

## Г л а в а 2. ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

### 2.1. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ

Ткани растений состоят из воды и сухого вещества, включительно органические и минеральные соединения. Химический состав растений — содержание в них органических и минеральных веществ, а также отдельных химических элементов — обычно выражают в процентах от массы сухих веществ (иногда массы всего растения в свежем состоянии — “сырой массы”). Реже используется измерение в миллиграммах (мг) на 1 кг сухого или сырого вещества, а микроэлементов — в мг на 1 г или 1 кг.

Большинство сельскохозяйственных культур содержит в вегетативных органах 85–95% воды и 5–15% сухих веществ. В созревших семенах сухие вещества занимают до 85–90%, вода — 10–15%. Так, зерно хлебных злаков и бобовых содержит 85–88% сухого вещества и 12–15% воды, семена масличных культур — соответственно 90–93 и 7–10%. В зеленой массе злаковых, бобовых и других культур большой удельный вес занимает вода — 75–85%, а сухое вещество только 15–25%, клубни картофеля, корнеплоды сахарной свеклы состоят из воды на 75–80%, корнеплоды столовой свеклы, моркови — на 85–90, капусты — на 90–93, плоды томатов, огурцов содержат 92–96% воды и только 4–8% сухого вещества.

В составе сухого вещества растений 90–95% приходится на органические соединения и 5–10% на минеральные соли. Основные органические вещества представлены в растениях белками и другими азотистыми соединениями, жирами, крахмалом, сахарами, клетчаткой, пектиновыми веществами (табл. 2.1).

Качество сельскохозяйственной продукции определяется содержанием органических и минеральных соединений. Так, качество зерна зерновых культур зависит от количества белков и крахмала. Из зерновых больше белков содержит зерно пшеницы и меньше — ячменя пивоваренных сортов. Хлебобулочные свойства зерна пшеницы зависят от количества и качества клейковины. В зерне бобовых культур содержание белков значительно больше, чем у зерновых, но у бобовых меньше крахмала. Масличные культуры (подсолнечник, соя, рапс, лен) отличаются по содержанию жиров в семенах, а качество растительных жи-

2.1. Химический состав сельскохозяйственной продукции, % (по Пешкову)

| Культура                     | Вода | Белки | Крах- |               | Жиры | Соли |
|------------------------------|------|-------|-------|---------------|------|------|
|                              |      |       | мал.  | чистка сахара |      |      |
| Пшеница (зерно)              | 14,0 | 16,0  | 62,0  | 2,5           | 2,0  | 2,0  |
| Рожь (зерно)                 | 14,0 | 12,0  | 67,0  | 2,0           | 2,0  | 2,0  |
| Ячмень (зерно)               | 14,0 | 9,0   | 65,0  | 5,5           | 2,0  | 3,0  |
| Гречиха (зерно)              | 14,0 | 9,0   | 60,0  | 9,0           | 3,0  | 2,0  |
| Порох (зерно)                | 14,0 | 20,0  | 53,0  | 5,5           | 1,5  | 3,0  |
| Лен (семена)                 | 12,0 | 23,0  | 16,0  | 8,0           | 3,5  | 4,0  |
| Картофель (клубни)           | 78,0 | 1,3   | 17,0  | 1,0           | 0,1  | 1,0  |
| Сахарная свекла (корнеплоды) | 75,0 | 1,0   | 20,0  | 1,0           | 0,1  | 0,8  |
| Кормовая свекла (корнеплоды) | 87,0 | 0,8   | 9,0   | 1,0           | 0,1  | 1,0  |
| Клевер (зеленая масса)       | 75,0 | 3,0   | 10,0  | 6,0           | 0,8  | 3,0  |
| Ежа сборная (зеленая масса)  | 70,0 | 2,1   | 10,0  | 10,5          | 1,2  | 2,9  |
| Морковь (корнеплоды)         | 86,0 | 0,7   | 9,0   | 1,0           | 0,2  | 1,0  |
| Лук репчатый (луковицы)      | 85,0 | 1,5   | 12,0  | 0,8           | 0,1  | 0,5  |
| Свекла столовая (корнеплоды) | 88,0 | 0,8   | 6,3   | 0,9           | 1,2  | 0,8  |

ров (масел) в свою очередь зависит от соотношения в них насыщенных и ненасыщенных жирных кислот.

На количество и качество органических веществ в растениях большое влияние оказывают условия их питания. Достаточное содержание азота в почве увеличивает образование белков и аминокислот в растениях. Фосфорные и калийные удобрения способствуют накоплению углеводов — сахаров, крахмала, клетчатки и жиров. Улучшают качество урожая микроудобрения.

Живые растения и сухая растительная масса существенно различаются по элементному составу, так как при потере воды происходит и некоторые изменения органического вещества (окисление жиров, распад ферментов и др.). Средний химический состав сухого вещества растений (%): углерод — 45, кислород — 42, водород — 6,5, азот — 1,5, зольные элементы (остаток) при сжигании растений — калий, кальций, магний, фосфор и др.) — 5. В живом растении соотношение элементов другое (% к весу свежей массы): кислород — 70, углерод — 18, водород — 10,5, кальций — 0,5, азот — 0,3, калий — 0,3, кремний — 0,15, фосфор — 0,07, магний — 0,07, сера — 0,05, хлор — 0,04, натрий — 0,02, алюминий — 0,02, железо — 0,02, марганец — 0,007, стронций — 0,001.

Всего в растениях обнаружено более 70 химических элементов, 20 из них относятся к необходимым, так как без

них растения не могут жить, они не заменимы другими элементами. Это кислород, углерод, водород, азот, фосфор, калий, кальций, магний, натрий, сера, железо, хлор, марганец, бор, цинк, медь, молибден, кобальт, ванадий, йод. Еще 12 элементов считаются условно необходимыми, потому что способны иногда положительно влиять на растения. К ним относятся кремний, литий, стронций, кадмий, селен, серебро, селен, фтор, хром, никель, алюминий и титан.

Содержание кислорода, углерода, водорода, фосфора, калия, кальция, азота, магния, серы и железа в растениях может колебаться от нескольких процентов до сотых долей процентов сухого вещества. Эти элементы называются макроэлементами. В табл. 2.2 приведено содержание основных элементов питания в некоторых растениях. Элементы, содержание которых измеряется тысячными и сотыми частями долями процента называются микроэлементами. К ним относятся бор, марганец, медь, цинк, молибден, кобальт, ванадий, йод. Химические элементы, встречающиеся в растениях в еще меньших количествах, чем микроэлементы, называются ультрамикроминеральными.

2.2. Содержание основных элементов питания в растениях (по Петухову и др., 1985 г.)\*

| Культуры                | N    | P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> | K <sub>2</sub> O | MgO  | CaO  |
|-------------------------|------|-------------------------------|------------------|------|------|
| Пшеница (зерно)         | 2,50 | 0,85                          | 0,50             | 0,15 | 0,07 |
| Пшеница (солома)        | 0,50 | 0,20                          | 0,90             | 0,10 | 0,28 |
| Горох (семена)          | 4,50 | 1,00                          | 1,25             | 0,13 | 0,09 |
| Картофель (клубни)      | 0,32 | 0,14                          | 0,60             | 0,06 | 0,03 |
| Лен (семена)            | 4,00 | 1,35                          | 1,00             | 0,47 | 0,27 |
| Лен (соломка)           | 0,62 | 0,42                          | 0,37             | 0,20 | 0,69 |
| Свекла сахарная (корни) | 0,24 | 0,08                          | 0,25             | 0,05 | 0,06 |
| Капуста (кочаны)        | 0,33 | 0,10                          | 0,35             | 0,03 | 0,07 |
| Томаты (плоды)          | 0,26 | 0,07                          | 0,32             | 0,06 | 0,04 |
| Травы (сево луговое)    | 0,70 | 0,70                          | 1,80             | 0,41 | 0,95 |

\* Для пшеницы, гороха, льна и трав — в процентах от сухого вещества, для других культур — на сырую массу.

В агрохимии принято большинство химических элементов, входящих в состав растений, почвы и удобрений, учитывать в форме оксидов — соединений химических элементов с кислородом: P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, K<sub>2</sub>O, CaO и т.д.

Кислород, углерод и водород — основные элементы, из которых построены углеводы, жиры, белки и другие веще-

ства растений. Азот входит в состав важнейших соединений — аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, хлорофилла, витаминов группы В и др.

Химический состав растений непостоянен в течение вегетации. В первые фазы роста и развития поглощение минеральных элементов однолетними культурами значительно опережает синтез ими органических веществ. Например, яровая пшеница к фазе колошения поглощает 97–100% минеральных элементов, но создает лишь около 60% органических веществ урожая. У картофеля максимальное поглощение элементов минерального питания отмечается в июле, у сахарной свеклы — в августе. Растения как бы создают запас минеральных элементов для дальнейшей работы всего фотосинтетического аппарата. Во второй половине вегетации растения частично теряют некоторые элементы, прежде всего калий. Так, овес в фазе колошения содержит только 25% калия, имевшегося в фазу кущения. Потери элементов объясняются отмиранием и опадением старых листьев, а потери калия — еще и вымыванием дождями из надземных органов.

Знание химического состава растений имеет большое практическое значение для организации правильного питания растений и получения растениеводческой продукции заданного качества.

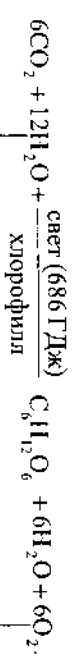
## 2.2. ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Питание растений — это процесс поглощения и усвоения ими питательных элементов. Благодаря питанию растений происходит круговорот веществ и энергии, который связывает мир минеральной, неживой природы с миром живых организмов. Д. Н. Прянишников писал: "Поглощение ионов и солей, включение их в метаболизм и круговорот обмена веществ составляет сущность питания растений". Знание закономерностей и особенностей питания растений позволяет правильно выбирать виды и формы удобрений, рассчитывать дозы их внесения, разрабатывать системы удобрения культур, природоохранные мероприятия.

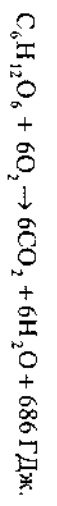
В живой природе различают два типа питания — *землеротрофный* и *автотрофный*. При гетеротрофном типе питания, характерном для животных организмов, грибов и микробов, используются белки, жиры, углеводы, иные

сложные органические соединения, вырабатанные другими организмами. Автотрофы – зеленые растения и некоторые микрорганализмы – способны питаться исключительно неорганическими (минеральными) веществами. Они, в отличие от других организмов, используя энергию солнечного света, могут строить свое тело, создавая из низкомолекулярных соединений (CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O) и минеральных солей сложные органические соединения. Все необходимое для питания элементы растения получают через листья и корни – из воздуха и почвы. Поэтому различают воздушное и корневое питание растений.

**Воздушное питание** состоит в усвоении зеленым растением, главным образом листьями, углекислого газа с помощью световой энергии. В процессе фотосинтеза растения усваивают углекислый газ (CO<sub>2</sub>) и образуют органические соединения (углеводы, белки, жиры), содержащие восстановленный углерод. Для восстановления углерода они используют водород воды, при этом выделяя в атмосферу свободный (молекулярный) кислород. Источником энергии при фотосинтезе служит солнечный свет, поглощаемый хлорофиллом, который не рассеивается в виде тепла, а преобразуется в химическую энергию. Таким образом, в процессе фотосинтеза из углекислоты воздуха и воды почвы при участии солнечных лучей образуются безазотистые органические вещества (углеводы).



Простые углеводы используются растением для синтеза за сложных: сахарозы (C<sub>12</sub>H<sub>22</sub>O<sub>11</sub>), крахмала и клетчатки (C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>)<sub>n</sub>, а также белков, жиров, органических кислот и т.д. Одновременно с образованием органических веществ в растениях происходит их *распад в процессе дыхания*. Сущность дыхания состоит в окислении углеводов кислородом. Этот процесс противоположен фотосинтезу. Если фотосинтез сопровождается поглощением энергии, то при *дыхании происходит освобождение энергии*. При дыхании расходуется примерно 20% органического вещества, созданного во время фотосинтеза. Дыхание происходит по следующей схеме:



Выделяющаяся при дыхании энергия используется в растениях на синтез более сложных органических веществ, на поглощение корнями питательных элементов и воды из почвы и передвижение их к листьям, а от них – к растущим частям: точкам роста, цветкам, семенам, клубням и т.д. В образовании органических соединений как источник энергии участвует аденозинтрифосфорная кислота (АТФ).

В обычных условиях растения используют не больше 2-3% солнечной энергии. Поэтому одной из задач земледелия является *увеличение фотосинтетической деятельности* возделываемых культур. Этому способствуют увеличение листовой поверхности и удлинение периода ее жизнедеятельности, оптимизация питания растений, выведение более продуктивных сортов и разработка новых технологий возделывания.

Из воздуха растения поглощают не только углекислый газ, но и азот (бобовые культуры), а также легкодоступные соли. Эта их способность используется при внекорневых подкормках, а также обработке средствами защиты растений.

**При корневом питании** растения поглощают корнями минеральные элементы и включают их в обмен вещества между растением и внешней средой. Поступление элементов через корни, их передвижение и усвоение тесно связано с фотосинтезом, дыханием, другими биохимическими процессами и требуют затрат энергии. При этом растения обладают избирательной способностью поглощения элементов питания.

Корнями растения усваивают ионы (катионы и анионы) из почвенного раствора, а также из почвенных коллоидов. При этом азот поглощается в виде анионов NO<sub>3</sub> и катионов NH<sub>4</sub> (бобовые способны усваивать из атмосферы и молекулярный азот). Фосфор и сера поглощаются в форме анионов HPO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>; калий, кальций, магний, натрий, железо – в виде катионов K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Na<sup>+</sup>, Fe<sup>3+</sup>; микроэлементы – в виде анионов и катионов. Кроме этих элементов корни растений способны поглощать из почвы CO<sub>2</sub> (до 5% от общего его потребления), а также аминокислоты, витамины, ферменты и некоторые другие растительные органические вещества.

*Корневые системы* растений существенно различаются по строению, форме, распределению в почве и поглощательной способности. Так, по данным Н. А. Качинского,

масса корней в условиях нечерноземной зоны достигала у овса 28% от надземной массы, красного клевера — 69, на западно-предкавказском черноземе у кукурузы — 16, озимой пшеницы — 70, люцерны — 166% веса надземной части растения.

У большинства культурных растений корни проникают на глубину до 2 м, но их основная масса располагается в слое почвы на глубине 30–50 см. Интенсивность развития корневой системы в значительной степени зависит от обеспеченности почвы питательными элементами. В бедных почвах развивается более мощная корневая система в ущерб урожаю.

По форме корневые системы растений могут быть стержневыми или мочковатыми. Поверхность корней, поглощающая элементы питания, достигает больших размеров. Например, у ячменя общая поглощающая поверхность корней и корневых волосков на одном гектаре достигает площади 200–300 га. Корень состоит из корневого чехлика, зоны деления, зоны растяжения, зоны корневых волосков (рис. 2.1). Наибольшей способностью к поглощению обладают корневые волоски молодых корней. На 1 мм<sup>2</sup> корня может располагаться 300–400 корневых волосков. У зерновых корней они бывают длиной 4–5 мм, у мятлика лугового — 10–12 мм. Особенности корневых систем некоторых культур приведены в табл. 2.3.

2.3. Развитие корней и корневых волосков у различных культур (П. М. Смирнов, Э. А. Муравин, 1991)

| Культура       | Корни    |                             | Корневые волоски |          |                             |
|----------------|----------|-----------------------------|------------------|----------|-----------------------------|
|                | Длина, м | поверхность, м <sup>2</sup> | число, млн       | длина, м | поверхность, м <sup>2</sup> |
| Овес           | 4,6      | 316                         | 6,3              | 74       | 3419                        |
| Рожь           | 6,4      | 503                         | 12,5             | 1549     | 7677                        |
| Соя            | 2,9      | 406                         | 6,1              | 60       | 277                         |
| Мятлик луговой | 38,4     | 2129                        | 51,6             | 5166     | 15 806                      |

Корневые волоски обычно живут несколько суток и по мере старения отмирают. Корни не только поглощают питательные элементы из почвы, в них происходит также синтез органических соединений (аминокислот, белков), которые используются самой корневой системой и частично поступают в надземную часть растения.

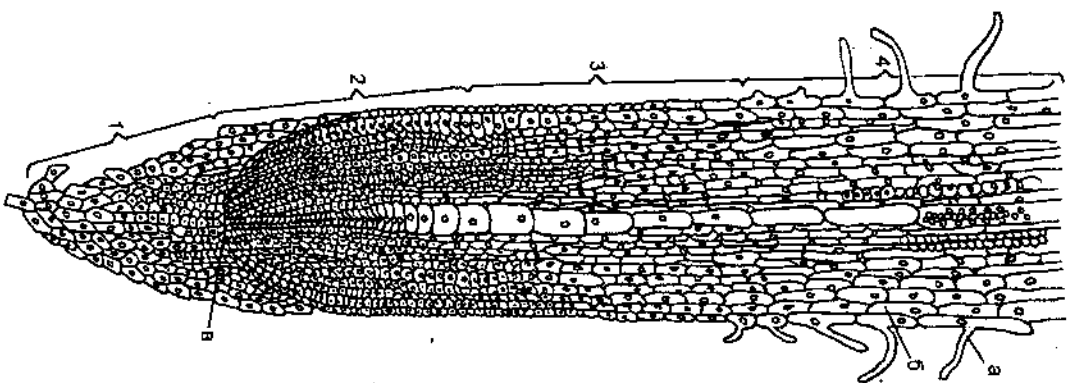
Рис. 2.1. Строение корня:  
1 — корневой чехлик; 2 — зона деления клеток; 3 — зона растяжения клеток; 4 — зона корневых волосков; а — волоски; б — эпидерма; в — инцидентные клетки.

Строение растительной клетки, обмен веществ в ней подробно рассматриваются в курсе "Физиология растений". Поэтому остановимся только на механизме поступления и передвижения питательных элементов в растении.

Движение питательных элементов можно разделить на три этапа: передвиж ионов из твердой части почвы в почвенный раствор и передвижение их к поверхности корней; проникновение ионов через цитоплазматическую мембрану в клетку корня и передвижение их по корням в надземные органы растений.

Скорость передвижения питательных элементов в почве зависит от свойств почвы и поглощаемых ионов.

К корням растений ионы питательных элементов поступают либо с потоком воды, либо диффузионно, т.е. благодаря проникновению молекул одного вещества в другое при непосредственном соприкосновении (или через пористую перепонку), обусловленному тепловым движением молекул. Установлено, что при высокой концентрации ионов в почвенном растворе они поступают к корням с потоком раствора, при низкой на-



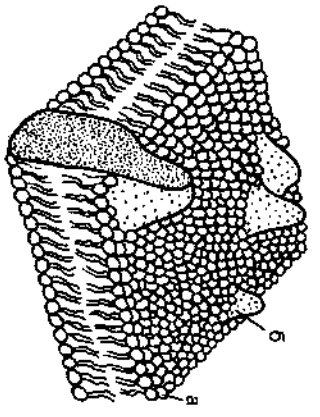
выщелочности почвенного раствора ионами и высокой потребностью в них растений ионы передвигаются к корням диффузией. Фосфор и калий доставляются к растениям в основном диффузией, а калий и магний — с током почвенного раствора. Нитраты передвигаются в почве быстрее, чем фосфаты, и поглощаются интенсивнее: если фосфаты поглощаются в радиусе 0,1 см от корня, то нитраты — в радиусе 1 см.

*Проницаемость ионов с поверхности корня в клетки* может происходить по-разному. Существует несколько теорий, объясняющих этот процесс. Одной из первых была *диффузионно-осмотическая теория* В. Пфелфера (1845–1920), согласно которой питательные элементы поступают в клетку из-за разной их концентрации в клеточном соке и почвенном растворе. Тем самым поступление элементов питания в клетки связывалось с транспирацией: чем больше воды поступает в растения и испаряется, тем интенсивнее поглощаются питательные элементы. К. А. Тимирязев в 1892 г. и позже Д. А. Сабинин (1925) отвергли диффузионно-осмотическую теорию, доказав, что прямой зависимости между транспирацией воды и поступлением питательных элементов нет.

В конце XIX в. появилась *липидная теория*, согласно которой в протоплазматической мембране клетки содержится липоидные вещества, в которых растворяются питательные элементы, а затем поступают в корни. Создатель *ультрафильтрационной теории* считали, что протоплазматическая оболочка клетки представляет собой тонкое сито, через которое проникают ионы и молекулы питательных элементов. Проникновение в корни молекул больших размеров, например аминокислот, фитина и др., ультрафильтрационной теорией не объясняется.

В начале XX в. появилась *адсорбционная теория* в дальнейшем развитая Д. А. Сабининым и И. И. Колосовым, согласно которой поглощение корнями ионов из почвенного раствора происходит путем вытеснения других ионов с поверхности протоплазмы, которая обладает амфотерными свойствами благодаря присутствию в ней белковых веществ. Эти теории сыграли положительную роль в развитии взглядов на поступление в растения питательных элементов, хотя и объясняли его упрощенно и односторонне. В соответствии с *современными представлениями* питательные элементы в растительную клетку поступают через цитоплазматическую мембрану, или плазмалемму. Цито-

Рис. 2.2. Мозаичная модель клеточной мембраны:  
а — липиды; б — белки.



плазматическая мембрана состоит из двух слоев фосфолипидов, которые имеют полярные "головки" — гидрофильные группы и неполярные "хвосты" — гидрофобные группы. В определенных участках плазмалеммы встроены белки-переносчики. Из белков построены поры и каналы в мембране. Часть белков представлена ферментами. У различных организмов строение и состав мембраны, или плазмалеммы, неодинаковы. Даже в одной клетке мембраны бывают различные: цитоплазматическая, вакулярная, хлоропластная и др. На рис. 2.2 представлена одна из моделей мембраны.

Мембрана очень динамична — она может изгибаться, разрываться и снова соединяться; на поверхности она несет заряды, которые могут изменяться, что обеспечивает проникновение в клетку катионов и анионов; через поры, каналы (плазмодесмы) мембраны проникают вода и ионы; проницаемость мембраны зависит от генетических свойств клетки и внешних условий. Изменение зарядов на цитоплазме клетки происходит благодаря белковым веществам, которые по своей природе амфотерны. Растения предпочитают брать пищу из почвенного раствора слабой концентрации. Для нормального их развития достаточно, если в 1 л содержится по 20–30 мг азота и калия, 10–15 мг фосфора, 1–2 мг бора и 5–7 мг марганца.

Положительно заряженные участки мембраны имеют группы  $H^+$ , а отрицательно —  $OH^-$ , которые способны обмениваться на анионы и катионы почвенного раствора. Обмен связан не только с амфотерными свойствами белков цитоплазмы, но и с процессами дыхания. Выделяемая при этом корнями  $H_2CO_3$  распадается на  $H^+$  и  $HCO_3^-$ . Обменным фондом служат также органические кислоты, образующиеся в растении и выделяемые на поверхность клетки. Наконец, процессы обмена катионов и анионов между корнями и почвенными коллоидами происходят при физико-химическом обмене (поглощении).

В процессе поступления питательных элементов в рас-

тение большую роль играет микориза почвенных грибов, которая окружает в виде слизи корни и корневые волоски. По данным Е. Ф. Березовой, в 1 г почвы, примыкающей к корням картофеля, насчитывалось 3·10<sup>8</sup> бактерий, а на расстоянии 1 см — уже 3·10<sup>6</sup>. Адсорбированные на поверхности протоплазмы мембраны питательные элементы, передвигаясь по порам и каналам, проникают через мембрану во внутренний слой цитоплазмы.

В настоящее время принято считать, что передвижение ионов с поверхности клетки происходит двумя способами — пассивным и активным. Пассивный перенос совершается по электрохимическому градиенту. В этом случае затрачивается энергия диффузии, свободная поверхностная и солнечная, расходуемая на фотосинтез и осмос.

Активный перенос происходит против электрохимического градиента с использованием метаболической энергии АТФ. Электрохимический градиент — это сумма двух величин — разности электрических потенциалов клетки и внешней среды и разности концентраций солей в клетке и почвенном растворе. Соотношение способов передвижения ионов зависит от условий питания растений.

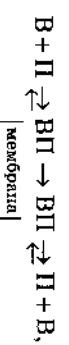
Ионы могут передвигаться и по так называемому свободному пространству, которое находится в рыхлой перичной оболочке клеточных стенок вне протопласта, снаружи от плазмалеммы, и составляет 4–6% от общего объема клетки. Пеллолозные оболочки клеток свободного пространства образуют систему сосудов, которая называется апопластом. Благодаря апопласту ионы могут передвигаться по межклеточному пространству от корня до волюла до кончика листа растения. Физиологи считают, что поступление ионов по апопластическому пути в нормальных условиях питания незначительно и усиливается при локальном внесении удобрений.

Основной путь передвижения ионов — через клеточную мембрану (плазмалемму), т. е. от клетки к клетке — происходит через плазмодесмы. Такой путь по симпласту называется симпластическим. Этим путем передвигаются ионы, аминокислоты, сахара и др.

Механизм передвижения ионов и молекул с внешней поверхности мембраны на внутреннюю ее сторону в настоящее время описывает несколько теорий.

*Теория переносчиков.* Ионы поступают через мембрану не в свободном виде, а в комплексе с молекулами переносчиков. На внутренней стороне мембраны переносчик отделяется от иона и возвращается обратно. Так могут передвигаться не только ионы, но и образовавшиеся вещества —

сахара, аминокислоты. В качестве переносчиков прежде всего выступают ферменты различного типа, в частности АТФаза. Транспорт ионов и веществ можно изобразить следующей схемой:



где V — вещество;  $\Pi$  — переносчик; VP — комплекс вещества с переносчиком.

*Теория ионных насосов.* Переносчиками ионов могут быть белковые глобулы, размер которых больше толщины клеточной мембраны. Глобула способна вращаться вокруг своей оси, перемещая при этом ионы с наружной стороны мембраны на внутреннюю. Такой перенос ионов происходит под влиянием АТФазы. В настоящее время установлено существование калиево-натриевой насоса. Под влиянием калиево-натриевой АТФазы из клеток выкачивается Na<sup>+</sup> и поступает K<sup>+</sup>. Установлено также существование в клетках протонного насоса, который выкачивает из клеток ионы H, вместо которых поступают другие. Установлено наличие насоса SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> в корнях подсолнечника, клеверных, гороха и овса (Д. Б. Вахмистров).

*Теория пиноцитоза.* Мембрана способна передвигаться в клетке. Благодаря этому клетки могут поглощать твердые частицы и капли, плавающие в окружающей среде. Поглощение, "заглатывание" твердых частиц называется фаллоцитозом, жидких — пиноцитозом. Эти процессы происходят следующим образом. Частица, адсорбированная на клеточной мембране, втягивается внутрь. При этом образуются пиноцитарный пузырек, который отрывается от мембраны и передвигается в клетку. В клетке оболочка пузырька разрушается ферментом, и частица поступает в цитоплазму. Пиноцитоз происходит с затратой энергии в виде АТФ. Пиноцитоз может быть обратным — когда из клетки наружу выводятся вредные вещества.

*Электрохимическая теория* состоит в том, что распределение ионов между внешней средой и клеткой обусловлено не только концентрацией, но и разностью электрических потенциалов на мембране.

Из корневых клеток вода, минеральные и органические вещества передвигаются (транспортируются) восходящим током к верхушкам побегов по сосудам и трахеидам ксилемы. Движущей силой в этом транспорте являются корневое давление и транспирация.

Ассимилянт из листьев транспортируются по низходящим токам по ситовидным трубкам флоэмы. Загрузка ксилемы в корнях и флоэмных окончаний в листьях, верхушках побегов осуществляется благодаря деятельностью мембранных насосов (Н-помп). Движение веществ по ксилеме и флоэме связано с затратами энергии дыхания и поэтому зависит от обеспеченности кислородом.

Ионы или молекулы, поступившие в клетку, могут оказаться в составе органических веществ в клетке; избыточные ионы концентрируются в вакуолях клетки, создавая таким образом запас ионов; передвигаться по сосудам ксилемы и ситовидным трубкам флоэмы; могут быть снова выведены из растения во внешнюю среду.

Все процессы, связанные с питанием растений, происходят при непосредственном участии ферментов. При этом ведущая роль принадлежит протеазам.

### 2.3. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПОСТУПЛЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В РАСТЕНИЕ

Поглощение растениями питательных элементов зависит от свойств почвы, ее водно-воздушного и температурного режимов, освещенности и других условий внешней среды. Главное условие нормального питания растений — наличие питательных элементов.

Элементы питания содержатся в почвенном растворе, органических веществах и в твердой минеральной фракции почвы. Легко доступны для растений питательные элементы почвенного раствора, а также почвенных коллоидов. Питательные элементы в *недоступной* форме при определенных условиях становятся доступными. Например, часть азота, фосфора и серы гумуса превращается в доступные соединения в результате минерализации. Труднодоступные соединения трехвалентного фосфата в кислой среде почвы переходят в более доступные формы. С другой стороны, часть хорошо усвояемых элементов питания может, наоборот, переходить в формы, не доступные для растений. Например, легко доступный аммонийный и нитратный азот превращается микроорганизмами в недоступные (органические) формы.

Условия питания растений должны учитываться при разработке систем удобрения культур (определении доз,

сроков, форм и способов внесения органических и минеральных удобрений).

Одно из важнейших условий питания растений — **реакция почвы**. Оптимальной реакцией почвы для большинства растений считается слабощелочная и близкая к нейтральной — pH солевой вытяжки 6,2–6,5. Однако есть растения, лучше растущие на почвах с кислой (люпин) или слабощелочной (люцерна) средой.

Реакция почвенного раствора определяется не только свойствами почвы, но и влиянием растений. Растения поглощают элементы питания избирательно: одних — больше, других — меньше. При внесении в почву аммиачной селитры ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) растения больше усваивают азота в форме  $\text{NH}_4^+$  и меньше в виде  $\text{NO}_3^-$ . При применении сульфата аммония ( $\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  растения усваивает главным образом  $\text{NH}_4^+$  и мало  $\text{SO}_4^{2-}$ . В результате остаются анионы ( $\text{NO}_3^-$  и  $\text{SO}_4^{2-}$ ) подкисляют почвенный раствор. Подобные удобрения называются *физиологически кислыми*. Из других удобрений, напротив, более интенсивно поглощаются анионы. Например, после растворения  $\text{NaNO}_3$  высвобождаются  $\text{Na}^+$  и  $\text{NO}_3^-$ . Анион поглощается растением, а катион, соединившись с  $\text{OH}^-$  почвенного раствора, подщелачивает почву. Такие удобрения называются *физиологически щелочными*.

Большое значение в корневом питании имеет **насыщенность почвенного раствора питательными элементами**. Как выскока, так и недостаточная концентрация неблагоприятны для роста и развития сельскохозяйственных культур. Растения усваивают пищу из слабоконцентрированных растворов — 0,01–0,05%, почвенные растворы незасоленных почв обычно имеют концентрацию от 0,02 до 0,2%. Растения по-разному реагируют на ту или другую концентрацию почвенного раствора. Наиболее "чувствительны" к концентрированным растворам лен, люпин, огурцы, морковь, а также большинство молодых растений.

Ионы растения и почвенного раствора постоянно взаимодействуют друг с другом. Например, при сравнительно избыточном содержании катионов или анионов в растении они препятствуют проникновению в клетку других ионов. Так, при высокой концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  или  $\text{Mg}^{2+}$  тормозится поступление  $\text{K}^+$  и  $\text{Na}^+$ , и наоборот. Между анионами антагонизм проявляется слабее, он более выражен между обладающими близкими химическими свойствами, например между  $\text{SO}_4^{2-}$  и  $\text{SeO}_4^{2-}$ . Нет антагонизма между



$\text{NO}_3^-$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ , но он возникает между анионами с одинаковыми зарядами, например между  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ,  $\text{Cl}^-$  и  $\text{HPO}_4^{2-}$ . Наряду с антагонизмом происходят процессы синергизма: ионы с противоположными зарядами могут активизировать поступление друг друга в растение, например  $\text{NH}_4^+$  и  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{K}^+$  и  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{NO}_3^-$  и т.д.

Если соотношение элементов питания в почвенном растворе полностью отвечает физиологическим потребностям того или иного растения, такой раствор называется *физиологически уравновешенным*.

Одно из главных свойств почвы — **водный режим**. Нормальная влажность почвы благоприятно сказывается на физиологическом состоянии растений, ускоряет фотосинтез, биосинтез белков, развитие корней и усиливает их поглощательную способность. Вода является средой для диффузии элементов питания из почвенного раствора и поглощающего комплекса почвы к корневым волоскам. На построение органического вещества растения расходуют примерно 0,2% поглощаемой воды, более 99% влаги испаряется. Существенно снижают затраты воды на создание урожая удобрений. По данным Д. Н. Прянишникава, расход воды растением на образование сухого вещества на удобрённом фоне снижался на 20–36% в зависимости от влажности почвы.

Поглощение питательных элементов растениями может совершаться только в условиях благоприятного **воздушного режима** почвы. Для большинства сельскохозяйственных культур достаточным является содержание в почве 2–3% кислорода. При недостатке кислорода в ней образуется больше восстановленных форм железа и других элементов, вредных для растений, увеличивается содержание углекислого газа, а это снижает поглощение корнями азота, фосфора и ионов аммония, а также деятельность микроорганизмов. Для снабжения корней кислородом создают благоприятную структуру почвы.

На питание растений большое влияние оказывает **температура почвы**. При 5–7° С снижается поступление в растения азота, фосфора, кальция, серы, в меньшей степени калия. Азотфиксирующий азот может поступать в растение при более низкой температуре, чем нитратный. Сильное влияние низкой температуры на азотное и фосфорное питание в период всходов объясняется слабым использованием модами проростками азота и фосфора из запасов семян и почвы. Оптимальной температурой для азотного и фосфор-

ного питания является 23–25° С. По данным В. В. Буткевича, при повышении температуры с 20 до 35° С увеличивается образование белка в зерне пшеницы. Чрезмерно высокая температура отрицательно влияет на поступление питательных элементов в растение, что, очевидно, обусловлено снижением активности ферментных систем.

Питание и продуктивность сельскохозяйственных культур тесно связаны с **интенсивностью освещения**. Зеленые растения в посевах, чрезмерное их загущение снижает интенсивность фотосинтеза и дыхания, а следовательно, и урожайность.

В питании растений огромное значение имеют **микроорганизмы**. На 1 га пахотного горизонта почвы содержится от 3 до 7–8 т микроорганизмов. Они превращают органические вещества почвы и органических удобрений в усвояемые растениями формы. Некоторые виды микроорганизмов способны также разлагать труднорастворимые минеральные соединения фосфора и калия, делая их доступными для растений. Микроорганизмы-азотфиксаторы (клубеньковые бактерии и свободноживущие) обогащают почву азотом, поглощая его из воздуха. В результате жизнедеятельности микроорганизмов в почве создается *гумус*.

Особую роль в питании растений играют бактерии **ризосферы** — слоя почвы, непосредственно прилегающего к корневой системе, где сосредоточена основная масса питательных элементов (табл. 2.4).

**2.4.** Содержание доступных для растений минеральных соединений фосфора и калия в почве и в зоне корня (ризосфере), мг/100 г сухой почвы (В. А. Мюллер, 1989)

| Культура       | $\text{P}_2\text{O}_5$ |             | $\text{K}_2\text{O}$ |             |
|----------------|------------------------|-------------|----------------------|-------------|
|                | вне корней             | в ризосфере | вне корней           | в ризосфере |
| Озимая пшеница | 37,2                   | 43,2        | 6,6                  | 27,9        |
| Ячмень         | 18,6                   | 22,5        | 9,3                  | 12,8        |
| Клевер         | 16,2                   | 21,9        | 6,4                  | 8,2         |

Однако микроорганизмы могут и ухудшить условия питания растений, так как у них одни и те же источники питания — азот и зольные элементы. Например, если в почву внесится свежий (неразложившийся) подстильный навоз, бактерии становятся конкурентами растений. Кро-



ме того, в почве есть бактерии-денитрификаторы, восста-навливающие нитраты ( $\text{NO}_3^-$ ) и аммонийный азот до закис-ной формы ( $\text{N}_2\text{O}$ ) и молекулярного азота ( $\text{N}_2$ ), которые уле-гучиваются в атмосферу. И наконец, в почве имеются мик-робы — возбудители болезней растений.

В разные периоды вегетации растения предъявляют неодинаковые требования к условиям питания и внешней среде, что нужно учитывать при разработке систем удоб-ренных культур. За время вегетации растений выделяют *два периода*, различающихся характером поглощения пи-тательных элементов: *критический*, когда в растение по-ступает небольшое количество питательных элементов, но их недостаток ухудшает рост и развитие культур, и период *максимального потребления*, когда растения поглощают наибольшее количество питательных элементов. Для мно-гих растений критическим является период всходов, преж-де всего в отношении фосфора. В это время в растениях активно идут синтетические процессы, но корневая систе-ма еще развита слабо и они испытывают недостаток в фос-форе. И даже если в последующие фазы фосфорное пита-ние будет достаточным, это не исправит положения — уро-жай будет низким. Поэтому в первый период вегетации системой удобрения должно быть предусмотрено преобла-дание фосфора над азотом и калием. Для этого фосфор-ные удобрения небольшими дозами вносятся в рядки или гнезда во время сева. Под некоторые культуры при посеве вносятся все три основные элемента: фосфор, азот и калий, например под сахарную и кормовую свеклу, картофель.

Время интенсивного роста наземной массы (у зерно-вых это фаза выход в трубку — колошение, у сахарной свек-лы — первая половина вегетации) является критическим периодом в азотном питании. В это же время происходит максимальное потребление азота. При недостатке в почве этого элемента проводят азотные подкормки.

Во времени цветения и начала плодообразования у многих растений потребность в азоте снижается. Наступа-ет критический период по отношению к фосфору и калию. Это связано с тем, что начинается усиленный синтез орга-нических веществ, особенно при формировании репродук-тивных органов. В период плодообразования замедляет-ся рост вегетативной массы, поступление питательных эле-ментов уменьшается, а затем и прекращается.

Особенности потребления элементов питания растени-ями в различные фазы вегетации должны учитываться при

разработке систем удобрения сельскохозяйственных куль-тур, включающих обычно три приема внесения удобре-ний в разные сроки: основное, припосевное и подкорм-ки. Основное внесение удобрений до сева должно обеспе-чить растения питанием в течение всего вегетационного периода. Поэтому до сева обычно вносят полную дозу орга-нических и большую часть минеральных удобрений. Вне-сение удобрений во время сева преследует цель "поддер-жать" растения в первые 10—15 дней после всходов. Как правило, для этого используются легкоусвояемые фор-мы фосфорных удобрений. В период максимального по-требления растениями питательных элементов делают корневые и некорневые подкормки. Дозы удобрений для подкормок рассчитываются по данным почвенной и рас-тительной диагностики. При определении доз, сроков и спо-собов внесения удобрений учитываются биологические осо-бенности культур и сортов, почвенно-климатические усло-вия, виды и формы удобрений, планируемая урожайность.

#### Вопросы для самоконтроля

1. Что такое питание растений?
2. Какие химические элементы входят в состав растений?
3. Что такое сухое вещество растений и каков его состав?
4. Какие основные органические вещества входят в состав растений?
5. Что такое воздушное питание растений? Какова роль фото-синтеза растений в создании органического вещества?
6. В чем заключается корневое питание растений?
7. Какова роль корня и корневых волосков в питании расте-ний?
8. Что такое пасивное и активное поглощение растением питательных элементов?
9. Расскажите о свойствах почвенного раствора.
10. В форме каких соединений поступают питательные эле-менты в растение?
11. Расскажите об основных положениях современной тео-рии питания растений.
12. Каковы связи поглощения и транспорта питательных элементов с фотосинтезом, дыханием и обменом веществ в расте-нии?
13. Какие внешние условия влияют на питание растений?
14. Роль микроорганизмов в питании растений.
15. Каковы требования растений к условиям питания азо-том, фосфором и калием в разные фазы их роста и развития?