

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ УСЛОВИЙ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА РАСТЕНИЯ ЯРОВОГО ДВУРЯДНОГО ЯЧМЕНЯ В УСЛОВИЯХ СВЕТОКУЛЬТУРЫ*

С.А. Ушакова¹, кандидат биологических наук, **А.А. Тихомиров**^{1,4}, доктор биологических наук, **В.В. Величко**^{1,4}, кандидат биологических наук, **С.В. Хижняк**², доктор биологических наук, **С.А. Герасимов**³, кандидат сельскохозяйственных наук, **И.В. Грибовская**¹, кандидат биологических наук, **Н.А. Сурин**³, академик РАН

¹Институт биофизики – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН», 660036, Красноярск, Академгородок, 50, стр. 50

²Красноярский государственный аграрный университет, 660049, Красноярск, проспект Мира, 90

³Красноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное подразделение «Федерального исследовательского центра Красноярский научный центр СО РАН», 660002, Красноярск, пр. Свободный, 66

⁴Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М.Ф. Решетнева, 660037, Красноярск, просп. им. газеты Красноярский рабочий, 31
E-mail: sofya-ushakova@yandex.ru

Исследования проводили с целью определения влияния условий минерального питания на морфогенез и поглощение макроэлементов растениями ярового ячменя двух сортов в период от всходов до колошения. Объектами исследования служили растения двурядного ячменя сортов Такмак и Саломе. Растения выращивали методом гидропоники на керамзите в контролируемых условиях среды. Для полива было приготовлено четыре варианта питательных растворов: раствор Кнопа – контроль (вариант 1); раствор с 50 %-ной концентрацией основных макроэлементов от их содержания в растворе Кнопа (вариант 2); раствор с 50 %-ной концентрацией N от его содержания в растворе Кнопа (вариант 3); раствор с 25 %-ной концентрацией P от его содержания в растворе Кнопа (вариант 4). В результате в вариантах 2 и 3 отмечено снижение общей кустистости, по сравнению с контролем, более чем на 30 %. Масса растений в этих вариантах оказалась соответственно на 50 и 35 % меньше, чем в контроле. Ее снижение происходило, в основном, вследствие уменьшения массы боковых побегов. Как дисперсионный, так и дискриминантный, анализ в целом по эксперименту не выявили статистически значимых различий между сортами по динамике поглощения минеральных элементов, величине биомассы и минеральному составу растений. Уровень потребления минеральных элементов, тесно связанный с составом растворов, повлиял не столько на химический состав растительных тканей, сколько на биомассу растений, что проявилось в высоких корреляционных связях между потреблением минеральных элементов и их валовым содержанием в растениях.

EXPERIMENTAL MODELING OF THE INFLUENCE OF MINERAL NUTRITION CONDITIONS ON THE PLANTS OF SPRING DOUBLE

S.A. Ushakova¹, **A.A. Tikhomirov**^{1,4}, **V.V. Velichko**^{1,4}, **S.V. Khizhnyak**², **S.A. Gerasimov**³, **I.V. Gribovskaya**¹, **N.A. Surin**³

¹Institute of Biophysics of the Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Federal Research Center «Krasnoyarsk Science Center SB RAS RF», 660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50, str. 50

²Krasnoyarsk State Agrarian University, 660049, Krasnoyarsk, prosp. Mira, 90

³Krasnoyarsk Agricultural Research Institute, Federal Research Center «Krasnoyarsk Scientific Center», Siberian branch, Russian Academy of Sciences, 660002, Krasnoyarsk, prosp. Svobodnyi, 66

⁴Reshetnev Siberian State University of Science and Technology, 660037, Krasnoyarsk, ul. im. Gazety Krasnoyarskij rabochij, 31
E-mail: sofya-ushakova@yandex.ru

The purpose of the study: to identify the influence of mineral nutrition conditions on morphogenesis and absorption of macronutrients by spring barley plants of two varieties in the period from germination to earing under controlled conditions of light culture. The objects of the study were plants of double-row barley of the Takmak variety and the Salome variety. The plants were grown by hydroponics on expanded clay under controlled environmental conditions. Four variants of nutrient solutions were prepared for watering plants: variant 1 (the control) – Knop solution of standard concentration; variant 2 – Knop solution was prepared with 50 % concentration from its standard concentration; variant 3 – solution was prepared on the basis of Knop solution, but with 50 % of N concentration from its standard concentration; variant 4 – solution was prepared on the basis of Knop solution, but with 25 % of P concentration from its standard concentration. As a result, variants 2 and 3 showed a decrease in total bushiness by more than 30 % compared to the control. The mass of plants in variants 2 and 3 turned out to be 50 % and 35 %, respectively, less than in the control. The decrease in plant mass was mainly due to a decrease in the mass of lateral shoots. The level of consumption of mineral elements, closely related to the composition of solutions, affected not so much the chemical composition of plant tissues as the amount of plant biomass, which manifested itself in high correlations between the consumption of mineral elements and the gross content of these elements in plants with rather weak links between consumption and the content of mineral elements in plants.

Ключевые слова: светокультура, яровой ячмень (*Hordeum vulgare* L.), минеральное питание, поглощение макроэлементов, биомасса.

Key words: light culture, spring barley (*Hordeum vulgare* L.), mineral nutrition, macronutrient absorption, biomass.

*исследования выполнены в рамках тематики Госзаданий Минобрнауки 121052500100-1 и 121101300066-7.

Ячмень (*Hordeum vulgare L.*), наряду с пшеницей, выступает важнейшей универсальной продовольственной, технической и фуражной зерновой культурой. Поэтому одна из задач земледелия в последние годы – увеличение производства биологически полноценного и экологически безопасного зерна ячменя [1, 2, 3]. Одним из способов решения этой проблемы может быть использование рациональных доз минеральных удобрений, применение которых необходимо разрабатывать не под конкретную культуру в целом, а с учетом особенностей сорта [4, 5, 6].

Поглощение элементов питания в период роста растений происходит неравномерно. Их дефицит в тот или иной период вегетации ведёт к снижению урожая и ухудшению его качества. У всех растений критическим периодом выступает фаза всходов, когда корневая система слабо развита и не может усваивать достаточное количество питательных веществ из почвы. В этот период они должны находиться в прикорневой зоне в доступной форме, но в невысокой концентрации. Последующее нормальное питание азотом и фосфором не может исправить ущерб, нанесённый в начале роста. Второй период, в котором растения весьма чувствительны к недостатку элементов питания, совпадает с интенсивным приростом вегетативной массы, у зерновых культур это выход в трубку и колошение [7, 8, 9]. Содержание питательных элементов в растениях зависит от их вида, возраста, почвенно-климатических условий выращивания, приемов агротехники и др. Наибольшее содержание N отмечается в вегетативных органах молодых растений. По мере их старения азотистые соединения передвигаются во вновь образующиеся листья и побеги. Между содержанием N в определенные фазы роста в вегетативных частях растений и в урожае установлена коррелятивная зависимость [1, 6]. Фосфор находится в тесном взаимодействии с N и белковыми соединениями, выступает их спутником. Распределение P в различных органах растения аналогично распределению N [1, 3, 6].

Предварительную оценку реакции растений на недостаток элементов минерального питания желательнее проводить при выращивании в условиях гидропоники и светокультуры, вне зависимости от сложения почвы и ее состава. Это позволяет провести экспериментальное моделирование влияния дефицита того или иного минерального элемента и оценить его воздействие на продукционный процесс исследуемых сортов и урожайность растений [10, 11]. Результаты таких исследований позволят впоследствии оценить перспективность районирования тех или иных селекционных образцов на почвах с определенным минеральным питанием и более рационально использовать минеральные удобрения.

Цель исследования – в контролируемых условиях светокультуры определить влияние условий минерального питания при различной концентрации N и P на морфогенез и поглощение макроэлементов растениями ячменя в период от всходов до колошения.

Методика. В качестве объектов исследования использовали растения двурядного ячменя селекции Красноярского НИИСХ ФИЦ КНЦ СО РАН сорта Такмак и германской селекции Саломе.

Сорт Такмак включён в Госреестр по Восточно-Сибирскому региону. Разновидность нутанс. Куст полупрямостоячий. Растение высокорослое. Тип строения колоса двурядный (<https://reestr.gossortrf.ru/sorts/8356368/>). Сорт Саломе полукарликового типа. Разновидность нутанс. Тип строения колоса двурядный. Характеризуется устойчивостью к полеганию и высоким потенциалом продуктивности (<https://reestr.gossortrf.ru/sorts/8853808/>).

Растения ячменя выращивали в двух вегетационных

Табл. 1. Средняя концентрация макроэлементов в питательных растворах для полива растений ячменя сортов Саломе и Такмак в условиях светокультуры в зависимости от варианта опыта, мг/л

Вариант	K	N	Mg	S	Ca	P
1. раствор Кнопа	169	153	25	33	170	57
2. концентрация K, N, Ca и P 50 % от содержания в растворе Кнопа	81	76	25	33	85	27
3. концентрация N 50 % от содержания в растворе Кнопа	167	77	25	33	139	68
4. концентрация P 25 % от содержания в растворе Кнопа	166	153	25	33	170	14

камерах с регулируемыми параметрами внешней среды (температура воздуха, относительная влажность воздуха, интенсивность фотосинтетически активной радиации). Метод выращивания – гидропоника на керамзите [10]. Для оценки влияния условий минерального питания были смоделированы следующие питательные растворы для полива растений (табл. 1): раствор Кнопа (вариант 1 – контроль); раствор с концентрацией K, N, Ca и P 50 % от их содержания в растворе Кнопа (вариант 2); раствор с половинной концентрацией N от его содержания в растворе Кнопа (вариант 3); раствор с концентрацией P 25 % от его содержания в растворе Кнопа (вариант 4). В конце каждого оцениваемого периода роста проводили замену использованного раствора на растворы с исходной концентрацией нутриентов. Во все растворы были добавлены микроэлементы и цитрат железа [12]. Полив происходил автоматически через 6 ч. Эксперимент прекращали в фазе колошения.

В качестве основных морфометрических параметров были выбраны высота растений и главного побега, количество побегов, сухая биомасса отдельных органов. Скорость поглощения макроэлементов оценивали в процессе роста и развития растений на основании изменения их концентрации в питательных растворах за определенный период (0...7, 7...15, 15...21, 21...28, 28...35, 35...42 сут).

Содержание макроэлементов в растворах и биомассе растений ячменя определяли с использованием спектрометра ICP-OES iCAP 6300 Duo (Thermo Scientific, England, 2010), органического азота – методом Кьельдаля, нитратного азота в растворах и водных вытяжках из растительных образцов – фотометрическим методом после редукции до нитритов на кадмиевой колонке и последующим взаимодействием с реактивом Грисса (сульфаниламидом и а-нафтиламином) (РД 52.24.380–2017).

Для проверки статистической значимости различий между вариантами эксперимента по набору показателей использовали дискриминантный анализ, для сравнения вариантов по индивидуальным параметрам, а также для анализа вклада разных факторов и их комбинаций в различия между вариантами – многофакторный дисперсионный анализ. В качестве post-hoc теста при дисперсионном анализе применяли рекомендованный в современной литературе тест Тьюки [13]. При проведении дисперсионного анализа долю влияния фактора определяли по показателю силы влияния (η^2 effect size), равному отношению факториальной дисперсии к общей дисперсии, выраженному в процентах [14]. Для выявления связей между показателями проводили корреляционный анализ, дополненный факторным анализом матриц корреляции. В качестве программного обеспечения использовали пакет StatSoft STATISTICA 8.0.

Результаты и обсуждение. Условия минерального питания практически не влияли на темпы развития растений ячменя сортов Саломе и Такмак вплоть до фазы выхода в трубку. Длительность фазы выхода в трубку в варианте 3 (концентрация N 50 % от концентрации

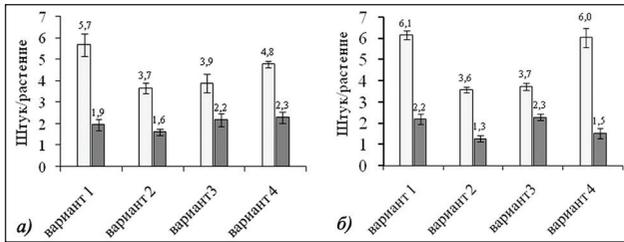


Рис. 1. Влияние условий минерального питания на кущение растений ячменя сортов Саломе (а) и Такмак (б) в условиях светокультуры:
 □ – всего побегов; ■ – побегов с колосом.

в растворе Кнопа) у сорта Такмак уменьшилась на 9 сут, Саломе – на 2 сут, по сравнению с контролем. Величина этого показателя у сорта Саломе в вариантах опыта 2 и 4 не отличалась от контроля, и колошение наступало на 42...43 сут после всходов. У растений сорта Такмак в варианте 2 (концентрация К, N, Ca и P 50 % от содержания в растворе Кнопа) длительность фазы выхода в трубку была на 3 сут меньше, чем в контроле, а в варианте 4 (концентрация P 25 % от содержания в растворе Кнопа) не отличалась от контрольного варианта и колошение начиналось на 45 сутки.

Содержание макроэлементов в питательном растворе оказало существенное влияние на побегообразование растений. Так, у растений ячменя сорта Саломе отмечали уменьшение общей кустистости во всех экспериментальных вариантах, по сравнению с контрольным, но достоверное снижение на 35 % и 32 % – только в вариантах 2 и 3 соответственно (рис. 1). При этом растения в вариантах 3 и 4 незначительно различались по числу побегов с колосом, что привело к увеличению их доли в общем количестве побегов: в варианте 2 она составляла 43 %, в варианте 3 – 56 %, в варианте 4 – 48 % против 33 % в контроле.

У растений ячменя сорта Такмак кущение в вариантах 2 и 3 было на 40 % меньше, чем в контроле, а в варианте 4 фактически не отличалось от контрольного. В отличие от немецкого сорта, у ячменя Такмак количество побе-

гов с колосом в вариантах 2 и 4 достоверно снижалось, по сравнению с остальными. Доля побегов с колосьями была наименьшей в варианте 4 (25 % от общего числа побегов), самой высокой – в варианте 3 (62 %), в контроле и в варианте 2 величина этого показателя находилась на одном уровне (36 %).

Уже в первые 7 суток вегетации отмечена зависимость скорости поглощения N-NO₃ растениями ячменя сортов Саломе и Такмак от его концентрации в растворе. У растений сорта Саломе в контроле она была в 1,5 и 1,9 раз выше, чем в вариантах соответственно 2 и 3, и недостоверно больше, чем в варианте 4. У ячменя сорта Такмак скорость поглощения N-NO₃ в контроле была в 1,5...2,7 раза больше, чем в вариантах 2, 3 и 4 (рис. 2). При этом в растворах для полива ячменя сорта Саломе в контроле и варианте 4 оставалось примерно 40 % от исходного содержания N-NO₃, в вариантах 2 и 3 – около 20 и 30 % соответственно. В растворах для полива сорта Такмак величина этого показателя в контроле и варианте 3 составляла 40 %, варианте 2 – 20 %, варианте 4 – 50 %.

В следующий период роста, включающий фазу начала кущения растений, 7...15 сут у ячменя обоих сортов скорость поглощения N-NO₃ оставалась на уровне предыдущего периода. Исключением был ячменя сорта Такмак в варианте 4, где она стала равна скорости поглощения в контроле.

Максимальную в опыте скорость поглощения N у обоих сортов ячменя отмечали с середины фазы кущения и начала выхода в трубку (период 15...21 сут) и до конца эксперимента (см. рис. 2). Во всех питательных растворах почти не оставалось N-NO₃, то есть его поглощение лимитировалось содержанием в питательном растворе.

В контроле в период роста сорта Саломе с 15 до 35 сут ежесуточное потребление остальных макроэлементов находилось примерно на одном уровне (табл. 2). При этом в растворе оставалось около 40 % Ca, Mg и S, и не более 5 % – K и P. Только перед началом колошения потребление всех макроэлементов в той или иной степени увеличилось. Начиная с 28...35 сут в растворе оставались только следы K и P. Поглощение макроэлементов из пи-

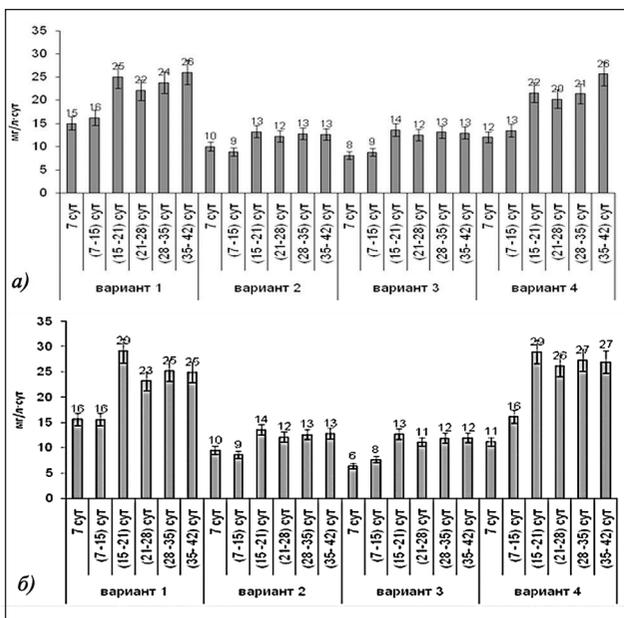


Рис. 2. Изменение концентрации нитратного азота в питательных растворах для полива растений ячменя сортов Саломе (а) и Такмак (б).

Табл. 2. Изменение концентрации макроэлементов в питательных растворах для полива растений ячменя сортов Саломе и Такмак, мг/л*сут

Период роста, сут	Вариант	Ячмень Саломе					Ячмень Такмак				
		Ca	K	Mg	P	S	Ca	K	Mg	P	S
0...7	1	12,8	16,8	1,4	3,3	0,1	9,0	12,9	1,1	2,2	0,3
	2	6,8	11,2	1,8	1,8	0,1	6,0	7,9	1,8	1,2	0,6
	3	10,9	15,9	1,8	3,7	0,1	6,7	9,1	1,1	2,3	0,1
	4	8,7	14,5	1,1	0,8	0,0	6,9	11,7	1,2	0,7	0,0
7...15	1	13,2	18,5	1,6	5,4	3,0	13,1	19,6	1,7	4,9	2,5
	2	6,1	9,9	1,8	2,7	2,7	5,2	10,0	1,7	2,2	2,5
	3	12,2	15,8	1,7	6,5	2,4	9,6	14,8	1,3	4,9	1,8
	4	10,2	16,2	1,5	1,2	2,2	12,1	20,9	1,6	1,3	2,5
15...21	1	18,2	23,5	2,3	6,8	2,9	17,5	22,2	2,4	7,0	3,7
	2	6,5	12,4	1,9	3,6	2,4	4,5	12,0	1,8	3,1	2,3
	3	18,0	22,2	1,9	9,0	2,0	10,9	21,2	1,5	6,9	1,3
	4	15,5	20,1	2,1	1,6	2,2	16,8	27,8	2,6	1,7	3,1
21...28	1	17,1	22,6	2,3	6,5	3,6	19,4	22,4	2,8	6,9	4,1
	2	4,3	10,9	1,5	3,2	2,7	8,0	10,4	2,2	3,3	3,2
	3	15,1	19,8	2,0	8,1	2,8	14,7	16,7	2,0	7,6	2,3
	4	14,3	18,9	2,0	1,4	2,6	23,0	23,7	3,5	1,9	4,9
28...35	1	16,9	25,8	2,8	6,3	4,6	14,5	26,0	3,1	6,4	4,6
	2	4,5	12,6	2,0	3,0	3,6	3,5	12,7	2,1	2,9	3,7
	3	11,9	22,3	2,4	7,6	3,6	10,6	20,3	2,8	6,9	3,7
	4	12,6	22,0	2,3	1,3	3,3	16,1	27,1	3,4	1,6	5,2
35...42	1	33,9	30,5	4,5	8,3	6,0	24,7	21,5	3,2	6,7	5,3
	2	4,3	11,4	1,9	2,9	3,4	2,9	11,5	2,0	2,6	3,6
	3	6,7	24,7	2,2	8,3	5,5	4,1	22,6	2,0	7,1	3,6
	4	20,1	24,2	2,3	1,5	3,5	24,8	29,8	3,5	1,5	5,9

Табл. 3. Масса растений ячменя сортов Саломе и Такмак, выращенных в условиях светокультуры, в зависимости от состава питательного раствора (в расчете на 1 растение)

Вариант	Органы растений ячменя	Сухая масса 1 растения, г	
		Саломе	Такмак
1	колос главного побега	0,25 ± 0,03	0,26 ± 0,03
	листья главного побега	0,28 ± 0,01	0,23 ± 0,03
	стебель главного побега	0,71 ± 0,05	0,66 ± 0,07
	листья боковых побегов	1,07 ± 0,24	1,04 ± 0,01
	стебли боковых побегов	2,48 ± 0,08	2,30 ± 0,15
	корни	0,69 ± 0,07	0,80 ± 0,08
	сумма	5,48 ± 0,41	5,28 ± 0,29
2	колос главного побега	0,22 ± 0,03	0,24 ± 0,03
	листья главного побега	0,21 ± 0,02	0,17 ± 0,02
	стебель главного побега	0,53 ± 0,06	0,51 ± 0,03
	листья боковых побегов	0,33 ± 0,06	0,43 ± 0,02
	стебли боковых побегов	1,02 ± 0,09	1,00 ± 0,01
	корни	0,49 ± 0,06	0,47 ± 0,06
	сумма	2,79 ± 0,23	2,82 ± 0,10
3	колос главного побега	0,29 ± 0,01	0,32 ± 0,03
	листья главного побега	0,18 ± 0,02	0,22 ± 0,01
	стебель главного побега	0,69 ± 0,05	0,67 ± 0,03
	листья боковых побегов	0,32 ± 0,05	0,37 ± 0,08
	стебли боковых побегов	1,72 ± 0,26	1,32 ± 0,22
	корни	0,53 ± 0,05	0,44 ± 0,05
	сумма	3,72 ± 0,39	3,33 ± 0,37
4	колос главного побега	0,24 ± 0,02	0,22 ± 0,02
	листья главного побега	0,27 ± 0,01	0,20 ± 0,03
	стебель главного побега	0,75 ± 0,01	0,48 ± 0,12
	листья боковых побегов	0,76 ± 0,14	1,22 ± 0,34
	стебли боковых побегов	2,36 ± 0,28	1,74 ± 0,31
	корни	0,82 ± 0,08	1,02 ± 0,09
	сумма	5,19 ± 0,45	4,88 ± 0,82

тательного раствора растениями ячменя сорта Такмак в контрольном варианте было таким же, как и у сорта Саломе.

Скорость поглощения макроэлементов в варианте 2 была значительно ниже, чем в контроле, между сортами практически не отличалась и не зависела от периода роста. При этом в питательных растворах оставалось довольно значительное количество Са, Mg и S (около 60 % при выращивании ячменя сорта Саломе и 50 % – сорта Такмак). С периода роста 7...15 сут К поглощался практически полностью, P в растворе в период 7...21 сут оставалось чуть больше 10 %, а затем не более 5 % от количества, внесенного после смены растворов.

В варианте 3 существенных различий в скорости поглощения макроэлементов растениями ячменя обоих сортов, по сравнению с контролем, не отмечали за исключением последнего периода. Растения ячменя сорта Саломе в этот период снизили скорость поглощения Са, и Mg в 2,4 и 2,0 раза соответственно, сорта Такмак – Са в 1,9 раза, Mg и S примерно в 1,5 раза. Как и в предыдущих вариантах, K и P, начиная с периода 15...21 сут, в питательных растворах фактически не оставалось.

Уменьшение в 4 раза концентрации P в питательном растворе (вариант 4) привело к снижению скорости поглощения ячменем сорта Саломе в период 35...42 суток Са, и Mg и S в 1,7...2,0 раза, по сравнению с контролем, и не оказало влияния на поглощение этих макроэлементов растениями сорта Такмак. Поглощение K было таким же как в предыдущих вариантах. В конце периода 0...7 суток в питательном растворе ячменя сорта Саломе оставалось около 17 % P, сорта Такмак – около 13 % от исходного количества. Во все остальные периоды роста в питательных растворах оставались только следовые количества P.

Условия минерального питания оказали существенное влияние на формирование биомассы отдельных органов и растений в целом (табл. 3). Достоверных разли-

чий по массе колоса главного побега между вариантами опыта и сортами не отмечено. Масса листьев и стебля главного побега растений обоих сортов в варианте 2 была на 25 % меньше, чем в контроле. Масса листьев боковых побегов у сортов Саломе и Такмак снизилась соответственно на 69 и 59 %, стеблей боковых побегов у обоих сортов – на 58 %. Лимитирование по макроэлементам привело к уменьшению массы корней: у сорта Саломе – на 29 %, Такмак – на 42 %. В результате масса растений в целом снизилась, по сравнению с контрольным вариантом, почти в 2 раза.

Выращивание ячменя на растворах с лимитированным содержанием N-NO₃ (вариант 3) привело к некоторому увеличению массы колоса и снижению массы листьев главного побега ячменя сорта Саломе на 36 %, но не оказало достоверного влияния на массу стебля главного побега. Масса листьев и стеблей боковых побегов уменьшилась соответственно на 70 и 30 %, корней – на 23 %. У сорта Такмак на аналогичных растворах отмечено увеличение массы колоса, влияния на массу листьев и стебля главного побега не наблюдали. Масса листьев и стеблей боковых побегов уменьшилась соответственно на 65 и 43 %, корней – на 45 %. В результате масса растений ячменя сорта Саломе составляла 68 % величины этого показателя в контроле, Такмак – 63 %.

Снижение содержания P в питательном растворе в 4 раза (вариант 4) не оказало значимого влияния на массу различных органов, за исключением листьев боковых побегов, которая была на 29 % меньше, чем в контроле.

Состав питательного раствора влиял на содержание макроэлементов в надземной биомассе растений в расчете на 100 г биомассы (рис. 3). В варианте 2 в листьях ячменя сорта Саломе содержание N органического было примерно равно величине этого показателя в контроле, но концентрация NO₃⁻ была на 36 % меньше. Количество Mg увеличилось на 29 %, P – на 47 %, S – на 69 %. Различия в содержании Са и K были недостоверны. В листьях ячменя сорта Саломе в варианте 3 концентрация N органического была незначительно меньше, чем в контроле, но NO₃ практически отсутствовали. Количество Са было на 32 % меньше, а P на 47 % больше, чем в контроле. Содержание Са и S в стеблях было меньше, чем в контроле, соответственно на 58 и 53 %, Mg, P и N органического – на 24...28 %. В листьях растений варианта 4 содержание органического азота и NO₃⁻ находилось на уровне контроля, но снижение концентрации P в питательном растворе привело к уменьшению содержания в листьях Са, Mg, P и S. Аналогичные изменения отмечали в стеблях.

Изменения содержания макроэлементов в листьях и стеблях растений ячменя сорта Такмак, с некоторыми вариациями, были подобны изменениям соответствующих элементов в органах растений ячменя сорта Саломе.

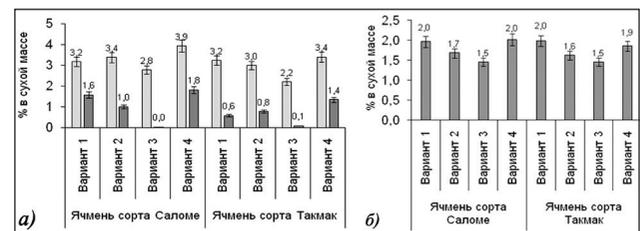


Рис. 3. Содержание азота в листьях (а) и стеблях (б) ячменя, выращенных в условиях светокультуры, в зависимости от концентрации макроэлементов в поливном растворе: □ – N органический; ■ – нитраты.

Табл. 4. Содержание макроэлементов в надземной биомассе ячменя сортов Саломе и Такмак в зависимости от концентрации макроэлементов в питательном растворе, % в сухой массе

Орган растения	Вариант	Ca	K	Mg	P	S	Стехиометрия, моль макроэлемента/моль N органического					
							N	Ca	K	Mg	P	S
							Саломе					
Листья	1	1,73	2,91	0,50	0,23	0,63	N	Ca _{0,19}	K _{0,33}	Mg _{0,09}	P _{0,033}	S _{0,09}
	2	1,72	2,40	0,64	0,34	1,07	N	Ca _{0,18}	K _{0,26}	Mg _{0,11}	P _{0,045}	S _{0,14}
	3	1,19	3,05	0,40	0,34	0,73	N	Ca _{0,15}	K _{0,39}	Mg _{0,08}	P _{0,055}	S _{0,11}
	4	1,20	2,77	0,38	0,10	0,47	N	Ca _{0,11}	K _{0,25}	Mg _{0,06}	P _{0,012}	S _{0,05}
Стебли	1	0,49	2,99	0,21	0,40	0,34	N	Ca _{0,09}	K _{0,54}	Mg _{0,06}	P _{0,092}	S _{0,08}
	2	0,33	2,34	0,20	0,36	0,26	N	Ca _{0,07}	K _{0,50}	Mg _{0,07}	P _{0,097}	S _{0,07}
	3	0,20	2,72	0,15	0,30	0,16	N	Ca _{0,05}	K _{0,67}	Mg _{0,06}	P _{0,094}	S _{0,05}
	4	0,24	2,55	0,14	0,15	0,19	N	Ca _{0,04}	K _{0,45}	Mg _{0,04}	P _{0,034}	S _{0,04}
							Такмак					
Листья	1	1,56	2,98	0,40	0,29	0,69	N	Ca _{0,17}	K _{0,33}	Mg _{0,07}	P _{0,040}	S _{0,09}
	2	1,31	2,68	0,54	0,32	1,15	N	Ca _{0,15}	K _{0,32}	Mg _{0,10}	P _{0,048}	S _{0,17}
	3	1,14	4,14	0,34	0,47	0,55	N	Ca _{0,18}	K _{0,67}	Mg _{0,09}	P _{0,096}	S _{0,11}
	4	1,40	3,05	0,39	0,15	0,76	N	Ca _{0,14}	K _{0,32}	Mg _{0,07}	P _{0,019}	S _{0,10}
Стебли	1	0,36	2,15	0,16	0,28	0,19	N	Ca _{0,06}	K _{0,39}	Mg _{0,05}	P _{0,064}	S _{0,04}
	2	0,25	1,76	0,17	0,28	0,22	N	Ca _{0,05}	K _{0,39}	Mg _{0,06}	P _{0,077}	S _{0,06}
	3	0,25	2,58	0,14	0,30	0,10	N	Ca _{0,06}	K _{0,64}	Mg _{0,06}	P _{0,092}	S _{0,03}
	4	0,40	2,46	0,19	0,15	0,26	N	Ca _{0,08}	K _{0,48}	Mg _{0,06}	P _{0,037}	S _{0,06}

Условия минерального питания отразились на стехиометрии макроэлементов в листьях и стеблях растений ячменя сортов Саломе и Такмак (по отношению к 1 моль N). Наиболее существенные изменения отношения макроэлементов к азоту были характерны для листьев при максимальном варьировании для фосфора (табл. 4).

Ни дисперсионный, ни дискриминантный анализ в целом по эксперименту не выявили статистически значимых различий между сортами ни по динамике поглощения минеральных элементов, ни по величине биомассы, ни по минеральному составу растений. В то же время различия между вариантами по всем перечисленным показателям были в высокой степени статистически значимыми. Кроме того, достоверное влияние на поглощение минеральных элементов оказывал период роста, а на минеральный состав растений – изучаемый орган (рис. 4).

Потребление большинства минеральных элементов в первую очередь определял состав раствора, а не период роста. Доля влияния этого фактора на потребление P составляла 75,3 %, N-NO₃ – 60,4 %, Ca – 52,5 %, K – 51,6 %. Потребление Mg и S в большей степени зависело от периода роста, вклад этого фактора был равен соответственно 46,9 и 64,4 %, состава раствора – 12,2 и 9,6 %. Для N-NO₃, Ca и P также отмечено влияние состава раствора на динамику потребления элементов, что нашло своё отражение в статистически значимом эффекте взаимодействия факторов «состав раствора × период роста» с долей влияния соответственно 6,6, 19,0 и 7,3 %.

Статистически значимые (от p<0,05 до p<0,001), согласно тесту Тьюки, различия с контролем по среднему за период потребления элементов отмечены для N-NO₃, Ca, K, Mg, S в вариантах 2 и 3, и для P в варианте 2 и 4.

Валовое содержание большинства минеральных элементов в растениях также в первую очередь зависело от состава раствора. Вклад этого фактора в валовое содержание Mg составил 74,6 %, Ca – 67,6 %, общего азота – 65,3 %, S – 59,5 %, вклад фактора «орган растения» – 2,4, 16,6, 25,2 и 2,9 % соответственно. В противоположность этому, валовое содержание K и P в большей степени зависело не от состава раствора, а от органа растения, доля влияния которого составляла соответственно 55,1 и 56,8 % против 29,3 и 25,6 % для фактора «состав раствора». Статистически значимых эффектов взаимодействия этих факторов по валовому содержанию элементов не выявлено. Согласно тесту Тьюки, статистически значимые (от p<0,05 до p<0,001) различия с контролем по валовому содержанию общего N, Ca, Mg в растениях отмечены в вариантах 2 и 3, K – в варианте 2, P – в вариантах 2 и 4, S – в варианте 3 (см. рис. 4).

Минеральный состав растительной биомассы в расчете на 100 г в первую очередь зависел не от состава раствора, а от органа растения. Так, доля влияния фактора «орган растения» на содержание Ca составляла 91,0 %, Mg – 80,8 %, общего азота – 77,9 %, S – 73,1 %, «состав раствора» – соответственно 4,7, 10,0, 15,0 и 12,5 %. На содержание K этих факторы оказывали практически оди-

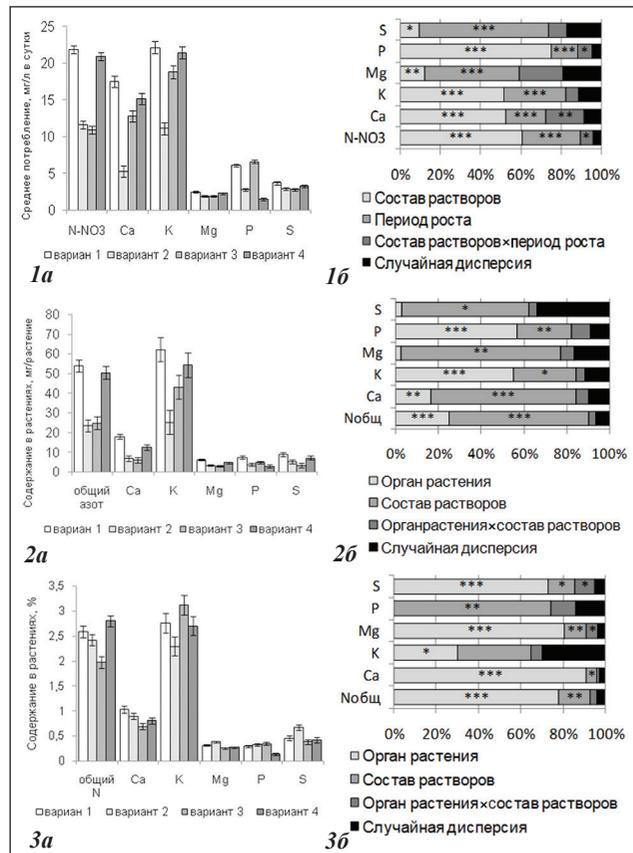


Рис. 4. Результаты дисперсионного анализа влияния факторов на потребление элементов и минеральный состав растений: * – p<0,05; ** – p<0,01; * – p<0,001; 1а – среднее по сортам и периодам потребление элементов; 2а – среднее по сортам и органам валовое содержание элементов в растениях; 3а – среднее по сортам и органам содержание элементов в растениях в %; 1б – доля влияния (%) изучаемых факторов на поглощение макроэлементов; 2б – доля влияния (%) изучаемых факторов на валовое содержание макроэлементов в растениях; 3б – доля влияния (%) изучаемых факторов на содержание макроэлементов в растениях в расчете на 100 г биомассы.**

наковое влияние (соответственно 30,4 и 34,5 %), а на содержание Р сильнее воздействовал «состав раствора» (74,1 %), в то время как влияние «органа растения» было незначительным (вклад близок к 0 %). Согласно тесту Тьюки, статистически значимые (от $p < 0,05$ до $p < 0,01$) различия с контролем по содержанию элементов в растениях в расчете на 100 г биомассы для органического N и Ca отмечены в варианте 3, K – в варианте 2 и P – в варианте 4.

Анализ матрицы коэффициентов корреляции между потреблением отдельных элементов в течение вегетации показал, что динамика потребления N-NO₃, Ca, K, Mg и S в достаточной степени однотипна и выражается в статистически значимой корреляции между их убылью в растворах. Соответствующие коэффициенты корреляции в целом по сортам и вариантам варьируют от $r = 0,61$ (между убылью Ca и S, $p < 0,001$) до $r = 0,88$ (между убылью Mg и S, $p < 0,001$). В то же время потребление P происходит в значительной степени независимо от других исследуемых элементов и соединений. Соответствующие коэффициенты корреляции варьируют от $r = 0,04$ (между убылью N-NO₃ и убылью P) до $r = 0,42$ (между убылью Ca и убылью P, $p < 0,01$). Факторный анализ корреляционной матрицы подтвердил эту закономерность.

Известно, что показателем уровня коррелированности изучаемых параметров служит доля вариации, приходящаяся на первую главную компоненту корреляционной матрицы. В случае полной коррелированности (коэффициенты корреляции между всеми изучаемыми показателями равны 1) она будет равна 100 %, а при отсутствии какой-либо корреляции (все коэффициенты корреляции равны 0) – $100/N$, где N – число изучаемых показателей. С этой точки зрения максимальная согласованность потребления макроэлементов у обоих сортов отмечена в контрольном варианте (доля вариации, приходящейся на первую главную компоненту корреляционной матрицы, у сорта Саломе – 90,8 %, у сорта Такмак – 84,0 %), а минимальная – в варианте 2 (49,9 % и 59,2 % соответственно). На втором месте по согласованности потребления минеральных элементов находится вариант 4 (82,5 % и 83,5 %), на третьем – вариант 3 (соответственно 70,1 % и 77,6 %).

В целом по двум сортам статистически значимые положительные корреляционные связи между средним потреблением макроэлементов за вегетацию и минеральным составом (в %) наземных органов растений обнаружены только для поглощения N-NO₃ и содержания органического N в стеблях ($r = 0,89$, $p < 0,01$), поглощения Mg и содержания Ca в стеблях ($r = 0,79$, $p < 0,05$), поглощения S и содержания Ca в стеблях ($r = 0,76$, $p < 0,05$). Статистически значимые ($p < 0,05$) отрицательные корреляции отмечены между потреблением N-NO₃ и содержанием P в листьях ($r = -0,76$), между потреблением Ca и K и содержанием S в листьях (соответственно $r = -0,75$ и $r = -0,74$).

Гораздо более тесные и многочисленные корреляции отмечены между потреблением макроэлементов и их валовым содержанием в растениях. Так, статистически значимые (от $p < 0,05$ до $p < 0,001$) связи обнаружены между средним за вегетацию потреблением N-NO₃ и валовым содержанием в листьях Ca, K, Mg, S, органического N и нитратов (соответственно $r = 0,93$, $r = 0,92$, $r = 0,89$, $r = 0,79$, $r = 0,98$ и $r = 0,82$) и валовым содержанием в стеблях Ca, Mg, S и органического N ($r = 0,81$, $r = 0,75$, $r = 0,73$ и $r = 0,82$); между средним за вегетацию потреблением Ca и валовым содержанием в листьях Ca и K (соответственно $r = 0,72$ и $r = 0,82$), а также валовым содержанием в стеблях Ca, K, Mg и органического N ($r = 0,79$, $r = 0,85$, $r = 0,81$ и $r = 0,78$); между средним за вегетацию потреблением K и валовым содержанием K в листьях ($r = 0,82$), а также валовым

содержанием Ca, K, Mg и органического N в стеблях (соответственно $r = 0,73$, $r = 0,81$, $r = 0,75$ и $r = 0,71$); между средним за вегетацию потреблением Mg и валовым содержанием в листьях Ca, K, Mg, S и органического N ($r = 0,89$, $r = 0,87$, $r = 0,85$, $r = 0,89$ и $r = 0,81$), а также валовым содержанием в стеблях Ca ($r = 0,77$); между средним за вегетацию потреблением P и валовым содержанием P в стеблях ($r = 0,77$); между средним за вегетацию потреблением S и валовым содержанием в листьях Ca, K, Mg, S и органического N ($r = 0,82$, $r = 0,80$, $r = 0,80$, $r = 0,89$ и $r = 0,72$).

Выводы. Снижение содержания макроэлементов в питательных растворах, по сравнению с контрольным, привело к десинхронизации их потребления растениями ячменя, причём максимальной у обоих сортов она была в варианте с концентрацией K, N, Ca и P 50 % от их содержания в растворе Кнопа.

Тесные связи между потреблением макроэлементов и валовым содержанием этих элементов в растениях повлияли не столько на химический состав растительных тканей, сколько на биомассу растений. Наиболее чувствительными к недостатку макроэлементов оказались боковые побеги растений ячменя, формирование и рост которых был подавлен в варианте с концентрацией K, N, Ca и P 50 % и в варианте с содержанием N 50 % от уровня контрольного раствора, что подтверждает лидирующее влияние N на формирование вегетативных органов. Формирование главного побега оказалось более устойчивыми, по сравнению с боковыми, к недостатку N в питательном растворе.

Снижение концентрации P в 4 раза, по сравнению с контролем, в основном, не оказало значимого влияния на формирование надземных органов растений ячменя сортов Саломе и Такмак, но привело к некоторому увеличению массы корней.

Литература

1. Пискарева Л. А., Чевердин А. Ю. Урожайность и качественные показатели зерна ячменя в зависимости от сортовых особенностей и уровня минерального питания. // *Journal of Agriculture and Environment*. 2021. (17). URL: <https://doi.org/10.23649/jae.2021.1.17.8> (дата обращения: 22.03.2023).
2. Сурин Н. А., Ляхова Н. Е. Культура ячменя в Восточной Сибири // *Вестник КрасГАУ*. 2017. № 4. С. 52–65.
3. Якубышина Л. И., Логинов Ю. П. Урожайность семян сортов ячменя в зависимости от уровня минерального питания в северной лесостепи Тюменской области // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2021. № 6 (92). С. 51–58. doi: 10.37670/2073-0853-2021-92-6-51-58.
4. Олехов В. Р., Тетерлев И. С. Влияние предшественников и минеральных удобрений на урожайность и показатели качества зерна ячменя // *Пермский аграрный вестник*. 2019. № 4 (28). С. 59–63.
5. Кафтан Ю. В. Влияние засорённости посевов ячменя и минерального питания на урожайность в центральной зоне Оренбургской области // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2021. № 4 (90). С. 104–108. doi: 10.37670/2073-0853-2021-90-4-104-108.
6. Бабунов А. Б., Бадин А. Е. Влияние минеральных удобрений на урожайность и качество ярового ячменя Саниайн, а также вынос элементов питания // *Достижения науки и техники АПК*. 2018. Т. 32. № 8. С. 32–34. doi: 10.24411/0235-2451-2018-10808.
7. Alqudah A. M., Schnurbusch T. Awn primordium to tipping is the most decisive developmental phase for

- spikelet survival in barley // Funct. Plant Biol.* 2014. Vol. 41. P. 424–436. doi: 10.1071/Fp13248.
8. Genetic control of pre-heading phases and other traits related to development in a double-haploid barley (*Hordeum vulgare* L.) population / G. Borrás-elonch, G. A. Slafer, A. M. Casas, et al. // *Field Crops Res.* 2010. Vol. 119. P. 36–47. doi: 10.1016/j.fcr.2010.06.013.
 9. Digel B., Pankin A., Von Korff M. Global transcriptome profiling of developing leaf and shoot apices reveals distinct genetic and environmental control of floral transition and inflorescence development in barley // *Plant Cell.* 2015. Vol. 27. No. 9. P. 2318–2334. doi: 10.1105/tpc.15.00203.
 10. Особенности роста и развития сортов двурядного (*v. nutans*) и шестирядного ячменя (*v. rikutense*) в условиях светокультуры / А. А. Тихомиров, С. А. Ушакова, В. В. Величко и др. // *Российская сельскохозяйственная наука.* 2022. № 2. С. 19–24. doi: 10.31857/S2500262722020041.
 11. Prikupets L. B. Technological Lighting for AgroIndustrial Installation in Russia // *Light & Engineering.* 2018. Vol. 26. No. 4. P. 7–17. DOI:10.33383/2017–079.
 12. Коваль С. В., Шаманин В. П. Растение в опыте. Омск: Издательство ИЦиГ СО РАН, ОмГАУ. 1999. 201 с.
 13. Comparing multiple comparisons: practical guidance for choosing the best multiple comparisons test / S. Midway, M. Robertson, S. Flinn, et al. // *Peer J.* 2020. No. 8. e10387. URL: <https://peerj.com/articles/10387/> (дата обращения: 16.05.2023). doi: 10.7717/peerj.10387.
 14. Bakeman R. Recommended effect size statistics for repeated measures designs // *Behavior Research Methods.* 2005. Vol. 37. P. 379–384.

Поступила в редакцию 27.04.2023
После доработки 11.06.2023
Принята к публикации 18.07.2023