

УДК 581.13.07:631.811

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ ПОДСОЛНЕЧНИКА ПРИ ЦЕНОТИЧЕСКОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ РАСТЕНИЙ

Е. Е. КРАСТИНА

(Лаборатория физиологии растений)

Ценоотическое взаимодействие растений оценивается по уменьшению прироста биомассы [6, 7, 11, 14]. Оно проявляется тем скорее и сильнее, чем больше густота стояния растений в посевах. При этом продуктивность одного растения линейно снижается с увеличением густоты стояния, но продуктивность посева (в расчете на единицу площади) по мере загущения растений сначала увеличивается, а затем снижается [12, 18]. В агрономической литературе накоплен обширный экспериментальный материал о влиянии густоты посева на морфологию растений, продуктивность посева, эффективность минеральных удобрений и микроклиматические условия в посевах. Достаточно полный обзор литературы по этим вопросам приведен в монографии И. И. Синягина [12].

Физиологические аспекты ценоотического взаимодействия растений разработаны значительно слабее. Из них более интенсивно исследуется фотосинтетическая деятельность растений в посевах разной загущенности. В частности, выявлены определенные адаптации фотосинтетического аппарата к загущению: увеличение коэффициента поглощения ФАР [8, 9], изменение световых кривых фотосинтеза [1], появление дополнительных максимумов интенсивности фотосинтеза в дневном ритме этого процесса [3], изменения в пигментном аппарате растений [13]. При сильном затенении снижается включение ассимилятов в крахмал [2, 15], тормозится транспорт ассимилятов в корни [16]. Последнее может оказывать влияние на рост и функциональную активность корней.

Ценоотическое взаимодействие растений выражается не только в ухудшении листового питания, но и в конкуренции за воду и элементы минерального питания. Об этом свидетельствуют результаты опытов, в которых варьировал объем почвы в сосудах при одинаковом расстоянии между растениями. Уменьшение объема почвы отрицательно сказывается на росте и продуктивности последних, причем внесение в почву удобрений ослабляет, но не снимает этот эффект [12].

Вопросы влияния ценоотических факторов на минеральное питание растений изучены еще очень слабо. Имеются лишь данные о том, что в условиях аэропоники повышение концентрации питательного раствора тормозит накопление сухой массы томатами при малой и высокой густоте стояния растений значительно сильнее, чем при средней густоте [11]. В водной культуре у фасоли подавлялось образование клубеньков при увеличении числа растений в сосуде и повышении объема последнего [17].

Ценоотическое взаимодействие растений постепенно усиливается во времени, что может способствовать появлению определенных адаптационных изменений, в том числе в структуре и функциях корневых систем.

Целью нашей работы было исследовать поглощение и накопление элементов минерального питания подсолнечником в разных условиях ценоотического взаимодействия растений, а также определить связь

между ростом и удельной поглощающей активностью корней в этих условиях.

Методика

Опыты проводили в вегетационном помещении с регулируемыми условиями внешней среды. Объектом исследований был подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) сорта Смена. Растения выращивали в водной культуре на питательной смеси Кнопа с добавлением микроэлементов (Fe, B, Zn, Cu, Mn). Концентрация солей соответствовала 0,2 нормы смеси в первую и 0,5 нормы — в следующие недели выращивания растений, смена растворов проводилась через 7 дней. Температура воздуха в помещении 20°, длина дня 16 ч. Источником света служили люминесцентные лампы ЛБЦ-30, направление светового потока сверху вниз, освещенность около растений 10 тыс. лк. При таких условиях освещения быстро создавалось взаимное затенение растений в ценозе.

В контроле (без ценотического взаимодействия растений) во всех опытах было по одному растению на литровый сосуд, причем листья соседних растений не соприкасались. Опытные варианты различались по степени ценотического взаимодействия растений. В варианте с тремя растениями в литровом сосуде сочетались взаимное затенение и конкуренция за корневое питание. При трех растениях в 3-литровом сосуде минеральное питание сохранялось на уровне контроля, а исходное взаимозатенение растений было таким же, как и в предыдущем варианте, за счет размещения их в центре сосуда. В опыте 1, в отличие от остальных, загущение обеспечивалось также путем увеличения в 4—5 раз числа сосудов на единице площади.

Ценотическое взаимодействие растений оценивали по разнице их сухой массы с кон-

тролем. В качестве дополнительных критериев использовали различия в числе листьев и высоте стебля. Для характеристики минерального питания определяли поглощение подсолнечником макроэлементов за 6 или 8 ч из свежеприготовленного питательного раствора и относительное содержание (концентрацию) общего азота и зольных элементов в органах растений. Поглощение рассчитывали на 1 растение и на 1 г сухой массы корней (удельная поглощающая активность последних). Такие определения проводили через 2—3 нед после высадки проростков в сосуды, когда ценотическое взаимодействие растений основных опытных вариантов отчетливо сказывалось на ростовых процессах.

В питательных растворах и в растениях (после сухого озоления последних) определяли фосфор по Кирсанову, калий — на пламенном фотометре, кальций и магний — титрованием трилоном Б; нитратный азот в питательных растворах — по методу Грандваль-Ляжу, общий азот в растениях (после мокрого озоления) — колориметрическим методом с использованием реакции индофенольной зелени. Все данные рассчитывали на химические элементы (N, P, K, Ca, Mg). Экспериментальные данные подвергали статистической обработке. В таблицах приведены стандартные ошибки для каждого варианта в тех случаях, когда необходимо сравнение опытных растений не только с контролем, но и между собой. Если же достаточно сравнения с контролем, то звездочкой отмечали наличие существенной разницы с последним при уровне вероятности $P = 0,95$.

Результаты

В опыте 1 все растения выращивали в литровых сосудах; на площади 0,9 м² размещали сначала 5 сосудов с 1 растением в каждом из них (вариант 1), 15 таких же сосудов (вариант 2), 5 и 15 сосудов с 3 растениями в каждом (соответственно варианты 3 и 4). Через 13—14 дней определяли поглощение подсолнечником воды, азота, калия и фосфора за 8-часовые интервалы, соответствующие двум половинам светового периода (14—22 ч и 6—14 ч) и темновому периоду суток (22—6 ч). После этого часть растений убрали, число сосудов на указанной площади сократили до 4 в вариантах 1 и 3, до 12 — в вариантах 2 и 4. Анализ поглощения воды и ионов подсолнечником повторили через 22—23 дня от начала опыта, предварительно сократив число растений в сосудах вариантов 3 и 4 до двух.

Через 2 нед от начала опыта сухая масса 1 растения в вариантах 3 и 4 была в 1,5 раза меньше (0,93 и 0,86 г), чем в вариантах 1 и 2 (1,41 и 1,51 г). Соответственно изменилось и поглощение макроэлементов в расчете на 1 растение. Увеличение числа сосудов на площади еще не оказывало существенного влияния на поглощение ионов подсолнечником, но поглощение воды вследствие начавшегося затенения растений снижалось (табл. 1).

Загущение растений в сосуде с фазы семядольных листьев не только сильно угнетало их рост в первые же 2 нед, но и подавляло поглощающую способность корней (табл. 2). Число сосудов на единице площади еще не оказывало влияния в это время на удельную поглощаю-

Поглощение подсолнечником макроэлементов и воды через 13—14 дней от начала опыта 1 (в среднем на растение)

Вариант	14—22 ч	22—6 ч	6—14 ч	Всего за 24 ч
Нитратный азот, мг				
1	5,45±0,61	4,90±0,47	8,72±0,11	19,07±0,74
2	4,61±0,56	3,80±0,70	7,16±0,81	15,57±1,99
3	3,30±0,27	2,67±0,14	4,16±0,18	10,13±0,54
4	2,46±0,16	2,24±0,22	3,07±0,32	7,77±0,70
Фосфор, мг				
1	1,17±0,03	1,04±0,09	1,47±0,09	3,68±0,15
2	1,16±0,07	1,00±0,18	1,38±0,12	3,54±0,30
3	0,51±0,03	0,37±0,03	0,62±0,06	1,50±0,11
4	0,47±0,03	0,40±0,05	0,56±0,06	1,43±0,14
Калий, мг				
1	13,4±1,0	13,5±0,8	18,0±1,2	44,9±2,8
2	14,1±0,5	12,8±1,4	16,0±1,9	42,9±3,5
3	5,3±0,5	5,4±0,7	7,4±0,7	18,1±1,7
4	5,1±0,5	5,3±0,7	7,1±0,5	17,5±1,8
Вода, мл				
1	61,8±3,4	13,8±1,0	75,1±2,2	150,7±5,3
2	49,8±4,5	9,0±2,2	59,6±5,2	118,4±11,4
3	27,3±1,6	4,4±0,4	32,6±1,9	64,3±3,4
4	19,9±0,7	4,1±0,7	21,1±2,1	45,1±3,2

щую активность корней подсолнечника, поэтому в табл. 2 приведены средние данные по парам вариантов с одинаковым числом растений в сосуде.

Спустя 9 дней, т. е. через 23 дня от начала опыта, отмечено торможение ростовых процессов у всех опытных растений. У них задерживалось разворачивание очередных листьев и тормозилось накопление сухой массы. Среднее число листьев у подсолнечника вариантов 1—4 было равно соответственно 19,0; 17,6; 14,9 и 13,3 шт., а сухая масса 1 растения — 5,45; 4,85, 2,70 и 2,30 г.

Естественно, что в это время поглощение макроэлементов и воды подсолнечником в расчете на 1 растение во всех опытных вариантах было ниже контроля. Поэтому мы не приводим такие данные. Однако

Т а б л и ц а 2

Удельная поглощающая активность корней подсолнечника (на 1 г сухой массы) через 13—14 дней от начала опыта 1

Число растений в сосуде	14—22 ч	22—6 ч	6—14 ч	Всего за 24 ч
Нитратный азот, мг				
1	13,3±1,9	9,4±2,0	18,6±2,3	41,3±6,0
3	8,6±0,9	7,4±1,3	10,6±1,9	26,6±4,1
Фосфор, мг				
1	3,11±0,29	2,45±0,54	3,56±0,31	9,12±0,98
3	1,67±0,25	1,34±0,29	1,92±0,38	4,93±0,91
Калий, мг				
1	37,2±2,1	30,0±1,6	38,7±5,5	105,9±7,9
3	17,4±4,3	17,5±4,8	25,1±3,4	60,0±11,1

Таблица 3

Удельная поглощающая активность корней подсолнечника (на 1 г сухой массы) через 22—23 дня от начала опыта 1

Вариант	14—22 ч	22—06 ч	06—14 ч	Всего за 24 ч
Нитратный азот, мг				
1	7,3	11,4	14,2	32,9
2	8,2	11,7	15,0	34,9
3	4,9*	8,0*	11,0	23,9*
4	8,4	10,7	14,3	33,4
Фосфор, мг				
1	1,36	0,85	1,23	3,44
2	1,28	0,85	0,81*	2,94
3	1,04	0,69	1,11	2,84
4	1,44	0,76	1,18	3,38
Калий, мг				
1	16,0	20,0	23,8	59,8
2	15,5	22,7	26,0	64,2
3	13,6	14,5	19,5	47,6
4	20,4	24,6	30,1	75,1
Вода, мл				
1	92,8	11,7	117,6	222,1
2	67,3*	11,1	91,6*	170,0*
3	56,7*	3,2*	85,7*	145,6*
4	61,6*	4,0*	81,8*	147,4*

большой интерес представляют результаты, полученные при пересчете поглощения на 1 г сухой массы корней (табл. 3).

У растений варианта 2 было снижено по сравнению с контролем только поглощение воды в световой период суток и фосфора в последние 8 ч; в остальных случаях поглощение нитратного азота, фосфора и калия существенно не различалось с контролем. Более того, у растений с загущением в сосуде (варианты 3 и 4) поглощение макроэлементов на единицу сухой массы корней в основном было практически таким же, как в контроле. Только в варианте 3 в первые 16 ч экспозиции растения поглощали меньше нитратного азота. Но поглощение воды подсолнечником в вариантах 3 и 4 было значительно меньше контроля не только в световой, но и в темновой период суток, что свидетельствует о сильном взаимном затенении листьев, снижающем интенсивность транспирации.

Итак, в опыте 1 установлено, что при загущении в сосуде поглощение подсолнечником макроэлементов на единицу массы корней сначала сильно уступало контролю, а затем выравнилось с последним. Следовательно, ценотическое взаимодействие растений вызывает адаптационные изменения внутрен-

них факторов, регулирующих минеральное питание подсолнечника. Видимо, сбалансированность листового и корневого питания растений в условиях ценноза достигается путем координации роста отдельных органов. О первоначальном нарушении и последующем восстановлении баланса между листовым и корневым питанием подсолнечника свидетельствуют и результаты химического анализа растений этого опыта. При загущении через 14 дней концентрация общего азота в побегах была ниже контроля на 15 %, а концентрация фосфора и калия в корнях — соответственно на 32 и 50 %. Но уже в следующий срок анализа (через 23 дня) эти показатели в вариантах 3 и 4 мало отличались от контроля. В листьях растений указанных вариантов содержание азота и фосфора было на уровне контроля, а в стебле уступало

Таблица 4

Содержание общего азота, фосфора и калия в органах подсолнечника (мг на 1 г сухой массы) через 23 дня от начала опыта 1

Вариант	Листья			Стебель			Корни	
	N	P	K	N	P	K	P	K
1	38,0	4,8	46,0	19,5	3,8	35,0	12,1	38,3
2	39,7	4,7	40,3*	19,9	3,7	35,0	13,3*	30,0*
3	32,3	5,0	38,0*	18,6	3,5	27,7*	12,7	41,3
4	41,0	5,0	41,0*	16,3*	3,3*	28,0*	12,6	33,3*

ему только при максимальном загущении. Однако содержание калия в этих органах еще не достигло контроля. В корнях растений вариантов 3 и 4 содержание фосфора было таким же, как и у контрольных, а содержание калия в варианте 4 оказалось более низким (табл. 4).

В опытах 2—4 проводили загущение растений в сосуде без изменения объема последнего (вариант 2) или с пропорциональным увеличением его объема и соответственно количества питательного раствора (вариант 3).

Накопление сухой массы растениями и разворачивание листьев тормозилось сильнее в варианте 2, чем в варианте 3, что свидетельст-

Таблица 5

Влияние ценотических факторов на ростовые процессы подсолнечника

Вариант	Дни	Высота стебля, см	Сухая масса 1 растения, г	Листья	Стебель	Корни
				% от всего растения		
Опыт 2						
1	14	Не опр.	0,75	64,0	13,3	22,7
3	14	» »	0,48*	63,0	15,3	21,7
1	21	» »	3,35	53,4	21,5	25,1
3	21	» »	1,55*	58,1	21,9	20,0
1	25	» »	4,53	52,5	28,7	18,8
3	25	» »	2,68*	53,0	30,2	16,8
Опыт 3						
1	14	12,3	1,15	59,5	14,0	26,5
2	14	11,3	0,59*	58,2	17,3	24,5
3	14	12,7	0,64*	62,3	17,1	20,6
1	21	15,3	3,52	53,4	20,5	26,1
2	21	15,3	1,61*	53,4	23,0	23,6
3	21	21,9*	1,92*	55,7	26,6	17,7
1	28	21,9	7,40	52,1	23,0	24,9
2	28	20,5	2,98*	51,4	27,5	21,1
3	28	27,5*	4,23*	53,4	27,0	19,6
Опыт 4						
1	13	10,8	1,44	57,6	14,6	27,8
2	13	11,9	0,61*	59,0	16,4	24,6
3	13	12,8	1,06*	60,4	17,0	22,6
1	18	16,4	4,62	55,9	18,6	25,5
2	18	15,6	1,52*	55,3	20,4	24,3
3	18	24,0*	2,20*	56,4	23,2	20,4
1	22	18,0	6,64	51,5	22,9	25,6
2	22	21,5	2,23*	52,9	24,7	22,4
3	22	35,9*	3,64*	53,3	28,3	18,4

вует об уменьшении ценотического взаимодействия растений при достаточном минеральном питании подсолнечника (на уровне контрольных растений).

У опытных растений обоих вариантов по сравнению с контролем оказалась выше доля стебля и ниже доля корней в общей сухой массе. Это явление было сильнее выражено в варианте 3, в котором уже через 18 дней ценотического взаимодействия рост стебля в высоту превышал контроль даже по абсолютным значениям (табл. 5).

В данных опытах определяли поглощение макроэлементов и воды подсолнечником только в световой период суток (с 10 до 16 ч). Как и в предыдущем опыте, при совместном действии обоих ценотических факторов — затенения и конкуренции за корневое питание — у подсолнечника наблюдались две фазы в изменении поглощающей активности корней. Через 14 дней в варианте 2 опыта 3 поглощение на 1 г корней кальция и магния, а в опыте 4 — азота, фосфора, калия и кальция было меньше, чем в контроле. Но спустя 7 дней в обоих опытах у

Удельная поглощающая активность корней подсолнечника
(на 1 г сухой массы корней за 6 ч)

Вариант	Дни	Вода, мл	N	P	K	Ca	Mg
			мг				
Опыт 2							
1	16	186	9,42	1,09	9,6	5,25	—
3	16	210	10,51	1,58*	13,6*	6,44*	—
Опыт 3							
1	14	119	11,28	1,29	14,2	4,69	0,72
2	14	128	10,12	1,39	14,8	3,59*	0,28*
3	14	183*	10,82	1,57*	12,6*	5,42*	0,61
1	21	72	3,09	0,84	6,1	1,47	—
2	21	59	3,00	1,00	6,5	1,32	—
3	21	120*	5,30*	0,81	8,9*	3,24*	—
Опыт 4							
1	14	128	10,28	1,34	17,3	3,62	0,90
2	14	139*	6,96*	1,02*	14,3*	1,67*	1,40*
3	14	141*	14,69*	2,04*	10,8*	6,54*	2,25*
1	21	48	2,35	0,42	3,7	1,39	0,18
2	21	64*	2,19	0,52	4,9*	1,60	0,19
3	21	79*	4,29*	0,72*	4,1*	2,65*	0,77*

растений этого варианта активность поглощения всех ионов не отличалась от контроля или даже превышала его (табл. 6).

При действии только взаимного затенения растений не отмечено первоначального ослабления поглощающей функции корней. Наблюдались лишь некоторые сдвиги в соотношении между поглощением отдельных ионов. Через 14 дней растения варианта 3 по сравнению с контрольными поглощали на единицу массы корней больше фосфора, кальция (опыты 3 и 4), азота и магния (опыт 4), но меньше калия. При увеличении срока воздействия загущения до 16—21 дней в этом варианте поглощение воды и ионов было уже больше, чем в контроле. Усиление поглощающей функции корней подсолнечника обусловлено уменьшением доли корней в общей биомассе. Относительное уменьшение размеров корневой системы компенсировалось усилением ее поглощающей активности, что в условиях достаточного минерального питания вполне закономерно.

Координация между листовым и корневым питанием подсолнечника была лучше выражена при совместном действии обоих ценотических факторов. Об этом свидетельствуют не только данные о соотношении роста отдельных органов, но и результаты химического анализа растений. Растения варианта 2 были ближе к контрольным по содержанию макроэлементов, чем растения варианта 3. Например, в опыте 3 через 21 день первые существенно не отличались от контроля, а вторые характеризовались более высоким содержанием азота, фосфора, кальция и калия в надземных органах (табл. 7). Аналогичная картина наблюдалась в варианте 3 и в другом опыте. Через 21 день воздействия в листьях этого варианта содержание общего азота, фосфора и калия было более высоким — соответственно 58,2 мг, 6,4 и 33,6 мг на 1 г воздушно-сухой массы против 45,9 мг, 5,1 и 29,6 мг в контроле. Еще большие различия по содержанию этих элементов отмечены в стебле (23,1, 4,0 и 48,8 мг против 14,2, 2,8 и 24,4 мг в контроле).

Обсуждение

Результаты свидетельствуют, что по мере увеличения продолжительности ценотического взаимодействия растений удельная поглощаю-

Содержание макроэлементов в органах подсолнечника
(на 1 г воздушно-сухой массы) Опыт 3

Органы	Вариант	N	P	K	Ca	Mg
14 дней						
Листья	1	62,9	7,0	67,7	22,7	9,6
	2	56,4*	8,3*	53,3*	31,7*	8,8*
	3	64,8	8,0*	73,0	27,0	9,6
21 день						
Листья	1	39,4	5,2 *	40,7	24,0	7,4
	2	39,2	5,5	40,3	23,7	8,6*
	3	56,7*	7,6*	44,0*	28,0*	8,2*
Стебель	1	14,8	3,9	29,3	10,7	5,6
	2	13,3	4,0	29,3	11,3	6,8
	3	25,7*	5,6*	63,3*	13,3*	6,2
28 дней						
Листья	1	39,3	4,9	37,7	24,0	7,8
	2	33,4*	5,3	38,3	21,7	7,8
	3	47,2*	6,3*	51,5*	22,0*	8,2
Стебель	1	12,5	3,5	27,7	9,0	5,7
	2	9,6	3,4	17,3*	9,7	5,7
	3	15,1*	4,0*	36,0*	11,3*	6,0*
Корни	1	25,8	11,6	27,0	8,0	9,8
	2	27,8*	12,7*	26,0	7,3	8,8
	3	34,1*	17,1*	33,0*	7,0	7,8*

шая активность корней и концентрация макроэлементов в органах растений, находящихся под влиянием взаимного затенения и конкуренции за элементы корневого питания, сначала уступает контролю, а затем выравнивается с ним. При действии только взаимного затенения растений (минеральное питание на уровне контроля) эти показатели вначале существенно не отличаются от контроля, но через 2—3 нед значительно превышают его. Ранее с тем же сортом подсолнечника было установлено, что кратковременное ухудшение световых условий ослабляет удельную поглощающую активность корней уже через несколько часов [4]. Следовательно, данная функция корней подсолнечника изменяется неоднозначно при кратковременном и длительном действии затенения.

Сходные закономерности отмечались неоднократно при изучении других функций растений. Например, повышение концентрации CO₂ в воздухе вызывает кратковременное усиление фотосинтетической активности единицы площади листа, после чего наступает постепенное ослабление ее до уровня контроля или даже ниже, но одновременно увеличивается листовая поверхность растения [5]. Кратковременное повышение интенсивности освещения люпина сопровождается повышением удельной активности фиксации атмосферного азота клубеньками, тогда как длительное выращивание растений в таких световых условиях приводит к увеличению массы клубеньков, удельная активность которых не отличается от контроля [10]. В указанных случаях корректировка удельной активности органов осуществлялась путем соответствующих изменений их размеров, т. е. ростовых процессов.

В наших опытах с подсолнечником было выявлено уменьшение доли корней в общей сухой массе растений, находящихся в условиях ценофитического взаимодействия. Можно заключить, что эта ростовая реакция на загущение, постоянно усиливающаяся во времени, определяла относительное увеличение удельной поглощающей активности кор-

ней опытных растений до уровня контроля (при ограничении минерального питания первых) или даже выше него (при достаточном минеральном питании). Указанное изменение в распределении сухой массы по органам растений при загущении можно рассматривать как явление адаптации, способствующее уменьшению затрат ассимилятов на рост корней. Это явление было сильнее выражено на фоне достаточного уровня минерального питания, при котором могла реализоваться повышенная способность корней к поглощению ионов питательных солей.

В условиях наших опытов при загущении с фазы семядольных листьев обнаружено влияние ценотических факторов на минеральное питание 2—3-недельных растений подсолнечника. Для более полного изучения этого вопроса желательно провести исследования с разными сортами и при других световых условиях.

Заключение

Установлено наличие двух фаз в изменении удельной поглощающей активности корней и содержания макроэлементов в органах подсолнечника под влиянием ценотического взаимодействия растений. При сочетании взаимного затенения и конкуренции растений за элементы минерального питания эти показатели сначала уменьшаются по сравнению с контролем (растения вне ценоза), а затем восстанавливаются до уровня последнего. При действии только взаимного затенения растений для первой фазы характерен сдвиг в соотношении поглощаемых ионов, а для второй — увеличение значений данных показателей по сравнению с контролем. В обоих случаях вторая фаза наступает в то время, когда у опытных растений доля корней в общей сухой массе становится ниже контроля. Предполагается, что обратная корреляция между изменениями относительного роста и удельной поглощающей активности корней отражает способность растений адаптироваться к ценотическому взаимодействию.

ЛИТЕРАТУРА

1. Видович И., Шафар Э., Угорова М. Физиологические и биохимические изменения при адаптации к повышенной густоте стояния растений кукурузы. — РЖ 04Г. Физиол. раст., 1981, № 3, реф. 55.
2. Витола А. К. Реакция фондов углеводов в процессе адаптации к снижению интенсивности освещения. — В сб.: Адаптация физиол.-биохим. систем растений к перемене освещения. Ч. I. Рига: Зинатне, 1977, с. 32—43.
3. Жакотэ А. Г. Влияние взаимозатенения и степени облученности прямой солнечной радиацией на интенсивность фотосинтеза листьев винограда. — Физиол. раст., 1983, т. 30, вып. 2, с. 315—323.
4. Крастина Е. Е. Кинетика поглощения подсолнечником воды и ионов питательных солей после резкой смены световых условий. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 2, с. 80—85.
5. Мокронос А. Т. Интеграция функций роста и фотосинтеза. — Физиол. раст., 1983, т. 30, вып. 5, с. 868—880.
6. Мурей И. А. Скорость роста растений в посевах при их загущении. — Физиол. раст., 1974, т. 21, вып. 6, с. 1265—1275.
7. Мурей И. А., Ничипорович А. А. Зависимость общего сухого веса растений посевов от величины ценотического действия (математическое описание действия загущенности в посевах). — Физиол. раст., 1974, т. 21, вып. 1, с. 12—27.
8. Мурей И. А., Шульгин И. А. Увеличение эффективности использования ФАР на фотосинтез в посевах по мере затенения листьев. — Физиол. раст., 1978, т. 25, вып. 3, с. 492—499.
9. Мурей И. А., Шульгин И. А. Количественный физиологический анализ поглощения ФАР растением. — Физиол. раст., 1978, т. 25, вып. 4, с. 671—680.
10. Нгуен Тхи Чи, Андреева Т. Ф., Строгонова Л. Е. и др. Взаимосвязь фотосинтеза с азотфиксацией у растений люпина. — Физиол. раст., 1983, т. 30, вып. 5, с. 925—930.
11. Пашенко В. Н., Мурей И. А., Ничипорович А. А. Исследование физиологических особенностей томатов в зависимости от интенсивности света, концентрации элементов минерального питания и ценотического взаимодействия растений. — Физиол. раст., 1971, т. 18, вып. 6, с. 1134—1140.
12. Синягин И. И. Площади питания растений. М.: Россельхозиздат, 1975.
13. Тихомиров А. А., Сидько Ф. Я. Состояние пигментного аппарата и формирование структуры ценозов редиса в связи с их продуктивностью при различной интенсивности и спектре излучения. — Физиол. раст., 1982, т. 29, вып. 3, с. 457—464.
14. Тооминг Х. Г. Оптимальная фотосинтетическая деятельность посевов при ценотическом взаимодействии растений. — Физиол. раст., 1982, т. 29, вып. 5, с. 964—971.
15. Benjamin L. R., Egli D. B., Leggett K. E. — Can. J. Plant Sci., 1981, vol. 61, N 2, p. 205—212.
16. Colvill K. E., Marshall C. — Ann. Appl. Biol., 1981, vol. 99, N 2, p. 179—190.
17. Franco A. A., Munns D. N. — Plant

SUMMARY

The experiment was to determine plant cenosis interaction with growth and mineral nutrition of sunflower (*Helianthus annuus* L.) grown in water culture. Control plants were not exposed to cenosis action. Under combination of mutual plant shadowing and their competition for mineral nutrition elements the growth of sunflower was considerably retarded and its ion uptake (per 1 g of root dry mass) and macroelement concentration in its parts were first below the control value, and then equal to it. Under mutual shadowing alone plant growth was less retarded; indices of mineral nutrition mentioned first were slightly changed, then became higher as compared with the control value. Restoration and increase in mineral nutrition of experiment plants occurred respectively at the stage when the share of roots in total dry mass was lower than that of the control group. This stage is supposed to be the period of sunflower adaptation to plant cenosis interaction.