

-
12. *Bostrom B., Jansson M. & Forsberg C.* Phosphorus release from lake sediments // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1982. № 18. P. 5–59.
 13. *Cornwell J. C.* The geochemistry of manganese, iron and phosphorus in an arctic lake // Diss. abst. int. pt. B.-Sci. & Eng. 1985. 45(9). 249 p.
 14. *Hartikainen H.* Phosphorus and its reactions in terrestrial soils and lake sediments // J. Sci. Agr. Soc. Finland 1979. № 51. P. 535–624.
 15. *Hutchinson G. E.* The phosphorus cycle in lakes // A treatise of limnology. NY, 1957. V. 1. C. 12. P. 727–752.
 16. *Manning P. G.* Phosphate ion interactions at the sediment-water interface in Lake Ontario: relationship to sediment adsorption capacities // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. № 44. P. 2204–2211.
 17. *Williams J. D.H. & Mayer T.* Effect of sediment diagenesis and regeneration of phosphorus with special reference to lakes Erie and Ontario // Nutrients in natural waters. NY, 1972. P. 281–316.

**Г. А. Воробейков, В. Н. Бредихин,
В. Н. Лебедев, В. С. Юргина**

БИОЛОГИЯ КРИТИЧЕСКОГО ПЕРИОДА РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ НАРУШЕНИЯ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ

(К 100-летию со дня рождения профессора В. В. Аникиева)

Проведено обобщение многолетних исследований, выполненных на кафедре ботаники РГПУ им. А. И. Герцена, по биологии критического периода растений к недостатку и к избытку влаги в почве и к приемам повышения устойчивости к их действию, включая использование минеральных удобрений, синтетических регуляторов роста и ассоциативных ризобактерий. Показано, что рациональное использование агрохимических и биологических приемов способствует стабилизации физиолого-биохимических процессов и сохранению общей и семенной продуктивности растений.

Ключевые слова: критический период, засуха, переувлажнение почвы, минеральные удобрения, фиторегуляторы, ассоциативные ризобактерии, устойчивость.

G. Vorobeikov, V. Bredikhin, V. Lebedev, V. Urgina

CRITICAL PERIOD BIOLOGY OF PLANTS IN THE CONDITIONS VIOLATING SOIL HUMIDITY

The article summarizes the research conducted at the Department of Botany at Herzen State Pedagogical University concerning biology of the critical period of plant caused by the lack or excess of moisture in the soil and the improvement of their sustainability, including the use of mineral fertilizers, synthetic growth regulators and associative rhizobacteria. It is shown that the rational use of agrochemical and biological techniques contributes to the stabilization of physiological-biochemical processes and preservation of general and seed productivity of plants.

Keywords: critical period, drought, waterlogging of soil, mineral fertilizers, phytoregulators, associative rhizobacteria, stability.

Одним из приоритетных погодных факторов, часто действующих в период вегетации и снижающих продуктивность растений, является засуха. Ее действие в нашей стране ежегодно распространяется на большие территории, приносит огромный ущерб народному

хозяйству и является важным фактором здоровья и благосостояния человека. Прогнозы относительно последующих лет в отношении длительности и остроты почвенных и воздушных засух крайне неутешительны — они будут усиливаться.

Другой негативный фактор — обилие осадков в вегетационный период, малая мощность пахотного горизонта и слабая водопроницаемость подпахотных горизонтов — является причиной переувлажнения почв и возникновения корневого анаэробноза сельскохозяйственных культур. Избыток влаги в почве проявляет свое неблагоприятное действие сначала на корневую систему, нарушая листо-корневые взаимодействия, затем — на другие физиолого-биохимические процессы и продуктивность растений. К избытку влаги особенно чувствительны картофель, овощные культуры и ряд других. Только в Нечерноземной зоне потери зерна и другой растениеводческой продукции от переувлажнения почвы достигают десятков миллионов тонн ежегодно.

Наиболее сильный ущерб продуктивности сельскохозяйственных культур наносят засуха и переувлажнение почвы в критический период онтогенеза растений. Понятие «критический период растений» ввел основоположник отечественной сельскохозяйственной метеорологии профессор П. И. Броунов в 1904 году. Анализируя многолетние данные опытных станций, он установил наличие в жизни растений критического периода, во время которого недостаток влаги особенно опасен. Далее эти наблюдения продолжил другой агрометеоролог А. И. Пульман в 1922 году, который, используя статистические данные опытных станций, пришел к выводу о прямой зависимости между урожаем растений и количеством осадков, выпавших в определенные фазы развития растений. В этой же работе он очерчивает границы критического периода у овса, который начинается от фазы выхода в трубку и продолжается до выбрасывания метелки.

Критический период растений к засухе — период онтогенеза, когда даже непродолжительные нарушения влажности почвы приводят к резкому, порой катастрофическому, падению урожая. Поскольку основные посевные площади в нашей стране располагаются в зоне рискованного земледелия, то исследование причин резкого снижения продуктивности растений при нарушениях влажности почвы в критический период имеет большое народнохозяйственное значение.

Решение этой проблемы включает три основных направления исследований (за исключением не обсуждаемых в данной публикации агротехнических и селекционно-генетических работ):

1. Определение границ критического периода и установление оптимальных сроков полива посевов в орошаемом земледелии;
2. Выявление причин резкого падения урожая растений, особенно семенной продукции, при засухе и избытке влаги в этот период;
3. Разработка приемов повышения засухо- и влагоустойчивости растений при нарушении влажности почвы в критический период.

Глубокие исследования биологии критического периода в онтогенезе высших растений, касающиеся нарушений влаги и причин резкого снижения урожая зерна при засухе, изложены в работах Ф. Д. Сказкина [21], В. В. Аникиева [1], их многочисленных учеников и других исследователей. По их данным, критический период к недостатку влаги начинается с момента дифференциации археспориальной ткани в пыльниках и заканчивается цветением и оплодотворением, то есть захватывает отрезок онтогенеза с VI и по IX этапы органогенеза (по Ф. М. Куперман) включительно. Главной причиной снижения урожая зерна при засухе в критический период, наряду с торможением ростовых процессов, является повреждение формирующейся пыльцы, что приводит к потере ее фертильности, к наруше-

нию процессов оплодотворения и к снижению количества завязавшихся семян в генеративных органах.

Выявлено, что при засухе в критический период происходит отмирание стенок пыльника, лизируется тапетум, в результате чего поступление питательных веществ к образующимся пыльцевым зернам прекращается. Это объясняет, почему даже при сравнительно большом содержании углеводов в колосе или метелке происходит настоящее голодание формирующихся половых элементов. В результате повреждения пыльцы засухой у злаков нарушается оплодотворение и в растениях наблюдается череззерница и пустоколосье.

При засухе в критический период обнаруживаются аномалии в ходе деления микроспорцитов при образовании из них тетрад микроспор. Исследование аномалий в процессе деления и формирования пыльцы привели к обнаружению явления, которое В. В. Аникиев [1] назвал «цитологической дихогамией», заключающееся в том, что перед оплодотворением к моменту полной готовности женского полового аппарата значительная часть пыльцевых зерен не содержит сформированных спермиев. Такая пыльца не способна к осуществлению полового процесса, хотя внешне выглядит вполне нормальной. Всё это приводит к тому, что лишь небольшое количество пыльцы остается фертильной и ее оказывается недостаточно для оплодотворения всех цветков, в результате чего озернённость растений резко падает.

Далее эти цитологические наблюдения были подтверждены изящными опытами В. В. Аникиева по опылению растений, перенесших засуху, пыльцой неповрежденных растений. В итоге завязываемость зерен у таких растений заметно увеличивалась, что демонстрировало меньшую устойчивость мужских генеративных органов, в сравнении с женским гаметофитом.

Женские генеративные органы при неблагоприятных воздействиях, в силу своей большей биологической устойчивости и лучшей защищенности покровными тканями, повреждаются меньше, чем мужские. Повреждения женского гаметофита наступают лишь при очень глубокой засухе, при которой значительно ранее гибнет вся образующаяся пыльца. Исследования почвенной засухи в критический период на развитие женского гаметофита у хлебных злаков детально изложены в работах К. А. Лукомской [18]. Добавим, что более высокая стресс-толерантность женского гаметофита выполняет адаптивную функцию, поскольку потенциальное воздействие мужской стерильности на завязываемость зерновок в полевом фитоценозе может быть смягчено перекрестным опылением, в то время как снижение женской фертильности невосполнимо [16].

Первоначально основное внимание по изучению биологической природы и границ критического периода было уделено хлебным злакам и мало включало исследования этих вопросов на других сельскохозяйственных культурах. Расширяющими наши представления по этой проблеме, пионерскими были исследования В. Н. Бредихина [4] по определению границ критического периода на зернобобовых культурах. В опытах на горохе посевном им выявлены границы критического периода, который начинается с момента дифференциации археспориальной ткани в пыльниках (VI этап) и заканчивается формированием органов зародыша семени. Несколько позже критический период зернобобовых был исследован и при переувлажнении почвы [12].

Полученные данные имели не только важное теоретическое значение как вскрывающие наиболее уязвимое звено в метаболизме злаковых и бобовых растений при засухе и переувлажнении почвы в критический период, но и практическое, особенно в поливном земледелии: для рационального расходования воды, определения сроков полива, разработки агротехнических мероприятий по смягчению губительного действия

засухи или избытка влаги в почве на растения, а также для обоснования селекционной работы по повышению устойчивости посевов к нарушениям влажности почвы. В результате этого начались целенаправленные исследования по применению макро- и микроэлементов, а также синтетических аналогов фитогормонов и других приемов для повышения устойчивости растений в критический период и для сохранения урожая зерна при водном стрессе.

Важным фактором повышения засухо- и влагоустойчивости растений и сохранения их продуктивности является оптимизация минерального питания, особенно обеспечение растений минеральным азотом, фосфором, калием и определенными микроэлементами. Эти исследования обобщены в работах сотрудников кафедры ботаники ЛГПИ (ныне — РГПУ) им. А. И. Герцена, выполненных под руководством Ф. Д. Сказкина и В. В. Аникиева [2; 5; 14; 19; 22].

В опытах на зернобобовых культурах было выявлено, что усугубляющей причиной падения урожая зерна как при засухе, так и при переувлажнении почвы в критический период является падение нитрогеназной активности клубеньков, снижение поступления симбиотрофного азота и ухудшение азотного питания растений. Известно, что максимум азотфиксирующей активности клубеньковых бактерий приходится на фазы бутонизации-цветения, что совпадает с периодом наибольшего снижения урожая зерна при водном стрессе в эти сроки. В связи с этим обработка семян или надземных органов бобовых растений молибденом оказывает стабилизирующее влияние в условиях засухи и переувлажнения почвы на нитрогеназную активность клубеньков, на обеспечение растений фиксированным азотом, на общий ход физиологических процессов и урожай зерна в растениях. Это позволяет рекомендовать обработку молибденом, особенно при дефиците его в почвах, как агрохимическом приеме, стабилизирующем азотфиксацию и смягчающем действие неблагоприятной влажности почвы на зерновую продуктивность бобовых культур при водном стрессе в критический период [6; 9; 12].

В современной земледелии важным направлением сохранения высокой продуктивности растений при одновременном повышении устойчивости их к неблагоприятным климатическим и другим стрессам является применение регуляторов роста и развития растений. Перечень фиторегуляторов, способных проявлять антистрессовые и иммунопротекторные свойства на растения, постоянно расширяется. К их числу относятся: мивал, эпин, арахидоновая кислота, крезацин, картолин, нарцисс, новосил, хлорхолинхлорид (ССС) и другие. Полный перечень их с указанием сельскохозяйственных культур и технологии применения представлен в «Списке пестицидов и агрохимикатов...» [20]. Исходя из сказанного, одной из целей наших исследований был анализ действия некоторых фиторегуляторов на сохранение зерновой продуктивности растений при засухе и переувлажнении почвы в критический период онтогенеза растений.

В усложняющихся почвенно-климатических условиях при внедрении адаптивно-ландшафтной системы земледелия широкий интерес и все более возрастающую практическую значимость приобретает применение микробных препаратов, изготовленных на основе стимулирующих рост ассоциативных ризобактерий (plant growth-promoting rhizobacteria — PGPR). Они проявляют многостороннее положительное влияние на растения. К наиболее изученным эффектам PGPR относятся: усиление биологической фиксации молекулярного азота; синтез физиологически активных соединений, в том числе растительных гормонов; растворение трудно усвояемых фосфатов; продуцирование антибиотических соединений, защищающих корни от бактериальных и грибных инфекций; повышение толерантности растений к неблагоприятным внешним факторам и увеличение продуктивности растений.

Это направление является новым, перспективным и экологически безопасным приемом воздействия на растения. Именно это направление активно разрабатывается на кафедре ботаники в настоящее время [15]. Одной из целей этих исследований является выявление штаммов ассоциативных корневых бактерий и вскрытие механизмов их действия на растения при нормальном увлажнении и почвенной засухе в критический период.

Исследования по изучению влияния фиторегуляторов на сохранение семенной продуктивности выполнены нами с применением препаратов хлорхолинхлорида (ССС) и картолина на зерновых культурах в условиях вегетационных опытов. Хлорхолинхлорид — препарат ретардантного действия, широко применяющийся в земледелии для предотвращения полегания посевов зерновых культур. Для картолина характерны некоторые цитокининовые эффекты, особенно связанные с повышением защитно-приспособительных реакций растений при влиянии различных неблагоприятных факторов. Обработку проводили оптимальными концентрациями препаратов путем опрыскивания растений за 3–5 дней до начала засухи или переувлажнения почвы.

Для решения второй задачи о перспективности применения ассоциативных ризобактерий для повышения засухоустойчивости растений нами проведены вегетационные опыты на малоисследованных культурах: редьке масличной (*Raphanus sativus* L. var. *oleifera* Metzg) и фацелии рябинколистной (*Phacelia tanacetifolia* Benth). Обе культуры являются ценными кормовыми, сидеральными и медоносными растениями. Кроме того, выращивание их в севообороте позволяет оказать заметный оздоровительный эффект на почву и последующие культуры в севообороте.

Опыты проводились на Агробиостанции РГПУ им. А. И. Герцена (пос. Вырица, Гатчинский район, Ленинградская область) в 2007–2013 гг. Методика закладки и проведения вегетационных опытов была общепринятой. Почвы, используемые в опытах, — дерново-слабоподзолистые, супесчаные, слабокислые, со средним содержанием усвояемых форм фосфора и калия и количеством гумуса в пределах 1,5–1,8%. Перед посевом в вегетационные сосуды вносилось полное минеральное удобрение из расчета $N_{0,1}P_{0,1}K_{0,1}$ г действующего вещества на каждый килограмм почвы в сосуде. В опытах использованы следующие микробные препараты: мизорин (*Arthrobacter mysorens*, штамм 7), флавобактерин (*Flavobacterium* sp., штамм 30), препарат на основе *Variovorax paradoxus*, штамм 5С-2 (далее — 5С-2) и другие, которые были отобраны из 10 препаратов как лучшие в предварительных лабораторных исследованиях по стимуляции прорастания семян в чашках Петри и в полевых опытах [15]. Инокуляцию семян проводили непосредственно перед посевом согласно рекомендациям. Препараты были предоставлены ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии (Санкт-Петербург — Пушкин).

На протяжении вегетационного периода растения выращивались при нормальном увлажнении (НУ). Влажность почвы поддерживалась на уровне 70% от полной влагоемкости почвы (ПВП). С началом критического периода в сосудах создавали почвенную засуху (ПЗ) путем прекращения полива у зерновых культур на VI–VII этапах органогенеза, а у редьки и фацелии — в фазы бутонизации и цветения растений. Влажность почвы при этом доводилась до 30% от ПВП и поддерживалась на этом уровне в течение 7–10 суток. После окончания опытного периода для растений в сосудах вновь создавались оптимальные условия увлажнения почвы.

В течение вегетационного периода проводились морфометрические измерения по фазам развития растений. При выборе физиологических параметров мы ориентировались в первую очередь на те, которые в большей степени являются критериями засухоустойчивости растений. Жизнеспособность пыльцы у зерновых злаков определяли по реакции на пе-

роксидазу. В процессе действия почвенной засухи или после ее прекращения определяли оводненность растений, водоудерживающую способность листьев, проницаемость мембран для электролитов, содержание хлорофилла в листьях (на спектрофотометре СФ-46), накопление свободного пролина (по реакции с салициловой кислотой) и другие параметры растений. По окончании вегетационного периода учитывали семенную продуктивность растений разных вариантов. Статистическую обработку результатов проводили методом дисперсионного анализа с использованием Microsoft Excel.

Исследования показали, что обработка растений картолином и хлорхолинхлоридом оптимизирует в условиях почвенной засухи ход метаболизма, включая повышение водоудерживающей способности растений, сохранение листовой поверхности, содержание в листьях хлорофилла и уровня других физиологических показателей. В частности, применение картолина усиливало поступление радиоактивного фосфора (^{32}P) в растения ячменя и пшеницы. При засухе в надземные органы этих растений поступало фосфора на 20–25% больше, чем в необработанные растения [13]. В общем итоге: у обработанных растений меньше повреждается формирующаяся пыльца и лучше сохраняется озерненность колоса и метелки. Количество зерен и их масса после почвенной засухи у них на 20–35% больше, чем у контрольных растений в этих же условиях (табл. 1).

Таблица 1

**Влияние картолина на жизнеспособность пыльцы
и количество зерен в главных побегах зерновых злаков**

Вариант	Жизнеспособность пыльцы, %			Количество зерен, шт		
	НУ	ПЗ	ПП	НУ	ПЗ	ПП
Пшеница, сорт Ленинградка						
Контроль	87.5 ± 2.6	34.8 ± 3.2	52.5 ± 5.2	24.7 ± 2.9	14.4 ± 3.1	17.4 ± 1.0
Картолин	90.6 ± 3.1	53.8 ± 4.2	68.0 ± 3.6	25.0 ± 2.2	19.2 ± 2.8	21.5 ± 1.5
Пшеница, сорт Ленинградская-90						
Контроль	94.3 ± 3.3	35.7 ± 7.2	49.5 ± 10.0	22.5 ± 2.5	12.5 ± 0.5	10.6 ± 0.8
Картолин	88.5 ± 4.3	56.3 ± 3.8	68.0 ± 14.1	24.2 ± 1.5	16.2 ± 0.8	14.2 ± 1.2
Ячмень, сорт Пиркка						
Контроль	89.2 ± 2.8	36.0 ± 2.6	49.6 ± 8.5	17.5 ± 0.8	7.7 ± 0.5	11.8 ± 1.5
Картолин	90.0 ± 1.8	53.8 ± 4.2	56.7 ± 3.8	18.1 ± 1.1	9.4 ± 2.1	14.8 ± 2.2
Овес, сорт Астор						
Контроль	89.3 ± 1.5	48.5 ± 4.0	57.0 ± 3.8	16.0 ± 1.5	8.8 ± 0.6	12.2 ± 0.5
Картолин	91.4 ± 3.6	67.6 ± 3.6	65.2 ± 3.0	17.4 ± 0.8	12.9 ± 0.9	15.5 ± 0.5

Обозначения: НУ — нормальное увлажнение; ПЗ — почвенная засуха; ПП — почвенное переувлажнение.

Коэффициент корреляции между количеством жизнеспособной пыльцы и числом зерен у пшеницы и ячменя при засухе и переувлажнении почвы составил в опытах с картолином от $r = 0.70 \pm 19$ до $r = 0.96 \pm 0.08$.

Отметим, что применение фиторегуляторов сильнее проявляет положительное действие при обработке растений за 3–5 дней до наступления засухи. В частности, обработка

растений ССС во время начала засухи усугубляла ее действие на физиологические процессы и снижала количество жизнеспособной пыльцы и зерен в побегах. Стабилизация физиологических процессов обработанных растений проявляется не сразу после обработки, а через 3–5 дней после применения ретарданта [7].

Положительное действие некоторых фиторегуляторов (ССС и картолин) проявилось не только на зерновых и зернобобовых культурах, но и на растениях картофеля. Применение гиббереллина во всех опытах снижало влагоустойчивость растений [10].

В опытах с применением ассоциативных ризобактерий выявлено, что в условиях нормального увлажнения почвы инокуляция семян подобранными штаммами ризобактерий положительно сказывается на росте, в том числе на увеличении площади листовой поверхности, на повышении активности других физиологических процессов и продуктивности растений [15;17].

В условиях почвенной засухи, хотя количество листьев заметно не отличалось у растений разных вариантов, их линейные размеры у инокулированных были несколько больше. К окончанию засухи различия между вариантами по площади листьев увеличились, так как отмирание нижних листьев у обработанных растений протекало менее быстро, чем у контрольных, что способствовало более продолжительному функционированию листового аппарата опытных растений.

В качестве оценки способности растений сохранять свой уровень метаболизма нами использован показатель коэффициента стабильности процессов, то есть отношения того или иного показателя при почвенной засухе (ПЗ) к его показателю при нормальном водоснабжении (НУ), то есть ПЗ:НУ. Содержание хлорофилла в листьях редьки инокулированных растений характеризовалось большей стабильностью (табл. 2).

Таблица 2

**Содержание хлорофилла в листьях редьки масличной
при разных условиях увлажнения почвы**

Вариант	НУ		ПЗ		ПЗ: НУ
	хлорофилл, мг/г	Процент к контролю	Хлорофилл, мг/г	Процент к контролю	
Контроль	0.25 ± 0.03	100	0.17 ± 0.05	100	0.68
Штамм 5С-2	0.33 ± 0.05	132	0.26 ± 0.04	153	0.79
Мизорин	0.28 ± 0.02	112	0.21 ± 0.01	124	0.71
Фловобактерин	0.27 ± 0.05	108	0.20 ± 0.01	118	0.74
НСР ₀₅	0.02		0.04		

Обозначения: НУ — нормальное увлажнение почвы; ПЗ — почвенная засуха; ПЗ: НУ — (показатель стабильности), отношение показателя содержания хлорофилла в листьях при почвенной засухе к содержанию хлорофилла при нормальном увлажнении почвы.

Известно, что при почвенной засухе нарушается водный режим растений и снижается содержание влаги во всех органах. Растения, способные сохранить более высокую оводненность тканей, имеют преимущества в сохранении своей продуктивности. Анализ содержания влаги у контрольных и инокулированных растений в условиях засухи позволил выявить лучшее сохранение влаги у растений при инокуляции (табл. 3).

Таблица 3

**Содержание воды в растениях в зависимости от штамма ризобактерий,
% от сырой массы**

Вариант	Фацелия рябинколистная			Редька масличная		
	НУ	ПЗ	ПЗ:НУ	НУ	ПЗ	ПЗ:НУ
Контроль	60	38	0,63	73	44	0,60
Азоризин	73	53	0,73	—	—	—
Бактосан	70	54	0,77	—	—	—
5С-2 (<i>V. paradoxus</i>)	73	57	0,79	85	64	0,76
Мизорин	70	56	0,80	81	61	0,75
Ризоагрин	71	54	0,76	—	—	—
Флавобактерин	72	56	0,77	78	61	0,79

Поддержанию оводненности обработанных растений способствовало формирование у них более мощной корневой системы, способной в условиях почвенной засухи лучше обеспечивать растения влагой. Кроме того, у инокулированных растений отмечена более высокая водоудерживающая способность, что также сохраняло оводненность растений. Показатель сохранения оводненности у растений без инокуляции находился в пределах 0.60–0.63, у инокулированных — 0.73–0.80.

Одной из объективных характеристик устойчивости растений к засухе является изменение проницаемости мембран. Нарушения, возникающие в мембранах, влекут за собой каскад повреждений в обмене веществ всей клетки. В наших опытах проницаемость мембран у контрольных растений в условиях почвенной засухи увеличилась в 2,5 раза, по сравнению с растениями при нормальном увлажнении. Использование бактериальных препаратов уменьшало выход ионов (электролитов) из клеток через мембраны (табл. 4).

Таблица 4

**Проницаемость мембран, содержание свободного пролина и аскорбиновой кислоты (АК)
в листьях фацелии**

Вариант	Проницаемость мембран, %		Содержание пролина, мг/100 г сырой массы		Содержание АК, мг/100 г сырой массы	
	НУ	ПЗ	НУ	ПЗ	НУ	ПЗ
Контроль	10.2 ± 0.8	25.5 ± 1.5	4.09 ± 0.3	32.92 ± 7.4	21.5 ± 2.3	27.9 ± 4.6
Штамм 5С-2	6.6 ± 0.7	10.7 ± 0.8	4.69 ± 0.4	49.77 ± 4.2	24.7 ± 3.0	37.7 ± 5.8
Мизорин	7.1 ± 0.6	13.0 ± 0.8	4.71 ± 0.3	46.90 ± 3.1	24.1 ± 4.5	35.1 ± 5.5
Фловобактерин	8.0 ± 0.7	15.3 ± 1.3	4.42 ± 0.5	42.37 ± 5.8	23.4 ± 4.9	34.0 ± 4.3
НСР ₀₅	0.7	0.9	0.7	8.2	3.1	7.8

Другим важным защитно-приспособительным процессом при действии неблагоприятных условий является повышение содержания аминокислоты пролина в тканях растений. Пролин — стрессовый метаболит, содержание которого заметно увеличивается при действии неблагоприятных факторов. Пролин может быть протектором макромолекул и мембран, источником азота, углерода и энергии, обладает высокой водоудерживающей способностью, в результате чего поддерживается оводненность клеток и тканей. Поэтому выявление способности растений увеличивать содержание пролина отражает в определенной

степени их адаптационный потенциал. В наших опытах у инокулированных растений фацелии содержание пролина при засухе возрастало примерно в 10 раз. В контрольном варианте увеличение содержания пролина было меньше. Аналогичные изменения проявились и на растениях редьки масличной.

Определенную роль в устойчивости растений к стрессовым воздействиям выполняет аскорбиновая кислота. Она способна реагировать с супероксидным и гидроксильным радикалами, снижая тем самым концентрацию активных форм кислорода (АФК) в клетках. Как показали наши исследования, содержание аскорбиновой кислоты у инокулированных растений в условиях засухи возрастало более значительно (на 15–30%), чем у контрольных растений.

Кроме физиолого-биохимических адаптаций к засухе у инокулированных растений выявляются и морфологические адаптации. К их числу относится развитие более мощной корневой системы, которая способна проникать в более глубокие горизонты почвы и при водном стрессе лучше обеспечивать надземные органы влагой. В наших опытах масса корней и надземных органов инокулированных растений были заметно больше, чем у контрольных растений. Коэффициент стабильности у них также был выше (табл. 5).

Таблица 5

Масса растений фацелии в фазу полной спелости при разных условиях увлажнения почвы

Вариант	Сухая масса корня, г/сосуд			Надземная масса растений, г/сосуд		
	НУ	ПЗ	ПЗ:НУ	НУ	ПЗ	ПЗ:НУ
Контроль	2.80 ± 0.42	1.68 ± 0.24	0.60	93.0 ± 3.7	58.0 ± 4.9	0.62
Штамм 5С-2	3.66 ± 0.27	2.71 ± 0.30	0.77	30.5 ± 6.5	90.2 ± 8.1	0.69
Мизорин	3.43 ± 0.33	2.54 ± 0.26	0.74	125.6 ± 7.0	89.0 ± 6.4	0.71
Флавобакиерин	3.19 ± 0.26	2.20 ± 0.25	0.69	114.0 ± 7.3	77.3 ± 6.0	0.68
НСР ₀₅	0.40	0.38	—	16.7	13.4	—

Интегральным показателем эффективности применения того или иного способа воздействия на растения является его продуктивность. Анализ данных продуктивности показал, что растения, обработанные бактериальными штаммами, формировали большую общую массу. Это хорошо проявилось в наших многочисленных полевых опытах по применению ассоциативных ризобактерий на разных сельскохозяйственных культурах: пшенице полбе, горчице белой, горчице сарептской, льне, физалисе и других [15].

В условиях вегетационного опыта инокулированные растения также формировали большую массу. Кроме того, растения, обработанные ризобактериями, имели большее количество соцветий, цветков и семян. После почвенной засухи количество и масса семян во всех вариантах уменьшались, но применение штаммов ризобактерий способствовало в этих условиях сохранению семенной продуктивности растений. При нормальном увлажнении у инокулированных растений количество и масса семян в среднем увеличились на 5–25%, а масса их — на 7–16%, по сравнению с необработанными. После почвенной засухи за счет меньшей редукции плодоеlementов количество и масса семян у них также были заметно больше (25–30% и 30–35%), чем у контрольных растений в этих же условиях (табл. 6).

Коэффициент стабильности урожая у инокулированных растений как по количеству семян, так и по их массе, был заметно выше, чем у контрольных.

**Урожай семян растений в зависимости от штамма ризобактерий
и условий увлажнения почвы (среднее за три года)**

Вариант	Количество семян, шт./сосуд			Масса семян, г/сосуд		
	НУ	ПЗ	ПЗ:НУ	НУ	ПЗ	ПЗ:НУ
Редька масличная						
Контроль	554 ± 58	372 ± 39	0.67	3.14 ± 0.03	1.67 ± 0.02	0.53
Штамм 5С-2	580 ± 64	516 ± 57	0.89	3.77 ± 0.08	2.49 ± 0.05	0.66
Мизорин	556 ± 62	489 ± 55	0.88	3.72 ± 0.04	2.31 ± 0.03	0.62
Флавобактерин	602 ± 44	452 ± 33	0.75	3.45 ± 0.06	2.00 ± 0.04	0.58
НСР ₀₅	49.0	50.8		0.30	0.32	
Фацелия рябинколистная						
Контроль	1410 ± 58	920 ± 53	0.65	2.80 ± 0.19	1.97 ± 0.13	0.70
Штамм 5С-2	1870 ± 89	1409 ± 71	0.75	3.09 ± 0.12	2.73 ± 0.14	0.88
Мизорин	1784 ± 74	1287 ± 67	0.72	3.03 ± 0.12	2.65 ± 0.14	0.87
Флавобактерин	1634 ± 60	1130 ± 54	0.69	2.92 ± 0.16	2.36 ± 0.10	0.81
НСР ₀₅	120	68		0.27	0.17	

Итак, можно сделать выводы, что разработка современных агротехнологий, направленных на повышение устойчивости ведущих сельскохозяйственных культур к неблагоприятным природным воздействиям, остается злободневной проблемой современного земледелия, усугубляющейся падением плодородия почв и неутешительными климатическими прогнозами. В связи с этим применение агрохимических и биологических средств воздействия на растения с целью стабилизации физиологических процессов и сохранения их продуктивности в условиях неблагоприятной влажности почвы имеет принципиальное значение. Применение синтетических фиторегуляторов роста и развития, особенно антистрессового характера действия, может быть перспективно для проведения превентивных (предупредительных) обработок посевов с целью повышения устойчивости растений к возможным нарушениям влажности почвы и к другим неблагоприятным воздействиям в критический период онтогенеза растений. Необходимость таких обработок будет возрастать при появлении угрожающих метеорологических прогнозов. Проведение превентивных обработок позволит также высевать более высокопродуктивные, но менее устойчивые к засухе и к другим стрессовым воздействиям сорта растений без лишнего риска потери их продуктивности в этих условиях.

Применение ассоциативных ризобактерий (PGPR) оказывает полифункциональное воздействие на физиолого-биохимические и продукционные процессы инокулированных растений как в условиях нормального водоснабжения, так и при действии почвенной засухи. Для получения высокого эффекта микробно-растительного взаимодействия необходим обоснованный подбор соответствующего штамма ризобактерий к конкретной культуре и даже к сорту растений, а также создание благоприятных условий для их функционирования. Одним из таких условий является обеспеченность микробно-растительного комплекса элементами минерального питания, особенно оптимальными дозами минерального азота.

Вегетационные исследования с фацелией рябинколистной и редькой масличной выявили у инокулированных растений повышение уровня защитно-приспособительных физиолого-биохимических процессов, что приводит в условиях почвенной засухи к сохранению общей органической массы растений и семенной продуктивности. Кроме того, растения, инокулированные хорошо подобранным эффективным штаммом, лучше сопротивля-

ются другим неблагоприятным абиогенным (засоление, тяжелые металлы и др.) и биогенным (многочисленные грибные и бактериальные инфекции) воздействиям [3].

Выявленное В. В. Аникиевым явление «цитологической дихогамии», являющееся, как уже отмечалось, главной причиной падения оплодотворяющей способности пыльцевых зерен при водном стрессе, в результате чего резко падает завязываемость семян в генеративных органах, нуждается в более глубоком исследовании всего хода физиолого-биохимических процессов (гормонального баланса, ферментативной активности, донорно-акцепторных отношений в пыльниках, продуктивности дыхания и др.) и структурных изменений [16; 23]. Кроме того, необходимо выявление естественных механизмов, защищающих репродуктивные структуры и процессы от воздействия неблагоприятных абиогенных факторов, что позволит целенаправленно использовать мероприятия по их защите. Отметим, что эмбриолого-гистохимические исследования о развитии, строении и функциях семязачатка цветковых растений в настоящее время активно разрабатываются на кафедре ботаники [23].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аникиев В. В. К биологии критического периода у растений к недостаточному водоснабжению // Ученые записки ЛГПИ им. А. И. Герцена. Л.: 1963. Т. 249. С. 5–207.
2. Аникиев В. В. (ред.) Влияние разной влажности почвы на физиологию культурных растений. Сборник научных трудов. Л.: Изд-во ЛГПИ им. А. И. Герцена, 1977. 150 с.
3. Белимов А. А. Взаимодействие ассоциативных бактерий и растений в зависимости от биотических и абиотических факторов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2008. 46 с.
4. Бредихин В. Н. Влияние почвенной засухи и молибдена на некоторые физиологические процессы у гороха посевного в его онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1976. 19 с.
5. Бредихин В. Н. Влияние молибдена на некоторые стороны азотного обмена у гороха посевного при нормальном и недостаточном увлажнении почвы // Влияние разной влажности почвы на физиологию культурных растений: Сб. науч. трудов. Л.: ЛГПИ им. А. И. Герцена, 1977. С. 143–150.
6. Бредихин В. Н., Воробейков Г. А. Азотное питание и сохранение продуктивности зернобобовых растений при водном стрессе // Труды II съезда ВОФРМ. 1992. Т. 2. С. 29.
7. Воробейков Г. А. Влияние хлорхолинхлорида на устойчивость пшеницы к избыточному и недостаточному водоснабжению в критический период // Физиология растений. 1976. Т. 23. Вып. 3. С. 573–578.
8. Воробейков Г. А. Влияние молибдена на азотфиксирующую активность клубеньковых бактерий и продуктивность люпина желтого при засухе и переувлажнении почвы в критический период // Бюллетень ВНИИСХМ. Л., 1983. № 39. С. 11–14.
9. Воробейков Г. А. Влияние минерального азота на продуктивность люпина и гороха при почвенной засухе в момент цветения // Гумус и азот в земледелии Нечерноземной зоны РСФСР. Л., 1985. С. 58–63.
10. Воробейков Г. А. Влияние регуляторов роста на устойчивость растений картофеля к избытку влаги в почве и его продуктивность // Физиология и биохимия культурных растений. Л., 1987. Т. 19. Вып. 3. С. 229–235.
11. Воробейков Г. А., Аникина Р. Д. Влияние регуляторов роста на устойчивость сои к почвенному затоплению // Физиология растений. Л., 1977. Т. 24. Вып. 6. С. 1269–1275.
12. Воробейков Г. А., Аникиев В. В., Александрова А. З. Исследование границ критического периода растений гороха к избытку влаги и роль азота в этих условиях // Физиология и биохимия культурных растений. Л., 1987. Т. 19. Вып. 5. С. 495–500.
13. Воробейков Г. А., Дричко В. Ф. Влияние картолина на устойчивость растений ячменя и пшеницы к засухе и затоплению почвы в критический период // Агрехимия. Л., 1989. № 4. С. 97–101.
14. Воробейков Г. А., Бредихин В. Н., Дричко В. Ф. Донорно-акцепторные отношения бобовых растений и клубеньков при разной влажности почвы // Труды III съезда ВОФР. СПб., 1993. Т. 3. С. 279.
15. Воробейков Г. А., Павлова Т. К., Кондрат С. В. и др. Исследование эффективности штаммов ассоциативных ризобактерий в посевах различных видов растений // Известия РГПУ им. А. И. Герцена: Научный журнал. 2011. № 141. С. 114–123.

16. Кошкин Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур М.: Дрофа, 2010. 638 с.
17. Лебедев В. Н., Воробейков Г. А. Влияние бактериальных препаратов на минеральное питание и продуктивность горчицы белой (*Sinapis alba* L.) // Агрехимия. 2006. № 12. С. 42–46.
18. Лукомская К. А. Действие недостатка воды в почве на развитие женского гаметофита у некоторых хлебных злаков // Ученые записки ЛГПИ им. А. И. Герцена. 1963. Т. 249. С. 209–232.
19. Лукомская К. А. Действие азотного питания на развитие женского гаметофита пшеницы в условиях недостатка влаги в почве // Ученые записки ЛГПИ им. А. И. Герцена. Л., 1968. Т. 333. С. 71–86.
20. Список пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации. (Приложение к журналу «Защита и карантин растений». 2013. № 4.): Справочное издание. 636 с.
21. Сказкин Ф. Д. Критический период у растений к недостаточному водоснабжению. XXI Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1961. 51 с.
22. Сказкин Ф. Д. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Л.: Наука, 1971. 120 с.
23. Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 350 с.

REFERENCES

1. Anikiev V. V. K biologii kriticheskogo perioda u rastenij k nedostatochnomu vodosnabzheniju // Uchenye zapiski Leningradskogo pedinstitut im. A. I. Gertsena. L.: 1963. T. 249. S. 5–207.
2. Anikiev V. V. (red.) Vlijanie raznoj vlazhnosti pochvy na fiziologiju kul'turnyh rastenij: Sbornik nauchnyh trudov. L.: LGPI im. A. I. Gertsena, 1977. 150 s.
3. Belimov A. A. Vzaimodejstvie associativnyh bakterij i rastenij v zavisimosti ot bioticheskikh i abioticheskikh faktorov: Avtoref. dis. ... doktora biol. nauk. SPb.: SPbGU, 2008. 46 s.
4. Bredihin V. N. Vlijanie pochvennoj zasuhi i molibdena na nekotorye fiziologicheskie protsessy u goroha posevnogo v ego ontogeneze. Avtoref. diss. ... kandidata biol. nauk. L., 1976. 19 s.
5. Bredihin V. N. Vlijanie molibdena na nekotorye storony azotnogo obmena u goroha posevnogo pri normal'nom i nedostatochnom uvlazhnenii pochvy // Vlijanie raznoj vlazhnosti pochvy na fiziologiju kul'turnyh rastenij: Sbornik nauchnyh trudov. L.: LGPI im. A. I. Gertsena, 1977. S.143–150.
6. Bredihin V. N., Vorobejkov G. A. Azotnoe pitanie i sohranenie produktivnosti zernobobovyh rastenij pri vodnom stresse // Trudy II sjezda VOFRM. 1992. T. 2. S. 29.
7. Vorobejkov G. A. Vlijanie hlorholinhlorida na ustojchivost' pshenitsy k izbytochnomu i nedostatochnomu vodosnabzheniju v kriticheskij period // Fiziologija rastenij. 1976. T. 23. Vyp. 3. S. 573–578.
8. Vorobejkov G. A. Vlijanie molibdena na azotfiksirujushchuju aktivnost' klubenkovyh bakterij i produktivnost' ljupina zheltogo pri zasuhe i pereuvlazhnenii pochvy v kriticheskij period // Bjul'ten' VNIISHM. L., 1983/ № 39. S. 11–14.
9. Vorobejkov G. A. Vlijanie mineral'nogo azota na produktivnost' ljupina i goroha pri pochvennoj zasuhe v moment tsvetenija // Gumus i azot v zemledelii Nechernozemnoj zony RSFSR. L., 1985. S. 58–63.
10. Vorobejkov G. A. Vlijanie reguljatorov rosta na ustojchivost' rastenij kartofelja k izbytku vlagi v pochve i ego produktivnost' // Fiziologija i biohimija kul'turnyh rastenij. 1987. T. 19. Vyp. 3. S. 229–235.
11. Vorobejkov G. A., Anikina R. D. Vlijanie reguljatorov rosta na ustojchivost' soi k pochvennomu zatopeniju // Fiziol. rastenij. 1977. T. 24. Vyp. 6. S. 1269–1275.
12. Vorobejkov G. A., Anikiev V. V., Aleksandrova A. Z. Issledovanie granits kriticheskogo perioda rastenij goroha k izbytku vlagi i rol' azota v etih uslovijah // Fiziologija i biohimija kul'turnyh rastenij. 1987. T. 19. Vyp. 5. S. 495–500.
13. Vorobejkov G. A., Drichko V. F. Vlijanie kartolina na ustojchivost' rastenij jachmenja i pshenitsy k zasuhe i zatopeniju pochvy v kriticheskij period // Agrohimiya, 1989. № 4. S. 97–101.
14. Vorobejkov G. A., Bredihin V. N., Drichko V. F. Donorno-aktseptornye otnoshenija bobovogo rastenij i klubenk'ov pri raznoj vlazhnosti pochvy // Trudy III sjezda VOFR. SPb., 1993. T. 3. S. 279.
15. Vorobejkov G. A., Pavlova T. K., Kondrat S. V. i dr. Issledovanie effektivnosti shtammov assotsiativnyh rizobakterij v posevah razlichnyh vidov rastenij // Izvestija Rossijskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. A. I. Gertsena. Nauchnyj zhurnal. 2011. № 141. S. 114–123.
16. Koshkin E. I. Fiziologija ustojchivosti sel'skohozjajstvennyh kul'tur M.: Drofa, 2010. 638 s.

-
17. *Lebedev V. N., Vorobejkov G. A.* Vlijanie bakterial'nyh preparatov na mineral'noe pitanie i produktivnost' gorchitsy beloju (Sinapis alba L.) // *Agrohimiya*. 2006. № 12. S. 42–46.
 18. *Lukomskaja K. A.* Dejstvie nedostatka vody v pochve na razvitee zhenskogo gametofita u nekotoryh hlebnyh zlakov // *Uchenye zapiski LGPI im. A. I. Gertsena*, 1963. T. 249. S. 209–232.
 19. *Lukomskaja K. A.* Dejstvie azotnogo pitaniya na razvitee zhenskogo gametofita pshenitsy v uslovijah nedostatka vlagi v pochve // *Uchenye zapiski LGPI im. A. I. Gertsena*. L., 1968. T. 333. S. 71–86.
 20. Spisok pestitsidov i agrohimikatov razreshennyh k primeneniju na territorii Rossijskoj Federatsii. 2013. (Prilozhenie k zhurnalu «Zawita i karantin rastenij. 2013. № 4.): Spravochnoe izdanie. 636 s.
 21. *Skazkin F. D.* Kriticheskij period u rastenij k nedostatocnomu vodosnabzheniju. XXI Timirjazevskoe chtenie. M.: Nauka, 1961. 51 s.
 22. *Skazkin F. D.* Kriticheskij period u rastenij po otnosheniju k nedostatku vody v pochve. L.: Nauka, 1971. 120 s.
 23. *Shamrov I. I.* Semjazachatok cvetkovykh rastenij: stroenie, funktsii, proishozhdenie. M.: Tovariščestvo nauchnyh izdanij KMK, 2008. 350 s.

T. A. Popova, D. Ju. Vlasov

ОСОБЕННОСТИ ПЕРВИЧНЫХ ПОЧВ НА ГРАНИТНЫХ НАБЕРЕЖНЫХ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

(Работа выполнена в рамках Программы стратегического развития РГПУ им. А. И. Герцена на 2012–2016 гг. (проект 2.3.1); поддержана грантом СПбГУ 1.37.151.2014)

Рассматриваются первичные почвы, формирующиеся подо мхами в условиях городской среды; их состав характеризуется на основе петрохимических модулей и кларка концентрации, высчитанных по данным рентгенофлуоресцентного анализа. Проанализированы образцы первичных почв, формирующихся между стыками гранитных блоков набережных и цокольных этажей зданий Санкт-Петербурга и города Выборга; данные почвенные наслоения сравниваются с аналогичными наслоениями, отобранными в природной среде (в карьере).

Ключевые слова: урбоэкосистемы, первичные почвы, мхи, набережные, петрохимические модули, кларк концентрации.

T. Popova, D. Vlasov

SPECIFICITY OF PRIMARY SOIL ON THE GRANITE EMBANKMENTS IN SAINT PETERSBURG

This paper describes the characteristics of primary soil forming under mosses in city environment. Petrochemical modules and clarke concentration calculated from the data derived by X-ray fluorescence analysis were used to determine the soil content. Primary soil forming between joint of granite blocks of embankments and building basement in Saint Petersburg and the town of Vyborg were analysed and compared with analogous depositions in natural environment (quarry).

Keywords: city ecosystem, primary soil, mosses, embankments, petrochemical module, clarke of concentration.

В настоящее время отмечают стремительные темпы урбанизации, под которой понимают процесс роста городов и численности населения в них. Под влиянием деятельности человека на городских территориях происходит замещение естественных ландшафтов искусственными, что, в свою очередь, ведет к урбанизации природы [1] и к возникновению