 1967, т. 14, вып. 1.

48. Вахмистров Д. Б. Исследование механизмов поглощения солей растениями. — Агрохимия, 1968, № 1.

49. Вередченко Ю. П. Агрофизическая характеристика почв центральной

50. Вильдфлуш Р. Т. Биохимические основы питания растений и применения удобрений. Автореф. дисс. Минск, 1954.

51. Вильчинский М. Е. Агроэкономическая эффективность аммиачной воды в Иркутской области. Иркутск, Восточносиб. кн. изд-во, 1967.

52. Винтер А. К. Влияние заморозков на важнейшие показатели водного режима и некоторые свойства протоплазмы белков. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.

52а. Винтер А. К., Метлякова А. Д. Некоторые изменения в сосудисто-проводящей системе после заморозка как одна из причин нарушения водного режима растений. Информ. бюлл., вып. 4. Иркутск, 1969.

53. Виткевич В. И. Сельскохозяйственная метеорология. М., Сельхозгиз, 1960.

54. Воробьев В. А. Усвоение бобовыми азота атмосферы при пониженных температурах и заморозках. Автореф. дисс. Иркутск, 1967.

55. Воробьев В. А. Эффективность молибдена под бобовые в зависимости от доз связанного азота при различной температуре почвы и заморозках. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.

56. Воробьев В. А., Полевой В. В. Влияние гибберелловой кислоты на прорастание и рост бобовых в зависимости от температуры и влажности почвы. — В кн.: «Регуляторы роста растений». М., «Наука», 1964.

57. Воронова А. Е. Новый способ выращивания теплолюбивых культур. Курган, «Красный курган», 1950.

58. Воронова А. Е. Закалка семян переменными температурами. — Сборник науч. работ Курганского с.-х. ин-та, 1954, № 2.

59. Воронова А. Е. Закалка семян и рассады теплолюбивых культур. — Овощеводство, 1958, № 3.

60. Выхребенцева Э. И. Влияние калия на использование фосфора в метаболизме корней. — Физиол. растений, 1963, т. 10, вып. 1.

61. Гаврилова Л. Г. Влияние температуры на поступление воды через корни высших растений. — Изв. Глав. бот. сада АН СССР, 1923, т. 22, вып. 1.

62. Гаврилова Л. Г. Влияние температуры на поглощение воды корнями высших растений. — Изв. Глав. бот. сада, 1924, т. 23, вып. 1.

63. Гаврилова Л. Г. Влияние температуры на поглощение воды корнями высших растений. — Изв. Глав. бот. сада, 1926, т. 25, вып. 2.

64. Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и способы ее повышения. — Труды Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева, 1946, т. 5, вып. 1.

65. Генкель П. А., Кушниренко С. В. Холодостойкость растений и термические способы ее повышения. М., «Наука», 1966.

66. Генкель П. А., Марголина К. П. О физиологических особенностях, повышающих устойчивость зерновых культур против заморозков. — ДАН СССР, 1952, т. 85, № 5.

67. Геращенко О. А., Федоров В. Г. Тепловые и температурные измерения. Киев, «Наукова Думка», 1965.

68. Германов Б. Ф. Об устойчивости семян зерновых культур к низким температурам. — Вестн. с.-х. науки, 1963, № 9.

69. Гжесюк С. Некоторые особенности прохождения световой стадии

у проса. — Зап. ЛСХИ, 1958, вып. 13.

70. Голодрига П. Я., Киреева Л. К. Формы воды и морозостойчивость у разных сортов винограда. — *Агробиология*, 1964, № 6.

71. Гольцберг И. А. Агроклиматическая характеристика заморозков в СССР и методы борьбы с ними. Л., Гидрометеиздат, 1961.

72. Гребенников С. Д. Яровая пшеница в Сибири. Новосибирск, 1949.

73. Гриф В. Г. О возможности синтеза нуклеиновых кислот и белка при низких температурах. — *Цитология*, 1966, т. 8, № 5.

74. Гудцев Э. И. Влияние молибдена на урожай бобовых культур. В кн.: «Химизация сельского хозяйства Башкирии за 1962—1963 гг.». Вып. 4—5. Уфа, 1963.

75. Гукова М. Н. Усвоение азота бобовыми растениями при различной температуре почвы. — *Докл. ТСХА*, 1960, вып. 57.

76. Гулидова И. В., Микулович Т. П. Приспособление растений к пониженным температурам и фосфорное питание. — *Агрохимия*, 1964, № 6.

77. Гунар И. И. и др. Зависимость холодостойкости кукурузы от соотношения калия к кальцию в питательном растворе и в растении. — *Изв. ТСХА*, 1959, № 5.

78. Гусев Н. А. Некоторые закономерности водного режима растений. М., Изд-во АН СССР, 1959.

79. Гусев Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л., Изд-во АН СССР, 1960.

80. Гусев Н. А. О характеристике состояния воды в растениях. — *Физиол. растений*, 1962, т. 9, вып. 4.

81. Гусейнов Р. К. Влияние внесения азота и фосфора в различных соотношениях на содержание форм фосфорных соединений в растениях. — *ДАН АзССР*, 1953, т. 9, № 3.

82. Дадыкин В. П. О набухании семян в мерзлой почве. — *ДАН СССР*, 1951, т. 27, № 2.

83. Дадыкин В. П. Температура почвы как один из факторов, определяющих эффективность удобрений. — *Почвоведение*, 1951, № 9.

84. Дадыкин В. П. Особенности поведения растений на холодных почвах. М., Изд-во АН СССР, 1952.

85. Дадыкин В. П. и др. О зависимости оптических свойств листьев растений от удобрений почвы. — *ДАН СССР*, 1959, т. 128, № 6.

86. Данович К. Н. Рост и развитие кукурузы в Восточной Сибири. Автореф. дисс. Иркутск, 1962.

87. Данько В. И. Особенности возделывания кормовых бобов в лесостепной зоне Украины. — В кн.: «Кормовые бобы». М., Сельхозгиз, 1962.

88. Действие азота, фосфора и калия на урожай полевых культур по районам СССР. Под ред. Л. Л. Балашова. М., 1932, (Труды НИУИФ. Вып. 86).

89. Демиденко Т. Т., Барина Р. А. Влияние температуры на поступление питательных элементов в яровую пшеницу. — *ДАН СССР*, 1940, т. 26, № 4.

90. Демиденко Т. Т., Голле В. П. Влияние температуры почвы на урожай и поступление питательных элементов в подсолнечник. — *ДАН СССР*, 1939, т. 25, № 4.

91. Демолон А. Рост и развитие культурных растений. М., Сельхозгиз, 1961.

92. Дерюгина В. Н. Яровая пшеница в Бурят-Монгольской АССР. Улан-Удэ, 1947.

93. Джеймс. Дыхание растений. М., Изд-во иностран. лит-ры, 1956.

94. Доросникий Л. М. и др. О роли клубеньковых бактерий в азотном питании бобовых растений. — *Агробиология*, 1960, № 4.

95. Дохунаев В. Н. Исследование корневых систем некоторых растений Центральной Якутии в разных экологических условиях. Автореф. дисс. Л., 1963.

96. Дроздов С. Н. и др. Устойчивость яровой пшеницы против заморозков. — *Труды Карельского филиала АН СССР*, 1964, т. 37.

97. Дроздов С. Н. и др. Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические и экологические процессы у яровой пшеницы. — В кн.: «Вопросы физиологии и экологии растений в условиях Севера». Петрозаводск, 1960.

98. Дроздов С. Н. и др. Влияние заморозков на некоторые физиологические процессы яровой пшеницы. — Труды Карельского филиала АН СССР, 1964, т. 37.
99. Дроздов С. Н. и др. К методике изучения заморозкоустойчивости полевых культур. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.
100. Дубинский Г. П. и др. Метеорология. Л., Гидрометеоздат, 1965.
101. Дульбинская Д. А. Динамика форм фосфора в процессе прорастания семян пшеницы при низких температурах почвы. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1965, № 8, вып. 2.
102. Дульбинская Д. А. Влияние низкой температуры на некоторые стороны энергетического обмена в молодых проростках кукурузы. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.
103. Егоров А. Д. Химический состав кормовых растений Якутии. М., Изд-во АН СССР, 1960.
104. Елисеев Э. И. Зависимость морозостойкости плодовых растений от направления окислительно-восстановительных процессов в тканях. — Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1965, т. 37, вып. 1.
105. Елсуков М. П. О сокращении вегетационного периода у кормовых бобов. — В кн.: «Кормовые бобы». М., Сельхозгиз, 1962.
106. Елькина Е. Л. Полевая всхожесть семян кукурузы. — Сельск. хоз-во Сибири, 1961, № 5.
107. Енилеев Х. Х. Холодостойкость хлопчатника и пути ее повышения. Ташкент, Изд-во АН УзССР, 1955.
108. Ермилов Г. Б. Полевая всхожесть семян и причины ее снижения. М., Сельхозгиз, 1960.
109. Жарикова Л. Д. Кормовые бобы в Омской области. М., Сельхозгиз, 1962.
110. Жемчужников Е. А., Васильев И. М. Влияние температуры почвы на транспирацию у пшениц. — Труды Северокавказской ассоциации и.-и. ин-тов, вып. 1. Ростов-на-Дону, 1927.
111. Жизневская Г. Я. Усвоение нитратного азота растениями ячменя, кормовых бобов и люпина при различных условиях снабжения молибденом, медью и азотом. — В кн.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Киев, 1963.
112. Жолкевич В. Н. Физиологическое изучение отношения некоторых теплолюбивых и холодостойких растений к низким положительным температурам. Автореф. дисс. М., 1952.
113. Жолкевич В. Н. К вопросу о причинах гибели растений при низких положительных температурах. — Труды Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева, 1955, № 9.
114. Жолкевич В. Н. О некоторых проблемах биоэнергетики. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1963, № 4.
115. Жолкевич В. Н. и др. Последствие охлаждения на эффективность дыхания листьев огурцов. — Физиол. растений, 1962, т. 9, вып. 3.
116. Журбицкий З. И. Физиологические и агрохимические основы применения удобрений. М., Изд-во АН СССР, 1963.
117. Журбицкий З. И. Влияние внешних условий на минеральное питание растений. — Агрохимия, 1965, № 3.
118. Журбицкий З. И., Штраусберг Д. В. Влияние температуры на поглощение фосфора и кальция растениями. — ДАН СССР, 1954, т. 96, № 5.
119. Жучилин Л. И., Зельберг Г. Л. Влияние суточных колебаний температуры воздуха на продуктивность яровой пшеницы в связи с ее различной влагообеспеченностью. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.
120. Зайцев В. В., Степанова М. М. Опыт тепловой мелиорации в Заполярье. Норильск, 1958.
121. Зайцева М. Г., Позднякова В. А. Некоторые особенности почвенного питания растений на Крайнем Севере. — ДАН СССР, 1961, т. 138, № 5.

122. Зайцева М. Г. и др. Обмен веществ у пшениц в связи с условиями питания на Крайнем Севере. — В кн.: «Растение и среда». Вып. 4. М., Изд-во АН СССР, 1962.
123. Захман Л. М. Влияние повышенных доз минеральных удобрений на урожай и фотосинтез сельскохозяйственных культур на Крайнем Севере. Автореф. дисс. Л., 1962.
124. Захарова А. Ф. Радиационный режим северных и южных склонов различной крутизны на различных широтах. — В кн.: «Климатология». Изд-во ЛГУ, 1958.
125. Иванов П. К. Яровая пшеница. М., Сельхозгиз, 1948.
126. Иванов С. М. Отношения яровых культур к пониженным температурам. — Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. Сер. 3, 1935, № 6.
127. Исакова А. А., Краснова Е. М. Водяной рис в Костромской области. Кострома, 1953.
128. Калинин А. Д. Влияние минерального азота на эффективность симбиоза клубеньковых бактерий с бобовыми растениями. — В кн.: «Роль микроэлементов в питании растений и повышении эффективности удобрений». Л., «Колос», 1965.
129. Карлсон Дж., Аткинс Р. Влияние низких температур на жизнеспособность семян и развитие проростков сорго. — Сельск. хоз-во за рубежом, 1961, № 7.
130. Кетчeson Дж. В. Влияние температуры почвы на потребность молодых растений кукурузы в фосфоре. — Сельск. хоз-во за рубежом, 1957, № 11.
131. Климашевский Э. Л. Питание кукурузы на дерново-подзолистых почвах. М., «Наука», 1964.
132. Климашевский Э. Л. Физиологические особенности корневого питания разных сортов кукурузы в нечерноземной полосе. М., «Наука», 1966.
133. Климов М. Г. Почвенная влага и прорастание семян. — Земледелие, 1964, № 8.
134. Клиндаре А. Я. Влияние бора и молибдена на эффективность симбиоза клубеньковых бактерий гороха. — Труды Ин-та микробиологии АН ЛатвССР, 1963, вып. 18.
135. Клиндаре А. Я., Клиндаре И. Я. Влияние бора и молибдена на симбиоз клубеньковых бактерий гороха. — Изв. АН ЛатвССР, 1965, № 8.
136. Ковровцева С. А. Влияние типа почвы и влажности на рост и размножение клубеньковых бактерий. — Труды Всесоюз. ин-та с.-х. микробиологии, 1933, № 5.
137. Козлов И. В. О влиянии связанных соединений азота на азотфиксирующую активность клубеньковых бактерий. — Вестн. с.-х. науки, 1962, № 2.
138. Колобкова Е. В., Кудряшова Н. А. О тормозителях прорастания семян. — Труды Глав. бот. сада АН СССР, 1960, вып. 7.
139. Колосков П. И. Почвенная климатология. — Почвоведение, 1946, № 3.
140. Колосков П. И. Поглощительная деятельность корневых систем растений. М., Изд-во АН СССР, 1962.
141. Колоша О. И., Решетникова Т. П. Влияние температуры на содержание макроэргического фосфора в узлах кущения и морозостойкость озимой пшеницы. — В кн.: «Рост и устойчивость растений». Вып. 3. Киев, «Наукова Думка», 1963.
142. Комулайнен А. А., Лавриненко Е. П. Влияние пониженной температуры почвы на фотосинтез и дыхание растений. — В кн.: «Вопросы физиологии и экологии растений в условиях Севера». — Труды Карельского филиала АН СССР, 1960, вып. 28.
143. Корнеев Н. А. и др. Влияние молибдена на урожай кормовых бобов в условиях Владимирской области. — Докл. ТСХА, 1960, вып. 57.
144. Коробцев И. И. Нормы высева пшеницы в Иркутской области. Иркутск, Восточносибирск. кн. изд-во, 1956.
145. Коровин А. И. Опыт регулирования длины вегетационного периода растений в условиях Северного Предуралья. — Труды Соликамской с.-х. опытной станции, 1953, т. 1.

146. Коровин А. И. О влиянии пониженной температуры почвы на формирование урожая яровой пшеницы. — ДАН СССР, 1954, т. 94, № 6.
147. Коровин А. И. О влиянии пониженной температуры почвы на эффективность некоторых форм и доз минеральных удобрений. — ДАН СССР, 1957, т. 115, № 6.
148. Коровин А. И. Особенности формирования урожая в условиях Севера в связи с пониженными температурами. — Труды Соликамской с.-х. опытной станции, 1958, т. 2.
149. Коровин А. И. Методы изучения влияния пониженной температуры почвы на растения. — Физиол. растений, 1958, т. 5, вып. 1.
150. Коровин А. И. Температура почвы и растение на Севере. Петро-заводск, Госиздат, 1961.
151. Коровин А. И. Влияние температуры почвы на урожай и физиологические процессы растений в условиях Севера. — В кн.: «Растение и среда». Вып. 4. М., Изд-во АН СССР, 1962.
152. Коровин А. И. О роли крайних и неблагоприятных условий среды в эффективности применяемых удобрений. — 2-я конференция физиологов и биохимиков растений Сибири и Дальнего Востока. (Тезисы докладов). Иркутск, 1964.
153. Коровин А. И. О роли температуры почвы в минеральном питании растений и эффективности удобрений. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол. и мед. наук, 1965, № 8, вып. 2.
154. Коровин А. И. Регулирование длины вегетационного периода и повышение урожайности сельскохозяйственных культур на Севере. — Труды Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1965, вып. 5.
155. Коровин А. И., Бакуменко Н. И. Изменения в фосфорном обмене у растений при заморозках в начале вегетации. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол. и мед. наук., 1968, № 15, вып. 3.
156. Коровин А. И., Бакуменко Н. И. Поглощение и превращение фосфора в корнях растений при заморозках в начале вегетации. — Физиол. растений, 1969, т. 16, вып. 3.
157. Коровин А. И., Барская Т. А. Влияние температуры почвы на дыхание и активность окислительных ферментов у холодоустойчивых и теплолюбивых растений. — Физиол. растений, 1962, т. 9, вып. 4.
158. Коровин А. И., Винтер А. К. Действие и последствия заморозков на водный режим растений. — С.-х. биология, 1968, № 4.
159. Коровин А. И. и др. Термовегетационные камеры с регулированием температуры почвы и воздуха для опытов с растениями. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1964, № 12, вып. 3.
160. Коровин А. И., Воробьев В. А. Влияние низкой температуры почвы в начале вегетации на рост бобовых и образование клубеньков на их корнях. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1964, № 8, вып. 2.
161. Коровин А. И., Воробьев В. А. Последствие низкой температуры почвы и заморозков на размеры азотфиксации у кормовых бобов в зависимости от доз азотных удобрений и молибдена. — Агрохимия, 1965, № 12.
162. Коровин А. И., Воробьев В. А. О влиянии низких температур почвы в начале вегетации на азотфиксацию азота в зависимости от доз азотных удобрений. — Физиол. растений, 1965, т. 12, вып. 6.
163. Коровин А. И., Воробьев В. А. Действие и последствие низких температур почвы и заморозков на начало и продуктивность азотфиксации у бобовых. — ДАН СССР, 1966, т. 166, № 6.
164. Коровин А. И., Воробьев В. А. Температура почвы и усвоение бобовыми азота атмосферы. — Физиол. растений, 1967, т. 14, вып. 1.
165. Коровин А. И., Глянько А. К. Поглощение аммонийного и нитратного азота в зависимости от температуры. — ДАН СССР, 1968, т. 180, № 6.
166. Коровин А. И., Глянько А. К. О влиянии пониженной температуры на восстановление нитратов в корнях растений. — Физиол. растений, 1968, т. 15, вып. 6.
167. Коровин А. И., Глянько А. К. Поглощение и усвоение растениями аммонийного и нитратного азота в зависимости от температуры в зоне корневой. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1969, № 5, вып. 1.

168. Коровин А. И., Дохунаев В. Н. Некоторые данные о корневых системах растений в районе г. Якутска. — Учен. зап. Якутского гос. ин-та, 1957, вып. 3.
169. Коровин А. И. и др. Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы у яровой пшеницы. — ДАН СССР, 1961, т. 136, № 4.
170. Коровин А. И., Дульбинская Д. А. Влияние низкой температуры почвы на содержание фракций фосфора и белкового азота в молодых растениях пшеницы и кукурузы. — Изв. АН СССР. Сер. биол. и мед. наук, 1965, № 12, вып. 3.
171. Коровин А. И., Дульбинская Д. А. Особенности фосфорного и азотного питания кукурузы в период посев—всходы при низкой температуре. — Агрохимия, 1968, № 2.
172. Коровин А. И., Жучилин Л. И. Особенности развития яровой пшеницы при колебаниях температуры в зоне узла кущения. — С.-х. биология, 1966, т. 1, № 5.
173. Коровин А. И., Жучилин Л. И. Развитие и продуктивность яровой пшеницы при охлаждении зон узла кущения и корневых окончаний. — С.-х. биология, 1969, т. 4, № 1.
174. Коровин А. И., Коровина З. И. Влияние пониженной температуры почвы и ее влажности в разные периоды онтогенеза на рост и развитие растений. — Изв. Карельского и Кольского филиала АН СССР, 1958, № 2.
175. Коровин А. И., Коровина З. И. Влияние пониженных температур на рост, развитие и урожай растений в условиях Севера. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 3.
176. Коровин А. И., Курец В. К. Усовершенствование метода получения различных температур почвы для опытов с растениями. — Изв. Карельского и Кольского филиала АН СССР, 1959, № 4.
177. Коровин А. И. и др. Влияние температуры в зоне корней на поглощение растениями элементов минерального питания. — ДАН СССР, 1968, т. 183, № 1.
178. Коровин А. И., Новичкая Ю. Е. Действие и последствие низких температур почвы на транспирацию растений. — Физиол. растений, 1962, т. 9, вып. 2.
179. Коровин А. И. и др. Влияние высоких доз фосфорных и азотных удобрений на интенсивность фосфорно-азотного обмена в начале вегетации и конечную продуктивность кукурузы. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол. и мед. наук, 1966, № 12, вып. 3.
180. Коровин А. И., Попов С. Р. О последствии заморозка на конечный урожай растений. — Изв. СО АН СССР, Сер. биол. и мед. наук, 1967, № 15, вып. 3.
181. Коровин А. И. и др. О последствии заморозков на конечную продуктивность сельскохозяйственных растений. — Метеорология и гидрология, 1968, № 9.
182. Коровин А. И. и др. Влияние температуры почвы на усвоение растениями фосфора. — ДАН СССР, 1961, т. 137, № 2.
183. Коровин А. И. и др. Физиологическая роль низкой температуры почвы в снижении полевой всхожести семян. — С.-х. биология, 1966, т. 4, № 2.
184. Коровин А. И., Фролов И. Н. Влияние калия и кальция на устойчивость гречихи к низким температурам почвы и заморозкам в начале вегетации. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол. и мед. наук, 1968, № 15, вып. 3.
185. Коровин А. И., Фролов И. Н. Локальное влияние низких температур в зоне корней и надземных органов на поглощение и распределение элементов минерального питания между органами. — Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1969, № 7.
186. Коровин А. И., Черных З. П. Влияние минерального питания на устойчивость рассады томатов к заморозкам. — Химия в сельском хозяйстве, 1968, № 2.
187. Коровина З. И. Рельеф местности и его влияние на водный и температурный режим и поведение сельскохозяйственных растений в условиях Северного Предуралья. — Труды Солликамской с.-х. опытно-станции, 1958, т. 2.
188. Корсакова М. П., Конокотина А. Г. Минеральное питание

бобового растения и усвоение азота. — Труды Всесоюз. ин-та с.-х. микробиологии, 1936, вып. 2.

189. Коссович П. С. Развитие корней в зависимости от температуры почвы в первый период роста растений. — Опытная агрономия, 1903, т. 4.

190. Коссович П. С. Влияние развития растений при низкой почвенной температуре в первый период роста на испаряющую способность. — Опытная агрономия, 1906, т. 7, кн. 1.

191. Крафтс А. К. и др. Вода и ее значение в жизни растений. М., Изд-во иностр. лит-ры, 1951.

192. Кретович В. Л. и др. Превращение дикарбоновых аминокислот в созревающих и прорастающих семенах пшеницы. — В кн.: «Биохимия зерна». Вып. 1. М., 1951.

193. Крылова Н. Б. Влияние молибдена на азотфиксацию. — Докл. ТСХА, 1962, вып. 64.

194. Крячунас И. В., Будвитенс В. П. Опыт выращивания кормовых бобов в Литовской ССР. — В кн.: «Кормовые бобы». М., Сельхозгиз, 1962.

195. Кудеяров В. Н. Азотный режим и урожайность. Автореф. дисс. М., 1965.

196. Кузнецова А. И. Агрохимическая характеристика почв Иркутской области. Иркутск, Восточносиб. кн. изд-во, 1964.

197. Кузнецова А. И. и др. К вопросу использования вегетационного метода исследования для определения потребности почв в удобрениях. — В кн.: «Вопросы научного земледелия в Иркутской области». Иркутск, 1965.

198. Кузьмин В. П. Селекция на качество. — Сельская жизнь, 1967, 1 апреля, № 77.

199. Кулаева и др. Пути первичного усвоения аммонийного азота в корнях тыквы. — Физиол. растений, 1957, т. 4, вып. 6.

200. Кулешов Н. Н. Проблема всходов в Сибири. — ДАН СССР, 1946, т. 51, № 3.

201. Кулешов Н. Н. О методах полевого и лабораторного изучения периода посев—всходы. — ДАН СССР, 1947, т. 53, № 1.

202. Кулешов Н. Н. Произрастание яровой пшеницы на полях Омской области. Омск, 1947.

203. Кулешов Н. Н. и др. Влияние повреждения зерна пшеницы и ржи заморозками на его посевные качества — Изв. Восточносиб. с.-х. ин-та, 1935, вып. 1.

204. Кулиба Н. И. Полевая всхожесть семян. — Кукуруза, 1964, № 5.

205. Кулик М. С. Погода и минеральные удобрения. Л., Гидрометеонздат, 1966.

206. Кулик М. С. Эффективность минеральных удобрений в различных почвенно-климатических зонах СССР. — Тезисы докл. на 1-ом заседании секции агроклиматологии (2—5 апреля 1968). (Ин-т экспериментальной метеорологии). Обнинск, 1968.

207. Курец В. К. Установки искусственного климата для опытов с растениями. М., «Наука», 1969.

208. Курец В. К., Дроздов С. Н. Вегетационная камера с внешним освещением. — С.-х. биология, 1966, т. 1, № 6.

209. Курец В. К. и др. Моделирование заморозков в опытах с растениями. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.

210. Курец В. К., Коровин А. И. Термоплощадка для опытов с растениями. — Агрохимия, 1967, № 3.

211. Курец В. К., Коровин А. И. Станция искусственного климата (фитотрон) Сибирского ин-та физиологии и биохимии растений. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.

212. Курец В. К. и др. Переоборудование торговой холодильной камеры НКР-1 в камеру искусственных заморозков для опытов с растениями. — Агрохимия, 1966, № 5.

213. Куркаев В. Т., Голов В. И. Эффективность молибдена под сою на почвах Дальнего Востока. Новосибирск, 1964.

214. Курсанов А. Л. Корневая система растений как орган обмена веществ. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1957, № 6.
215. Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растении. — XX Тимирязевское чтение. М., Изд-во АН СССР, 1960.
216. Курсанов А. Л., Выскребенцева Э. И. Первичное включение фосфора в метаболизм корней. — Физиол. растений, 1960, т. 7, вып. 3.
217. Курсанов А. Л., Кулаева О. Н. Обмен органических кислот в корнях тыквы. — Физиол. растений, 1957, т. 4, вып. 4.
218. Ладейщиков Н. Засуха и заморозки в Иркутской области. — В кн.: «Климат и сельское хозяйство Иркутской области». Иркутск, 1949.
219. Ладейщиков Н., Остроумов С. Климат и сельское хозяйство области. Иркутск, 1949.
220. Ладонина Т. П. Влияние условий минерального питания на поглотельную деятельность корневой системы растений. Автореф. дисс. М., 1967.
221. Лебединцева Е. В. Опыты изучения вододерживающей способности у растений в связи с их засухо- и морозоустойчивостью. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1930, т. 23, вып. 2.
222. Лекции по сельскохозяйственной метеорологии. Под ред. М. С. Кулика и В. В. Синельщикова. Л., Гидрометеиздат, 1966.
223. Лимарь Р. С. Влияние почвенной температуры на рост, развитие и урожай овса при различном минеральном питании. Автореф. дисс. Л., 1954.
224. Лупинович И. С. К вопросу о преобладании природы торфяно-болотных почв БССР. — Изв. АН БССР, 1951, № 6.
225. Люндегорд Г. Влияние климата и почвы на жизнь растений. М., Сельхозгиз, 1937.
226. Маджарова Д. Влияние закалки семян и рассады на холодостойкость, скороспелость и урожайность томатов. — Агробиология, 1962, № 5.
227. Мазилкин И. А. Микробиологическая характеристика дерново-лесных почв Центральной Якутии. — Труды Ин-та биол. Якутского фил. АН СССР, 1955, вып. 1.
228. Мазилкин И. А. и др. Защита кукурузы от гибели в холодных почвах. — Сельское хоз-во Башкирии, 1960, № 3.
229. Мазилкин И. А. и др. Всхожесть семян кукурузы в холодных почвах. — В кн.: «Физиологические основы повышения устойчивости растений и полевой всхожести семян». М., «Наука», 1967.
230. Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. М., Сельхозгиз, 1958.
231. Максимов С. А. Погода и сельское хозяйство. Л., Гидрометеиздат, 1965.
232. Малиновский Б. А. Горох в Иркутской области. Иркутск, 1961.
233. Мальцев В. Т. Динамика подвижных форм азота в полях севооборота на дерново-карбонатной почве в Иркутской области. Автореф. дисс. Иркутск, 1966.
234. Маркаданов И. Ф., Арбатская А. П. Накопление и сохранение нитратного азота в серых лесных почвах. — Информ. бюлл., вып. 2. Иркутск, 1968.
235. Меерсон Г. М. К вопросу о накоплении биологического азота при культуре бобовых трав. — Химизация соц. земледелия, 1939, № 6.
236. Менкина Р. А. Исследования над клубеньковыми бактериями. Влияние почвы и различных рас клубеньковых бактерий на сою. — Труды ин-та, с.-х. метеорол., 1931, т. 4, вып. 3.
237. Миддендорф А. Ф. Путешествие на Север и Восток Сибири. Ч. 1, отд. 4. СПб, 1867.
238. Михайлова Н. И. Тепловой режим почв Европейской части СССР в теплый период года. — Труды УкрНИГМИ, 1956, вып. 6.
239. Мишустин Е. Н. Микроорганизмы и плодородие почвы. М., Изд-во АН СССР, 1956.
240. Мишустин Е. Н., Шильникова В. К. Биологическая фиксация атмосферного азота. М., «Наука», 1968.
241. Мищенко З. А. Суточный ход температуры воздуха и его агроклиматическое значение. Л., Гидрометеиздат, 1962.

242. Можаяев Н. И., Заботина Е. И. Полевая всхожесть, сроки сева и холодный метод определения всхожести семян кукурузы. — Труды Красноярского н.-и. ин-та сельск. хоз-ва, 1963, т. 2.
243. Молчанов А. А. Лес и климат. М., Изд-во АН СССР, 1961.
244. Мурия Х. А. О развитии озимой ржи после световой стадии. — Зап. ЛСХИ, 1956, вып. 11.
245. Мусаханов А. Н. Влияние микроэлементов и способов их внесения на урожай кормовых бобов. — Докл. ВАСХНИЛ, 1964, № 3.
246. Научные отчеты Соликамской с.-х. опытной станции за 1928—1958 гг.
247. Незговоров Л. А., Соловьев А. К. Холодостойкость прорастающих семян и патогенность почвы. — Физиол. растений, 1957, т. 4, вып. 6.
248. Незговоров Л. А., Соловьев А. К. Холодостойкость растений и патогенность почвы. — Физиол. растений, 1958, т. 5, вып. 5.
249. Незговоров Л. А., Соловьев А. К. Повышение морозостойкости растений уменьшением патогенности микроорганизмов холодных почв. — В кн.: «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960.
250. Неклюдов Б. М. Эффективность применения молибдена на бобовых культурах. — Труды Горьковской опытной станции, 1959.
251. Нестерова Е. И. Влияние температурных и световых условий на число зерен в колосе яровой пшеницы. — ДАН СССР, 1939, т. 24, № 8.
252. Нечаева Е. И. Влияние минеральных удобрений на урожай пшеницы и картофеля в Центральной Якутии. Автореф. дисс. М., 1968.
253. Никифоров Ю. Н. Горох в занятом пару. — В кн.: «Горох», М., Сельхозгиз, 1962.
254. Ничипорович А. А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. Тимирязевские чтения, т. 15. М., Изд-во АН СССР, 1956.
255. Новиков В. А. Исследования над холодостойкостью растений. — Журн. опытно-агрон. Юго-Востока, 1928, т. 6, № 6.
256. Новиков В. А. Отношение яровых посевов к весенним заморозкам. — Журн. опытно-агрон. Юго-Востока, 1931, т. 9, № 2.
257. Новиков В. А. Третья и четвертая стадия развития. — Зап. ЛСХИ, 1956, вып. 11.
258. Новиков В. А. Физиология растений. М., Сельхозгиз, 1961.
259. Новиков В. А., Бурень В. М. Температурные условия прохождения третьей стадии развития у пшеницы. — Зап. ЛСХИ, 1965, т. 90, вып. 5.
260. Новиков В. А., Баранникова З. Д. Температурные условия онтогенеза кукурузы и пшеницы. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.
261. Новицкая Ю. Е. Водный режим растений в зависимости от температуры почвы. — Труды Карельского филиала АН СССР, 1960, вып. 28.
262. Ногина Н. А. Почвы Забайкалья. М., «Наука», 1964.
263. Носатовский А. И. Пшеница. М., «Колос», 1965.
264. Остроумов С. Сельскохозяйственная оценка климата Иркутской области. — В кн.: «Климат и сельское хозяйство Иркутской области». Иркутск, 1949.
265. Павлова Е. С. О неусвояемой почвенной влаге. — Метеорология и гидрология, 1936, № 5.
266. Пальман В. И. Зависимость урожаев от температуры почвы. — Колыма, 1942, № 4.
267. Паницкая М. П. Влияние удобрений на динамику питательных веществ в почве и продуктивность пшеницы в лесостепной и подтаежной зонах Иркутской области. Автореф. дисс. Иркутск, 1967.
268. Панников В. Д. Почвы, удобрения и урожай. М., «Колос», 1964.
269. Панфилова Л. А. Зависимость урожая гороха от обработки семян молибденом. — Узб. биол. журн., 1965, № 1.
270. Пейве Я. В. Применение микроудобрений под кормовые бобы. — В кн.: «Кормовые бобы». М., Сельхозгиз, 1962.
271. Пейве Я. В., Микроэлементы и биохимия фиксации молекулярного азота и восстановление нитратов у растений. — Агрохимия, 1964, № 7.

272. Пейве Я. В. Биохимия микроэлементов и проблемы азотного питания растений. — Вестн. АН СССР, 1965, № 1.
273. Перкальский Ф. М. Яровая пшеница. М., Сельхозгиз, 1961.
274. Петербургский А. В. Обменное поглощение в почве и усвоение растениями питательных веществ. М., Сельхозгиз, 1959.
275. Петербургский А. В. Корневое питание растений. М., Россельхозгиз, 1964.
276. Петров А. П., Азимова Н. Г. Влияние температуры почвы на прорастание семян и появление всходов кукурузы. — Труды Казанского филиала АН СССР. Сер. биол., 1956, вып. 4.
277. Петросян А. П., Навосардян А. Г. Предельная влажность развития экотипов клубеньковых бактерий. — Микробиол. сб. АН АрмССР, 1956, вып. 9.
278. Пилипченко В. С. Полевая всхожесть и урожайность. Томск, 1959.
279. Писарев В. Е. Пшеница в Иркутской губернии. Иркутск, 1922.
280. Полярный А. И. Влияние на действие удобрений температуры почвы и некоторых других физических факторов. — Из результатов опытов и лаборатор. работ ТСХА. Вып. 16. Л., 1935.
281. Попкова М. П. Влияние удобрений на урожай и качество зерна пшеницы на почвах Иркутского зерносовхоза. Автореф. дисс. Иркутск, 1968.
282. Попов В. И. Физиологическое обоснование периодического питания растений. Автореф. дисс. Киев, 1950.
283. Попов С. Р. Особенности в азотном обмене у растений при заморозках. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.
284. Потапов Н. Г. Основные закономерности поглощения минеральных веществ корневой системой. — В кн.: «Физиология сельскохозяйственных растений». Изд-во МГУ, 1967.
285. Прикладов В. Н. Сила роста семян. Автореф. дисс. Омск, 1962.
286. Пробстинг Э. Л. Влияние температуры почвы на минеральное питание земляники. — Сельское хоз-во за рубежом, 1958, № 7.
287. Прозументикова Л. Т. Влияние молибдена на физиолого-биохимические показатели и урожай сои на лугово-бурых почвах Приморского края. Автореф. дисс. Иркутск, 1967.
288. Прокошев В. Н. Влияние удобрений на морозоустойчивость картофеля. — Труды Молотовского с.-х. ин-та, 1946, т. 1.
289. Прокошев В. Н. Повышение плодородия песчаных и супесчаных почв дерново-подзолистого типа. М., Изд-во АН СССР, 1952.
290. Проценко Д. Ф., Мишустина П. С. Холодостойкость кукурузы. Киев. Госсельхозиздат, 1962.
291. Прянишников Д. Н., Агрохимия. М., Сельхозгиз, 1940.
292. Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. М., Сельхозгиз, 1945.
293. Прянишников Д. Н. Поднятие земледелия на Севере как средство обеспечить кризис продовольствия и транспорта. Избр. соч. Т 4, 1955.
294. Пуриевич К. А. Физиологические исследования над дыханием растений. Киев, 1899.
295. Радченко С. И. Влияние температурного градиента на рост и развитие высших растений. — Эксперим. бот., сер. т. 4, вып. 4, 1940.
296. Радченко С. И. Температурные градиенты среды и растения. М.—Л., «Наука», 1966.
297. Размаев И. И., Попов С. Р. Последствие заморозков на растения. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1965, № 12, вып. 3.
298. Разумов В. И. Морозоустойчивость некоторых видов картофеля. — Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1935, т. 3, вып. 6.
299. Разумов В. И. Среда и развитие растений. Л.—М., Сельхозгиз, 1961.
300. Разумов В. И., Смирнова М. И. Яровизация сельскохозяйственных растений на Крайнем Севере. — В кн.: «Проблемы северного растениеводства». Вып. 4. 1934.

301. Разумов В. И., Смирнова М. И. Значение летнего ночного периода суток в полярных районах для развития растений. — Вестн. соц. земледелия, 1940, № 1.
302. Раскатов П. Б. Физиология растений с основами микробиологии. М., «Советская наука», 1954.
303. Рассел Э. Почвенные условия и рост растений. М., Изд-во иностр. лит-ры, 1955.
304. Ратнер Е. И. Минеральное питание и поглотительная способность почв. М., Изд-во АН СССР, 1950.
305. Ратнер Е. И. О влиянии азота на развитие растений и зависимости действия стимуляторов роста от условий минерального питания. — Труды Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева, 1954, т. 18, вып. 2.
306. Ратнер Е. И. Молибден и проблема биологического азота в земледелии. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1964, № 2.
307. Ратнер Е. И. Питание растений и применение удобрений. М., Изд-во АН СССР, 1965.
308. Регулирование внешней среды растений. М., Изд-во иностр. лит-ры, 1961.
309. Рейзенауер Г. Оценка двух способов применения молибденового удобрения под горох. — Сельское хоз-во за рубежом, 1964, № 3.
310. Репневская М. А., Курошева Т. Г. Влияние температурных условий на вытеснение подвижных форм фосфора и калия из почвы. — Агрехимия, 1967, № 9.
311. Ржавитин В. Н. Устойчивость разных сортов льна к весенним заморозкам и влияние последних на рост, развитие и урожай льна. — Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. Сер. 3, 1935, № 6.
312. Ржанов Т. С. Возделывание яровой пшеницы в Читинской области. Чита, 1949.
313. Ричардс С. Дж. и др. Температура почвы и развитие растений. — В кн.: «Физические условия почвы и растения». М., Изд-во иностр. лит-ры, 1955.
314. Родченко О. П. Влияние пониженной температуры на рост делением клеток. — В кн.: «Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения». М., «Наука», 1969.
315. Родченко О. П., Тарлинская Б. П. Деление и растяжение клеток при различной скорости роста корня кукурузы. — В кн.: «Рост и клеточная дифференцировка растений». М., «Наука», 1967.
316. Романова Л. С. Действие молибдена на урожай клевера и гороха при различных способах внесения. — В кн.: «Исследование почв и применение удобрений». М., 1964.
317. Руднев Г. В. Агрометеорология. Л., Гидрометеиздат, 1964.
318. Русинова Р. Уничтожение сорняков. — Сельское хоз-во Сибири, 1962, № 1.
319. Рынкс И. Н. Распределение аммиака в почве и влияние его на рост растений. — Изв. СО АН СССР, 1961, № 10.
320. Рынкс И. Н. Аммиачная вода и ее применение в Иркутской области. Иркутск, Восточносиб. кн. изд-во, 1965.
321. Рэкэр Э. Биоэнергетические механизмы. М., «Мир», 1957.
322. Сабинин Д. А. Минеральное питание растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
323. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955.
324. Салаяев Р. К. Электронно-микроскопические исследования «свободного пространства» клеток корня и его роль в поглощении воды. — ДАН СССР, 1964, т. 158, № 3.
325. Самохвалов Г. К. Влияние температуры внешнего раствора на поглощение фосфора корневыми системами растений. — Изв. АН СССР. Отд. матем. и естеств. наук, 1938, № 5—6.
326. Самохвалов Г. К. Минеральное питание как фактор индивидуального развития растений. Автореф. дисс. М., 1947.
327. Самохина З. Ф., Зихерман Х. Я. Влияние температурных условий на темпы развития яровой пшеницы после прохождения ими световой

стадии. — Докл. ВАСХНИЛ, 1941, вып. 9.

328. Самохина З. Ф. Рост и развитие яровой пшеницы в связи с типами погоды. — Селекция и семеноводство, 1948, № 6.

329. Самуилов Ф. Д., Ефремов Ю. Я. Изучение водного режима растений с помощью тяжелой воды (D_2O). — Физиол. растений, 1962, т. 9, вып. 4.

330. Самуилов Ф. Д., Ефремов Ю. Я. Изучение водообмена и состояния воды в растениях с помощью тяжелой воды (D_2O). — Изв. Казанского филиала АН СССР. Сер. биол., 1963, вып. 8.

331. Самыгин Г. А. Образование льда внутри клеток. — Физиол. растений, 1966, т. 13, вып. 5.

332. Самыгин Г. А. О характере повреждения плазмолизированных протопластов при образовании в них льда. — Цитология, 1967, т. 9, вып. 2.

333. Селянинов Г. Т. К вопросу о классификации сельскохозяйственных культур по климатическому признаку. — Труды по с.-х. метеорол., 1930, вып. 21, № 2.

334. Сирвидас С. А. О температурных колебаниях листьев растений. — Науч. труды Литовск. СХА, 1959, т. 6, вып. 3.

335. Скулачев В. П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. М., Изд-во АН СССР, 1962.

336. Соколов А. В. Агрохимия фосфора, М., Изд-во АН СССР, 1950.

337. Соколов А. В. Вегетационный метод. — В кн.: «Методика полевых и вегетационных опытов с удобрениями и гербицидами». М., «Наука», 1967.

338. Соколов Г. Я. Природные условия и возделывание сельскохозяйственных культур на пыхунистых почвах сухих падей Иркутской области. Автореф. дисс. Иркутск, 1963.

339. Соколовский А. Н. Сельскохозяйственное почвоведение. М., Сельхозгиз, 1956.

340. Соломоновский Л. Я. Последствие низкой положительной температуры на дыхание и содержание белка в листьях огурцов. — В кн.: «Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений». Новосибирск, «Наука», 1966.

341. Справочник по кукурузе. М., Изд-во с.-х. лит-ры, журн. и плакатов, 1962.

342. Степанов В. Н. Динамика накопления растительной массы у яровой пшеницы в различных экологических условиях. — Докл. ТСХА, 1945, вып. 2.

343. Степанов В. Н. Характеристика сельскохозяйственных культур по устойчивости к заморозкам. — Сов. агрономия, 1948, № 4.

344. Степанов В. Н. Классификация сельскохозяйственных культур по требовательности к климатическим факторам среды. — Докл. ТСХА, 1949, вып. 11.

345. Степанов В. Н. Отношение сельскохозяйственных растений полевой культуры к термическому фактору среды. Автореф. дисс. М., 1950.

346. Стоффер Р., Рейпер Г. Влияние температуры и влажности почвы на минеральное питание, рост и урожай сорго. — Сельское хоз-во за рубежом, 1964, № 5.

347. Сулейманов И. Г. Структурно-физические свойства протоплазмы и ее компонентов в связи с проблемой морозоустойчивости культурных растений. Изд-во Казанского ун-та, 1964.

348. Сухоруков К. Т., Барковская Г. К. О последствии пониженных температур на состояние ферментов в растении. — Бюлл. Глав. бот. сада АН СССР, 1963, № 16.

349. Сычева З. Ф., Быстрова З. А. Влияние пониженной температуры почвы на вынос зольных веществ и азота растениями. — Изв. Карельского и Кольского филиала АН СССР, 1959, № 4.

350. Сычева З. Ф., Быстрова З. А. Влияние температуры почвы на усвоение растениями фосфора. — В кн.: «Вопросы физиологии и экологии растений в условиях Севера». Петрозаводск, 1960.

351. Сычева З. Ф., Дроздов С. Н. Зависимость устойчивости ботвы картофеля к заморозкам от уровня азотного обмена. — Физиол. растений, 1965, т. 12, вып. 2.

352. Тарлинская Б. П. и др. Включение S^{35} в аминокислоты пророст-

ков кукурузы в зависимости от температуры в зоне корней. — *Агрохимия*, 1967, № 7.

353. Титова З. В., Андреев С. С. Изменение фосфорного обмена при пониженной температуре в зоне корней. — *С.-х. биология*, 1966, т. 1, № 6.

354. Титова З. В., Андреев С. С. Поглощение P^{32} и включение его в органические соединения при различной температуре. — *С.-х. биология*, 1968, т. 3, № 1.

355. Толмачев И. М. и др. Об установлении потребности растений в минеральных элементах с помощью физиолого-географических опытов. — В кн.: «Приемы повышения урожайности с.-х. культур». Киев, «Урожай», 1967.

356. Тольский А. П. К вопросу о влиянии температуры почвы на развитие корней. — *Опыт. агроп.*, 1901, т. 2, кн. 4.

357. Трубецкова О. М. Исследования над поступлением воды и минеральных веществ в растение. — *Учен. зап. МГУ*, вып. 4, биология, 1935.

358. Туева О. Ф. Фосфор в питании растений. М., «Наука», 1966.

359. Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М., Сельхозгиз, 1940.

360. Туманов И. И. Станция искусственного климата. — *Вестн. АН СССР*, 1957, № 10.

361. Туманов И. И. Закаливание растений к морозам. — В кн.: «Клетка и температура среды». М.—Л., «Наука», 1964.

362. Туманов И. И., Винокур Р. Л. Влияние температуры почвы на рост и перезимовку деревьев лимон. — *Физиол. растений*, 1954, т. 1, вып. 1.

363. Туркова Н. С. Дыхание растений. Изд-во МГУ, 1963.

364. Турчин Ф. В. Превращение азотных удобрений в почве и усвоение их растениями. — *Агрохимия*, 1964, № 3.

365. Тюрин М. М. Исследование морозостойкости растений в условиях высокогорий Памира. — *Труды АН ТаджССР*, 1957, т. 47.

366. Угаров А. Н. Опыт использования аммиачной воды в Иркутской области. Иркутск, 1961.

367. Угаров А. Н. Об эффективности малых доз азотных и фосфорных удобрений под яровую пшеницу при внесении их в рядки вместе с семенами. — *Изв. ИСХИ*. Иркутск, 1962.

368. Угаров А. Н. Влияние удобрений на урожай и качество яровой пшеницы в связи с динамикой усвояемых соединений азота и фосфора в серых лесных почвах южной части Средней Сибири. Автореф. дисс. Иркутск, 1965.

369. Уиллис У. и др. Влияние температуры почвы и мульчирования на рост кукурузы. — *Сельское хоз-во за рубежом*, 1958, № 4.

370. Фаттах А., Вабах М. А. Влияние влажности почвы и температуры охлаждения семян кукурузы на всхожесть при холодном проращивании. — *Докл. ТСХА*, 1964, вып. 98.

371. Федоров М. В. Биологическая фиксация азота атмосферы. М., Сельхозгиз, 1952.

372. Федоров М. В., Козлов И. В. Влияние связанных соединений азота на азотфиксирующую активность клубеньковых бактерий в клубеньках сои и фасоли. — В кн.: «Микробислогия на службу сельскому хоз-ву». М., Сельхозгиз, 1959.

373. Федоров М. В., Ласло Д. Азотфиксирующая активность клубеньковых бактерий гороха и вики в разные фазы развития. — *Изв. ТСХА*, 1956, № 2.

374. Физические условия почвы и растение. Под ред. Б. Шоу. М., Изд-во иностран. лит-ры, 1955.

375. Флеров Х. В., Якубов С. И. Влияние температуры почвы на развитие хлопчатника. — *Бюлл. ГИОА*, 1929, № 37.

376. Фролов И. Н., Бакуменко Н. И. Последствие заморозков на дыхание растений. — Тезисы 3-й конференции физиологов и биохимиков Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1968.

377. Хандурин А. Ф. Влияние разных условий на процесс накопления атмосферного азота бобовыми. — *Химизация соц. земледелия*, 1934, № 7.

378. Харпер И. Л. Влияние температуры и влажности почвы на увядание проростков кукурузы. — *Сельское хоз-во за рубежом*, 1955, № 5.

379. Харпер И. Л. Вопросы, связанные с продвижением кукурузы в северные районы умеренного климата. — Сельское хоз-во за рубежом, 1955, № 5.
380. Харьков Г. Известь и микроэлементы под горох. — Зерно-бобовые культуры, 1963, № 11.
381. Холодный Н. Г. Железобактерии. М., Изд-во АН СССР, 1953.
382. Чекалин И. Д. и др. Влияние низкой температуры на рибонуклеиновую кислоту семян ржи и пшеницы. — В кн.: «Биология нуклеинового обмена у растений». Уфа, 1964.
383. Черный В. А. Биологические особенности яровой пшеницы и возделывание ее в условиях Севера. М., Изд-во АН СССР, 1950.
384. Чижевская М. П. Радиационный и термический режим различно ориентированных склонов в условиях холмистого рельефа Ленинградской области. — Труды ГГО, 1960, вып. 91.
385. Чижов Б. А. Периодичность минерального питания яровой пшеницы. Соц. зерновое хоз-во, 1946, № 2—3.
386. Церлинг В. В. Влияние условий азотного питания на формирование урожая зерновых хлебов. — Труды Почв. ин-та им. Докучаева, 1950, вып. 33.
387. Шаров И. Я. Влияние температуры на рост и развитие сортов и форм льна. — Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1963, т. 35, вып. 3.
388. Шахов А. А. Энергетика и взаимосвязь светового и корневого питания растений. — В кн.: «Растение и среда». Вып. 4. М., Изд-во АН СССР, 1962.
389. Шахов А. А. и др. Субмикроскопическая структура и фиксация хлоропластов у картофеля. — ДАН СССР, 1961, т. 141, № 5.
390. Шахов А. А. и др. К экологической характеристике усвоения света растениями на Севере. — Изв. Карельского и Кольского филиала АН СССР, 1959, № 4.
391. Шевчук В. Е. Бобовые культуры и использование их на зеленое удобрение в условиях Иркутской области. Автореф. дисс. Иркутск, 1963.
392. Шевчук В. Е. Бактериальные удобрения в Восточной Сибири. Иркутск, 1964.
393. Шкляев А. Е. Материалы по исследованию почв Северо-Восточной сельскохозяйственной станции. Вятка, 1928.
394. Школьник М. Я., Макарова Н. А. Микроэлементы в сельском хозяйстве. М., Изд-во АН СССР, 1957.
395. Шмель И. Х. Морозоустойчивость плодовых деревьев и методы ее определения. — Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. Сер. 3, 1935, № 6.
396. Шмук А. А. Динамика режима питательных веществ в почве. М., Пищепромиздат, 1950.
397. Шоу Б. Физические условия почвы и растения. М., Изд-во иностр. лит-ры, 1955.
398. Штраусберг Д. В. Влияние температуры почвы на использование растениями различных питательных элементов. — В кн.: «Меченые атомы в исследованиях питания растений и применения удобрений». М., Изд-во АН СССР, 1955.
399. Штраусберг Д. В. Влияние температурных условий на усвоение и распределение элементов питания в растениях. — Труды Всесоюз. науч.-техн. конф. по применению радиоактивных и стабильных изотопов и излучений в народном хозяйстве и науке. М., Изд-во АН СССР, 1958.
400. Штраусберг Д. В. Усвоение питательных элементов растениями за полярным кругом при различных температурных условиях. — Физиол. растений, 1958, т. 5, № 3.
401. Штраусберг Д. В. О некоторых особенностях питания и азотного обмена у помидор при пониженных температурах среды. — В кн.: «Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений». М., «Наука», 1964.
402. Штраусберг Д. В. Питание растений при пониженных температурах. М., «Наука», 1965.
403. Шулгин А. М. Температурный режим почвы. Л., Гидрометеиздат, 1957.

404. Шульгин А. М. Климат почвы и его регулирование. Л., Гидрометеоиздат, 1967.
405. Шерба С. В. Эффективность минеральных удобрений. М., Госхимиздат, 1953.
406. Шупак К. Д. Термическая предпосевная обработка семян помидоров. — Труды Бурят-Монгольского зоовет. ин-та, 1956, вып. 10.
407. Шупак К. Д. О причинах опадания репродуктивных органов у помидор в Молдавской ССР и пути его преодоления. — Труды Молдавского н.-и. ин-та орошаемого земледелия и овощеводства, 1959, вып. 1.
408. Эдельштейн В. И., Тараканов Г. Выращивание овощной рассады. М., «Московский рабочий», 1962.
409. Яковлева З. М. К вопросу накопления связанного азота бобовыми растениями. — Изв. АН КазССР. Сер. бот. и почвовед., 1960, вып. 2(8).
410. Якушева Е. И. Морозостойкость клевера и люцерны в связи с условиями выращивания растений в предшествующий вегетационный период. — В кн.: «Всесоюзное совещание по физиологии растений». М., 1940.
411. Якушкина Н. И. и др. Влияние температуры на рост и передвижение веществ у томатов. — ДАН СССР, 1953, т. 41, № 4.
412. Яхтенфельд П. А. Заморозки. Иркутск, 1946.
413. Allos H. F., Bartholomew W. V. Replacement of symbiotic fixation by available nitrogen. *Soil Sci.*, v. 87, No 2, 1959.
414. Anderson A. I., Thomas M. P., Oertel A. C. Plant responses to molybdenum as a fertilizer. — *Bull. Council Scient and Industr. Res. Commonwealth Australia*, v. 198, 1946.
415. Barton R. Electron microscope studies of the uptake of ferritin by plant roots. — *Exptl Cell Res.*, v. 36, 1964.
416. Börtitz S., Weise G. Biochemische und gestoffwechselphysiologische Untersuchungen an einigen Gehalzen nach Frostung unter standardisierten Bedingungen. — *Biol. Zb.* 1., Bd 82, 6, 1963.
417. Briggs G. E., Hopp A. B., Pitman Exchangeable ions in beat discs at low temperature. — *J. Exptl Bot.*, v. 9, 1958.
418. Gahan P. B. Histochemistry of lysosomes. — *Internat. Rev. Cytol.*, v. 21, 1967.
419. Haberlandt A. Zur Physiologie der Zellteilungen. VI. Über Auslösung vor Zellteilungen durch Wundhormone. — *Naturwiss.*, Bd 9, 1921.
420. Haberlandt F. Der allgemeine landwirtschaftliche Pflanzenbau. Wien, 1879.
421. Heber U. W., Santarius K. A. Loss of adenosine triphosphate synthesis caused by freezing and its relationship to frost hardiness problems. — *Plant Physiol.*, v. 39, No 5, 1964.
422. Hoffman G. Die Stickstoffbildung der Robinie (*Robinia pseudoacacia* L.). Kurze Mitt. — *Arch. Frostwesen*, Bd 10, Nr. 4—6, 1961.
423. Hübner G. Zum Wassertransport in *Vicia fabae*. — *Flora*, Bd 148, 1960.
424. Jenny H. Relation of climatic factors to the amount of nitrogen in soils. — *J. Am. Soc. Agron.*, v. 20, 1928.
425. Luboschinsky B. A., Zalta I. P. Microdosage colometrique de l'azote ammoniacale. — *Bull. Soc. chim. biol.*, v. 36, N 9, 1954.
426. Meyer B. S. Further studies on cold resistance in evergreen, with special reference to the possible role of bound water. — *Bot. Gaz.*, v. 94, 1932.
427. Mulder E. G. Importance of molybdenum in the nitrogen metabolism of microorganisms and higher plants. *Plant and Soil*, No 1, 1948.
428. Mulder E. G. Molybdenum in relation to growth of higher plants and microorganisms. *Plant and Soil*, No 5, 1954.
429. Nielsen K. F., Humphries E. C. Effects of room temperature on plant growth. *Soil and Fertilizers*, v. 29, No 1, 1966.
430. Pate I. S., Dart P. J. The influence of inoculum strain and time of application of ammonium nitrate on symbiotic response. — *Plant and Soil*, v. 15, No 4, 1961.
431. Rowan K. S. Phosphorus metabolism in plants. — *Internat. Rev. Cytol.*, v. 19, 1966.

432. Sachs J. Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. I. — Zs. Wiss. Bot., H. 2, 1960.
433. Sachs J. Handbuch der Physiologie. Botanik. Leipzig, 1865.
434. Schimper A. F. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1898.
435. Stalfelt M. G. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd III, 1959.
436. Stewart W. D. R. The effect of combined nitrogen on growth and nodule development on *Murica* and *Casuarina*. — Z. allgem. Microbiol., v. 3, No 2, 1963.
437. Trumble H. C., Ferres H. M. Responses of herbage legumes to applied nutrients on some southern Australian soils and their dependence on external factors. J. Austral. Inst. Agric. Sci., v. 12, 1946.
438. Ts'o P. O. Sato C. S. Synthesis of ribonucleic acid in plant. — Exptl Cell Res., v. 17, No 2, 1959.
439. Ulrich R. Le froid et le métabolisme des plantes. — Bull. Soc. Franc. Physiol. Veget., v. 7, N 4, 1962.
440. Waggoner P. E. Relative effectiveness of change in upper and lower stomatal openings. — Crop Sci., v. 4, No 5, 1965.
441. Waksman S. A., Gerretsen F. C. Influence of temperature and moisture upon the nature and extent of decomposition on plant residues by microorganisms. — Ecology, v. 12, 1931.
442. Wanner H. Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit der Salzaufnahme durch Pflanzewurzeln. I. — Ber. Schweiz. bot. Ges., Bd 58, 1948a.
443. Wanner H. Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit der Salzaufnahme durch Pflanzen. II. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd 58, 1948b.

Введение	3
Глава I. Температурные условия районов с ограниченными тепловыми ресурсами и моделирование низких температур почвы и заморозков	5
Глава II. Низкие температуры почвы и растения	28
Глава III. Заморозки и растения	87
Глава IV. Зависимость содержания усвояемых растениями элементов минерального питания в почве от температуры	118
Глава V. Температура почвы и минеральное питание растений	132
Глава VI. Заморозки и минеральное питание растений	173
Глава VII. Влияние температуры почвы и заморозков на усвоение бобовыми азота атмосферы	188
Глава VIII. Роль удобрений в повышении устойчивости растений к низким темпера- турам почвы и заморозкам и их продуктивности	215
Заключение	260
Литература	265

КОРОВИН АРКАДИИ ИВАНОВИЧ

**РОЛЬ ТЕМПЕРАТУРЫ В МИНЕРАЛЬНОМ
ПИТАНИИ РАСТЕНИЙ**

Редактор А. Б. Котиковская
Художник Б. А. Быков
Технический редактор Л. М. Шишкова
Корректор В. И. Гинцбург

Сдано в набор 19/X 1971 г. Подписано к печати 23/II 1972 г.
М-08064. Бумага 60×90^{1/16}, типографская № 1. Печ. л. 17,75.
Уч.-изд. л. 19,84. Тираж 2000 экз. Индекс АЛ-67. Заказ № 602.
Цена 1 р. 63 к.

Гидрометеиздат, Ленинград, В-53, 2-я линия, д. 23.

Ленинградская типография № 8 Главполиграфпрома
Комитета по печати при Совете Министров СССР.
Ленинград, Прачечный пер., д. 6.