

УДК 573.016.3.6

**ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВ
ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ
НА КАФЕДРЕ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**

Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, В. Г. ЗЕМСКИЙ

ПОВЫШЕНИЕ продуктивности сельскохозяйственных культур является центральной проблемой современной агрономии. Совершенно очевидно, что продуктивность как интегральное выражение жизнедеятельности растения теснейшим образом связана со всеми его функция-

ми. Отсюда одной из предпосылок для решения указанной проблемы должны служить достаточно ясные и полные знания о функционировании растительного организма как целостной и саморегулирующейся системы, где все клетки, ткани и органы взаимосвязаны и взаимобусловлены в своих функциональных проявлениях. Именно на этой основе возможно предвидеть поведение отдельных частей, разумно воздействовать на целостный организм и в конечном итоге управлять формированием урожая и его качеством.

Обычно высокая потенциальная продуктивность современных сортов реализуется только при оптимальных внешних условиях. Однако в естественной обстановке произрастания факторы среды нередко лишь в течение непродолжительного времени бывают благоприятными для проявления максимальной продуктивности и редко находят в гармоничном сочетании друг с другом. Вместе с тем у активно функционирующих растений даже кратковременное отклонение внешних условий от оптимума вызывает значительные нарушения жизнедеятельности, проводящие к снижению урожая. Поэтому изучение вклада отдельных физиологических функций в продукционный процесс, норм реагирования сельскохозяйственных культур на действия факторов среды, способности адаптироваться к их колебаниям — одна из главных задач физиологии растений.

С момента основания в академии кафедры физиологии растений и лаборатории искусственного климата как самостоятельных структурных единиц (1950 г.) и в течение последующих 30 лет исследования, проводимые их коллективами, охватывали широкий круг вопросов. Они касались, в частности, физиологии и биохимии развития ози-

мых и яровых культур, онтогенетических и филогенетических изменений фотосинтеза, минерального питания, светокультуры растений. Позднее исходя из сформулированных И. И. Гунаром представлений о наличии у растительного организма сложной регуляторной системы и принципах ее функционирования было развернуто изучение ответных реакций тканей и органов растения на воздействие разнообразных физических и химических факторов, ритмичности физиологических процессов, роли распространяющегося электрического возбуждения в координации отдельных функций в целостном организме и, наконец, пространственной и временной организации деятельности листового аппарата.

Основные результаты научной работы в указанный период изложены в обзоре В. М. Лемана и Н. Н. Третьякова «Об исследовании роста и развития растений в контролируемых условиях» (по результатам 30-летней работы кафедры физиологии растений и лаборатории искусственного климата ТСХА) [37]. В целом результаты исследований получили признание физиологов, а работы по раздражимости растительного организма положили начало новому направлению — электрофизиологии растений.

В настоящем обзоре рассматривается научная деятельность коллектива кафедры и лаборатории за последнее десятилетие, в течение которого наряду с продолжением и углублением некоторых традиционных направлений исследований появились новые. В частности, центр тяжести был перенесен на изучение физиологических слагаемых продукционного процесса (фотосинтез, дыхание, минеральное питание), выяснение путей регуляции их на организменном и агроценозном уровнях, донорно-акцеп-

торных отношений, складывающихся между отдельными частями растений в течение индивидуального развития, реакции различных генотипов на изменение экологических факторов среды. Естественно, эти новые тенденции в научной работе коллектива обусловили использование новых методических приемов и сравнительно-физиологического подхода при решении экспериментальных задач. При этом физиологические функции исследовались и в контролируемых, и в полевых условиях, и на разных уровнях организации организма.

Как известно, продуктивность растений определяется в первую очередь эффективностью фотосинтеза, которая зависит от многих факторов и прежде всего от генетической природы культуры, анатомо-морфологической структуры ассимиляционного аппарата, его функциональной активности в меняющихся условиях среды. Отсюда вполне закономерно, что исследования различных сторон фотосинтетической деятельности сельскохозяйственных культур стали одним из центральных направлений научной работы кафедры и лаборатории.

Под руководством профессора Н. Н. Третьякова выполнена большая серия работ по сравнительному изучению физиологических особенностей двух генотипов кукурузы — гибрида современной селекции КВС-701 и сорта старой селекции Воронежская 76, относящихся к одной группе по скороспелости, но обладающих разной потенциальной продуктивностью. Результаты проведенных экспериментов [1, 31—33, 38—40, 55—60, 62] позволили выявить ряд существенных различий между изучаемыми генотипами кукурузы как на организменном, так и органном уровнях. В частности, показано, что для гибрида по сравнению с сортом характерны более

эректоидное расположение листьев, быстрое разворачивание ассимиляционного аппарата, продолжительный период активного роста, большие значения чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ) и, как результат, образование большей биомассы. Кроме того, обладая высоким светолюбием, гибрид лучше адаптируется к широкому диапазону освещенности. В условиях повышенной освещенности по сравнению с низкой это достигается благодаря формированию листьев с большей удельной поверхностью плотностью (УПП) и большим количеством хлоропластов в единице объема листа. Это в конечном счете обеспечивает более эффективную работу ассимиляционного аппарата, что хорошо коррелирует с низкими значениями отношения суммарной поверхности наружных мембран хлоропластов в клетках мезофилла и пластид обкладки, с большей диффузионной проводимостью CO_2 мезофилла и повышенной активностью ключевого фермента фотосинтеза — РБФ-карбоксилазы. В основе адаптации сорта Воронежская 76 к средней и особенно пониженной освещенности лежит увеличение размеров хлоропластов, возрастание содержания хлорофилла в них и более высокие скорости фотохимических реакций.

Вместе с тем сорт Воронежская 76 проявил большую, чем гибрид, устойчивость к недостатку воды и низким положительным температурам. В этих условиях сорт отличался более развитой корневой системой, повышенной оводненностью листьев, сохранением значительной фотосинтетической активности. Однако для гибрида свойственна повышенная способность использовать оптимальные условия среды, что проявляется в интенсификации процесса формирования листового аппарата, возрастании доли стебля

как органа депонирования ассимилятов, которые быстро используют затем для роста.

Одним из слагаемых продукционного процесса является дыхание, поставляющее энергию и метаболиты, необходимые для поддержания функционирования структур и роста. Как показали результаты исследований, гибрид затрачивает меньше энергии на создание единицы биомассы, чем сорт, и тем самым более продуктивно использует ассимиляты для новообразования отдельных частей растения.

Наблюдение за изменением отдельных компонентов дыхательного процесса позволило обнаружить широкие колебания доли затрат на дыхание поддержания в общих дыхательных затратах, обусловленные возрастом отдельных органов и организма в целом, а также влиянием внешних условий. Показано, что гибрид по сравнению с сортом на действие неблагоприятных факторов отвечает более резким усилением дыхания поддержания и значительным ослаблением его при улучшении условий для роста.

Характерно, что величина отношения дыхания к фотосинтезу мало зависела от генотипа и условий произрастания, т. е. колебалась в узком диапазоне.

Подводя итог работам этого направления, можно сформулировать следующие общие положения, представляющие интерес для практической селекции при формировании моделей высокопродуктивных генотипов кукурузы:

1. Структурно-функциональная организация интенсивного генотипа кукурузы (быстрое разворачивание мощного ассимиляционного аппарата, эректоидность и высокая УПП листьев, формирование стебля как органа депонирования ассимилятов и воды, более экономное расходование энергии дыхания на росто-

вые процессы) лучше приспособлена к эффективному использованию благоприятных факторов среды. Одновременно гибрид является пластичным генотипом кукурузы с широкой нормой реакции на меняющиеся внешние условия.

2. Структурно-функциональная организация сорта старой селекции (крупные хлоропласты с повышенным содержанием хлорофилла, низкая УПП листьев, относительное увеличение доли корней в общей массе растения при недостатке воды, устойчивость ростовых процессов и фотосинтеза при низких положительных температурах) обеспечивает его преимущество перед гибридом в менее благоприятных условиях среды.

Важное место в исследованиях кафедры и лаборатории занимали вопросы поглощения, распределения и реутилизации азота. Входя в состав многих биологически важных соединений растения, азот оказывает большое влияние на оргообразовательные процессы, протхождение отдельных фаз развития, динамику и размеры накопления биомассы и тем самым на продукционный процесс. В настоящее время интерес к вопросам усвоения азота особенно возрос в связи с интенсивным применением азотных удобрений и возможным при этом накоплением нитратов в тканях и органах сельскохозяйственных культур.

Исследования процесса поглощения нитратного азота кукурузой (гибрид Буковинский 3) в различных условиях среды показали, что поступление иона нитрата из низко-солевых растворов в значительной степени определяется их катионным составом и почти не зависит от рН. Обратная картина имеет место при увеличении концентрации раствора: в этом случае ослабляется зависимость поглощения иона нитрата от

катионного состава среды и одновременно возрастает влияние рН.

Кальций оказывал тормозящее действие на поглощение иона нитрата, а положительная связь между поступлением последнего и калия ясно обнаруживалась у молодых растений и ослаблялась с возрастом. Видимо, поглощение нитрата и калия каким-то образом зависит от ионного статуса растения в тот или иной период его жизни. Отсюда напрашивается и другое предположение: одним из путей регулирования содержания нитрата в тканях растений может быть изменение соотношения калия и кальция в питательном растворе.

На интенсивность поглощения ионов нитрата молодыми растениями определенным отпечаток накладывают условия их предварительного выращивания. В частности, при трехдневной адаптации растений к высоким концентрациям питательного раствора подавлялось поглощение ионов нитрата и калия. Выявлена тесная зависимость этого процесса от условий освещения: с увеличением интенсивности света возрастало содержание нитрата в листьях, не адаптированных к высокой концентрации раствора, и снижалось у адаптированных [20—22, 30].

Достаточно четкая зависимость поглощения минеральных форм азота от уровня освещенности наблюдалась также в опытах с подсолнечником и томатом [16, 23]. При этом у томата обнаружено преимущественное поглощение аммония. В этой связи представляют интерес наблюдения суточной динамики поглощения нитратной и аммонийной форм азота. В результате было выявлено, что в дневной период у растений преимущественно усваивается ион нитрата, а в ночной — ион аммония. Вместе с тем за сутки подсолнечник поглощал больше ни-

тратного азота, чем аммонийного. Обратная картина отмечена у томата. Нитратредуктазная активность была выше в корнях и ниже в листьях.

Изучалось также влияние фотопериода и концентрации солей в питательном растворе на интенсивность и ритмичность поглотительной функции корней [2, 36]. Было показано, что интенсивность и ритмичность поглотительной функции корней подсолнечника мало зависят от длины фотопериода, быстро адаптируясь к ее изменениям. В то же время установлено, что в случае уменьшения доли корней в общей массе растения, имеющем место при сокращенном фотопериоде (12 ч), увеличивается функциональная активность корневой системы. Подсолнечник отрицательно реагировал на резкое повышение концентрации азотнокислых или всех солей в питательном растворе.

Длина фотопериода влияла на соотношение нитрата и свободных аминокислот в пасоке. При сокращении фотопериода с 16 до 12 ч в ней увеличивалось содержание аминокислот и снижалось — нитрата; в случае удлинения фотопериода до 24 ч наблюдались противоположные изменения. При нитратном источнике азота с пасокой у подсолнечника транспортируется значительно больше нитрата, чем аминокислот и амидов. Последнее свидетельствует о наличии в корнях этого растения большого пула нитратного азота, который может быть использован для саморегуляции катионно-анионного баланса при неблагоприятных условиях корневого питания. Кратковременное варьирование световых условий (затенение в течение 4 или 8 утренних часов), не изменяя поглощения нитрата корнями, увеличивало подачу с пасокой иона нитрата, калия, аминокислот и амидов [6].

В ряде работ исследовалось поглощение другого источника минерального азота — аммония. В последнее время аммоний рассматривается не только как исходный субстрат азотного обмена, все большее внимания уделяется его регуляторным функциям.

У проростков пшеницы скорость поглощения нитратов увеличивалась в присутствии ионов калия и уменьшалась на фоне кальция и особенно аммония. При увеличении концентрации иона аммония резко снижалось поглощение калия и даже отмечалось его выделение корнями. Поэтому представляется вполне вероятным, что ингибирование поглощения нитратов ионами аммония в значительной мере может быть следствием конкурентных отношений между калием и аммонием [41].

В опытах с кукурузой сорта Стерлинг повышенные концентрации аммония подавляли рост как надземных органов, так и корневой системы. Особенно заметно отрицательное действие аммонийной формы азота проявлялось при затрудненном доступе кислорода (без аэрации питательного раствора). В этих условиях увеличение уровня аммонийного питания снижало дневное и ночное поглощение воды, уменьшало содержание хлорофилла *a* и *b* в листьях [18, 19].

В свою очередь, скорость поглощения самого аммония может существенно зависеть от сопутствующих анионов. Так, в опытах с подсолнечником она была наибольшей на фоне сульфат-иона, меньше — хлор-иона, затем фосфат-иона и, наконец, нитрата [42, 69].

Таким образом, поглощение и накопление нитратной и аммонийной форм азота отдельными видами растений зависят от возрастного состояния растений, их ионного статуса, соотношения между

сопутствующими катионами, рН среды. Определенное влияние на эти процессы оказывают освещенность, фотопериод, аэрация корнеобитаемой зоны.

Азот, поглощенный корнями, транспортируется затем в надземные органы растения, где используется на биосинтез различных азотсодержащих соединений. В дальнейшем азот вегетативных органов может быть мобилизован на формирование других частей организма. Особенно интенсивно процессы реутилизации азотистых веществ осуществляются в репродуктивный период. В связи с этим большее значение приобретает изучение роли протеолитических ферментов, определяющих способность листового аппарата отдавать ранее накопленные азотистые вещества для образования белкового комплекса семян. Однако все еще остаются не выясненными ряд вопросов: какова причинно-следственная связь между уровнем активности протеаз в листьях и оттоком из них азота в зерновку; каким образом деятельность протеаз связана с ходом формирования зерновок и, наконец, в какой мере уровень их активности обусловлен процессом старения листа и растения в целом. Этим проблемам было отведено значительное место в исследованиях кафедры и лаборатории.

Опытами с кукурузой (гибриды КВС-701, Пионер 3978, Днепровский 758) установлено, что переход растений к формированию семян влечет за собой усиление процессов старения листьев, сопровождающихся уменьшением содержания хлорофилла, растворимых форм белка, общего азота и возрастом деятельности протеолитических ферментов с оптимумом в кислой (рН 5,6) и нейтральной (рН 7,3) областях. Значительное влияние на протеолитическую активность в

листьях оказывали условия минерального питания. Наибольшая активность протеаз наблюдалась у растений при низком уровне питания, а более интенсивный отток азота (по абсолютным значениям) — из листьев кукурузы при среднем уровне минерального питания. Но независимо от условий минерального питания у всех растений максимальным оттоком азотистых веществ характеризовался лист, в пазухе которого формировался продуктивный початок. Изоляция початка, хотя и не снижала в листьях активности гидролитических ферментов, все же замедляла отток азота [17, 24, 25, 54].

Образование белкового комплекса семян происходит за счет не только азотистых веществ, оттекающих из вегетативных органов, но и азота, поглощаемого корневой системой в репродуктивный период. Вместе с тем доля последнего может заметно различаться в зависимости от генетической природы культуры; условий азотного питания и пр. На кафедре были проведены опыты с кукурузой (гибрид КВС-701) и тремя сортами яровой пшеницы (Московская 35, Ленинградская и Саратовская 29), в которых, помимо протеазной активности, определяли в листьях также активность нитратредуктазы, обеспечивающей восстановление поглощенного нитрата в репродуктивную фазу развития [26—29].

Согласно полученным данным, уровень активности нитратредуктазы в листьях — генетически обусловленный признак. В период от цветения до начала восковой спелости зерна удельная нитратредуктазная активность в листовых пластинках пшеницы была в несколько раз выше, чем у кукурузы. Однако последней свойственна более высокая интенсивность накопле-

ния азота до начала его видимой реутилизации. Общей же для этих растений закономерностью является снижение нитратредуктазной и повышение протеазной активности в листьях по мере их старения, причем первый показатель коррелировал с общим содержанием азота в листе, второй — с полнотой его реутилизации.

У кукурузы наибольшей нитратредуктазой и наименьшей протеазной активностью отличался лист над початком; обратная картина отмечалась у листа, расположенного ниже початка. У пшеницы высокой активностью обоих ферментов обладал флаговый лист, играющий важную роль в формировании зерна. Обнаружена также суточная ритмика в изменении содержания общего азота, активности нитратредуктазы и протеаз. В листьях как кукурузы, так и пшеницы максимум содержания общего азота приходится на дневной, а нитратредуктазной активности — на дневной и ночной периоды; максимум активности гидролитических ферментов совпадал со светлыми часами суток.

На физиологическое состояние листьев пшеницы (сорта Московская 35) существенно влияли условия азотного питания. Показано, что некоторый недостаток азота в среде стимулирует процесс старения листового аппарата, проявляющийся в повышении активности протеаз. Однако внесение азота в нитратной форме в начале образования зерновки задерживало старение листьев и тем самым ослабляло нарастание активности протеолитических ферментов, но стимулировало активность нитратредуктазы. Однако азотные подкормки в репродуктивную фазу все же не снимали полностью отрицательного влияния недостатка азота в предшествующий период.

Определенные различия по уров-

ню нитратредуктазной и протеазной активности листьев выявлены между изученными экотипами яровой пшеницы. В репродуктивный период высокой активностью нитратредуктазы обладали листья сорта Московская 35, а наиболее низкой — сорта Саратовская 29. Сорт Ленинградка занимал промежуточное положение. В то же время листьям Саратовской 29 была свойственна максимальная протеолитическая активность. Сам по себе факт сочетания в листьях этого сорта низкой нитратредуктазной и высокой протеазной активности заслуживает внимания, поскольку служит свидетельством того, что у сортов, сформировавшихся в засушливых условиях, основным источником азотистых веществ для зерновок является азот вегетативных органов. У сортов, выведенных для зоны достаточного увлажнения, такими источниками являются и ранее накопленные азотистые соединения и азот, поступающий в течение репродуктивного периода.

Вопросы перераспределения азота между органами растений в репродуктивный период получили дальнейшее развитие в опытах с кукурузой (гибридом КВС-701) и пшеницей (сорт Московская 35) [13—15, 46].

При изучении темпов накопления и мобилизации азота в растении в зависимости от стрессовых воздействий и уровней минерального питания был использован балансовый метод. Установлено, что до молочной спелости накопление азота в зерне существенно отстает от его мобилизации из вегетативных органов. Затем снижение уровня мобилизуемого азота в надземных органах происходит главным образом за счет его оттока в зерно, причем на высоком фоне минерального питания накопление и мобилизация азота осуществляются

более равномерно.

Засуха и затопление подавляли поступление азота из среды, что влекло за собой резкое усиление мобилизации азотистых веществ из вегетативных органов, в основном из листьев, но у кукурузы в случае засухи возрастала и роль стебля. Определенный вклад в обеспечение зерна азотом делали обертка и стержень початка, а также корни.

Заметное действие на процесс перераспределения азота оказывал и фотопериод. Сокращение длины дня при низком уровне минерального питания приводило к замедлению темпов мобилизации азота из вегетативных органов обеих культур. На фоне высокого уровня питания мобилизация азота возрастала за счет интенсивного его оттока из корней. При низком уровне питания перевод пшеницы на непрерывное освещение приводил к отрицательному балансу азота, тогда как на фоне высокого уровня он был положительным.

Выявлено положительное влияние обработки колоса пшеницы препаратом 6—БАП, который ослаблял деструкцию хлорофилла в листьях, особенно у растений, подвергнутых действию засухи. Одновременно усиливалось поглощение азота из среды и тормозился отток азотистых веществ из вегетативных органов. При избыточном увлажнении обработка колоса указанным препаратом не приводила к положительному результату.

Таким образом, анализ всего изложенного материала позволяет заключить, что процессы реутилизации азотистых веществ вегетативных органов растений и использование поступающего в репродуктивную фазу нитратного азота находятся в тесной связи с активностью соответственно протеаз и нитратредуктазы. В свою очередь, деятельность этих ферментов и последую-

шая мобилизация азота для образования белкового комплекса зерна регулируются процессами старения листьев и организма, положением листа по отношению к генеративным органам, аттрагирующей способностью зерновок и складывающимися в указанный период условиями среды.

В заключение остановимся на работах, в которых затрагиваются некоторые аспекты ценоотических взаимодействий растений, водного режима и физиологии устойчивости сельскохозяйственных культур к неблагоприятным факторам среды.

В вегетационных опытах с подсолнечником (сортов Смена и Одесский 63) и яровой пшеницей (сорта Московская 21) разные модели ценоотического взаимодействия растений создавались путем варьирования их загущения, объема питательного раствора, световых условий [5, 34, 35]. Обнаружены как видовые различия, так и общие для изучаемых растений закономерности в их адаптационных изменениях при ценоотическом взаимодействии. У яровой пшеницы, как кустящегося растения, основной реакцией на загущение является ослабление побегообразования и снижение поглощающей активности корней. У подсолнечника в этих условиях уменьшается доля корней в общей биомассе, но усиливается их поглощательная деятельность, что обеспечивает повышенную концентрацию макроэлементов в побегах и усиленный рост стебля. Общие закономерности следующие: ослабление ценоотических взаимодействий растений при высоком уровне минерального питания; зависимость удельной поглощающей активности корней от соотношения роста разных органов; проявление сильного отрицательного действия загущения растений на удельную поглощающую деятельность корней и

концентрацию макроэлементов в их органах в определенные периоды ценоотических взаимодействий. В целом полученные результаты свидетельствуют о том, что при формировании оптимальных агроценозов и определении норм удобрений необходимо учитывать степень, характер и продолжительность ценоотического взаимодействия растений.

Проводилось сравнительное изучение некоторых показателей водообмена (интенсивности плача, осмотического давления, транспирации и водоудерживающей способности тканей) у гибрида огурца ТСХА-1 и его родительских форм — Нацу Фусинари и Неросимый 40. По интенсивности плача гибрид занимал промежуточное положение между родительскими сортами. Однако для него были характерны меньшее подавление плача в условиях высокой концентрации питательного раствора, повышенное осмотическое давление пасоки, ослабление транспирации и возрастание водоудерживающей способности тканей, что говорит о более совершенной регуляции водообмена у гибрида по сравнению с родительскими формами [43, 44].

Биологические потенции и конечная продуктивность растения во многом определяют его способность противостоять воздействию неблагоприятных факторов среды. Поэтому вопросы устойчивости растительного организма и его отдельных органов к изменению внешних условий занимали в исследованиях кафедры и лаборатории существенное место. В частности, изучалась реакция на обезвоживание листьев трех сельскохозяйственных культур — фасоли (сорта Могольская белая), подсолнечника (сорта Одесский 63) и кукурузы (гибрида Пионер) — в зависимости от их возраста и функционального состоя-

ния. Критерием устойчивости к кратковременному обезвоживанию служил достаточно объективный тест — изменение проницаемости растительной ткани, учитываемое по выходу из нее электролитов.

Установлено, что под действием нарастающего обезвоживания клеточная проницаемость листьев изменяется волнообразно (т. е. характер реакции растений соответствует в этом случае общему реагированию живых систем на повреждающее воздействие). Выявлена также неодинаковая реакция на обезвоживание у листьев разных ярусов. В условиях прогрессирующего обезвоживания выделение электролитов из тканей верхних листьев существенно меньше, чем из расположенных ниже, и временной ход данного процесса отличается относительной стабильностью. Последнее свидетельствует о большей их устойчивости к обезвоживанию. С возрастом листа его устойчивость к обезвоживанию падает независимо от яруса. В репродуктивный период при действии нарастающего обезвоживания низким уровнем и стабильным характером временного хода выделения электролитов характеризуются листья, обслуживающие развивающееся соцветие. Повышенные адаптационные способности этих листьев имеют важное биологическое значение в связи с их обслуживающей функцией.

Обнаружены видовые различия растений по способности листьев переносить обезвоживание. У фасоли наблюдались самый высокий уровень выделения электролитов, значительные колебания проницаемости и быстрое наступление резкого необратимого подъема во временном ходе изучаемого процесса; у подсолнечника все это было выражено в меньшей степени; у куку-

рузы отмечались относительно слабые изменения уровня проницаемости клеточных мембран листьев [4].

Переходя к работам, в которых изучались электрические реакции растений, необходимо подчеркнуть, что они являются дальнейшим развитием исследований по электрофизиологии, начатых кафедрой и лабораторией еще в 50-х годах. В рассматриваемых здесь работах исследовались главным образом электрические характеристики растений при действии экстремальных факторов среды: гипогравитации, низких положительных температур, пониженной освещенности и почвенной засухи [8—10]. Показано, что при действии этих факторов происходит падение разности биоэлектрических потенциалов между нижней и верхней частями растений, значение которой коррелирует со степенью угнетенности организма. Таким образом, можно считать твердо установленным, что падение градиента вдоль оси побега относится к числу общих реакций растений на действие стрессовых факторов. Последующее восстановление аксиальной разности биопотенциалов искусственным путем до уровня, свойственного растениям, произрастающим в благоприятных условиях, приводит к значительному улучшению жизнедеятельности организма и повышению его продуктивности.

Эти оригинальные исследования послужили теоретической основой для разработки практических приемов повышения адаптационных свойств растений и улучшения их состояния. Восстановление градиента биопотенциалов до нормы достигается с помощью пропускания слабых электрических токов физиологического уровня. При этом максимальный стимулирующий эф-

фект получается в случаях, когда разность биопотенциалов между основанием и верхней частью растения поддерживается на уровне —50...—100 мВ. Разработанные способы малоэнергоемких режимов электромагнитной стимуляции растений прошли апробацию при выращивании овощных культур (томаты, огурцы) в условиях тепличного производства, и по ним получены положительные решения на авторские заявки.

Представляют интерес результаты изучения адаптации растений к недостатку кислорода в корнеобитаемой среде, возникающему обычно при переувлажнении и уплотнении почвы [11, 50—53]. В модельных опытах с люцерной (сортов Северная гибридная 69, Славянская местная и Ташкентская 1) и кукурузой (гибридами КВС-701 и Днепровский 247 МВ) показано, что даже при кратковременном затоплении угнетаются ростовые процессы и задерживается развитие растений, изменяется уровень дыхания, снижается общее содержание ионов и нарушается их распределение по органам. Наиболее резко реагирует корневая система, вследствие чего возрастает отношение побег:корни. При этом последствия избыточного увлажнения сохраняются в течение длительного времени, что выражается в замедленном росте растений, повышенной интенсивности дыхания корней и листьев, ослаблении способности противостоять действию других неблагоприятных факторов (засухи). В конечном итоге не происходит полного восстановления нормального функционирования, вследствие чего снижается урожай вегетативной массы и семян.

Установлены генетические различия в реакции растений на затопление. Так, меньшей чувствительностью среди изученных сортов

люцерны отличался сорт Северная гибридная 69; интенсивный гибрид кукурузы КВС-701 в отличие от Днепровского 247 проявлял свои адаптационные способности только в оптимальных условиях выращивания. Необходимо отметить также, что адаптация люцерны и кукурузы в основном осуществляется за счет формирования новых ярусов придаточных корней, интенсификации дыхания листьев и повышения удельной активности корней в период последствия.

Одним из направлений научной работы коллектива было теоретическое обоснование применения синтетических регуляторов роста для повышения устойчивости сельскохозяйственных культур к отрицательным температурам и полеганию.

В полевых опытах установлено, что применение хлорхолинхлорида в посевах клевера красного на высоких фонах питания повышает выживаемость растений. Под влиянием ретарданта у растений подавлялось апикальное доминирование в период интенсивного роста и тем самым создавались условия для закладки новых точек роста и образования побегов. Кроме того, у обработанных растений в осенний период отмечалось усиление дыхания корневой системы, что, по-видимому, благоприятствовало осуществлению репарационных и регенерационных процессов и повышению адаптационной способности к неблагоприятным внешним условиям [67, 68].

Обработка люцерны (сорта Северная гибридная и Славянская местная) хлорхолинхлоридом, вызывая торможение роста надземных органов, стимулировала рост корней, увеличивала термостабильность фотосинтеза и дыхания, обуславливая тем самым накопление защитных веществ в зоне кор-

невой шейки. Это в конечном итоге способствовало возрастанию морозостойкости растений. После промораживания (в период отращивания) обработанные хлорхолинхлоридом растения характеризовались высокой репарационной способностью. Наибольшее повышение морозостойкости было отмечено у устойчивого сорта Северная гибридная, который значительно превосходил слабоморозостойкий сорт Славянская местная по скорости видимого фотосинтеза и затратам сухого вещества на дыхание поддержания.

В полевых опытах осенью обработка ретардантом травостоя люцерны повышала ее зимостойкость и жизнеспособность и увеличивала урожай. При этом оптимальным сроком применения хлорхолинхлорида оказалась третья декада сентября. Особенно значительное повышение зимостойкости и урожайности люцерны от обработки ретардантом отмечено в условиях, неблагоприятных для зимовки и вегетации [3, 47—49, 61].

При изучении действия отдельных ретардантов (хлорхолинхлорида, кампозана, дигидрела) и их смесей на рост, развитие и устойчивость к полеганию разных сортов ячменя было установлено положительное влияние этих препаратов на общую и продуктивную кустистость растений, интенсивность фотосинтеза боковых побегов, количество зерна с одного растения. Наибольшее торможение роста и повышение устойчивости стебля к полеганию после воздействия ретардантами наблюдалось у сортов Московский 121 и Носовский 9, слабо реагировал на обработку сорт Надя. Более эффективными были смеси ретардантов — хлорхолинхлорид + дигидрел и хлорхолинхлорид + кампозан, которые вызывали максимальное подавление роста глав-

ного побега, но не снижали общей продуктивности растений и качества зерна [45, 65—66, 71].

Изучение солеустойчивости сельскохозяйственных культур проводилось в опытах с яровой пшеницей (сорта Безостая 1), кукурузой (гибрид КВС-701) и томатом (сорта Пионер). Результаты их показали, что существует зависимость между накоплением и распределением засоряющих ионов (NaCl) и степенью подавления роста растений. При этом увеличение осмотического потенциала в клетках, адекватное степени засоления, обеспечивает поддержание относительно нормального водного и ионного обмена. Выявленные различия в поглощении и распределении натрия у подопытных культур позволяют считать, что более высокая солеустойчивость пшеницы по сравнению с томатом и кукурузой обусловлена прежде всего «барьерной» функцией ее корневой системы при транслокации иона натрия в надземные органы растения. Введение в среду $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ стимулировало у всех изученных растений поступление ионов кальция, магния, калия и нитрата, но ослабляло поглощение натрия и хлора. Это свидетельствует о хорошо выраженном антагонизме между катионами $\text{Na}^+ - \text{Ca}^{+2}$, $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ и анионами $\text{Cl}^- - \text{NO}_3^-$, который, по-видимому, играет значительную роль в адаптации растений к повышенным концентрациям NaCl в среде [7].

В содружестве с кафедрой земледелия Тимирязевской академии проводилось изучение действия различных способов обработки дерново-подзолистой почвы на рост, развитие и продуктивность кукурузы (гибрида Днепровский 247) и ячменя (сортов Надя и Зазерский). Показано, что условия, лимитирующие развитие корней (механическое сопротивление), подавляют

прежде всего их активность, вследствие чего происходит торможение жизнедеятельности надземных органов. Обнаружена неодинаковая реакция подопытных растений на способы обработки почвы. В частности, у ячменя на фоне поверхностной обработки наиболее интенсивный рост наблюдался до фазы выхода в трубку, а при обычной вспашке — после выхода в трубку. У кукурузы заметное усиление роста отмечено во второй период вегетации [63, 70].

На основании проведенных исследований разработана камера механического давления, позволяющая создавать необходимые величины объемной массы и имитировать таким образом уплотнение и разуплотнение субстрата в разные периоды роста растения. Предложен также метод оценки семян сельскохозяйственных культур на силу роста, который позволяет прогнозировать устойчивость растений к давлению корнеобитаемой среды. На этот метод получено авторское свидетельство [64].

Итак, из всего представленного в обзоре материала следует, что научная работа кафедры и лаборатории велась в трех направлениях: изучение элементов фотосинтетической продуктивности растений, роли азота как фактора управления продукционным процессом и качеством урожая и адаптационных возможностей сельскохозяйственных культур в меняющихся условиях среды. Полученные результаты позволили сформулировать ряд принципиальных положений, которые имеют существенное теоретическое значение и открывают известные перспективы для дальнейших исследований. На их основе разработаны также практические приемы электростимуляции жизнедеятельности овощных культур (огурца, томата) в условиях закрытого грун-

та, применение ретардантов для повышения устойчивости сельскохозяйственных растений к неблагоприятным внешним условиям, диагностики физиологического состояния растения. Наконец, эти результаты могут быть использованы при создании более эффективных технологий выращивания отдельных экотипов и в практической селекции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аканов Э. Н., Кошкин Е. И., Моторина М. В., Третьяков Н. Н. Усовершенствованная установка для измерения газообмена интактных растений в полевых условиях.— Физиол. растений, 1989, т. 36, вып. 3, с. 602—609.— 2. Бехера П. К., Кондратьев М. Н., Крастина Е. Е. Поглощающая активность корневой системы растений подсолнечника при разной длине фотопериода.— Изв. ТСХА, 1985, вып. 5, с. 100—106.— 3. Гомер В. В., Третьяков Н. Н. Влияние хлорохлинхлорида на содержание растворимых углеводов, белкового и небелкового азота в зоне корневой шейки люцерны и ее морозостойкость.— Изв. ТСХА, 1984, вып. 6, с. 94—101.— 4. Земский В. Г., Карнаухова Т. В. Реакция листьев разных ярусов у растений фасоли, подсолнечника и кукурузы на обезвоживание.— Изв. ТСХА, 1987, вып. 1, с. 114—119.— 5. Ильин А. Н., Кондратьев М. Н., Крастина Е. Е. Поглощение и транспорт азота с пасокой у подсолнечника в зависимости от густоты стояния растений.— Изв. ТСХА, 1988, вып. 1, с. 90—95.— 6. Ильин А. Н., Кондратьев М. Н., Крастина Е. Е. Транспорт соединений азота и ионов калия с пасокой подсолнечника в зависимости от световых условий в предшествующий период.— Изв. ТСХА, 1988, вып. 3, с. 89—95.— 7. Ионева Ж. З., Петров-Спиридонов А. Е. Кинетика поглощения Na в зависимости от устойчивости растений к хлоридному засолению.— София. Физиология на растенията, 1988, т. XIV, кн. 3, с. 54—60.— 8. Каменская К. И., Третьяков Н. Н., Шогенов Ю. Х.

О роли биоэлектрической полярности в жизнедеятельности растений кукурузы в условиях гипогравитации.— Изв. ТСХА, 1986, вып. 6, с. 118—121.— 9. Каменская К. И., Шогенов Ю. Х., Третьяков Н. Н. Электростимуляция роста и развития кукурузы в условиях недостаточного увлажнения.— Механизация и электрификация сельск. хоз-ва, 1987, № 6, с. 54.— 10. Каменская К. И., Шогенов Ю. Х., Третьяков Н. Н. Функциональная роль градиентов потенциалов в растениях.— В кн.: Электрофизиологические методы в изучении функционального состояния растений.— М.: ТСХА, 1988, с. 1—14. 11. Карнаухова Т. В., Рыбакова М. И., Гаркавенкова А. Ф. и др. Способ оценки устойчивости зерновых культур к вымоканию.— Автор. свид. № 4411926/30—13 (060632), 1989.— 12. Карнаухова Т. В., Третьяков Н. Н., Гаркавенкова А. Ф., Крылов О. Н., Зидан Риад. Способ оценки холодоустойчивости овощных культур.— Автор. свид. № 1337004, 1987.— 13. Кондратьев М. Н., Варфоломеев С. А. Реутилизация азота у растений пшеницы в зависимости от уровня минерального питания и фотопериода.— Изв. ТСХА, 1987, вып. 1, с. 106—114.— 14. Кондратьев М. Н., Варфоломеев С. А., Третьяков Н. Н. Баланс азота в растениях кукурузы в период формирования и налива зерна в зависимости от уровня минерального питания и влагообеспеченности.— Изв. ТСХА, 1986, вып. 4, с. 98—104.— 15. Кондратьев М. Н., Варфоломеев С. А., Третьяков Н. Н. Перераспределение азота у яровой пшеницы под воздействием 6-БАП при различных уровнях водообеспеченности.— Изв. ТСХА, 1987, вып. 5, с. 105—111.— 16. Кондратьев М. Н., Дорошенко А. А., Леман В. М. Влияние режима освещения на избирательность поглощения томатами ионов аммония и нитратов.— Изв. ТСХА, 1984, вып. 4, с. 109—115.— 17. Кондратьев М. Н., Камалова (Самойленко) Т. Г. Протеазы листьев в онтогенезе растений.— Физиол. и биохим. культурных растений, 1983, т. 15, № 2, с. 107—115.— 18. Кондратьев М. Н., Карсункина Н. П. Особенности реак-

ции кукурузы на концентрацию аммония в зависимости от условий аэрации среды.— В сб.: Физиолого-биохимические механизмы регуляции адаптивных реакций растений и агрофитоценозов.— Кишинев: Штиинца, 1984, с. 18.— 19. Кондратьев М. Н., Карсункина Н. П., Третьяков Н. Н. Реакция молодых растений кукурузы на концентрацию азота в питательной среде.— В сб.: Морфофизиологические основы устойчивости растений.— М.: ТСХА, 1985, с. 62—69.— 20. Кондратьев М. Н., Костюкович М. Ф., Третьяков Н. Н. Поглощение нитрата и катионов растениями кукурузы из растворов с низкой концентрацией ионов водорода.— Агрохимия, 1984, № 6, с. 53—60.— 21. Кондратьев М. Н., Костюкович М. Ф., Третьяков Н. Н. Роль соотношения К:Са в почве при поглощении и ассимиляции нитрата кукурузой.— Изв. ТСХА, 1984, вып. 3, с. 113—118.— 22. Кондратьев М. Н., Костюкович М. Ф., Третьяков Н. Н. Влияние факторов среды на поглощение элементов питания из высокосолевых растворов (Рукопись деп. во ВНИИТЭИСХ, 7.09/85—339). Реф. рукописи в РЖ «Бюл. с.-х. растений», 1985, № 12.— 23. Кондратьев М. Н., Леман В. М., Дорошенко А. А. Влияние интенсивности света и ионов аммония на поглощение и восстановление нитрата растениями подсолнечника.— Агрохимия, 1985, № 6, с. 69—76.— 24. Кондратьев М. Н., Самойленко Т. Г. Реутилизация азота у различающихся по скороспелости гибридов кукурузы.— Изв. ТСХА, 1985, вып. 4, с. 104—110.— 25. Кондратьев М. Н., Самойленко Т. Г., Третьяков Н. Н. Реутилизация азота листьями припочатковой зоны в репродуктивный период развития растений кукурузы.— Изв. ТСХА, 1986, вып. 1, с. 112—118.— 26. Кондратьев М. Н., Танцова О. И. Нитратредуцирующая и протеолитическая активность листьев пшеницы в репродуктивный период.— Изв. ТСХА, 1986, вып. 6, с. 104—110.— 27. Кондратьев М. Н., Танцова О. И. Суточная динамика содержания азота, активности нитратредуктазы и протеаз листьев в репродуктивный период.— Физиол. и биохим.

- культурных растений, 1989, т. 21, № 1, с. 21—27.— 28. Кондратьев М. Н., Танцова О. И., Третьяков Н. Н. Реакция растений кукурузы на некорневую подкормку азотом в репродуктивный период.— С.-х. биология, 1986, № 5, с. 66—71.— 29. Кондратьев М. Н., Танцова О. И., Третьяков Н. Н. Нитратредуктазная и протеолитическая активность листьев кукурузы в репродуктивный период.— Физиол. растений, 1987, т. 34, № 1, с. 105—113.— 30. Костюкович М. Ф., Кондратьев М. Н. Влияние рН раствора в зависимости от условий предварительного выращивания на поглощение ионов проростками кукурузы.— В сб.: Морфофизиологические основы устойчивости растений. М.: ТСХА, 1985, с. 33—38.— 31. Кошкин Е. И., Моторина М. В., Коршунова В. С., Третьяков Н. Н. Газо- и водообмен у разных экотипов кукурузы при постоянном и временном недостатке влаги.— Изв. ТСХА, 1987, вып. 3, с. 103—111.— 32. Кошкин Е. И., Моторина М. В., Нестерова С. Н., Станчева И. В., Третьяков Н. Н. Регуляция фотосинтеза и транспирации кукурузы при разной облученности.— Физиол. растений, 1989, т. 36, вып. 2, с. 41—47.— 33. Кошкин Е. И., Станчева И. В., Нестерова С. М., Третьяков Н. Н. Фотосинтетическая активность и накопление биомассы кукурузы разных экотипов в зависимости от спектрального состава света.— Изв. ТСХА, 1986, вып. 5, с. 103—110.— 34. Крастина Е. Е. Минеральное питание подсолнечника при ценотическом взаимодействии растений.— Изв. ТСХА, 1984, вып. 5, с. 95—103.— 35. Крастина Е. Е. Рост и минеральное питание яровой пшеницы при ценотическом взаимодействии растений.— Изв. ТСХА, 1987, вып. 1, с. 98—105.— 36. Крастина Е. Е., Кондратьев М. Н., Бехера П. К. Последствие фотопериода на транспорт нитрат-иона, аминокислот и амидов с пасокой подсолнечника.— Изв. ТСХА, 1989, вып. 5, с. 83—87.— 37. Леман В. М., Третьяков Н. Н. Об исследовании роста и развития растений в контролируемых условиях (по результатам 30-летней работы кафедры физиологии растений и лаборатории искусственного климата ТСХА).— Изв. ТСХА, 1981, вып. 3, с. 3—12.— 38. Нестерова С. Н., Кошкин Е. И. Формирование урожаев кукурузы разных лет селекции при оптимальной и недостаточной влагообеспеченности.— В сб.: Морфофизиологические основы устойчивости растений.— М.: ТСХА, 1985, с. 3—11.— 39. Павлова Е. И., Кошкин Е. И. Влияние пониженной освещенности на фотосинтетический аппарат кукурузы.— В сб.: Морфофизиологические основы устойчивости растений.— М.: ТСХА, 1985, с. 45—52.— 40. Павлова И. Е., Третьяков Н. Н., Веселовский В. А. Влияние световых условий выращивания на некоторые характеристики замедленной флуоресценции листьев кукурузы.— Физиол. и биохим. культурных растений, 1987, т. 19, № 3, с. 251—257.— 41. Петров-Спиридонов А. Е., Моллов М. Кинетика поглощения $N-NO_3$ и $N-NH_4$ проростками пшеницы в зависимости от сопутствующих катионов.— Изв. ТСХА, 1982, вып. 3, с. 11—17.— 42. Петров-Спиридонов А. Е., Шарошкин Н. М. Поглощение фосфата и аммония подсолнечником *Helianthus annuus* L. в зависимости от сопутствующих аммонийно анионов.— Изв. ТСХА, 1989, вып. 2, с. 83—88.— 43. Пильщикова Н. В. Особенности водообмена гетерозисных гибридов огурца.— Материалы VIII Всесоюзного симпозиума по водному режиму.— Ташкент: ФАИ, 1984, с. 84.— 44. Пильщикова Н. В. Физиологические механизмы адаптации корневой системы огурца к повышенной концентрации питательного раствора.— В сб.: Физиолого-биохимические механизмы регуляции адаптивных реакций растений и агрофитоценозов.— Кишинев: Штинца, 1984, с. 28—29.— 45. Прусакова Л. Д., Третьяков Н. Н., Чижова С. И., Яковлев А. Ф. Устойчивость к полеганию и продуктивность ярового ячменя под действием синтетических регуляторов роста.— С.-х. биология, 1986, № 1, с. 38—40.— 46. Третьяков Н. Н., Варфоломеев С. А., Кондратьев М. Н. Увлажнение, минеральное питание и накопление азота в зерне.— Кукуруза и сорго, 1986, № 5, с. 38—39.—

47. Третьяков Н. Н., Гомер В. В. Изменение морозостойкости, фотосинтеза и дыхания люцерны под влиянием хлорохлинхлорида.— Изв. ТСХА, 1984, вып. 1, с. 178—182.— 48. Третьяков Н. Н., Гомер В. В. Влияние хлорохлинхлорида на содержание свободных аминокислот в зоне корневой шейки люцерны и морозостойкость растений.— Изв. ТСХА, 1985, вып. 1, с. 105—111.— 49. Третьяков Н. Н., Гомер В. В. Изменение содержания пролина у сортов люцерны, различающихся по морозостойкости, при обработке хлорохлинхлоридом.— Изв. ТСХА, 1985, вып. 4, с. 110—114.— 50. Третьяков Н. Н., Карнаухова Т. В., Гаркавенкова А. Ф. Сравнительное изучение влияния корневого затопления на рост и физиологическое состояние молодых растений кукурузы гибридов Днепровский 247 и КВС-701.— В сб.: Морфобиологические основы устойчивости растений. М.: ТСХА, 1985, с. 17—24.— 51. Третьяков Н. Н., Карнаухова Т. В., Гаркавенкова А. Ф. Изменение физиологического состояния и продуктивности люцерны под действием корневого затопления.— Изв. ТСХА, 1986, вып. 6, с. 95—104.— 52. Третьяков Н. Н., Карнаухова Т. В., Гаркавенкова А. Ф. Физиологические реакции двух сортов люцерны на затопление.— В сб.: Генетика, физиология и селекция зерновых культур.— М.: ТСХА, 1987, с. 66—74.— 53. Третьяков Н. Н., Карнаухова Т. В., Гаркавенкова А. Ф. Интенсивность дыхания растений люцерны и кукурузы при нарастании гипоксии.— Физiol. растений, 1990, т. 37, № 1, с. 78—87.— 54. Третьяков Н. Н., Кондратьев М. Н., Самойленко Т. Г. Формирование белкового комплекса у различных гибридов.— Кукуруза, 1983, № 5, с. 29—30.— 55. Третьяков Н. Н., Кошкин Е. И., Моторина М. В., Бизяев Е. Ф. Особенности адаптации генотипов кукурузы к различным уровням освещенности.— Изв. ТСХА, 1983, с. 109—119.— 56. Третьяков Н. Н., Кошкин Е. И., Моторина М. В., Савич Л. В. Дыхательный газообмен и накопление биомассы кукурузы при разной густоте посева. 1988, 20, с. 505BC—88 ДЕП.— 57. Третьяков Н. Н., Кошкин Е. И., Моторина М. В., Савич Л. В. Дыхательный газообмен и содержание белкового азота в различных органах кукурузы. 1988, 13 с. 522BC—88 ДЕП.— 58. Третьяков Н. Н., Кошкин Е. И., Нестерова С. М. Мезоструктурная организация листьев двух экотипов кукурузы при дефиците влаги.— Изв. ТСХА, 1985, вып. 6, с. 94—101.— 59. Третьяков Н. Н., Моторина М. В., Кошкин Е. И., Бизяев Е. Ф. Реакция кукурузы на действие пониженных температур в разные фазы вегетации.— Изв. ТСХА, 1984, вып. 5, с. 103—110.— 60. Третьяков Н. Н., Моторина М. В., Савич Л. В. Дыхательный газообмен и содержание водорастворимых углеводов в листьях кукурузы при длительной темноте.— Изв. ТСХА, 1989, вып. 3, с. 81—88.— 61. Третьяков Н. Н., Паничкин Л. А., Гомер В. В. Изменение морозостойкости люцерны при обработке ее ретардантами.— Изв. ТСХА, 1983, вып. 5, с. 27—32.— 62. Третьяков Н. Н., Соснин Б. Н., Кошкин Е. И., Моторина М. В., Станчева И. В. Установка для определения фотосинтеза и транспирации растений при различных концентрациях CO₂.— Изв. ТСХА, 1985, вып. 2, с. 194—196.— 63. Третьяков Н. Н., Шевченко В. А. Влияние способов основной обработки почвы и предшественников на продуктивность кукурузы и ячменя в севообороте и содержание питательных веществ в различных органах растений.— Рефер. журн. ВНИИТЭИагропром. Сер. Земледелие, 1988, № 1.— 64. Третьяков Н. Н., Шевченко В. А. Способ определения силы семян. Автор. свид. № 1510743, А01 С 1/02, 1988.— 65. Третьяков Н. Н., Яковлев А. Ф. Влияние различной интенсивности полегания на формирование урожая и посевные качества семян ярового ячменя.— В сб.: Биолог. основы повышения продуктивности с.-х. культур.— М.: ТСХА, 1984, с. 54—58.— 66. Третьяков Н. Н., Яковлев А. Ф. Продуктивность главных и боковых побегов и качество зерна ярового ячменя в зависимости от влажности субстрата и обработки ретардантами.— М.: ТСХА,

- 1987.— 67. Тропман В. В. Влияние обработки препаратом ССС на урожай и некоторые показатели жизнеспособности клевера красного.— М.: ТСХА, 1981.— 68. Тропман В. В., Третьяков Н. Н. Возможность применения ССС (хлорхолинхлорида) на клевере красном с целью повышения его зимостойкости.— М.: ТСХА, 1983.— 69. Шарошкин Н. М., Петров-Спирidonov А. Е. Реакция подсолнечника на аммонийное питание при разной концентрации фосфатов в среде.— Изв. ТСХА, 1986, вып. 6, с. 111—114.— 70. Шевченко В. А. Влияние способов основной обработки почвы на корневую систему кукурузы и ячменя в плодосменном севообороте. Тр. научной конференции молодых ученых 9—12 июня 1987 г. (Рефер. журн. ВНИИТЭагропром. Сер. Земледелие, 1988, № 5.— 71. Яковлев А. Ф., Третьяков Н. Н. Ретарданты для ячменя.— Химия в сельск. хоз-ве, 1987, № 10, с. 35—39.

Статья поступила 25 мая 1990 г.

SUMMARY

The main results of research conducted at the department and laboratory of plant physiology during the last ten years are generalized; this research has been conducted in following directions: studying the elements of photosynthetic activity in corn genotypes of different potential productivity; absorption, distribution and reutilization of nitrogen in plants of different species; coenotic interactions and adaptation of farm crops to unfavourable environmental factors. A number of fundamental points of great theoretical and practical importance are formulated.