



Накормить растение через лист

Выйдя на сушу, наземные растения не утратили способности поглощать воду и элементы питания через листья. Возможность вносить удобрения на лист начала изучаться еще на заре развития агрохимии, а сегодня уже вошла в традиционную практику выращивания всех сельскохозяйственных культур. Понимание механизма поглощения листьями элементов дает перспективы для более эффективного использования листовых удобрений.

Ольга Капитанская
Научный сотрудник УкрГНИИ Нанобиотехнологий
и ресурсосбережения

Для формирования высокой производительности сельскохозяйственные растения требуют комплекса факторов, обеспечивающих оптимальный рост и развитие. Минеральное питание является фундаментом, на котором базируются остальные технологические приемы – подбор сортов и гибридов, защита растений и прочее. Однако в Украине в последние годы наблюдаются неблагоприятные факторы, в том числе и почвенные, ухудшающие корневое питание растений.

В связи с этим все большее значение приобретает внекорневая подкормка растений водорастворимыми комплексными удобрениями. Она предусматривает обеспечение культур нужными биогенными элементами в

критические фазы их роста и развития путем опрыскивания листьев, стеблей, цветков, плодов растений водными растворами удобрений. Данный прием корректирует минеральное питание, улучшает обменные процессы в растениях и повышает их устойчивость к стрессам и болезням.

Применение питательных растворов на листьях растений в качестве альтернативного метода удобрения виноградной лозы применяли еще в начале 19-го века. Впервые английский ученый Хэмфри Дэви в 1802 году показал возможность поглощения листьями водного раствора азотнокислого аммония. Немецкие ученые Кох и Мейер в 1873 году смазывали листья проростков озимой

пшеницы раствором углекислого аммония и наблюдали положительную реакцию растений: рост их сухой массы и увеличение содержания в ней валового азота.

В 1871 году немецкий ученый Рейнш пришел к выводу, что растения своими листьями могут поглощать вместе с дождевой водой калийные и фосфорные соли. Термин «внекорневая подкормка» растений был предложен русским ученым И. Я. Шевревым в 1903 году. В России первые опыты со внекорневой подкормкой растений были проведены в лаборатории академика Д.Н. Прянишникова его учениками М.К. Домонтовичем и П.А. Железновым в 1928 году, а их результаты были опубликованы в 1930 году.

Листовая подкормка питательными веществами рассматривается как:

1) Дополнительное удобрение: при нарушении корневого питания, при неоптимальных почвенных условиях (низкий уровень доступных элементов питания, заболевания или нематоды); при недостаточном уровне внесённых в почву удобрений.

2) Корректирующее питание: при выраженных симптомах дефицита, когда требуется оперативное исправление недостатка, потому как поглощение листом питательных веществ

происходит гораздо быстрее, чем поглощения корнями.

3) Повышение продуктивности: некоторые этапы развития растений особо значимы в определении окончательных урожаев. Листовая подкормка питательными веществами в течение этих критических этапов способствует увеличению урожайности и улучшению качества продукции.

Процесс поглощения питательных веществ через листовую поверхность включает следующие этапы:

1. Проникновение через кутикулу и эпидерму клеточной стенки.

2. Транслокация:

2.1. Межклеточный транспорт:

– пассивная диффузия или массовый поток с водой между клетками (движение по апопласту);

– поглощение ионов поверхностью мембраны в цитоплазму (движение по симпласту);

– активное проникновение в протопласты (симпластное движение).

2.2. Транспорт через сосудистые (васкулярные) каналы:

– флоэма (симпластное движение);

– ксилема (апопластическое движение).

В поперечном разрезе лист состоит из кутикулы, которая охватывает верхний и нижний слой эпидермальных клеток мезофилла. Листья двудольных растений обычно состоят из палисадной паренхимы, которая расположена вблизи верхнего эпидермиса, и губчатой паренхимы (губчатого мезофилла) между палисадным слоем и нижним эпидермисом.

Кутикула состоит из нерастворимой в воде с детергентами кутикулярной мембраны, покрытой и пропитанной растворимыми восками. Самым известным компонентом кутикулярной мембраны является полиэфирный полимер **кутин**, состоящий из соединенных эстерными и эпоксидными связями гидроксильных кислот. Кутикулярная мембрана также содержит неомыляемый углеводородный полимер **кутан**. Кутикула является эффективным барьером против потери воды, и в то же время проти-

востоят поглощению поверхностью листа питательных веществ, которые вносятся фолиарно.

В связи с этим, обозначено следующие **пути проникновения через кутикулу питательных веществ** (Schreiber и Schönherr, 2009).

Проникновение липофильных, неполярных веществ через кутикулу растений сопровождается процессом растворения-диффузии (Riederer и Friedmann, 2006). Диффузия и скорость проникновения липофильной молекулы пропорциональна растворимости и подвижности соединения в кутикуле (Riederer, 1995; Schreiber, 2006). На молекулярном уровне, растворение и диффузию молекулы в кутикуле можно рассматривать как переход между пустотами в полимерной матрице, возникающей от движения молекул (Elshatshat и др., 2007).

Гидрофильные соединения (полярные молекулы) проникают через кутикулу с более низкой скоростью по сравнению с липофильными, неполярными соединениями.

Проникновение электро-





литов через кутикулу и эпидермальную клеточную стенку: 1) катионы: предпочтительное поглощение из-за электрического притяжения к отрицательно заряженным клеточным мембранам, и пассивная диффузия от высокой к низкой концентрации; 2) анионы: проникает небольшое количество, потому что происходит отторжение отрицательно заряженной клеточной мембраной.

Сквозь кутикулу питательные вещества могут проникать через **кутикулярные трещины или дефекты и через модифицированные структуры эпидермиса** (устьица, трихомы или чечевички). Количество и размер устьиц отличается в зави-

симости от культуры. Так, например, размер устьиц пшеницы составляет 5-6 мкм, бобовых – около 7 мкм, овса – 38 мкм. С нижней стороны листа пшеницы расположено 4 тис. устьиц/см², с верхней – всего 600, у подсолнуха 15,6 тис. и 8,5 шт./см² поверхности, соответственно. Таким образом поглощение питательных веществ у этих культур будет проходить лучше через нижнюю часть листа.

В качестве альтернативного пути транскутикулярного переноса заряженных частиц (электролитов) рассматривают **заполненные водой поры**. Такие поры могут возникать при поглощении молекул воды полярными фраг-

ментами кутикулярного слоя, такими как неэстерифицированные карбоксильные группы; эфиры и гидроксильные группы кутина (Chamel др., 1991); карбоновые группы пектиновых веществ клеточной стенки.

Вопрос о вкладе устьиц в проникновение химикатов в листья остается дискуссионным (Fernandez, Eberl, 2005). В связи с тем, что жидкости обладают поверхностным натяжением, общее количество воды, попадающее через устьица, незначительное (Schonher, Bukovac, 1972).

Впоследствии данное утверждение пересмотрели (Eichert и др., 1998), и в исследованиях по устьичному поглощению, выполнен-

ных с суспендированными гидрофильными частицами (диаметром 43 нм и 1 мкм) продемонстрировали, что раствор проходит через устьица путем диффузии вдоль стенок устьичных пор (Eichert и Goldbach, 2008). Этот процесс медленен и селективен: частицы с диаметром 1 мкм были исключены, в то время как частицы 43 нм передаются в поры.

Эффективность внекорневых подкормок зависит не только от поглощения питательных веществ, но также от транспорта этих веществ в другие части растений (Bukovac и Wittwer, 1957). Различают ближний и дальний транспорт веществ по растению. Ближний транспорт — это передвижение ионов, метаболитов и воды между клетками по симпласту и апопласту. Дальний транспорт – передвижение веществ между органами в растении по проводящим пучкам, включает транспорт воды и ионов по ксилеме (восходящий ток от корней к органам побега) и транспорт метаболитов по флоэме (нисходящий и восходящий потоки от листьев к зонам потребления веществ или отложения их в запас).

Передвижение поглощенных микроэлементов может происходить как в ионной форме, так и в виде комплексов в зависимости от хими-



ческой природы элемента и условий среды. Никотианаминамин – универсальный хелатирующий агент, связывающий катионы многих микроэлементов (Fe, Zn, Ni, Mn, Cu, Co), – обнаружен у всех растений. У злаков важным транспортным лигандом являются производные мугеновой кислоты. Эти соединения способны образовывать комплексы с железом, цинком, медью, никелем и, возможно, кобальтом. Катионы микроэлементов также транспортируются в форме соединений с органическими кислотами (лимонная кислота) и аминокислотами.

Внутри клеток транспорт микроэлементов осуществляется по направлению к целевым органеллам. Мембраны органелл имеют свои специфические по отношению к микроэлементам транспорт-

ные системы (белки-транспортеры).

Транспорт микроэлементов по флоэме осуществляется по живым ситовидным трубкам и клеткам-спутникам. Этот вид транспорта играет важную роль в переносе питательных элементов к частям и органам растений со слабой транспирацией: почкам, молодым листьям, плодам, семенам. Во флоэме концентрация химических элементов выше, чем в ксилеме.

Флоэма (симпластное движение): требует затрат энергии; больше подходит для катионов; транслокация анионов очень ограничена, поскольку клеточная стенка заряжена отрицательно; движение от «источника к потребителю».

Ксилемное движение (апопластическое) регулируется

потоками ксилемы. Ксилема состоит из проводящих клеток, лишенных живого содержимого. У покрытосеменных растений ксилема представлена в основном сосудами – полыми трубками из клеточных стенок. Транспорт микроэлементов по ксилеме может осуществляться как в ионной, так и в хелатированной форме.

Ксилема (апопластическое движение): регулируется потоками ксилемы; движущей силой этого потока является разность водных потенциалов между почвой, листьями и атмосферой.

Эффективность внекорневой подкормки определяется несколькими факторами, которые можно условно разделить на четыре основные группы:

1. Влияние свойств листовой поверхности:

Возраст листа: более взрослый лист имеет более широкую листовую пластинку и толстую кутикулу, что уменьшает скорость проникновения питательного раствора.

Поверхность листьев: некоторые растения имеют высокую плотность волосков

(трихомы), которые уменьшают коэффициент смачивания поверхности. Гладкие поверхности могут привести к скатыванию раствора, в то время как неровные поверхности будут удерживать каплю спрея и иметь большую скорость смачивания.

2. Факторы, которые определяют свойства растворов:

pH раствора, главным образом, влияет на уровень растворимости некоторых элементов, например, таких как фосфор: при снижении pH его растворимость возрастает. pH может влиять на ионную форму элементов и на скорость проникновения в клетку растения. Независимо от аспектов проникновения, низкий pH может уменьшить щелочную скорость гидролиза различных пестицидов. pH также имеет эффект на ткани. Растительная кутикула – полиэлектролит с изоэлектрической точкой около 3,0. При значениях pH ниже изоэлектрической точки, кутикулярные мембраны несут положительный заряд и являются селективными к анионам, при показателях выше изо-

электрической точки они несут отрицательный заряд и селективны к катионам (Schonherr и Huber, 1977). Эти данные подтверждают гипотезу о «гидрофильных каналах», которая используется в некоторых поверхностно-активных веществах.

Молекулярная масса: материалы с высокой молекулярной массой проникают намного медленнее, чем с низкой молекулярной массой (Haile, 1965; Kannan, 1969).

Поверхностное натяжение водного раствора: снижение межфазного поверхностного натяжения капли воды увеличивает поглощения питательных веществ листом (Leese, 1976).

Размер капель распыляемого раствора может повлиять на взаимодействие с поверхностью и возможность проникновения. Большие капли могут сопротивляться транспорту и уменьшить проникновение через растительный покров.

3. Окружающая среда также может влиять на всасывание через лист, развитие кутикулы или физиологические реакции, связанные с активным механизмом





поглощения (Flore и Вukovac, 1982); среди основных факторов:

Влажность имеет прямое влияние на скорость дегидратации капли. В условиях повышенной влажности, раствор будет активным в течение более длительного периода, растворенные вещества будут проникать до его полного высыхания. В определенной степени, обезвоживание может ускорить проникновение, так как это увеличивает концентрацию растворенных веществ, таким образом градиент увеличивается до тех пор, пока раствор не высохнет, тогда проникновение задерживается, а растворенные вещества начинают кристаллизоваться. Влажность влияет на развитие и физиологическое состояние растения в целом. В условиях низкой влажности, устьица закрываются и

растения могут развивать более толстую кутикулу, что может снизить эффективность обработок.

Температура: высыхание раствора не является ограничивающим фактором, при этом повышение температу-

ры увеличивает поглощение (Juung и др., 1964). Температура может иметь негативную корреляцию с влажностью – при понижении температуры влажности может повышаться (Cook и Boynton), повышение температуры снижает

Макроэлементы используемые для внекорневых подкормок растений [Модифицировано по: V. Fernández, T. Sotiropoulos и P. Brown]

Макроэлемент	Соединение	Ссылки
N	Карбамид, сульфат аммония, нитрат аммония, аммиачная и калиевая селитра, KAC	Zhang et al. (2009); Fageria et al. (2009); Mallee (2014); Полтораднев и др. (2014)
P	H ₃ PO ₄ , KH ₂ PO ₄ , NH ₄ H ₂ PO ₄ , Ca(H ₂ PO ₄) ₂ , фосфиты	Noack et al. (2011); Schreiner (2010); Hossain and Ryu (2009)
K	K ₂ SO ₄ , KCl, KNO ₃ , K ₂ CO ₃ , KH ₂ PO ₄	Lester et al. (2010), Restrepo-Dhaz et al. (2008)
Mg	MgSO ₄ , MgCl ₂ , Mg(NO ₃) ₂	Dordas (2009a), Allen (1960)
S	MgSO ₄	Orlovius (2001), Borowski and Michalek (2010)
Ca	CaCl ₂ , пропионат кальция, ацетат кальция	Val and Fernandez (2011); Wojcik et al. (2010); Kraemer et al. (2009)

вязкость кутикулы, что увеличивает коэффициент проникновения.

Свет: высокие уровни освещенности способствуют формированию более толстой кутикулы и восковых слоев (Macey, 1970; Hallam, 1970; Reed и Tuley, 1982), также световой эффект может быть связан с повышением температуры и открытием устьиц под воздействием солнечной радиации.

Стоит отметить, что добавление определенных поверхностно-активных веществ в композиции помогают улучшить смачивание и прилипание активного ингредиента или минерального элемента на поверхности листа, а также способствует скорости поглощения и биоактив-

ности соединений, которые применяются. Наиболее распространенные минеральные соединения, используемые для внекорневых подкормок, в соответствии с недавними данными приведены в таблицах.

До 1970-х на рынке микроэлементных удобрений доминировали продукты на основе неорганических соединений, преимущественно сульфаты (Moran, 2004). С 1980 годов в качестве альтернативы применению неорганических соединений были предложены разнообразные «хелаты» и «комплексы» микроэлементов (например, синтетические хелаты на основе ЭДТА, глюкогептонаты, полиолы, аминокислоты, лигносульфонаты и др.).

Сегодня большое внимание привлекают микроэлементные комплексы на основе природных органических кислот: лимонной, янтарной, аскорбиновой или их смеси (карбоксилаты микроэлементов), которые имеют ряд следующих преимуществ в сравнении с синтетическими хелатирующими агентами:

1) используемые кислоты являются естественными компонентами обменных реакций в растениях, участвующими в реакциях циклов Кребса и Кальвина;

2) отсутствие токсичности для растений, почвенных микроорганизмов и насекомых-опылителей;

3) органические природные кислоты используются растениями в качестве дополнительного источника энергии и оказывают ростостимулирующее действие;

4) карбоксилаты биогенных элементов лучше усваиваются растениями, так как легко преодолевают кутикулу листьев за счет более низкой молекулярной массы.

Таким образом, понимание механизмов проникновения питательных веществ в листья и физиологических основ транспорта метаболитов позволит обеспечить своевременное и эффективное применения растворов макро- и микроэлементов для достижения максимальной продуктивности растений.

Соединения микроэлементов, используемые для внекорневых подкормок растений [Модифицировано по: V. Fernández, T. Sotiropoulos и P. Brown]

Микроэлемент	Соединение	Ссылки
B	Борная кислота (B(OH) ₃), тетраборат натрия (Na ₂ B ₄ O ₇), октаборат натрия (Na ₂ B ₈ O ₁₃), борсодержащие полиолы	Will et al. (2011); Sarkar et al. (2007), Nyomora et al. (1999)
Fe	FeSO ₄ , Fe(III)-хелаты, железо содержащие комплексы (лигносульфонаты, глюкогептонаты и т.д.)	Rodriguez-Lucena et al. (2010, 2000); Fernández et al. (2008); Fernandez and Ebert (2005); Moran (2004)
Mn	MnSO ₄ , Mn(II)-хелаты	Moosavi and Ronaghi (2010), Dordas (2009), Papadakisefa (2007), Moran (2004)
Zn	ZnSO ₄ , Zn(II)-хелаты, ZnO, органические комплексы Zn	Amiri et al. (2008); Haslett et al. (2001), Moran (2004); Zhang and Brown (1999)