

В. Б. ИЛЬИН
ЭЛЕМЕНТНЫЙ
ХИМИЧЕСКИЙ
СОСТАВ
РАСТЕНИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ И АГРОХИМИИ

В. Б. ИЛЬИН

ЭЛЕМЕНТНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ

Ответственный редактор
д-р биол. наук А. А. Титлянова



НОВОСИБИРСК
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1985

УДК 631.81 + 581.133 + 631.416 : 45

Ильин В. Б. Элементный химический состав растений.— Новосибирск: Наука, 1985.

В монографии освещается физиологическая роль химических элементов, поглощаемых растениями. Рассматриваются факторы, влияющие на элементный химический состав растений, и особенности распределения элементов в растительном организме. Обсуждаются результаты миграции элементов в системе почва—растение. Оцениваются возможности практического использования сведений о содержании химических элементов в растениях.

Книга адресована агрохимикам, почвоводам, ботаникам, специалистам по охране окружающей среды.

Рецензенты

О. И. Антонова, Л. М. Буракова, Е. В. Хитрово

ЭЛЕМЕНТНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ

Утверждено к печати Институтом почвоведения
и агрохимии СО АН СССР

Редактор издательства *И. Ф. Промашкова*, художественный редактор *Т. Ф. Камиллина*, художник *А. А. Заплавный*, технический редактор *И. М. Остроумова*, корректоры *И. И. Крохотина, С. В. Блинова*.

ИБ № 23592

Сдано в набор 19.03.84. Подписано к печати 6.12.84. МН-01056. Формат 84×108¹/₃₂. Бумага типографская № 1. Обыкновенная гарнитура. Высокая печать. Усл. печ. л. 6,7. Усл. кр.-отт. 7,0. Уч.-изд. л. 7,5. Тираж 1300 экз. Заказ № 110. Цена 1 р. 10 к.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.

4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, ул. Ста-
ниславского, 25.

И $\frac{3802020000-709}{042(02)-85}$ 243-83-1

© Издательство «Наука», 1985 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	4
Глава 1. Физиологическая роль химических элементов в растении	6
Глава 2. Особенности элементного химического состава растений, изменение его в процессе эволюции	22
Глава 3. Факторы, влияющие на элементный химический состав	34
Глава 4. Поступление химических элементов в растение, их распределение в нем	45
Глава 5. Элементный химический состав растений при дефиците и избытке химических элементов в среде	59
Глава 6. Элементный химический состав растений и некоторые аспекты почвообразования	83
Глава 7. Практическое значение сведений об элементном химическом составе растений	104
Заключение	115
Литература	118

ПРЕДИСЛОВИЕ

Человек с давних пор проявляет интерес к химическому составу растений. Он обусловлен, с одной стороны, желанием понять строение и состав окружающего мира и, с другой — необходимостью представления о химических особенностях растений — источнике пищи для человека и животных и поставщике многих хозяйственно полезных веществ. Установлено, что между живой и неживой природой существует материальная общность: химическая основа живых существ сформирована элементами, которые встречаются в окружающей среде. Показано также, что химические составы растений и животных (набор продуктов биосинтеза и химических элементов) не являются полностью идентичными и что от принципиально единой для растительного царства организации элементного химического состава природой допускаются некоторые отклонения. Эти отклонения или закреплены генетически, или обусловлены геохимической обстановкой.

Благодаря работам физиологов стала известна роль химических элементов в процессах метаболизма. Количественно-качественные особенности элементного химического состава растений вообще и отдельных групп в частности получили таким образом обоснование.

Практическая значимость полученных сведений оказалась чрезвычайно большой, поскольку появилась возможность правильно оценивать плодородие почвы, количество и качество растительной продукции и в случае необходимости целенаправленно их изменять. Успеху в этом деле во многом способствовали достижения почвоведения и агрохимии — научных дисциплин, в которых изучению химического состава растений уделяется особое внимание.

Однако было бы преждевременным утверждать, что науке известны все стороны формирования элементного химического состава растений, а практика располагает полным набором приемов для исправления в нем нежелательных отклонений. Большой фактический материал о поступлении отдельных химических элементов в растение, их локализации и содержании накоплен различными разделами биологии и в большинстве случаев рассмотрен с частных позиций. Обобщение, систематизация накопленных данных и осмысливание выдвинутых идей должны послужить, на наш взгляд, углублению представлений о материальной (элементной) организации растений и спо-

способствовать решению актуальных практических вопросов, вызванных все более расширяющейся химизацией сельского хозяйства и техногенным загрязнением окружающей среды.

К вопросам, так или иначе связанным с элементарным химическим составом растений и научная и практическая целесообразность углубленного исследования которых очевидна, относятся следующие:

1. Формирование элементарного химического состава растений в процессе эволюции.

2. Роль генетического, экологического, возрастного и иных факторов в формировании элементарного химического состава растений.

3. Элементарный химический состав растений в норме.

4. Толерантность (терпимость) растений к различным химическим элементам.

5. Распределение химических элементов при их дефиците и избытке в среде и организме растений.

6. Элементарный химический состав растений и биогенное накопление химических элементов в почве.

7. Возможности использования элементарного химического состава как ботанического классификационного маркера.

8. Круговорот химических элементов в агроценозе и разработка рациональных систем земледелия.

9. Совершенствование методов, основанных на определении содержания химических элементов в растениях: метода растительной диагностики для рационального использования удобрений, сбалансирования минерального питания сельскохозяйственных культур, оценки загрязнения пищевой цепи избыточными ионами и биогеохимического метода для поиска полезных ископаемых.

Разумеется, этим перечнем не ограничивается круг вопросов, которые можно решать с привлечением данных об элементарном химическом составе растений. Вполне допустимо, что постоянно возникающие новые проблемы при изучении окружающего нас мира и при хозяйственной деятельности заставят искать и иные возможности использования элементарного химического состава растений в теоретических разработках и практических рекомендациях.

В монографии рассматриваются в совокупности различные (но не все) аспекты элементарного химического состава растений. Судя по доступной автору литературе, это делается впервые. Необходимость же в объединении сформировавшихся научных суждений в этой области знаний и вытекающих из них практических решений представляется назревшей.

Глава 1

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В РАСТЕНИИ

Чтобы понять причину повышенного потребления растениями одних элементов и, напротив, слабого поглощения других, необходимо иметь представление об их физиологической роли. Функции некоторых элементов изучены хорошо, у большинства же элементов они раскрыты не полностью. Об участии химических элементов в процессах метаболизма имеется обильная литература, однако в предлагаемой читателю монографии нет смысла в ее подробном освещении. Будет достаточно рассмотреть физиологическую роль химических элементов в организме растений в общих чертах. Здесь и далее главное внимание будет уделено элементам, составляющим основу минерального питания растений и извлекаемым ими из почвы.

Азот. Физиологическая роль азота в растениях чрезвычайно велика. Азот — составная часть аминокислот. Все многообразие растительных белков, нуклеопротеидов, нуклеиновых кислот объединяется присутствием в их молекулах азота. Азот входит в состав ростовых веществ, алкалоидов, многих ферментов и витаминов, хлорофилла. Иными словами, вещественная основа протоплазмы в значительной степени создается атомами азота.

Прежде, чем стать составной частью белка, минеральный азот (обязательно в аммиачной форме) включается в состав синтезируемых аминокислот. Это происходит в результате взаимодействия кетокрбиновых кислот, образующихся при распаде углеводов, с аммиаком. Как полагает Э. Либберт [1976], наиболее биологически важной реакцией аминирования является ферментативный перевод α -кетоглутаровой кислоты в глутаминовую, поскольку последняя занимает центральные позиции в азотном обмене. Важная роль в вовлечении минерального азота в азотный обмен принадлежит щавелевоуксусной кис-

лоте, которая при первичном аминировании превращается в аспарагиновую.

Двухосновные карбоновые кислоты быстрее реагируют с аммиаком, чем одноосновные, отчего α -кетоглутаровая и щавелевоуксусная кислоты являются главными поглотителями аммиака в растении. Вместе с тем они легко не только связывают аммиак, но и передают свои аминогруппы одноосновным кетокислотам. Этот ферментативно осуществляемый процесс, названный переаминированием, считается генеральным путем синтеза различных аминокислот. Аминокислоты благодаря наличию у них пептидных связей с помощью матрицы ДНК образуют белковые молекулы.

Растения обладают механизмом дополнительного насыщения органического вещества азотом: аспарагиновая и глутаминовая кислоты способны на каталитической основе присоединять по одной молекуле аммиака, давая начало соответственно аспарагину и глутамину. Среди 20 протеиногенных аминокислот, помимо аспарагина и глутамина, по два атома азота содержат лизин и триптофан; три атома — содержит гистидин, четыре — аргинин.

Азотосодержащее вещество растений находится в постоянном обновлении. Синтез и ресинтез белка — ведущий процесс метаболизма.

Фосфор. Физиологическая роль фосфора в метаболических процессах огромна. Элемент принимает участие в синтезе белков, в энергетическом обмене, в репродуктивном процессе, в передаче генетической информации, в образовании клеточных мембран. Исключительно велико значение фосфора в процессах фотосинтеза и аэробного дыхания, а именно в реакциях фотосинтетического и окислительного фосфорилирования; нормальное течение этих процессов обеспечивает общую обменную активность в растительном организме и способствует синтезу белка.

Фосфор входит в состав преимущественно сложных органических соединений: нуклеиновых кислот, нуклеопротеидов (продуктов взаимодействия нуклеиновых кислот с белками), нуклеозидполифосфатов (АМФ, АДФ и АТФ), ацилфосфатов, фитина. Фосфор — обязательный компонент ряда коферментов (НАД, НАДФ, ФАД, А). Во всех этих соединениях фосфор присутствует только в окисленной форме.

Нуклеиновые кислоты принимают участие в синтезе белков. Это осуществляется с помощью рибонуклеиновой

кислоты (РНК), которая определяет направление синтеза и природу всех синтезируемых аминокислот. Программа же работы РНК заложена в дезоксирибонуклеиновой кислоте (ДНК), являющейся носителем всей наследственной информации организма. Фосфор в нуклеиновых кислотах содержится в форме ортофосфата и выполняет функцию связывающего звена: соединяет фосфорэфирной связью пентозные звенья двух соседних нуклеозидов [Робертис и др., 1973].

Фосфатная группа аденозиндифосфата (АДФ) и аденозинтрифосфата (АТФ) участвует в накоплении, сохранении и передаче химической энергии. Осуществление этой функции оказалось возможным благодаря наличию у фосфатов высокого группового потенциала, который обусловлен, в частности, непрочной их связью с остальной частью молекулы нуклеозидполифосфатов [Либберт, 1976]. В энергетическом обмене постоянно происходят превращения АДФ в АТФ и обратно по схеме: $\text{АДФ} + \text{фосфат} \rightleftharpoons \text{АТФ} + \text{вода}$. Присоединяя фосфат и превращаясь в АТФ, АДФ обогащается энергией. Переход АТФ в АДФ сопровождается выделением запасенной энергии.

Богата энергией и другая группа фосфорсодержащих веществ, объединяющая ацилфосфаты. Как указывает Б. А. Рубин [1971], 1, 3-дифосфоглицериновая кислота, например, может передавать свою богатую энергией фосфатную группу АДФ, переводя последнюю в АТФ. Ацетилфосфат используется в растении также и для синтеза АТФ.

Фосфорсодержащие коферменты принимают участие в различных метаболических реакциях. Кофермент А катализирует одну из реакций синтеза хлорофилла. Никотинамидадениндинуклеотид (НАД) и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ), входя в состав различных дегидрогеназ, активируют водород (электрон) дыхательного материала и передают его акцептору. Передачу электронов по цепи в процессе окисления дыхательного субстрата осуществляют ферменты флавопротеидовой природы. Их коферментами являются флавиннуклеотиды, содержащие фосфатную группу. К ферментам флавопротеидовой природы относится и нитратредуктаза, восстанавливающая поглощенные из почвы нитраты в аммиак. Фосфатная группа в этих ферментах выполняет ту же функцию, что и в нуклеиновых кислотах.

Фосфорсодержащие ферменты из класса трансфераз катализируют процессы в углеводном обмене. С их помощью происходит расщепление поли- и дисахаридов и перевод их в глюкозофосфаты, необходимые для дыхания и брожения.

Содержащаяся в растении фитин-кальциево-магниева соль инозитфосфорной кислоты рассматривается как запасное вещество, призванное обеспечивать по мере необходимости фосфором метаболические цепи.

Калий относится к наиболее потребляемым элементам. Вместе с тем его физиологические функции до сих пор не раскрыты до конца. Особенно мало сведений о механизме участия калия в процессах метаболизма. В растительном организме элемент находится преимущественно в форме ионов, рыхло связанных с протоплазмой. Частично он представлен здесь калийными солями органических кислот. В последние годы получены данные [Mengel, 1977] о том, что в тканях растений присутствует особый класс органических соединений — дипептидов, с которыми K^+ может комплексоваться. Дипептид — K^+ -комплекс, где ион калия находится внутри молекулы, способен легко преодолевать мембрану и поступать в клетку против градиента концентрации.

Одной из важных и давно установленной физиологической особенностью калия является его способность повышать осмотическую протоплазмы и увеличивать ее вододерживающую силу. Будучи широко распространенным на Земле и не обладая способностью к прочным связям с веществом клетки, калий оказался именно тем элементом, который мог участвовать в гидратации коллоидов. Физиологическая роль калия в рассматриваемом процессе заключается в создании осмотического давления в клетках и непосредственном связывании диполей воды.

Функция калия как осмотика в последнее время стала трактоваться более широко. Поддерживая нужный водный баланс в клетке, элемент способствует приобретению белками определенной, благоприятной для метаболических реакций, конформации. Благодаря этому ферменты, например, становятся каталитически высокоактивными [Evans, Wildes, 1971]. Как отмечают Б. И. Бернштейн и А. С. Оканенко [1979], калий специфично активизирует свыше 40 ферментов и ферментных систем. Кроме того, будучи господствующим катионом во флоэмном соке и обеспечивая тем самым требуемое осмотическое давление в прово-

дящей системе, калий участвует в активном транспорте ассимилятов к органам запаса [Haeder, 1977].

Предполагается, что калий выполняет определенную роль в структурных и функциональных превращениях хлоропластов, обеспечивает нормальную скорость фотопероксидазного фосфорилирования, поддерживает микроструктуру митохондрий, нейтрализует продуцируемые растением органические кислоты.

Таким образом, роль калия в растительном организме полифункциональная, и еще далеко не все функции этого элемента выявлены.

Кальций. Судя по накопленному экспериментальному материалу, элемент играет разностороннюю роль в процессах обмена. В растениях он встречается в форме иона, солей органических и минеральных кислот, входит в состав производных пектина и фитина.

В противоположность калию, кальций понижает гидрофильность коллоидов и общую оводненность протоплазмы. От соотношения концентраций этих элементов в значительной мере зависит водный баланс клеток и функциональное состояние организма. Почти все реакции, активируемые калием, ингибируются кальцием [Диксон, Уэбб, 1961]. Вместе с тем кальций является активатором некоторых важных ферментов, в том числе дегидрогеназы янтарной кислоты и фосфатазы [Рубин, 1971].

Кальций также выполняет функцию строительного материала: из Са-пектата состоят срединные пластинки, склеивающие стенки отдельных клеток.

Кальций — обязательный компонент фитина. Фитин присутствует в каждой клетке и необходим как для биосинтеза нуклеиновых кислот, так и для участия в энергетическом обмене.

Кальций оказывает существенное влияние на транспорт ионов в клетку и клеточные органеллы [Кларксон, 1978]. Предполагается, что элемент поддерживает структурную организацию мембран, образуя поперечные связи между соседними молекулами фосфолипидов, и участвует в сохранении определенной разницы мембранного потенциала. Помимо этого, кальцию отводится роль нейтрализатора продуцируемых органических кислот.

Магний. Если ранее считалось, что основная физиологическая роль магния связана с его вхождением в молекулу хлорофилла, то в настоящее время элемент рассматривается как полифункциональный.

Некоторые из функций магния близки функциям Са и К. Подобно кальцию, магний входит в состав запасного вещества — фитина, который используется в энергетическом обмене и как источник фосфорной кислоты. Магний совместно с кальцием участвует в построении пектиновых компонентов клеточной стенки. По аналогии с калием магний является кофактором многочисленных ферментов [Либберт, 1976]. В частности, в присутствии магния повышается активность ферментов лимонно-кислого цикла. Он оказывает положительное влияние на деятельность киназ, стимулируя образование комплекса фермент — субстрат [Рубин, 1971].

Считается, что магний каким-то образом стабилизирует структуры рибосом. Д. Кларксон [1978] отмечает участие магния в работе Na/K — насоса.

Сера, как и азот, — важный компонент многих белков. Наличие в молекуле белка сульфгидрильных групп SH, обладающих разнокачественными молекулярными связями, позволяет ей поддерживать трехмерную структуру. Одна из незаменимых аминокислот — метионин — является серосодержащей.

Серосодержащая аминокислотная пара цистин — цистеин участвует во многих окислительно-восстановительных процессах благодаря способности их сульфогрупп присоединять (в цистине) и отдавать (в цистеине) водород.

Как отмечает Э. Либберт [1976], присутствующий в любой клетке олигопептид глутатион, имея в своем составе SH-группу, выполняет функцию донора водорода. Сера — важный компонент некоторых коферментов, в частности кофермента А. Наличие в коферменте А тиофильной связи делает его разносторонним и активным биокатализатором, особенно в реакциях дыхания. Через SH-группу коферменты НАД, НАДФ, ФАД, присоединяясь к каталитически активным белкам, участвуют во многих метаболических процессах, особенно в реакциях окисления — восстановления. Такие витамины, как липоевая кислота, тиомин, биотин, содержат серу и выступают в качестве кофермента в нескольких ферментативных реакциях.

Сера входит в состав горчичных и чесночных масел, продуцируемых растениями некоторых ботанических семейств, а также присутствует в ряде глюкозидов.

Из почвы в растение сера поступает в окисленной форме. Для включения в процессы жизнедеятельности растению требуется ее восстановление.

Железо. Начиная обсуждение физиологической роли железа в растительном организме, следует сослаться на мнение И. А. Чернавиной [1970] о том, что участие этого элемента в процессах метаболизма очень велико и отражается на эффективности и характере обмена остальных химических элементов. Железо в растительной клетке выполняет прежде всего каталитическую функцию, концентрируясь преимущественно в митохондриях и хлоропластах. Здесь этот элемент присутствует на правах конституционной и функциональной составляющих в структуре многих ферментов.

К Fe-содержащим ферментам относятся пероксидаза, каталаза, цитохромоксидаза, НАД-Н-цитохром-*c*-редуктаза, где железо закреплено в активном центре. Многие ферментативные системы, неспецифичные к железу, в его присутствии активируются. Элемент входит также в состав цитохромов, выполняя в них функцию донора электронов. Вместе с тем, как отмечает С. Граник [1962], насыщенность Fe-содержащих белков железом у растений в несколько сот раз меньше, чем у животных.

Ферменты, содержащие железо, принимают участие в различных окислительно-восстановительных реакциях дыхания, фотосинтеза, азотификации, восстановления нитратов и нитритов в аммиак и в некоторых других.

Следует особо выделить Fe-содержащий белок — ферритин, который находится в пластидах и чрезвычайно сильно насыщен железом (несколько тысяч атомов в молекуле белка). По-видимому, функция ферритина — снабжать клетки железом, если его поступление в растение по каким-либо причинам сокращается. Конкретные механизмы участия Fe в ферментативных реакциях подробно рассмотрены И. А. Чернавиной [1970].

Важная роль в метаболизме отводится цитохромной системе, включающей несколько, до 10 [Кретович, 1956], различных цитохромов. Система цитохромов, соединений железопорфириновой природы, принимает участие в процессе дыхания, транспортируя электроны от дыхательного субстрата к молекулярному кислороду.

Катализаторы цитохромной природы — необходимая составная часть сложного механизма фотосинтеза. В окислительно-восстановительных реакциях фотосинтеза помимо них принимают участие ферменты, активацию которых выполняет негемная форма железа. Как сообщил Д. Арнон [Arnon, 1965], последнее возможно благодаря

вхождению элемента в активный центр специфического белка — ферредоксина. Следует отметить, что функциональные возможности ферредоксина хлоропластов определяются не только железом, но и присутствующей серой. При потере серы, как и при утере железа, каталитические способности фермента не проявляются. Е. А. Бойченко [1966] считает, что в процессе фотосинтеза восстановлению Fe^{3+} в Fe^{2+} обязательно сопутствует окисление марганца, перевод Mn^{2+} в Mn^{3+} .

С помощью ферредоксина, участвующего, как полагают, и в фотофосфорилировании, осуществляется превращение энергии света в химическую энергию, скрытую в АТФ и НАДФ-Н. Не исключено, что ферредоксин каким-то образом занят в фиксации атмосферного азота и редукции нитратов [Carnahan, Castle, 1963].

Марганец. По данным М. Диксона и Э. Уэбба [1961], марганец присутствует в составе активных групп или кофакторов в 10 ферментах, катализирующих различные звенья метаболических процессов. При наличии элемента повышается активность многих ферментов, и в этом, как полагают, заключается одна из главных его функций в растительной клетке. Однако далеко не все механизмы активации раскрыты до конца.

Благодаря возможности легко менять свою валентность этот элемент прямо или косвенно участвует во многих окислительно-восстановительных реакциях. Как свидетельствует М. Г. Абуталыбов [1961], марганец повышает активность окислительных ферментов — полифенолоксидазы, аскорбиноксидазы, пероксидазы.

Марганец поддерживает нормальное протекание реакций дегидрогенизации и декарбоксилирования, способствуя тем самым осуществлению цикла Кребса [Чернавина, 1970].

Весьма важной, ведущей по М. Я. Школьнику [1974], является роль марганца в процессе фотосинтеза. Уже давно замечено, что при марганцевом голодании интенсивность фотосинтеза резко уменьшается. Работы Э. Кесслера [Kessler, 1957] показали, что Mn , по-видимому, действует на определенную промежуточную реакцию фотосинтетического процесса, происходящую после фотолиза, но до образования свободного кислорода. По мнению Е. А. Бойченко (1968), система $Mn^{2+} \rightleftharpoons Mn^{3+}$ в растениях является единственной, которая в состоянии благодаря высокому окислительно-восстановительному потенциалу обеспечить

выделение O_2 из молекулы воды. А. Пирсон [1962] не исключает необходимости элемента и для другой, кроме упомянутой, реакции фотосинтеза, а именно той, которая требует присутствия аскорбиновой кислоты.

В работах многих авторов марганец рассматривается как элемент, каким-то образом участвующий в ауксиновом обмене. В частности, он активизирует влияние индолилуксусной кислоты на ростовые процессы за счет ослабления ингибирующего действия на них органических кислот (яблочной, янтарной). Согласно схеме М. Фаруя и А. Галстона [Faruq, Galston, 1961], марганцу отведена роль фактора, вызывающего разрушение ингибиторов ауксиноксидазы и поддерживающего таким образом определенный уровень этого фермента.

Полученные данные [Pegg, Korner, 1967; Власюк, 1971] заставляют полагать, что марганец необходим растениям для синтеза нуклеиновых кислот — ДНК и РНК. Марганцевая недостаточность снижает метаболическое обновление ДНК. Возможно, это происходит в связи с тем, что нарушаются пропорции синтеза оснований, ее составляющих. При нехватке элемента нарушения в структуре ДНК и РНК могут быть столь большими, что искажается информация, необходимая для биосинтеза белков [Власюк и др., 1973].

В растительном организме марганец выполняет и другие, не отмеченные здесь, функции. В частности, этот элемент каким-то образом способствует избирательному поглощению ионов из окружающей среды [Epstein, 1961].

Цинк. О том, что цинк необходим живым организмам, известно давно, он был найден в ферментах животных и микроорганизмах. По данным А. Париси и Б. Валли [Parisi, Vallee, 1969, цит. по Школьникову, 1974], цинк активизирует по меньшей мере 13 металлоферментных комплексов и входит в состав 17 ферментов. Однако, как свидетельствуют М. Диксон и Э. Уэбб [1961], в растениях обнаружены пока лишь три фермента, в которых имеется цинк. Часто о возможном присутствии цинка в том или ином растительном ферменте исходят из факта обнаружения этого элемента в аналогичном ферменте у животных или в микроорганизмах.

Выращивание растений на дефицитных по цинку питательных средах позволило выявить многочисленные симптомы цинковой недостаточности и на этой основе сде-

лать предположение о возможной физиологической роли элемента.

У всех растений цинковое голодание вызывало задержку роста и сильно отражалось на морфологии и состоянии отдельных органов, особенно листьев: у плодовых деревьев, например, появлялись мелколистные розетки, у кукурузы — побеление или хлороз листьев, у томатов — мелколистность, скручивание листовых пластинок и черешков. Замечено также, что повышенное содержание цинка свойственно точкам роста и репродуктивным органам. Кроме того, этот элемент концентрируется в ядре и митохондриях, принимает участие в делении клеток и формировании митохондрий. Показано, что цинк в растении слабо реутилизируется.

В сводке К. Лала и М. Субба Рао [Lal, Subba Rao, 1954] указывается, что цинк влияет на синтез и содержание различных углеводов, фосфолипидов, органических кислот, многих ферментов — оксидаз, каталазы, гексокиназы, карбоангидразы, фосфорилазы, дегидрогеназы, — ассимилированного азота, ауксинов, фенолов и т. д.

Все это позволяет заключить, что микроэлемент выполняет разносторонние функции. Большинство их, по мнению К. А. Прайса [Price, 1966], обусловлено входением цинка в состав ферментов, обеспечивающих нормальное течение окислительно-восстановительных процессов. М. Я. Школьник [1974] считает, что цинксодержащие ферменты участвуют в регулировании окисления субстратов и переноса электронов по фосфорилирующей дыхательной цепи.

Характерные симптомы цинковой недостаточности — мелколистность и розеточность — свидетельствуют, как предполагает М. Я. Школьник [1974], об участии цинка в биосинтезе стимуляторов роста — ауксинов и гиббереллинов. Судя по данным Г. Альтмана и др. [Altman, Fetter, Kaingl, 1968], рассматриваемый элемент, возможно, участвует в биосинтезе и РНК. Наиболее широкое участие цинк принимает, по-видимому, в реакциях окисления — восстановления.

М. Г. Абуталыбов [1961] подчеркивает, что цинк в растении усиливает восстановительные процессы, чем он отличается от меди и марганца, стимулирующих синтез более окисленных соединений.

Нехватка цинка в пище, по-видимому, сокращает синтез ферментов, в которых элемент входит в состав актив-

ных центров, что отрицательно отражается на углеводном, фосфорном и белковом обменах. В итоге замедляется рост растений, затрудняется или прекращается выполнение репродуктивной функции.

Медь. Необходимость меди для нормального функционирования растительных организмов объясняется прежде всего ее участием в разнообразных окислительно-восстановительных реакциях. Медь — составная часть многих окислительно-восстановительных ферментов, в которых она образует прочный комплекс со специфическим белком. Этот элемент способен выступать также в качестве неспецифического активатора биохимических процессов, присутствуя в активном центре комплекса металл — белок.

К медьсодержащим ферментам относятся хорошо изученные и широко распространенные в растительных тканях аскорбинатоксидаза, полифенолоксидаза, лакказы. Механизм участия меди в большинстве биохимических реакций еще не раскрыт, отчего имеется много гипотетических построений, в частности у Л. Мэпсона и Д. Годдарта [Marson, Goddard, 1951] и Г. Мэсона [Mason, 1956]. Медьсодержащие ферменты осуществляют реакции окисления путем переноса электронов с субстрата к молекулярному кислороду, который выступает в качестве акцептора электронов. Предполагается, что при функционировании ферментов медь обратимо меняет валентность, однако прямые доказательства этого, как считает И. А. Чернавина [1970], пока отсутствуют.

Ферменты, содержащие медь или активируемые этим элементом, принимают участие в окислении различных органических соединений. Так, энзимы, входящие в состав фенолазного комплекса, катализируют окисление моно-, ди- и полифенолов. Согласно В. Фрайгу [Fraig, 1972], роль медьсодержащих ферментов в фенольном обмене заключается, возможно, еще и в том, что они влияют на уровень синтеза фенолов.

Как показали исследования, медьсодержащий фермент пластоцианин, концентрируясь в хлоропластах, участвует в реакциях фотосинтеза. По А. Требсу и Е. Эльстнеру [Trebs, Elstner, 1965], пластоциан, вероятнее всего, участвует в транспорте электронов между фотохимическими системами I и II. Участие элемента в реакциях фотосинтеза возможно также через цитохромоксидазу — медьсодержащий фермент.

Медь каким-то образом влияет на азотный обмен в

растениях: в ее присутствии активность нитратредуктазы возрастает. Хорошо известно, что этот элемент обладает высокой комплексообразующей способностью и, как полагают Е. Фриден и Дж. Аллис [Frieden, Alles, 1958], отмеченное свойство меди используется в построении и функциях нуклеиновых кислот.

Судя по обзору мировой литературы, сделанному М. Я. Школьником [1974], присутствие меди в растениях необходимо для накопления органических форм фосфора, особенно эфирсахаров и АТФ; для формирования генеративных органов, для усиления синтеза триптофана — предшественника ИУК, для биосинтеза и сохранения гемоглобина в клубеньках бобовых культур, что указывает на участие элемента соответственно в процессах дыхания и репродукции, в ауксиновом и азотном обменах.

Бор. Несмотря на то, что положительное влияние бора на многие культурные растения установлено в опытах М. Накамура, Х. Агюлона, У. Бренчли еще в начале XX столетия и в дальнейшем подтвердилось в многочисленных опытах разных исследователей, физиологическая роль этого элемента окончательно не раскрыта и остается предметом дискуссий до сих пор.

Как известно, из почвы в растение бор поступает в анионной форме и в последующих химических реакциях валентность не меняет. В этом его принципиальное отличие от большинства микроэлементов, главные функции которых обуславливаются переменной валентности и реализуются в работе ферментов, активная часть которых — тот или иной двух- или поливалентный ион. Бор же в составе ферментов не обнаружен. Тем не менее его участие в работе ферментативных систем считается вероятным. В частности, Дж. Скок [1962], М. Я. Школьник [1974] полагают, что бор способен влиять на скорость и направление ферментативных процессов, будучи составной частью субстрата реакции. Основанием для такого предположения послужила ярко выраженная способность бора к комплексообразованию, особенно к формированию комплексов с полигидроксильными соединениями.

Следует отметить, что именно эта способность элемента уже ранее привлекалась [Белоусов, 1936; Gauch, Dagger, 1954; цит. по Школьнику, 1974] для объяснения физиологической роли бора. В построениях указанных авторов свойство бора — образовывать подвижные комплексы с сахарами — рассматривалось как его основная метаболи-

ческая функция, заключающаяся в превращении одних форм углеводов в другие и их перемещении к местам потребления. Эта теория получила в свое время распространение, однако она не смогла объяснить причины большинства обнаруженных симптомов недостаточности элемента.

К. Торссел [Torssell, 1956] высказал предположение об участии бора в образовании клеточной оболочки. Дж. Скок [1962] считал, что основная функция бора в растительном организме связана с созреванием и дифференцировкой клеток, что делает этот элемент особенно необходимым в начальный период онтогенеза. Поскольку бор в растении не реутилизируется, в этом видели косвенное доказательство предпочтительного участия элемента, вошедшего в состав комплексов, в строительстве структурных единиц, чем в реакциях обмена.

Однако такая точка зрения противоречит накопленному фактическому материалу. Для его объяснения М. Я. Школьник и Е. А. Соловьева [1961] выдвинули гипотезу о связи бора с нуклеиновым обменом; Л. Кук и У. Уиттингтон [Coke, Whittington, 1968] — о защитной роли бора в работе ауксиноксидазной системы (поддержании концентрации ауксинов на нетоксичном уровне); М. Я. Школьник [1974] — об участии элемента в фенольном обмене.

Смысл последней гипотезы состоит в том, что первопричиной страданий растений при борном голодании служит избыточное накопление фенолов. Будучи ядовитыми, фенолы ингибируют ростовые процессы, и функция элемента сводится к образованию с веществами фенольной природы бор-фенольных комплексных нетоксичных соединений. По мнению М. Я. Школьника [Школьник и др., 1981], предложенная гипотеза удовлетворительно объясняет почти все известные науке факты, связанные с борной недостаточностью.

Молибден в растительном организме прежде всего участвует в азотном обмене. Входя в состав фермента нитратредуктазы [Nason, Evans, 1953], он катализирует превращение нитратов в нитриты. В этом процессе молибден функционирует как переносчик электронов между ФАД и анионом NO_3^- . Нитратредуктаза присутствует во всех органах растений, в том числе и корнях. Редуктазная способность корней достаточно высокая. При невысо-

кой концентрации ионы NO_3^- , поступившие в корень из почвы, могут полностью восстанавливаться в коровой ткани, не достигая ксилемы.

Молибден принимает участие в фиксации молекулярного азота, которая осуществляется клубеньковыми растениями. Механизм этого процесса еще окончательно не раскрыт. В появившихся схемах, например Ф. Бергерсена [Bergersen, 1971], показаны возможные этапы связывания азота, где центральное место отведено деятельности молибденсодержащего фермента — нитрогеназе.

По мнению А. Е. Шилова и Г. И. Лихтенштейна [1971], нитрогеназа представляет собой комплекс двух компонентов. Один из них содержит в своем активном центре Mo и Fe, второй — только Fe. Предполагается, что только в присутствии Mo возможен разрыв тройных связей в молекуле азота; в восстановлении же азота до аммиака участвуют и Mo, и Fe.

К настоящему времени накоплены данные, свидетельствующие о значительной физиологической роли Mo не только в азотном обмене, но и в других метаболических процессах. Было показано, что элемент участвует в синтезе витаминов и хлорофилла, в обмене фосфора и углеводов.

Так, обнаружено, что при нехватке Mo в питательной среде в растениях уменьшается количество аскорбиновой кислоты. При аналогичных условиях питания растения не в состоянии поддерживать необходимую концентрацию хлорофилла. Как считает И. А. Буркин [1968], отмеченные явления связаны между собой: содержание хлорофилла уменьшается, потому что при бедном молибденовом питании заторможен синтез аскорбиновой кислоты, которая участвует в регенерации хлорофилла.

Молибден, по-видимому, каким-то образом влияет на обмен фосфорных соединений, поскольку уже давно замечено, что при молибденовой недостаточности в тканях растений увеличивается содержание минерального фосфора и уменьшается количество фосфорорганических компонентов, в том числе энергоемких — нуклеозидди- и трифосфатов [Чернавина, 1952; Hewitt, 1959]. Один из возможных рычагов влияния — защита фосфорилированных соединений путем торможения активности кислой фосфатазы [Spenser, Wood, 1954]. Кроме того, Mo способен давать комплексы с АТФ [Blum, Chambers, 1955], что, как полагают, способствует нуклеиновому обмену.

Столь широкий диапазон метаболической деятельности

молибдена объясняется, по мнению М. Я. Школьника [1974], переменной валентностью элемента и способностью давать комплексные соединения, что обеспечивает ему каталитические свойства и возможность пространственной координации различных лиганд.

Кобальт. Физиологическая роль кобальта в растительных организмах изучена еще недостаточно, мало что известно о механизмах его участия в метаболических процессах. В клетках растений элемент выполняет ряд специфических и неспецифических функций. Многочисленные факты указывают на то, что Со является активатором многих ферментов. Предполагается [Бойченко, 1966], что благодаря переменной валентности и высокому окислительному потенциалу системы $\text{Co}^{3+} \rightleftharpoons \text{Co}^{2+}$ элемент способствует прохождению реакций окисления — восстановления.

Показано [Wilson, Hallsworth, 1965], что Со входит в состав витамина B_{12} и его производных — кобамидных коферментов.

Наиболее важной метаболической ролью кобальта в настоящее время считается его участие в процессе фиксации молекулярного азота [Ahmed, Evans, 1960; Ягодин, 1970]. По Б. А. Ягодину, необходимость кобальта для азотфиксации связана с тем, что витамин B_{12} каким-то образом влияет на количество и качество гемоглобина, содержащегося в клубеньках бобовых растений. Как считает Г. Я. Жизневская (1972), с помощью кобамидных коферментов в клубеньках активизируется биосинтез белковых соединений вообще и синтез азотфиксирующего фермента нитрогеназы, в частности, что в итоге усиливает процесс азотфиксации.

Уже давно отмечено [Miller, 1954], что существует связь между Со и ростовыми процессами, возможно, по линии взаимодействия элемента с индолилуксусной кислотой.

Имеются данные [Ягодин, 1970], свидетельствующие о влиянии Со на дыхание, которое, по-видимому, заключается в поддержании щелочной фосфатазы в активном состоянии.

Не исключено участие элемента в энергетическом обмене, точнее в процессах фосфорилирования [Loecherer, Liverman, 1964]. Накопленная в присутствии Со энергия макроэргических связей может использоваться, по мнению М. Я. Школьника (1974), для весьма энергоемкого процесса — активизации молекул атмосферного азота.

Поскольку Со накапливается в генеративных органах, имеются предположения о стимулировании этим элементом процесса оплодотворения.

Что касается остальных элементов, которые постоянно присутствуют в растениях, даже в больших количествах, как, например, кремний, натрий и хлор, то сведения об их физиологических функциях менее определены.

Сравнительно давно дискутируется вопрос о способности к р е м н и я, поступившего в растение, активировать поглощение растениями фосфора из почвы и удобрений. Поскольку значительная часть поглощенного элемента отлагается прямо под кутикулой, сделано предположение [см. обзор Потатуевой, 1968], что благодаря этому уменьшается излишняя транспирация. И, наконец, допускается самостоятельное питательное значение кремния для некоторых высших растений [см. обзор Школьника, 1974].

Также окончательно не выявлена роль н а т р и я в метаболизме растений. Высказываются суждения, что она не будет аналогичной роли калия. По Г. Боуэну [Bowen, 1966], натрий относится к элементам, выполняющим электрохимическую функцию. Согласно сведениям, приводимым в обзоре М. Я. Школьника [1974], этот элемент необходим галофитам и, по-видимому, видам с C_4 -дикарбоновым путем фотосинтеза.

Г. Боуэном [Bowen, 1966] х л о р рассматривается как элемент с электрохимической функцией: анион Cl^- участвует в обеспечении электронейтральности клеток. Очень вероятно абсолютная необходимость хлора галофитам. Отмечается положительная реакция свеклы, шпината, хлопчатника, томатов и других культур на присутствие хлора в питательной среде. В обзоре М. Я. Школьника [1974] приводятся данные о значении хлора для процесса фотосинтеза, в частности для нормального функционирования хлоропластов, высказываются мысли о возможной специфической роли элемента в азотном и энергетическом обменах.

Подводя итог изложенному, можно говорить о специфической роли каждого из химических элементов в метаболических процессах растительного организма и, как следствие этого, о незаменимости одного элемента питания другим. Формальным подтверждением специфичности должно явиться неодинаковое количество поглощаемых растением химических элементов.

ОСОБЕННОСТИ ЭЛЕМЕНТНОГО ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА РАСТЕНИЙ, ИЗМЕНЕНИЕ ЕГО В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Под элементарным химическим составом подразумевается совокупность химических элементов, обнаруженных в растительной биомассе и характеризующихся количественно.

Абрис элементарного химического состава растений был заложен в раннюю стадию формирования жизни и сохранен до сих пор. Возникнув из косной субстанции, живые организмы были тесно связаны материально с окружающей средой. Эта связь проявляется в постоянном обмене веществом. Из большого набора химических элементов, входящих в состав земли, преимущество в построении живого вещества получили углерод, кислород, водород и азот, на долю которых приходится свыше 95% его массы.

Принципы формирования химического состава живых организмов обсуждаются давно. В. И. Вернадский [1922] указывал на тесную связь между элементарным химическим составом организмов и земной коры, подчеркивая при этом, что элементарный химический состав живых существ в процессе эволюции не подвергался глубоким изменениям. Он выявил приближенные уровни содержания 39 химических элементов в живом веществе (в значительной мере составленном растениями), отметил возможность неодинакового накопления химических элементов растениями и животными, выделив среди них 9 групп, в том числе группы кальциевых, магниевых, марганцевых, серных, фосфорных организмов. А. П. Виноградов [1935] пришел к заключению, что пригодными для жизни могли стать элементы или широко распространенные, или показывающие большую подвижность, или обладающие специфическими свойствами, полезными для процессов обмена. По А. Ленинджеру [1976], приоритет углерода, кислорода, водорода и азота обусловлен их особенностью легко образовывать прочные ковалентные связи, а также способностью (углерода, кислорода, азота) давать ординарные и двойные связи. Вследствие указанной особенности названные элементы могут легко реагировать друг с другом, обладание же другими формами связи позволяет создавать им самые разнообразные соединения. Благодаря

возможностям наибольшего накопления энергии в ковалентных эфирных связях фосфатных групп по сравнению с другими атомными группировками, фосфор был «выбран» первичными организмами для создания специфических соединений — нуклеозидфосфатов, обеспечивающих запасание и перенос энергии. Микроэлементы — металлы с их способностью легко образовывать комплексы с органическими соединениями и обладанием переменной валентностью были использованы живыми организмами для участия в окислительно-восстановительных реакциях.

Несмотря на то, что калий не обладает ни одной из перечисленных выше полезных для жизни химических свойств, его присутствие в живой клетке обязательно. Парадоксальность этого факта заключается в том, что калий не имеет прочных связей с органическими веществами и присутствует в растениях преимущественно в ионной форме. Однако, по-видимому, именно это обстоятельство сделало калий необходимым компонентом зарождающейся живой материи. При накачивании K^+ в клетку создается градиент концентрации, который, как полагает С. Э. Шноль [1979], необходим для контроля за состоянием мембраны. Если она повреждается, часть калия выходит в окружающую среду, и градиент концентрации падает. Это служит сигналом для ферментативных систем на продуцирование веществ, способных закрывать повреждение. Накопление K^+ призвано также активировать осмотическое давление [Läuchli, Pflüger, 1978; Воробьев, 1979] и обеспечивать тем самым поглощение воды, поступление и передвижение веществ.

Покажется страшным, что для выполнения этой функции организмы использовали калий, а не натрий — элемент также весьма подвижный и к тому же содержащийся в океане в значительно большем количестве. По мнению С. Э. Шноля [1979], для создания градиента концентрации Na^+ клетке пришлось бы аккумулировать столь большое количество иона, что оно стало бы токсичным для метаболических процессов. При ориентации же на калий этого удастся избежать.

Идея А. П. Виноградова о том, что биофильность химических элементов во многом определялась концентрацией их ионов в первобытной морской воде, где, согласно современным представлениям, зародилась жизнь, находит подтверждение в расчетах Фудзиро Эгами [1980]. Сепарация химических элементов по их содержанию в мор-

ской воде показала, что в группу с наибольшей концентрацией ($>10^6$ нМ) попадают все основные элементы-биофилы — \underline{H} , $\underline{O} \gg \underline{Na}$, $\underline{Cl} \gg \underline{Mg} > \underline{S} > \underline{K} > \underline{C} > \underline{N}^1$. Исключение составляет фосфор. Большую биологическую роль фосфора при его сравнительно невысокой концентрации Фудзико Эгами объясняет тем, что не оказалось другого, более распространенного элемента, который смог бы столь эффективно участвовать в обмене энергией и функциях нуклеиновых кислот. Элементы с меньшими концентрациями ($10^6 - 10^2$ нМ) $\underline{Br} > \underline{B} > \underline{Si}$, $\underline{Sr} > \underline{F} > \underline{Li} > \underline{P} > \underline{Rb} > \underline{I}$, \underline{Ba} этот автор отнес в группу биоэлементов специализированных органов. При еще меньших концентрациях ($10^2 - 1$ нМ) химические элементы \underline{Mo} , \underline{Zn} , \underline{Al} , \underline{V} , $\underline{Fe} > \underline{Ni}$, \underline{Ti} , \underline{U} , \underline{Cu} , $\underline{Cr} > \underline{Mn}$, \underline{Cs} , \underline{Se} , $\underline{Sb} > \underline{Co}$, \underline{W} были использованы зарождающейся жизнью как катализаторы. Элементы же, содержащиеся в морской воде в концентрациях меньше 1 нМ, оказались не связанными с биологическими системами.

При освоении суши живые организмы, по-видимому, встретились с менее благоприятными условиями питания. Дело в том, что химический состав горных пород был существенно другим: в нем преобладали элементы, необходимые лишь в малом количестве. Более того, горные породы оказались таким субстратом, из которого извлекать нужные питательные элементы было несравненно сложнее, чем из воды.

Несмотря на это в элементной основе живого вещества не произошло кардинальных изменений, что свидетельствует о фундаментальности сделанного живой природой выбора. Напротив, наземные организмы стали приспосабливаться к неблагоприятной ситуации: создавать механизмы нахождения и извлечения дефицитного питания (корневая система; агрессивные химические соединения, выделяемые корнями) и, что оказалось более надежным, способствовать формированию особой природной среды — почвы, где вышеназванные затруднения с питанием в какой-то мере снимались [Пономарева, Плотникова, 1980; Ильин, 1982 б, в].

Своеобразие элементного химического состава растений хорошо заметно при сопоставлении его с химическим составом горных пород: растительная ткань содержит

¹ Биоэлементы подчеркнуты.

Таблица 1

Содержание химических элементов в гранитной оболочке и растениях, мг/кг

Объект исследования	N	P	K	Na	Ca	Mg	Si	S	Cl
Гранитная оболочка	26	800	27 000	22 000	25 000	12 000	309 000	400	170
Растения *	23 340	2580	18 800	10 100	9 560	3 270	6 390	3420	10 140

Окончание табл. 1

Объект исследования	(Fe)	Mn	Zn	Cu	B	Mo	Co	Автор
Гранитная оболочка	36 000	700	51	22	10	1,3	7,3	[Беус и др., 1976]
Растения *	632	73	26,9	7,2	17,5	0,92	0,36	Наши данные

* Вся совокупность. Исходные данные в табл. 3.

Таблица 2

Соотношение атомов химических элементов в горных породах и растениях

Объект исследования	H	C	O	N	K	Ca	Mg	P	Cl	S
Гранитоиды	—	310	377 000	18	10 600	4 900	2 860	280	8 400	150
Типичное растение (на сухое в-во)	515 000 000	276 000 000	188 000 000	10 000 000	3 760 000	1 840 000	1 740 000	1 060 000	730 000	580 000

Окончание табл. 2

Si	Na	Fe	B	Mn	Zn	Cu	Mo	Co	Автор
142 900	14 850	6 000	17	135	1	4	0,1	1 атом	Исходные данные атомного состава, взятые у Саукова, 1966
340 000	320 000	130 000	3000	1000	300	100	5	1 атом	[Bergmann, 1966]

значительно больше азота, фосфора, серы и хлора и гораздо меньше натрия, калия, кальция, магния, кремния, железа (табл. 1). В сравниваемых объектах резко различаются также атомные соотношения (табл. 2).

Противоречие между спросом (со стороны живых существ) и предложением (со стороны горной породы) побудили А. И. Перельмана [1972] ввести в биогеохимии новое понятие — биофильность элементов. Она характеризуется величиной частного от деления среднего содержания элемента в живом веществе на среднее его количество в литосфере. Показатель биофильности естественно выше у элементов, спрос на которые большой, а предложение малое.

Полученные показатели А. И. Перельман объединил в так называемый ряд биофильности элементов:

N—106	Ca—0,17	Co—0,01
S—1	K—0,12	Zn—0,006
B—0,83	Mo—0,09	Cu—0,004
P—0,75	Mg—0,02	Fe—0,002
		Mn—0,001

Первые места в этом ряду как наиболее биофильные занимают азот, фосфор, сера, кальций и бор.

Однако, по нашему мнению, биофильность химических элементов целесообразно оценивать, сравнивая их концентрации в живых организмах. Биофильность — это долевое участие химических элементов в построении (составе) живого вещества. Она дает представление о сравнительной потребности химических элементов. Последовательное (по мере убывания) расположение их концентраций образует ряд биофильности. Для элементов минерального питания, если судить по их усредненному относительному содержанию в растениях, он выглядит так:

N—64 830	Si—17 700	Zn—75
K—52 220	S—9 500	B—48
Cl—28 170	Mg—9 080	Mo—2,5
Na—28 050	Fe—1 760	Co—1
Ca—26 780	Mn—200	

Биофильность химических элементов — категория количественная, а не качественная. Сера, например, биофильнее марганца. Однако считать, что поэтому она нужнее растению, ошибочно. Оба элемента одинаково нужны, но в разном количестве.

Поскольку представителям растительного царства пришлось осваивать почти все экологические ниши поверхности земли, трудно ожидать, чтобы их элементный химический состав был полностью идентичным. Уже давно обнаружена разница в содержании отдельных химических элементов в растениях, принадлежащих различным ботаническим группам. Она достаточно четко прослеживается на уровне семейства и не исключена при переходе к более низким таксонам. Во всяком случае Н. И. Вавилов [1965а] уверенно писал об этом: «Виды и роды различаются химизмом, и только в силу недостаточной изученности приходится ограничиваться при классификации морфологическими признаками» (с. 209).

Формирование и закрепление элементного химического состава происходили в процессе становления ботанических семейств в конкретных геохимических обстановках. Как считает А. П. Виноградов [1965], при высоком содержании в среде, например, микроэлементов у растений мог срабатывать компенсаторный механизм, который обеспечивал закрепление избыточного элемента в метаболическом обмене и вызывал появление мутаций. В связи с последним обстоятельством следует вспомнить, что центрами видообразования были территории многих горных стран [Вавилов, 1965б], где часто к поверхности подходят рудные тела и встречаются обширные ореолы рассеяния элементов — металлов.

Представление о концентрации важнейших элементов — биофилов в растениях различных групп можно получить, ознакомившись с табл. 3. Она составлена по данным отечественных и зарубежных публикаций, а также по материалам автора. Объем выборки для каждого элемента в группе был неодинаковым: от нескольких десятков до нескольких сотен дат. В выборках покрытосеменных преобладали культурные растения.

Прежде чем приступить к обсуждению полученных усредненных данных, следует отметить имевшуюся значительную вариабельность рассматриваемых показателей внутри любой из полученных выборок. В основном это произошло за счет естественных флуктуаций признака и обусловлено влиянием конкретных природных обстановок, а также сроками взятия растительных образцов. Можно допустить, что некоторый разброс произошел из-за различий в подготовке растительного материала и методах определения химических элементов. Однако несмотря на

Таблица 3

Содержание макро- и микроэлементов в растениях, мг/г сухой массы

Группа растений	N	P	K	Na	Ca	Mg	Si	S	Cl	Fe	Mn	Zn	Cu	B	Mo	Co
<i>Низшие растения</i>																
Лишайники	8 470	770	3 330	815	3 600	820	3 770	870	100	1050	89	40,0	8,4	4,0	0,39	0,48
<i>Высшие растения</i>																
Мхи	8 380	935	3 900	930	6 200	1550	4 700	950	1 840	2160	233	44,2	7,1	13,8	0,96	1,03
Папоротники	9 600	2420	22 600	2040	10 660	3260	4 020	1740	7 060	450	208	—	8,4	53,2	0,73	0,57
Покрытосе- менные:																
Злаки	15 990	2040	18 100	1720	3 650	1630	10 930	1700	3 920	720	49	20,6	5,4	6,8	0,91	0,27
Бобовые	33 560	3520	21 930	2750	13 860	2870	4 460	1610	3 840	700	50	25,8	7,6	22,3	1,32	0,33
Лебедовые	18 530	3200	25 380	35 270	14 080	7320	4 900	10 250	29 550	220	96	26,3	8,5	35,7	0,85	0,33
Крестоцвет- ные	25 070	3770	22 380	7360	16 100	2350	2 900	2950	7 660	179	59	19,0	5,4	23,9	1,46	0,32
Сложноцвет- ные	16 100	2200	13 200	5600	8 500	2450	2 200	1900	6 300	466	75	28,7	10,4	22,4	1,12	0,45
Гречишные	17 800	2720	18 320	4200	13 150	5300	6 500	1250	—	234	132	63,0	5,7	27,3	0,91	0,56

это, между группами растений наблюдаются существенные различия. Судя по данным табл. 3, ткани высших растений по сравнению с низшими более насыщены азотом, калием, натрием, молибденом и бором. Среди покрытосеменных растений злаки наиболее богаты кремнием и обеднены кальцием, натрием, молибденом и бором. Семейству крестоцветных свойственно повышенное количество натрия, хлора, серы, бора и магния. В бобовых много азота и молибдена, в гречишных — марганца, цинка и кобальта.

Перечисленные особенности элементного химического состава отражают, как можно полагать, специфику геохимической среды в период становления той или иной ботанической группы. При возделывании растений в условиях, далеких от геохимической среды прошлого, ее приходится в какой-то мере воссоздавать с помощью удобрений, для того чтобы обеспечить нормальный рост и развитие. Сказанное, в частности, относится к представителям семейства крестоцветных (из культурных растений к нему относятся капуста, брюква, репа, редис и др.), в которых постоянно обнаруживается повышенная, чем в среднем в растительной ткани, концентрация элементов — талассофилов (натрия, хлора, бора). С одной стороны, этот факт можно рассматривать как указание на приморское происхождение перечисленных культур, с другой — на наличие у них большой физиологической потребности в главных элементах морской воды.

Изучению химизма растений, точнее их биохимических особенностей, в настоящее время уделяется достаточно большое внимание [Erdtman, 1963; Comparative phytochemistry, 1966; Благовещенский, Александрова, 1974].

Как считают А. В. Благовещенский и Е. Г. Александрова, в эволюционном процессе большую роль играют химические законы. С позиций эволюционной биохимии растений среди последних можно различать старые и молодые группы. К старым А. В. Благовещенский относит представителей сложноцветных, маревых, пасленовых, к молодым — семейства розоцветных, злаковых, бобовых. В качестве ведущего двигателя биохимической эволюции растений у А. В. Благовещенского [1967] выступают белки, особенно ферменты.

Очевидно, что постепенные эволюционные преобразования основных продуктов биосинтеза неизбежно влекли за собой изменения в содержании отдельных химических

элементов как структурных (азот, фосфор, сера), так и сервисных (микроэлементы). Смена среды обитания у растений (выход из океана на сушу) должна была также отразиться на качественном составе и количестве химических элементов, регулирующих осмотическое давление, ионный и водный балансы.

Таким образом, эволюция вещественного состава растений влекла за собой изменения на элементном уровне. Однако могло быть и наоборот: избыток или дефицит отдельных химических элементов в окружающей среде отражался на элементном составе растений, стимулируя биохимические трансформации.

В процессе эволюции растений первоначальный набор необходимых для жизнедеятельности химических элементов, видимо, изменялся мало. Преобладали количественные изменения: небольшие у макроэлементов, более заметные — у микроэлементов.

Макроэлементы — это или структурные компоненты создаваемых органических веществ, лежащих в основе живой материи — белков и нуклеиновых кислот, или носители фундаментальных функций, связанных с ионным балансом и осмотичностью протоплазмы. Пропорции макроэлементов, возникшие в растительном веществе, оказались удачными, и не было необходимости их существенно менять. Микроэлементы же преимущественно входят в состав ферментов, которые постепенно совершенствовались и из полифункциональных превращались в узкоспециализированные. Количество ферментов возрастало, увеличивалась потребность растений в микроэлементах. Как показали Е. А. Бойченко и др. [1972], содержание микроэлементов-металлов в растительной ткани за длительный период эволюции менялось в сотни и даже тысячи раз (табл. 4). Изменения, в частности, происходили за счет

Т а б л и ц а 4

Изменение соотношений металлов в разных группах растений и органах [Бойченко и др., 1972]

Растения и органы	Fe, мг/кг	Fe/Cu	Fe/Zn	Fe/Mn	Fe/Mo
Водоросли	1800	70	20	36	4000
Растения суши:					
археогонимные	650	50	9,3	2,3	1480
покрытосеменные	180	10	4	1,2	300
хлоропласты	720	10,3	34,3	0,6	240

сокращения содержания железа в тканях высших растений по сравнению с низшими, поскольку многие окислительно-восстановительные реакции стали катализироваться другими металлами-микроэлементами. Наиболее сильно в процессе эволюции меняются соотношения Fe/Mn и Fe/Mo. Как отмечают авторы цитированной работы, корректировка соотношений была необходима растениям для создания ферментативных систем, позволяющих использовать вещества с большим запасом свободной энергии.

Говоря о некоторых преобразованиях в элементном химическом составе растений в процессе эволюции, мы все же должны считать их небольшими. Живые организмы проявляют в этом отношении удивительный консерватизм, оберегая раз найденную (удовлетворительно решающую задачу жизнеобеспечения) элементно-химическую основу своего вещества. Низкоорганизованные существа, какими являются микроорганизмы, легче приспосабливаются к изменению химических условий среды, чем высоко развитые, в частности растения. Но у микроорганизмов, перенесенных в среду с необычной для них концентрацией химического элемента и оказавшихся в состоянии в ней существовать, возникшие адаптивные реакции в большинстве случаев наследственно не закреплялись [Ковальский, Летунова, 1974]. Лишь немногие из микроорганизмов в опытах этих авторов показали способность (или были вынуждены в связи с исчерпанием ресурса защитных реакций?) скорректировать обмен веществ и наследственно закрепить адаптивные свойства. Наличие в микробных ассоциациях таких организмов служит материалом для естественного отбора. Как полагают В. В. Ковальский и С. В. Летунова, микроорганизмы с закрепившимися адаптивными реакциями могут дать в процессе эволюции начало новым экологическим расам.

Защитные ресурсы растений, по-видимому, много больше, чем у микроорганизмов, отчего им свойственно повышенное морфологическое и химическое постоянство. Но и оно нарушается при чрезмерном избытке (или нехватке) какого-либо химического элемента, отчего вероятно возникновение растительных форм. Новые формы морфологически отличаются от старых, в них обнаруживается повышенное количество избыточного в почве элемента, растения приобретают способность по-новому включать этот элемент в процессы обмена [Виноградов, 1952].

Последнее, как и в случае с микроорганизмами, возможно, обуславливает появление вариаций в элементном химическом составе растительного вещества. Во всяком случае все представители хорошо известных в биогеохимии литиевой, селеновой, цинковой и других флор содержат очень большое количество соответственного элемента. Л. А. Ездакова [1976] в вегетационных опытах установила, что растения-литиелюбцы страдают от дефицита элемента в питательной среде. Это должно означать, что опытным растениям (изучались представители пасленовых) необходимо повышенное количество лития для каких-то метаболических целей. То же самое можно сказать о некоторых галофитах, которые, как сообщил Б. П. Строганов [1973а], способны существовать только в условиях засоления.

Однако все эти изменения носят частный, приспособительный характер, они не приводят к существенной перестройке элементного химического состава растений. Вместе с тем необходимо признать, что появлению новых мутаций внутри какого-либо вида растений в настоящее время будет способствовать наблюдаемое загрязнение среды химическими соединениями в не свойственной для нее концентрации или форме.

* * *

Таким образом, основа элементного химического состава растений заложена на ранней стадии возникновения жизни и сохранена до сих пор. По-видимому, все или почти все химические элементы привлекаются растениями для участия в метаболических реакциях. Однако количественно в растительном веществе преобладают элементы или широко распространенные на Земле, или обладающие большой подвижностью. Элементный химический состав живого вещества существенно отличался от состава горных пород, что заставило растения, с одной стороны, искать способы самообеспечения необходимым количеством элементов, с другой — приспособляться к особенностям геохимической обстановки. Первый путь благоприятствовал сохранению изначально сложившегося элементного химического состава, второй — приводил к частным в нем изменениям. При формировании почвы благодаря биогенной аккумуляции химических элементов затруднения с питанием в значительной мере устранялись.

Освоение же растениями различных геохимических ниш вызвало появление мутаций и вносило в элементный химический состав некоторое разнообразие. Роль химического мутагенеза, вероятно, возрастет в связи с появлением территорий с сильным техногенным загрязнением.

Глава 3

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ЭЛЕМЕНТНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Из предыдущей главы уже можно было заключить, что содержание химических элементов в растительности генетически наследуется и в то же время зависит от их концентраций в питающей среде. Благодаря наследованию сохраняется специфичность элементного химического состава растительного вещества, которую следует рассматривать как результат эволюционно закрепленного приоритета в использовании одних ионов перед другими. Приоритет достигается работой специальных механизмов при поглощении особо потребляемых химических элементов и действием защитных приспособлений и реакций, оберегающих организм и особенно его важные органы от вредных концентраций.

Такое вступление подводит нас к мысли о том, что генетический контроль является важным фактором формирования элементного химического состава растений. При этом качественно-количественная генетическая регламентация в поглощении питательных веществ отражает нюансы в требованиях отдельных растительных групп к макро- и микроэлементам.

В настоящее время благодаря повышению чувствительности инструментальной техники в фитомассе обнаруживаются все известные химические элементы, содержание 61 из них, найденное в различных ботанических группах, приводится в сводке Г. Боуэна [Bowen, 1966]. Накопленный фитофизиологами мира материал [Школьник, 1974] показывает, что по меньшей мере 27 химических элементов участвуют в метаболических процессах и реакциях.

А. П. Виноградов [1952] считает, что все химические элементы так или иначе участвуют в жизненных процессах. В этом предположении заключен глубокий биологи-

ческий смысл: растения целесообразно ассимилировали весь спектр химических элементов неживой природы, используя физико-химические свойства каждого из них для своих нужд. Отсутствие сведений о физиологической значимости некоторых химических элементов, постоянно присутствующих в растительном материале, свидетельствует, по его мнению, только о технических трудностях их получения. Напротив, известный американский физиолог Д. Арнон [1962] полагает, что растения поглощают из почвы как нужные, так и ненужные элементы, и не всякий найденный в них элемент — необходимый.

Автору данной монографии импонирует точка зрения А. П. Виноградова, поскольку она исходит из представлений об исключительном разнообразии растительных форм и геохимических ситуаций, большой пластичности живого вещества и, как следствие этого, из вероятного существования совершенно неординарных реакций и соединений, в которых могут участвовать (присутствовать) любые химические элементы. Другое дело, что не всегда обнаруживаемое в растении количество химического элемента отвечает потребностям организма. Часто оно оказывается излишним и потому ненужным. Здесь мы сталкиваемся с другим важным фактором, влияющим на элементный химический состав растений, содержанием мобильной формы химических элементов в почве. Назовем этот фактор экологическим.

Живой организм непрерывно взаимодействует с окружающей средой. Это взаимодействие — важный инструмент развития растительного мира, появления новых реакций и процессов с участием минеральных компонентов. Многочисленные данные свидетельствуют о том, что экологический фактор существенно влияет на элементный химический состав растений. Это обстоятельство уже давно используется в практике сельского хозяйства для контроля за питанием выращиваемых культур (метод растительной диагностики [Болдырев, 1972; Церлинг, 1978]), в геологической разведке для поиска полезных ископаемых (биогеохимический метод [Малюга, 1963; Ковалевский, 1974]), при определении степени загрязнения пищевой цепи в целом или отдельных ее звеньев, прежде всего продуктов растительного происхождения (метод предельно допустимых концентраций — ПДК [Ракипов, 1979; Тойкка, 1980; Ильин, 1982a]).

Вместе с тем было отмечено, что не все органы растений в одинаковой мере отражают через свой элементный химический состав химическую ситуацию в почве. Так, по свидетельству Н. К. Болдырева [1972], В. В. Церлинг [1978], семена и плоды делают это значительно хуже, чем листья. Очень слабая связь между концентрациями химических элементов в почве и их накоплением в семенах (плодах) обнаружена также и другими исследователями [Шльн, Степанова, 1980; Mohr, 1980]. Способность листьев довольно чутко улавливать изменение концентрации в среде сделало их основным индикаторным органом. Помимо генетического и экологического факторов на элементный химический состав, как принято считать, влияет возраст растений. Это действительно так: растительный организм проходит в онтогенезе сложный биохимический цикл, в отдельные моменты которого потребности в химических элементах меняются. Согласно Ф. В. Турчину [1960], пшеница, например, уже в фазу колошения, накопив свыше 60% сухой массы, поглощает около 70% азота и фосфора и 80% калия. В фазу цветения содержание этих элементов достигает 90—95% от максимального накопления. Зацветшие растения сокращают поглощение питательных веществ из почвы, в них в основном происходит перераспределение элементов между органами и тканями.

Колебания в элементном химическом составе, вызванные возрастным фактором, не могут быть большими по той причине, что период интенсивного потребления питательных веществ совпадает со временем наибольшего прироста фитомассы, отчего насыщенность живой растительной ткани элементами сохраняется в онтогенезе более или менее на одном уровне. Это нашло свое отражение, в частности, в методическом подходе к оптимизации минерального питания растений, в котором влияние возрастного фактора не учитывается [Bussler, 1966].

А. А. Титлянова [1972] сделала попытку оценить количественно долевое участие различных факторов, в том числе и возрастного, в формировании элементного химического состава луговой растительности. Она пришла к выводу, что химический состав определяется в первую очередь систематическим положением растений (т. е. генетическим фактором) и значительно изменяется по фазам развития и в меньшей степени зависит от экологических условий.

Однако, строго говоря, возрастной фактор не может рассматриваться в качестве самостоятельного, поскольку фазовые колебания в элементном химическом составе вызваны изменением потребностей питания у растений во время их развития, т. е. находятся под генетическим контролем. Не всегда фазовые колебания можно объяснять возрастом растений. Они могут быть обусловлены также динамикой мобильных соединений в почве и находиться под воздействием экологического фактора.

Итак, мы приходим к заключению, что в формировании элементного химического состава растений участвуют два ведущих фактора — генетический и экологический. Их долевое участие в зависимости от обстоятельств меняется. Если геохимическая обстановка соответствует требованиям растений, в элементном химическом составе главным образом отражена работа генетического контроля. При этом осуществляется генотипическая программа поглощения химических элементов, выдерживается качественный и количественный регламент насыщения тканей ионами. Экологический же фактор мешает этому, особенно в тех случаях, когда почва (среда обитания) обогащена подвижными соединениями. Последнее возможно в местах выхода к поверхности рудных тел, при антропогенном загрязнении почвы. Поступление избыточных ионов в растения здесь усиливается, они могут накапливаться в количествах, значительно превосходящих их нормальное содержание (рис. 1).

Полученные С. М. Ткаличем данные интересны в том плане, что они отчетливо передают характер взаимоотношений между генетическим контролем, отвечающим за стабильность элементного химического состава, и экологическим фактором, нарушающим эту стабильность, по мере увеличения количества микроэлемента в среде. График показывает, что при возрастании содержания меди в почве с 300 до 8 400 мг (увеличение в 28 раз!) концентрация ее

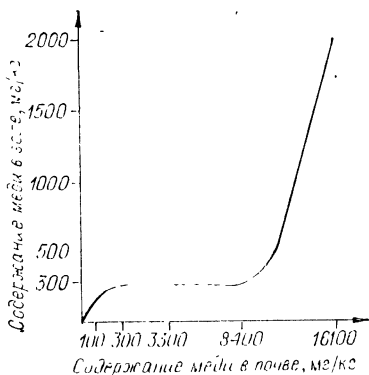


Рис. 1. Влияние содержания меди в почве на ее концентрацию в золе растений [Ткалич, 1959].

в растении сохранялась на одном уровне. Дальнейшее же повышение количества микроэлемента в почве (в 2 раза) обусловило увеличение его содержания в золе в 7 раз.

Прокомментировать приведенные результаты можно следующим образом. Несмотря на то, что в качестве субстрата использовалась почва, обладающая возможностью инактивировать ионы меди и тем самым снижать поток микроэлемента в растения, мы полагаем, что значительная роль в поддержании еще не вредной для метаболизма концентрации (примерно 15 мг в пересчете на кг сухой массы) принадлежала генетическому контролю. Эффективное влияние генетического контроля было возможным только потому, что в корнях интенсивно работали механизмы защиты подземных органов растений от избыточных ионов (подробнее об этом в гл. 5). Они, однако, оказались бессильными, когда концентрация меди в почве превысила 8400 мг. С этого момента влияние экологического фактора стало решающим. При этом следует сделать существенную оговорку: о решающем влиянии экологического фактора здесь можно говорить, имея в виду изменение в растении только концентрации меди. Происходят ли в данном случае другие нарушения в генетическом абрисе элементного химического состава, сказать затруднительно, поскольку специальных исследований почти не проводилось. Чаще всего изучалась взаимосвязь между содержащимися в избытке в почве химическими элементами и их же концентраций в растительном веществе, реже — между определенными парами элементов.

В работах Ф. Голмика и др. [Gollmick e. a., 1970], Г. Я. Ринькиса [1972] обобщен опубликованный материал по взаимодействию питательных элементов, показаны взаимодействующие пары, оценен характер взаимодействия. Материал свидетельствует о том (табл. 5), что между макроэлементами и между микроэлементами, а также между макро- и микроэлементами имеют место взаимоотношения, приводящие или к одновременному усилению поступления взаимодействующих элементов в растение (синергический эффект) или, напротив, к понижению поступления одного элемента при повышенном поглощении другого (антагонистический эффект). Таким образом, появление в среде обитания избыточных ионов должно, согласно этой схеме, оказывать влияние на концентрацию в растениях других ионов. Так, при избытке азота или калия всегда или почти всегда понижается со-

Влияние избытка элемента на поглощение или содержание другого элемента в растении в течение вегетации
[Gollnick e. a., 1970]

Изменение содержания в растении	При избытке													
	N	P	K	Mg	Ca	S	Na	Fe	Mn	B	Zn	Cu	Mo	Al
N	↑ ₃	↓ ₄	↑ ₁ 0 ₁ ↓ ₁	↑ ₂	↑ ₅	↑ ₁ ↓ ₁	↑ ₁ ↓ ₁	↓ ₁	↑ ₁	0 ₁	↑ ₁	↑ ₂ ↓ ₁	↑ ₁	
P	↑ ₅ 0 ₁ ↓ ₈	↑ ₃ ↓ ₁	0 ₂ ↓ ₂	↓ ₅	↑ ₁ 0 ₁ ↓ ₃	0 ₁	↑ ₂ 0 ₁ ↓ ₂	↑ ₁	↑ ₁	↑ ₁ 0 ₁	↑ ₁ ↓ ₁	↑ ₂ ↓ ₁	↑ ₁	
K	↑ ₄ ↓ ₁₀	↑ ₁	↑ ₄	↑ ₃	↑ ₁ ↓ ₅	0 ₁	↓ ₃	↑ ₁ 0 ₁	↑ ₁ 0 ₁	↑ ₂	↑ ₁ ↓ ₁	↑ ₁		↑ ₁ ↓ ₁
Mg	↑ ₈ ↓ ₁	↑ ₁ ↓ ₄	↓ ₁₂	↑ ₁ ↓ ₃	↑ ₂	↑ ₁ ↓ ₂	↑ ₁ ↓ ₂	↑ ₁	0 ₁	↑ ₂	↑ ₁			
Ca	↑ ₄ ↓ ₂	↓ ₁	↑ ₁	↑ ₁ ↓ ₃	↓ ₁	↑ ₁	↑ ₁	↑ ₁						
S	↓ ₁	↓ ₁	↑ ₁	↓ ₁	↓ ₁	↑ ₁	↑ ₁	↑ ₁						
Na	↑ ₃ ↓ ₁	↑ ₁ 0 ₁ ↓ ₄	↑ ₁ ↓ ₈	↓ ₁	↓ ₁	↑ ₁ ↓ ₃	↑ ₁	↑ ₂ 0 ₂	↑ ₁ ↓ ₃	↑ ₁ ↓ ₁	↑ ₁	↓ ₃	↑ ₂ ↓ ₁	
Fe	↑ ₁	↑ ₂ ↓ ₃	↑ ₁ ↓ ₂	↓ ₂	↓ ₅	↓ ₂	↑ ₁	↓ ₂	↑ ₁ ↓ ₃	↑ ₁ ↓ ₁	↑ ₁	↓ ₃	↑ ₂ ↓ ₁	
Mn	↑ ₅ ↓ ₂	↑ ₁ ↓ ₁	↓ ₅	↓ ₂	↓ ₃	↑ ₁	↑ ₁	↑ ₁	↑ ₁	↑ ₂	↑ ₁	↑ ₁		
B	↓ ₂	↓ ₁₁	0 ₁	↓ ₃	↓ ₃	↓ ₃	↓ ₃	↓ ₃	↓ ₂	↑ ₂	↑ ₁	↑ ₁ ↓ ₂	↓ ₁	
Zn	↑ ₂ ↓ ₁	0 ₂ ↓ ₁		↓ ₁	↑ ₁			↓ ₃	↓ ₁	↑ ₂	↑ ₁	↑ ₁ ↓ ₂	↓ ₁	
Cu	↑ ₁ ↓ ₂	↓ ₁						↓ ₁	↑ ₁	↑ ₂	↑ ₁	↑ ₂	↑ ₁	
Mo								↓ ₁	↑ ₁				↑ ₁	
Al	↓ ₁							↓ ₁	↑ ₁				↑ ₁	

Условные обозначения: ↑ — содержание увеличивается, ↓ — содержание уменьшается, 0 — влияние отсутствует, цифрами показано количество литературных источников.

держание в растении магния, при обилии фосфора уменьшается концентрация азота и цинка. Избыток кальция способствует поглощению фосфора и тормозит поступление марганца и т. д.

Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что характер взаимодействия между элементами питания в большинстве случаев оказался непостоянным: у одних авторов одни и те же элементы взаимодействовали как антагонисты, у других — как синергисты. Не обсуждая этот вопрос и не давая объяснений отмеченным противоречиям (в общих чертах можно лишь указать, что на характер взаимодействий между химическими элементами оказывают влияние сопутствующие условия), для себя заметим, что повышение концентрации какого-либо элемента в почве будет способствовать увеличению или уменьшению содержания других элементов в растении. Оценить этот процесс количественно нелегко, можно только полагать, что если содержание избыточного элемента в среде не превышает токсическую дозу, отклонения концентраций остальных элементов от нормы в растениях не будут очень большими. Во всяком случае М. Д. Степанова [1980], изучавшая воздействие избыточной концентрации в почве некоторых тяжелых металлов на ассоциацию макро- и микроэлементов в растениях пшеницы, не обнаружила существенных изменений в элементном химическом составе, за исключением, разумеется, увеличения содержания самих избыточных элементов.

Роль генотипического и экологического факторов учитывается в разработках прикладного значения. В биогеохимической литературе, например, результат влияния генетического и экологического факторов оценивается через концентрацию химических элементов в растительном веществе. А. И. Виноградов [1952] выделяет растения, которые способны концентрировать элементы. Он различает два типа растений — концентраторов: 1) растения, концентрирующие элементы в массовом масштабе, и 2) растения с селективным (видовым) концентрированием. Растения первого типа обогащаются химическими элементами, если последние содержатся в почве в повышенном количестве. Концентрирование в этом случае вызвано экологическим фактором. Растениям второго типа свойственно постоянно высокое количество того или иного химического элемента независимо от его содержания в среде. Оно обусловлено генетически закрепленной потребностью.

Н. С. Петрунина [1974], в принципе сохранив идею А. П. Виноградова, дала ей более детальное классификационное оформление. Все растения по степени накопления химических элементов она делит на неадаптированные и адаптированные. Первые не переносят повышения концентраций в среде, вторые, напротив, приспособлены к этому. Адаптированные растения, в свою очередь, подразделены на две группы: растения, концентрирующие химические элементы в надземных органах, и растения, их не концентрирующие. Растения, концентрирующие химические элементы, могут быть привычными и непривычными концентраторами. Привычные концентраторы всегда содержат повышенное количество определенных элементов, даже если почва бедна ими. Непривычные концентраторы обогащены элементами только тогда, когда их много в среде.

Подобная трактовка результатов взаимоотношений растений с почвой возникла при разработке биогеохимического метода поиска рудных месторождений. В основу метода положена способность растений отражать через концентрацию химического элемента в своих тканях уровень его содержания в среде. Далеко не все растения обладают необходимой для геологической практики чувствительностью, и это обстоятельство учтено в классификациях А. П. Виноградова и Н. С. Петруниной. В них предусмотрены возможные реакции растений на конкретную геохимическую обстановку.

Эти классификации удобны для поисковых работ, правильно отражают физиологические мотивы выделения таксонов (групп растений). И все же они нуждаются в некотором уточнении в связи с формированием в последние годы концепции о защитных механизмах у растений, действие которых проявляется при избыточности химических элементов в среде. В общих чертах уточнения сводятся к следующему. Неадаптированные растения — это те, у которых защитные возможности очень малы. Адаптированные же растения, напротив, имеют достаточно сильные защитные механизмы. Последние, как можно полагать, преимущественно располагаются или в подземной части организма (у растений, не концентрирующих элемент), или в надземных органах (у растений, концентрирующих элемент). Подробнее об этом в главе 5.

Вместе с тем будет уместно обсудить вопрос о том, что понимать под концентрированием химических элементов

растениями. В русском языке концентрирование определяется как сгущение, сосредоточение, придание большей крепости [Даль, Толковый словарь..., Т. 2. М., 1981, с. 154]. Однако при переходе от явлений в неживой природе к процессам, обусловленным жизнью, смысловая нагрузка понятия «концентрирование» должна существенно измениться. Это, например, учтено физиологами растений, которые под аккумуляцией, или накоплением вещества в клетке, ткани или органе, подразумевают его поступление против градиента концентрации, требующее затраты энергии [А. М. и Д. М. Гродзинские, 1973]. В рассмотренных же выше классификациях при использовании терминов «концентрирование» и «растения-концентраторы» это обстоятельство учитывалось не всегда.

Отношение растительного организма к находящимся в среде обитания химическим элементам строится на принципе спроса и предложения, и оно неодинаковое в условиях их дефицита и избытка. Если предложение не удовлетворяет спрос, любое растение проявит способность концентратора для насыщения своих тканей дефицитными ионами до нужного уровня. При обилии этих же ионов в среде организм начнет ограничивать их поступление в надземную часть или в жизненно важные органы, и, если все-таки в фитомассе обнаруживается повышенное количество избыточных ионов, называть этот процесс концентрированием в физиологическом смысле нельзя. Его удобнее рассматривать как пассивное выравнивание концентраций между средой обитания и растениями.

Опосредованно (через концентрацию элементов в растительном веществе) роль генетического и экологического факторов учитывается также в сельскохозяйственном производстве для оптимизации минерального питания возделываемых культур. Благодаря генетическому контролю выявляются биологические потребности различных сельскохозяйственных растений в питательных элементах, через воздействие экологического фактора можно судить о реальном обеспечении физиологически обусловленных потребностей культуры в конкретных условиях произрастания. Детальнее об этом будет сказано в главе 7.

Экологический фактор только в противопоставлении генетическому контролю можно рассматривать как нечто единое по структуре и направлению воздействия. На самом же деле колебания в элементном химическом составе зависят от многих условий среды прямо или косвенно, иног-

да в противоположном направлении, влияющих на содержание того или иного элемента в веществе растений. Наибольшее влияние на содержание подвижных соединений в почве оказывают реакция среды (рН), окислительно-восстановительные условия, наличие тонкодисперсных частиц, количество и качественный состав гумуса.

Изменения в реакции среды могут привести к понижению концентрации одного питательного элемента и возрастанию другого, о чем свидетельствуют данные Е. Труога [Truog, 1960], рис. 2.

Для наиболее часто встречающегося в почвенном покрове диапазона рН — от 6,0 до 8,0 — характерна высокая подвижность макроэлементов (см. рис. 2). Увеличение растворимости питательных элементов усиливает их поступление в растения, наличие прямой зависимости здесь очевидно. Растворимость же микроэлементов неодинаковая: она резко уменьшается при переходе из кислого интервала в щелочной. Отсюда следует, что в почве с нейтральной или слабощелочной реакцией среды пониженная растворимость микроэлементов будет вызывать не только уменьшение их содержания в растениях, что само собой разумеется, но и способствовать концентрированию макроэлементов из-за заторможенности в условиях микроэлементного дефицита продукционного процесса.

Определенное влияние на уровень содержания химических элементов в растениях могут оказывать окислительно-восстановительные условия.

В отличие от рН окислительно-восстановительный потенциал (Еh) в почвах подвержен значительным колебаниям в течение вегетационного периода преимущественно из-за резких изменений в водном режиме. Диапазон приемлемых для жизнедеятельности растений Еh простирается от 350 до 750 мВ. Однако возможны ситуации, когда при избытке в почве влаги (после сильного дождя, обильного полива) величина Еh опускается за указанный нижний предел, способствуя развитию восстановительных условий.

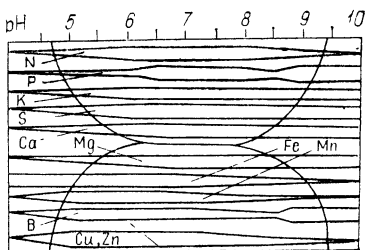


Рис. 2. Растворимость химических элементов в зависимости от рН.

В почве существуют многочисленные окислительно-восстановительные системы, компонентами которых являются макро- и микроэлементы: $\text{Fe}^{3+} - \text{Fe}^{2+}$, $\text{Mn}^{4+} - \text{Mn}^{2+}$, $\text{NO}_3 - \text{NO}_2 - \text{NH}_3$, $\text{SO}_4 - \text{H}_2\text{S}$, $\text{PO}_4 - \text{PH}_3$, $\text{Cu}^+ - \text{Cu}^{2+}$, $\text{Co}^{2+} - \text{Co}^{3+}$ [Зырин, Орлов, 1964]. При резком снижении Eh увеличивается подвижность одних питательных элементов и уменьшается — других. В частности, переходя в закисную форму, становятся очень подвижными и потому обильными в почве железо и марганец и, напротив, из-за задержки процесса нитрификации возникает дефицит нитратного азота.

При низких Eh сульфаты переходят в сульфиды, часть улетучивается из почвы в атмосферу в виде сероводорода. Аналогичным путем — восстановлением фосфатов до фосфония — происходит, по-видимому, превращение фосфора. Поскольку растения способны усваивать из почвы только окисленные формы фосфора и серы, становится очевидным, что при сдвиге Eh в восстановительную сторону у растений могут возникать затруднения с питанием этими элементами, с формированием нормального химического состава.

Основываясь на расчетах А. И. Перельмана [1968], макро- и микроэлементы по степени их подвижности в зависимости от окислительно-восстановительных условий можно классифицировать следующим образом: подвижными в любой обстановке будут хлор и бор, а также натрий, кальций, магний; невысокую подвижность во всем диапазоне Eh показывают калий и фосфор; цинк, медь, молибден подвижны преимущественно в окислительной среде, тогда как кобальт — в восстановительной.

Таким образом, элементный химический состав растений, будучи генетически запрограммированным и потому относящимся к величинам константным, определяет постоянный спрос растений на тот или иной элемент, который должен удовлетворяться за счет запасов среды обитания. В силу того, что отношения между спросом и предложением очень редко бывают гармоничными, дефицит и избыток химических элементов в среде оказывают влияние на стабильность элементного химического состава, причем избыток воздействует, по-видимому, в большей степени, чем дефицит. Возникающий в этих случаях в элементном химическом составе, образно говоря, экологический шум представляет практический интерес.

ПОСТУПЛЕНИЕ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В РАСТЕНИЕ, ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В НЕМ

В последние годы появились работы, в которых обобщен накопленный материал по поступлению в растение химических элементов из почвы, их транспорту и размещению [Салаяев, 1969; Сытник и др., 1972; Кларксон, 1978; Epstein, 1972; Ion transport..., 1975; и др.]. В трактовке основных положений у перечисленных авторов много общего, что свидетельствует о близости взглядов на проблему и облегчает таким образом использование достижений физиологии для объяснения вопросов, затронутых в данной книге. При обсуждении отдельных явлений и факторов привлекались дополнительно другие источники.

Основным, чаще всего единственным, источником минеральных веществ для растений служит почва. Генетически контролируемые потребности растения определяют линию его поведения: при дефиците элементов питания усиливается растворяющая деятельность корней или с их помощью осваивается новый объем почвы, при избытке — задерживается поступление питательных веществ.

Питательные вещества из почвы в корни поступают преимущественно в форме ионов, присутствующих или в растворе, или адсорбированных частицами. Поглощение ионов осуществляет главным образом молодая (растущая) часть корней. Имеется несколько путей, обеспечивающих постоянство контактирования корней с элементами питания. Во-первых, это достигается благодаря активному поиску необходимых ионов самим растением — увеличению длины корней и освоению новой толщи почвы. Так осуществляется перехват элементов питания. Во-вторых, ионы поступают в корни с массовым потоком, возникающим в почве в результате транспирации воды растениями. В-третьих, ионы передвигаются из почвы в сторону корней диффузионно по градиенту концентрации.

Долевое участие каждого из перечисленных путей доставки ионов к корням в зависимости от обстоятельств, по-видимому, может существенно меняться. Один из возможных вариантов был продемонстрирован (табл. 6) С. А. Барбером [Barber, 1966]. Данные табл. 6 показывают, что доставка многих элементов-биофилов к корням

Таблица 6

Количество элементов питания, доставляемых к корням кукурузы разными путями, кг/га (почва — хорошо удобренный суглинок, pH 6,8)

Элемент	Общее количество	В том числе		
		перехват корнями	с массовым потоком	путем диффузии
P	39	1	2	36
K	135	4	35	96
Ca	231	66	175	—
Mg	121	16	105	—
Fe	0,80	0,10	0,53	0,17
Mn	0,23	0,10	0,05	0,08
Zn	0,23	0,10	0,13	—
Cu	0,16	0,01	0,15	—
B	0,07	0,02	0,05	—

Примечание. Диффузная доставка допускалась в том случае, когда перехват корнями и массовый поток не обеспечивали потребности растений в элементе.

образующиеся при диссоциации углекислоты — конечного продукта в процессе дыхания.

Транспорт ионов питательных веществ в растении начинается после того, как они попадут в оболочку эпидермальных клеток. Частично ионы поглощаются клетками корня, чтобы обеспечить процесс метаболизма, основное же количество перемещается в надземные органы.

Как известно, корневая система растет и обновляется в течение всей жизни растений. Функции корней многообразны. В клетках корня, в частности, осуществляется синтез многих органических соединений, для чего привлекаются поступающие из почвы ионы всех элементов-биофилов. Синтезированные вещества используются в самом корне, а также транспортируются (например, аминокислоты) в надземные органы.

Метаболические потребности в элементах питания в корне удовлетворяются за счет ионов свободного пространства, обменно адсорбированных клеточными оболочками (катионы) или мигрирующих с восходящим током влаги (анионы, катионы). Чтобы попасть из свободного пространства в клетку, ионам необходимо преодолеть

осуществляется преимущественно массовым потоком. Однако это возможно только при их значительном содержании в почвенном растворе. Если почвенный раствор беден элементами питания, что бывает часто, роль двух других механизмов доставки возрастает. Происходит обмен ионами между клетками эпидермиса и частями почвы. Обмен может происходить или непосредственно между поверхностями клетки и частицы (перескок адсорбированных ионов), или в результате перехода ионов в почвенный раствор. Обменным фондом у корней служат ионы H^+ и CO_3^{2-} ,

плазмалемму—мембрану, обладающую избирательными свойствами. Благодаря этим свойствам приоритет в перемещении получают элементы-биофилы. Транспорт ионов в клетку становится возможным благодаря возникновению на плазмалемме электрохимического потенциала. Потенциал, обычно отрицательный, генерируется разницей в концентрации и величине заряда ионов на внутренней и внешней сторонах мембраны. Катионы (NH_4^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} и другие, кроме K^+) втекают в клетку пассивно (без затраты метаболической энергии), анионы (NO_3^- , H_2PO_4^- , Cl^- , SO_4^{2-} и др.) накачиваются в нее активно (с затратой энергии). Поступившие в клетки корня ионы могут перемещаться по симпласту диффузно по градиенту концентрации, возникающему вследствие метаболических процессов. Если в клетке ощущается избыток ионов, он активно перекачивается тонопластом в вакуоль. По мнению Д. Б. Вахмистрова [1966а], вакуолярный тупик позволяет клеткам корня регулировать транспорт ионов в ксилему.

По ксилеме из корня в надземные органы к местам свершения основных жизненных функций перебрасывается, как было отмечено выше, большая часть ионов. При радиальном, от эпидермальных клеток до трахеальных элементов ксилемы, движении в ионном потоке происходят существенные преобразования. Дело в том, что, попав в апопласт и направляясь к ксилеме, химические элементы встречают так называемый пояс Каспари. Он состоит из одного слоя клеток, в оболочке которых имеется субериновая перемычка. Перемычка перекрывает ионам дальнейший путь по апопласту, направляя их в симпласт. Это означает, что легкая миграция всех ионов по свободному пространству должна смениться их избирательным поглощением клеточными мембранами. В ксилему таким образом будут попадать преимущественно физиологически важные химические элементы и в пропорциях, более благоприятных для процессов метаболизма. Иными словами, балластные и избыточные ионы будут задерживаться корнями. Однако возможности корней в этом отношении не беспредельны и при повышении содержания ионов какого-либо химического элемента в среде их излишнее поступление в ксилему становится все более вероятным.

Наглядной иллюстрацией транспорта ионов в корне может служить схема (рис. 3), составленная М. Ф. Даниловой [1974]. В ней показаны не только наиболее вероят-

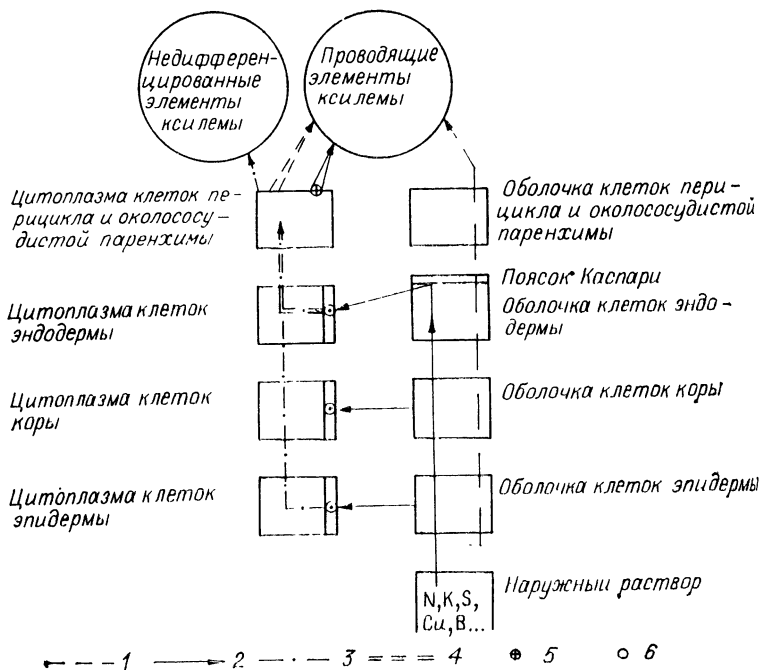


Рис. 3. Возможные пути и механизмы передвижения веществ в корне.

1 — непрерывное свободное пространство до ксилемы; 2 — диффузия по апопласту; 3 — движение по симпласту, метаболизация веществ в клетках; 4 — пассивное втекание раствора в сосуды ксилемы; 5 — насос (активная секреция веществ в ксилему); 6 — мембранный транспорт.

ные пути перемещения ионов, но и названы механизмы, обеспечивающие перемещение.

Количественный учет питательных веществ в системе почва — корень представляет технически трудно выполнимую задачу. Поэтому особый интерес вызывают данные о содержании некоторых элементов питания в ризосфере корня и в его основных тканях, полученные К. Тэном и др. [Tan, Noramornbodi, 1981] с помощью электронного микролучевого анализатора. Часть из них представлена в табл. 7.

Авторы исследования пришли к заключению, что насыщенность почвы фосфором, калием и кальцием меньшая, чем растительной ткани. Содержание же магния в почве более высокое, чем в корне. Наибольшие концент-

Т а б л и ц а 7

Концентрация элементов питания в интерфазе почва—корень арахиса (среднее из 3 определений), мг/кг

Расстояние от корня, мм	P	K	Ca	Mg
0,40	458	894	1 316	2589
0,30	585	1 989	5 349	2547
0,20	1441	2 038	5 072	2654
0,10	1495	4 270	5 029	3120
0,05	1460	4 068	3 769	1420
В эпидермисе	2080	10 291	13 657	2112
В коре	2166	18 675	7 105	2351
В эндодерме	2315	12 154	8 712	2118
В ксилеме	2256	13 347	2 439	2129

рации кальция обнаруживаются в эпидермисе, калия — в коре. Выявлена тенденция увеличения количества фосфора от клеток эпидермиса к сосудам ксилемы. Распределение магния в корне, считают авторы, выравненное.

Попав в ксилему, ионы частично адсорбционно задерживаются ее клеточными оболочками (это относится к катионам), частично расходуются на поддержание жизнедеятельности тканей стебля, основной же поток направляется в листья. В ксилемном соке поднимающиеся к листьям химические элементы находятся в различных формах. Калий и натрий передвигаются, по-видимому, исключительно в ионной форме, сера — в виде сульфата, фосфор, как полагает Э. Боллард [Bollard, 1960], — в виде фосфорилхолина. Что же касается азота, то имеются данные [Ivanko, Inguerson, 1971], указывающие на преобладание в ксилемном соке азота органических соединений, преимущественно аминокислот; меньшая часть элемента присутствует в виде нитрат-иона. О том, в какой форме находятся металлы, высказываются различные суждения: по мнению Э. Болларда [Bollard, 1960] и Дж. Ф. Сатклиффа [1964], основная масса катионов представлена свободными ионами. Л. Стьюарт [Stewart, 1963] же считает, что металлы-микроэлементы передвигаются с ксилемным соком исключительно в форме хелатов.

В связи с результатом исследований Стьюарта следует вспомнить, что в свое время высказывалось предположение [Winter, 1952] о том, что на богатой гумусом почве растения не испытывают дефицита в микроэлементах по-

тому, что в ней постоянно продуцируется большое количество органических веществ с хелатирующими свойствами. Закомплексованные ими металлы-микроэлементы, по представлениям Винтера, получают возможность беспрепятственного (без адсорбирования или осаждения) движения вверх по ксилеме.

Как показывают исследования, концентрации макро- и микроэлементов в пасоке растений очень небольшие: калия, например, обнаружено около 20, кальция 2,0—2,5 мМ [Jarvis, House, 1970], меди — от следов до 14 мМ [Loneragan, 1981]. Насыщенность пасоки элементами питания непостоянная, она существенно зависит от концентрации этих элементов в среде, от скорости транспирации [Russel, Shorrocks, 1959]. Судя по данным этих авторов (табл. 8), различные растения одинаково реагировали на изменение концентрации фосфора в растворе: при прорастании на среде с малым содержанием фосфора в пасоке происходило относительное накопление этого элемента, при обильном же содержании фосфора в среде концентрационный эффект не проявлялся. Аналогичные результаты были получены А. Уоллесом [1966] в опытах с фасолью. При слабой транспирации по сравнению с интенсивной насыщенность ксилемного сока фосфором, как показывают данные табл. 8, во много раз увеличивается. Подобная же картина наблюдалась в опытах с другими элементами. Обнаруженные факты свидетельствуют об

Т а б л и ц а 8

Содержание ионов фосфора в пасоке растений в зависимости от скорости транспирации и концентрации соли в растворе

Концентрация в растворе, мг/л	Растение	Соотношение между концентрацией иона в пасоке и растворе	
		интенсивная транспирация	слабая транспирация
0,1	Ячмень	12,0	156,0
0,1	»	24,0	108,0
0,1	Подсолнечник	34,0	145,0
0,1	»	11,0	50,0
31,0	Ячмень	1,1	3,3
31,0	»	0,6	2,3
31,0	Подсолнечник	0,6	1,4
31,0	Ячмень	0,5	0,9

определенной независимости потока минеральных веществ от тока транспирационной влаги, направляющихся из корня в надземные органы.

В листьях ионам вновь предстоит переход из апопласта в симпласт и, как следствие,— очередное избирательное поглощение химических элементов на этот раз фотосинтезирующими клетками. Избыточные и балластные ионы в этом случае остаются в свободном пространстве тканей листьев. Часть их все же в состоянии преодолеть плазмалемму, однако в цитоплазме ионы не накапливаются в большом количестве: клетки листьев все время регулируют их концентрацию, активно перекачивая лишнее в вакуоль. Более того, возможен сброс избыточных ионов во флоэму, и тогда они вместе с ассимилятами поступают в корни, а из них или выделяются в среду, или начинают вновь движение в надземные органы.

В случае, когда концентрация ионов в листьях не вызывает негативных явлений, растительный организм переходит в репродуктивную фазу своего развития — формирования плодов и семян. Это влечет за собой передислокацию некоторых химических элементов: отток их (N, P, K, S) в плоды и семена или, напротив, накопление (Ca, Fe, Mn, Zn, B) в стебле и старых листьях [Сабинин, 1955]. При этом, однако, избыточные ионы, присутствующие в вегетативных органах, в репродуктивные не поступают.

Удивительное постоянство содержания химических элементов в репродуктивных органах отмечалось не раз. По нашему мнению [Ильин, 1975], элементный химический состав семян находится под сильным генетическим контролем, и соотношение в нем химических элементов соответствует потребностям проростка—гетеротрофа. Ослабленное влияние геохимической среды в данном случае объясняется относительной разобщенностью [Курсанов, 1976] ксилемного (переносящего химические элементы почвы) и флоэмного (несущего ассимиляты) потоков. В этом явлении, надо полагать, заложен глубокий биологический смысл: растительный индивидуум как бы стремится передать наиболее точно сведения о содержании необходимых элементов питания следующей генерации. Это достигается косвенным путем: формированием в семени требуемых пропорций элементов питания, которые в состоянии затем поддерживать в молодом растении биохимические реакции, присущие генотипу.

Т а б л и ц а 9

Содержание элементов-биофилов в клеточных структурах пшеницы [Оболенская и др., 1969 г.], мг/kg сухой массы фракции

Элемент	Содержание во фракциях клеточных структур			
	цитоплазма	ядра	пластиды	митохондрии
P	7 160	4680	6330	2940
K	17 800	6360	5040	3070
Ca	3 010	2120	2220	990
Mg	5 800	2700	3090	1140
Na	230	200	140	100
Fe	20	159	146	62
Mn	126	75	105	56
Zn	51	20	25	16
Cu	15	10	09	09
B	162	52	59	21
Mo	6	1	3	1

Поглощенные клеткой элементы-биофилы в соответствии со своей функциональной ролью перераспределяются по клеточным компартментам: Поддержание нужных пропорций химических элементов осуществляется органеллами, видимо, благодаря избирательной деятельности их мембран. Имеющиеся данные о перераспределении элементов минерального питания внутри клетки пока немногочисленны и отчасти противоречивы, что обусловлено методическими трудностями в работе.

Как было установлено Л. И. Оболенской и В. В. Бузюкиной [1969], табл. 9, а также А. Д. Хо-

менко [1972], табл. 10, содержание элементов-биофилов в органеллах может быть существенно различным. Наиболее обогащена многими макро- и микроэлементами цитоплазма. Особенно заметно накопление в ней калия, магния, бора и молибдена. Напротив, концентрация железа здесь наименьшая, этот элемент транспортируется главным образом в ядра и пластиды. В ядрах содержится

Т а б л и ц а 10

Содержание химических элементов в ткани и органеллах листьев сахарной свеклы (усредненные данные) [Хоменко, 1972]

Объект исследования	N	P	K	Na
Ткани, мг/kg абс. сух. в-ва	91 700	10 000	33 150	24 380
Ядр, мг/kg сырого в-ва	64 650	4 190	9 360	9 200
Хлоропласты, мг/kg сырого в-ва	32 400	2 090	7 800	6 900
Митохондрии, мг/kg сырой массы	—	2 090	4 680	3 450

также повышенное количество калия и натрия. Среди изученных органелл наименее насыщенными элементами-биофилами оказались митохондрии.

Особого рассмотрения заслуживает вакуоль — важная структурная единица клетки, занимающая до 90% ее объема. Содержимое вакуоли, как полагают [Нобел, 1973], представляет собой довольно простой водный раствор, в котором присутствуют неорганические ионы, карбоновые кислоты (реже сахара и аминокислоты), токсические вещества. К основным функциям вакуоли относят поддержание клетки в тургесцентном состоянии благодаря высокой концентрации осмотически активных компонентов, ее также рассматривают как место выведения и хранения избыточных ионов, токсических продуктов, запасных метаболитов. Накопление минеральных компонентов в вакуоли, по-видимому, осуществляется за счет работы локализованной в тонопласте системы переносчиков ионов и ионных насосов, начинающей интенсивную деятельность при повышенном поступлении ионов в клетку [Laties, 1969]. В этом случае проявляется, надо думать, защитная функция вакуоли, заключающаяся в поддержании в цитоплазме нормального для метаболических процессов диапазона концентраций химических элементов. Вместе с тем насыщенность вакуолярной жидкости ионами не может значительно превышать их концентрацию в цитоплазме из-за возможных неблагоприятных осмотических эффектов — потери цитоплазмы тургора и увеличения на нее давления со стороны вакуоли.

Поступившие в растение элементы минерального питания находятся в различных состояниях: в растворе, в адсорбированном виде, в составе кристаллов, в структуре биополимеров. Форма нахождения элемента определяется той ролью, какую он выполняет в растении. Азот, например, в основном представлен органической формой, тогда как калий, напротив, присутствует в виде ионов.

В нормальных условиях в составе биополимеров (белки, нуклеиновые кислоты) сосредоточена основная часть минеральной компоненты. Как отмечают Л. П. Захарова и Т. М. Удельнова [1977], в комплексных соединениях (носитель — белок) концентрируется огромное количество микроэлементов-металлов, превосходящее их среднее содержание в растениях в сотни и даже тысячи раз. Менее значителен в количественном отношении постоянно обновляющийся резерв мобильной формы элементов-био-

филов, призванный вещественно поддерживать процесс биосинтеза. Состав мобильной формы достаточно разнообразный. Это и ионы раствора, и адсорбированные ионы, и элементы питания, непрочно закрепленные в органическом веществе.

Мобильная форма — источник химических элементов для метаболических реакций, в частности для формирования различных белковых структур. Благодаря наличию мобильной формы создается и поддерживается градиент концентраций между центрами синтеза и их окружением. Возникновение такого градиента С. Э. Шноль [1979] рассматривает как важный этап в развитии живого. Поскольку для роста и развития растительных организмов требуется постоянный приток элементов минерального питания, возникает проблема противогradientного перемещения ионов. Один из мыслимых способов решить ее, по мнению цитированного автора, — связывание поступающих ионов в кинетически (осмотически) неактивные комплексы или использование их в химических процессах, как это и наблюдается в природе.

В среде с высокой концентрацией любого химического элемента его избыточное поступление в растения неизбежно. Избыток ионов или транспортируется в отдаленные от метаболических центров зоны (например, перекачивается в вакуоль), или включается в состав труднорастворимых веществ. Основное назначение этих процессов — обеспечить благоприятное для деятельности клетки содержание ионов. Как считают П. Прево и М. Олланье [1964], присутствие химических элементов в различных формах можно рассматривать как результат деятельности буферных систем, позволяющих растениям лучше приспособляться к изменениям геохимической среды. Если обильное снабжение растений каким-либо ионом сменился недостаточным, буферные системы будут способствовать оттоку этого иона к центрам метаболизма из мест аккумуляции.

Не исключено, что существование в растениях некоторых форм элементов питания необходимо и для решения транспортной проблемы. Считается, например, что в хелатной форме микроэлементы-металлы свободнее передвигаются из корней в надземные органы. Хелатирование предохраняет металлы от осаждения. Избежание потерь микроэлементов тем более необходимо, поскольку их содержание в почвенном растворе ничтожно мало.

Сведений о формах и их соотношении в растениях немного. Экспериментальный материал у разных авторов получен различными методами (использовались разные экстрагенты) и потому трудносопоставим. Сравнение затрудняется еще и потому, что на концентрацию в растении той или иной формы (прежде всего ионной) большое влияние оказывают условия проведения опыта (гидротермический и световой факторы, обеспеченность элементами питания и т. д.), иными словами, направленность и интенсивность метаболических реакций. Поэтому унификация имевшихся в нашем распоряжении данных (найденных преимущественно в отечественной литературе) была возможна лишь в самом общем виде. При ее выполнении учитывалась прочность связи элементов-биофилов с органическими компонентами растительной клетки (рис. 4). Самая мобильная форма — ионная. За ней следует непрочносвязанная форма, объединяющая элементы-биофилы, извлеченные разными экстрагентами (главным образом растворами солей и кислот). Эта форма включает обменно-фиксированные и непрочнозакомплексованные ионы, ионы труднорастворимых минеральных солей. То, что не извлекалось указанными выше растворителями, составило форму прочнозакрепленных элементов-биофилов. Эта форма частично извлекается экстрагентами с высокой хелатирующей способностью, частично же остается недоступной, будучи структурной компонентой биополимеров.

Соотношение форм у разных химических элементов неодинаковое. Для азота и серы характерно преобладание прочносвязанной формы, тогда как калий и натрий присутствуют в растениях главным образом в виде ионов. Почти отсутствуют в проч-

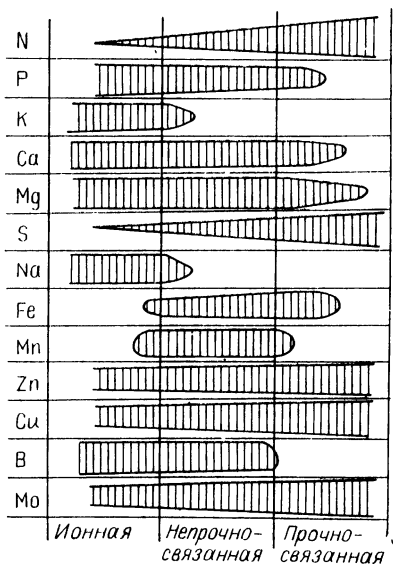


Рис. 4. Сравнительное содержание разных форм элементов-биофилов в растениях.

носвязанной форме бор и марганец. Эта же форма не является господствующей для кальция, магния и фосфора. Медь, цинк и молибден в основном связаны с органическими соединениями, причем их связь преимущественно прочная.

В качестве органических агентов, закрепляющих элементы-биофилы, выступают белки, нуклеиновые кислоты, органические кислоты, полисахариды. Метаболический обмен, как известно, предполагает не только синтез, но и распад органических веществ. В последнем случае вероятен переход элементов из одной формы в другую — из более закрепленного состояния в менее закрепленное. Подобные реакции метаболизма растение использует для реутилизации элементов-биофилов, для их переброски из органов (зоны) с затухающей жизнедеятельностью в органы (зону), где обменные процессы начинают интенсивно развиваться. Способность химического элемента к реутилизации можно рассматривать как его повышенную подвижность в растении. С этой точки зрения подвижными элементами будут N, P, K, Na, Mg, S, малоподвижными — Ca, Fe, Mn, Zn, Cu, B и др. Благодаря способности к реутилизации возникает круговорот некоторых элементов-биофилов, который обеспечивает, по мнению А. Д. Сабинина [1955], единство растения как целого.

Поглощенные химические элементы распределяются в организме растения неравномерно, что обусловлено физиологической ролью каждого из них, спецификой биохимических процессов в различных частях растения, концентрацией ионов в питательной среде. Иллюстрацией неодинаковой насыщенности тканей различных органов (частей) могут служить данные, полученные в нашей лаборатории А. А. Трейман [1981]. Эти данные (табл. 11) свидетельствуют о том, что на рубеже вегетативной и репродуктивной стадий развития (фаза цветения) наиболее насыщены основными элементами питания (N, P, K, S) зеленые листья и колосья, тогда как повышенные концентрации Ca, Mg и большинства микроэлементов свойственны старым листьям и нижней, т. е. более старой, половине стебля.

Преобладание определенных элементов — Ca, Mg, Fe, Mn, B, Zn в старых частях можно объяснить их слабой реутилизацией в процессе роста и развития организма, и о них в свое время А. Д. Сабинин [1955] писал как о малоподвижных. Однако в полученных данных можно уви-

Содержание макро- и микроэлементов в органах (частях) яровой пшеницы, мг/кг абс. сухой массы *

Орган (часть) растения	N	P	K	Ca	Mg	S	Fe	Mn	Zn	Cu	B	Mo
<i>Цветение</i>												
Колосья	26 900	3900	13 000	1 500	1 100	1200	55	31	31	2,8	5,9	0,40
Листья зеленые	30 000	2600	25 600	9 200	2 700	3600	353	84	18	5,6	9,8	1,64
Листья старые	11 400	1300	13 500	13 000	2 900	2800	3444	174	25	5,6	23,2	1,08
Стебли (верхняя часть)	20 900	2800	21 700	1 700	1 400	1500	39	39	20	4,0	4,4	0,48
Стебли (нижняя часть до 2-го узла)	13 000	1900	20 900	900	600	1500	72	25	8	1,6	4,4	0,52
Корни	16 900	1500	12 800	2 500	600	2000	392	34	17	2,3	5,5	0,52
<i>Восковая спелость</i>												
Зерно	26 000	5100	6 000	700	1 600	1400	67	48	37	5,5	2,2	0,51
Полова	11 800	2000	8 000	2 500	500	1000	128	38	11	1,4	4,3	0,16
Солома	10 000	1400	17 300	2 100	800	1600	80	21	11	1,4	3,8	0,23
Листья старые	19 400	2400	5 100	19 100	19 800	1500	2506	154	39	6,4	23,0	0,54
Корни	14 700	1000	11 100	5 200	600	2000	716	43	15	5,9	4,4	0,75

* Полевой опыт, почва — чернозем оподзоленный среднесуглинистый.

деть еще и другое: большую потребность в перечисленных элементах в начале онтогенеза и (или) повышенное количество их ионов в почве в это время. Об обоснованности такого предположения свидетельствуют материалы наших исследований [Ильин, 1973; Ильин, Степанова, Трейман, 1977], в которых отмечается весенне-раннелетний пик в содержании подвижной формы микроэлементов, а также усиленное потребление некоторых из нереутилизируемых макро- и микроэлементов в начальный период развития растений.

При обильном содержании элементов-биофилов в среде в их распределении по органам растений отмечается характерная закономерность: наиболее насыщен элементами корень, наименее — репродуктивный орган (орган запасаания ассимилятов). Листья и стебель занимают промежуточное положение. Это явление можно объяснить наличием у растений защитного механизма неспецифической природы, эффективно работающего в условиях повышенных концентраций и защищающего основные метаболические центры от избытка ионов. Подробнее оно будет рассмотрено в главе 5.

Подводя итог изложенному в главе материалу, следует отметить следующее.

Поступающие из почвы в корень ионы для продвижения в надземные органы вынуждены переходить из-за наличия в эндодерме заградительного пояска Каспари из апопласта в симпласт. При этом начинает действовать механизм избирательного поглощения: приоритет при переходе отдается физиологически важным химическим элементам. В случае повышенного содержания химического элемента в среде поясок Каспари является барьером для дальнейшего транспорта избыточных ионов, а коровая ткань служит их вместилищем.

Ионы, транспортируемые по ксилеме, прежде чем попасть в клетку листа, вновь подвергаются на цитоплазматической мембране качественно-количественному контролю: к центрам метаболической деятельности пропускаются прежде всего жизненно необходимые и по возможности в требуемом количестве. Избыточные ионы в клетке переводятся в вакуоль.

Благодаря довольно полной разобщенности флоэмного и ксилемного тока веществ наиболее тщательно генотипические пропорции химических элементов поддерживаются в репродуктивных органах (органах запасаания асси-

миллиатов), что, вероятно, является эволюционным приспособлением для защиты проростка—гетеротрофа от излишних минеральных компонентов и косвенным способом передачи информации о видовых особенностях элементного химического состава.

Глава 5

ЭЛЕМЕНТНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ ПРИ ДЕФИЦИТЕ И ИЗБЫТКЕ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В СРЕДЕ

Растениям приходится осваивать геохимические ниши земной поверхности с неодинаковым содержанием подвижных соединений химических элементов в почве, в том числе физиологически необходимых. Вероятность возникновения при этом неблагоприятных с точки зрения обеспеченности растений элементами питания ситуаций возросла во много раз в связи со становлением и развитием земледелия. Выращивание культур в не свойственных их предкам условиях стало обычным делом, а несбалансированность минерального питания — привычным явлением. В настоящее время несбалансированность минерального питания в основном определяется истощением почвенных запасов и все возрастающими в связи с ростом урожаев потребностями сельскохозяйственных культур в питательных элементах. Для ее устранения или смягчения широко используются удобрения, призванные восполнить нехватку в почве дефицитных питательных веществ.

Однако из-за неправильного использования минеральных удобрений, что еще нередко встречается, возможно создание в почве избыточных концентраций питательных элементов, что также ведет к дисбалансу в питании и к диспропорциям в элементном химическом составе растений. Источники появления избыточных ионов в почве—промышленность и транспорт, которые загрязняют среду малораспространенными в природе (и потому потребляемыми растениями в мизерном количестве) химическими элементами. Такая среда рассматривается опасной для живых существ.

Таким образом, при возделывании культурных растений приходится иметь дело с широким спектром агрохи-



Рис. 5. Идеальная диаграмма роста растений как функция концентрации питательного элемента.

[Smith, 1962], представлена на рис. 5. В ней хорошо передан физиологический смысл выделенных диапазонов концентраций. Что касается частоты встречаемости каждого из этих диапазонов, то, как свидетельствует обширный агрохимический материал, земледельцу приходится чаще всего сталкиваться с умеренным дефицитом питательных веществ. Значительно реже встречаются почвы с их острым дефицитом и тем более с избытком. Здесь следует сделать оговорку: отнесение почв к необеспеченным элементам питания в большей мере выражает хозяйственную позицию человека, чем биологические потребности выращиваемых растений. Действительно, для удовлетворения нужд человеческого общества в продукции растениеводства требуются несравненно более высокие урожаи, чем это необходимо для существования ботанических видов. Вероятность произрастания растений в диапазоне токсических концентраций некоторых химических элементов в последнее время увеличивается в связи с поступлением в окружающую среду отходов производства.

Рассмотрим подробнее влияние различной концентрации химических элементов среды обитания на их поступление и распределение в растениях, на особенности формирования при этом элементного химического состава.

ВЛИЯНИЕ ДЕФИЦИТА ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ НА ЭЛЕМЕНТНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ

Между поглощением питательных веществ в процессе развития растений и нарастанием фитомассы найдены определенные зависимости. Для зерновых культур, например,

мических условий — от резкого дефицита в почве элементов питания до их избытка. Это обстоятельство нашло отражение в схемах П. Прево и М. Олланье и П. Ф. Смита, показывающих зависимость между ростом (величиной урожая) и концентрацией в среде питательных веществ. «Идеальная диаграмма» такой зависимости, по Р. Ф. Смигу

их смысл наглядно передают кривые рис. 6. Начиная с фазы кущения и кончая фазой колошения, наблюдается синхронизированное увеличение биомассы растений и суммарного количества извлеченных из почвы элементов питания. Наибольшая синхронизация роста и поглощения возможна в благоприятных условиях произрастания при сбалансированном питании, когда полная обеспеченность макро- и микроэлементами стимулирует продуктивный процесс, а вновь создаваемые ткани гарантируют использование поглощаемых питательных веществ в метаболических процессах.

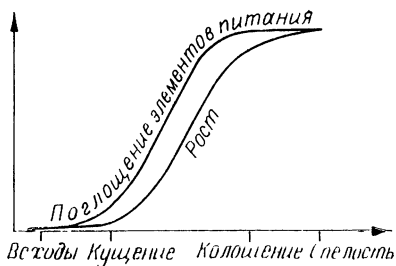


Рис. 6. Рост зерновых культур и поглощение элементов питания.

В этом состоянии (назовем его состоянием гармоничного питания) наиболее полно проявляется истинная потребность различных видов растений в том или ином химическом элементе. Создающиеся при этом концентрации и возникающие соотношения химических элементов генетически обусловлены, и в современной биологической литературе их рассматривают как генотипический признак. Если исходить из ранее приводимых (табл. 1) усредненных данных о содержании химических элементов в растительной массе, то соотношения между ними округленно будут выглядеть следующим образом:

N—3250	Si—900	Zn—4
P—360	S—475	Cu—1
K—2600	Cl—1400	B—2
Na—1400	Fe—90	Mo—0,1
Ca—1300	Mn—10	Co—0,05
Mg—450		

Соотношения между химическими элементами у разных систематических групп растений различаются. Для пшеницы, например, метаболически благоприятными можно считать такие пропорции макро- и микроэлементов в надземной вегетирующей массе:

N—5500	Fe—50
P—650	Mn—10
K—6000	Zn—6
Ca—1100	Cu—1
Mg—450	B—1
S—300	Mo—0,2

В естественных условиях гармоничное питание, т. е. благоприятное по пропорциям между питательными веществами и количественно достаточное для нормального развития растений, наблюдается редко. Практика земледелия показывает, что наиболее часто дефицитными элементами являются азот и фосфор, реже — остальные. Нехватка в питании какого-либо физиологически важного элемента тормозит усвоение растением других питательных веществ, уменьшает интенсивность продукционного процесса. На это обстоятельство обратил внимание в середине прошлого столетия Юстус Либих, который писал: «Элемент, полностью отсутствующий или не находящийся в нужном количестве, препятствует прочим питательным соединениям произвести их эффект, или, по крайней мере, уменьшает их питательное действие» [цит. по Прянишникову, 1952, с. 68].

Для устранения дефицита некоторых элементов питания в почве или повышения уровня концентраций питательных веществ вообще применяются удобрения. Однако, несмотря на очевидные успехи в области физиологии питания растений, согласно которым по меньшей мере 15 химических элементов являются совершенно необходимыми для метаболических процессов, в сельскохозяйственном производстве до сих пор основное внимание уделяется только трем из них — азоту, фосфору и калию. Такое одностороннее использование азотных, фосфорных и калийных удобрений при все возрастающем объеме их производства может привести и, по-видимому, кое-где привело к переходу в разряд дефицитных иных элементов питания, в частности микроэлементов.

Наблюдаемое при повышающихся дозах азота, фосфора и калия постепенное снижение и затем прекращение прироста биомассы обусловлено разными причинами. Выход продукционного процесса «на плато», если он не вызван неблагоприятными гидротермическими и световыми условиями или исчерпанием урожайных возможностей сорта, следует рассматривать как проявление дефицита иных, нежели N, P, K, элементов питания. Острый дефицит какого-нибудь из них не позволяет растениям благополучно пройти весь цикл онтогенеза, они погибают в основном в начале своего развития. При умеренном дефиците растения в состоянии пройти репродуктивную фазу, однако потенциальные возможности продукционного процесса у вида (сорта) не реализуются. Лишь в ус-

ловиях оптимального питания имеет место нормальное течение всех метаболических процессов, максимальное накопление биомассы (в том числе и товарной продукции), успешное прохождение растениями всего цикла развития. Происходит взаимное стимулирование двух процессов: гармоничное и в требуемом количестве питание обеспечивает интенсивный рост и нормальное развитие растений, интенсивный же продукционный процесс вызывает энергичное поглощение питательных веществ.

О том, что несбалансированный режим питания нарушает физиологические процессы и биохимические реакции и, как следствие этого, падает урожай и ухудшается его качество, известно давно и на сей счет имеется большое число публикаций. Установлено, например, что при недостатке азота продукционный процесс ослаблен, белковистость семян понижается. То же самое возможно при остром дефиците молибдена. Нехватка фосфора подрывает энерговооруженность клетки, нарушает ритм и направление метаболических процессов, снижает прирост биомассы, ведет к появлению в ней промежуточных продуктов метаболизма и накоплению неусвоенных минеральных компонентов. В отечественной литературе имеются сводки, охватывающие советские и зарубежные работы, в которых описываются последствия дисбаланса в питании растений вследствие дефицита различных макро- и микроэлементов [Шейве, 1960; Катыльмов, 1965; Школьник, 1974]. Заинтересованный читатель найдет в них ответы на многие возникшие вопросы.

Нас же среди различных эффектов, вызываемых неодинаковым уровнем питания, в первую очередь будет интересовать содержание химических элементов в растительном веществе.

Совершенно очевидно, что при нехватке в среде физиологически важного элемента понижается его концентрация в растениях. Подобное наблюдалось в многочисленных опытах. Результаты одного из них [Уоллес, 1966] приведены в табл. 12.

Уменьшение в растительной ткани концентрации элемента влечет за собой нарушение генотипически закрепленных пропорций между ним и другими элементами. Если, например, почва слабо обеспечена азотом и хорошо всеми остальными элементами питания, в растительной ткани, вероятнее всего, на фоне дефицита азота будет обнаружено повышенное количество других питательных

Содержание калия в растениях фасоли в зависимости от его концентрации в среде

Концентрация KНСО ₃ в среде, М	1,0	0,5	0,1	0,05	0,02	0,01	0,005	0,0005	0,0001
Содержание K ⁺ в растениях, мк экв./г су- хой массы	1496	942	319	279	170	129	92,8	50,0	44,0

веществ. Подобный характер взаимоотношения объясняется тем, что в условиях нехватки азота замедляются продукционный процесс и прирост фитомассы, которая вследствие этого как бы перенасыщается всеми остальными макро- и микроэлементами. При нехватке питательного вещества в почве пониженная концентрация его в растении создается также и за счет антагонистического взаимоотношения: находящиеся в достатке элементы тормозят поступление дефицитного. Поскольку между питательными веществами преобладают, как указывает Д. Мульдер [1953] [цит. по Schülte, 1965], антагонистические взаимоотношения, дефицитному элементу будут противостоять, образно говоря, объединенные силы недефицитных элементов.

Разумеется, все изложенное носит самый общий характер. Конкретные проявления антагонизма ионов разнообразны и они вызываются не только перечисленными выше причинами. Наиболее часто описываемые пары взаимодействующих элементов следующие: K—Ca, K—N, K—P, Ca—Fe, Ca—Zn, P—Zn и некоторые другие. Сильнее конкурируют между собой химически близкие ионы: катионы с катионами, анионы с анионами. Внутри каждой из этих групп степень конкуренции также неодинаковая: антагонизм между ионами щелочных металлов, например, выражен ярче, чем между катионами щелочноземельных элементов; в свою очередь, поглощению хлорид-иона больше мешает анион иода, нежели нитрат или сульфат.

Однако в зависимости от конкретных обстоятельств антагонистические отношения между одними и теми же элементами могут переходить в синергические, и наоборот.

Подобные переходы наблюдал, в частности, Г. Я. Ринькис [1972].

По обсуждаемому вопросу имеются многочисленные публикации, большая часть которых, однако, посвящена изучению взаимоотношений между определенными парами химических элементов. Еще очень мало работ, где объектами исследований стала вся или почти вся ассоциация макро- и микроэлементов. В наиболее обстоятельных из них [Ринькис, 1972; Ринькис, Поллендорф, 1982] показано влияние умеренного и резкого дефицита некоторых элементов питания на содержание остальных питательных веществ.

При умеренном дефиците (уменьшение концентрации питательного вещества в 1,5—2 раза) была обнаружена тесная взаимосвязь между всеми поглощаемыми химическими элементами. Она проявляется в том, что небольшая нехватка какого-либо питательного элемента в среде преимущественно сокращает поступление в растения других элементов. Если дефицит элемента устранить, его количество в растениях увеличится, одновременно возрастет насыщенность растительной ткани остальными элементами.

Несколько по-другому выглядят взаимоотношения между элементами питания при резком дефиците одного из них. Так, например, значительное понижение в сбалансированной питательной смеси количества фосфора (уменьшено в 6 раз), кальция (примерно в 7 раз), меди (в 10 раз), молибдена (в 30 раз) вызвало существенное снижение урожая и изменило пропорции питательных веществ (табл. 13). Все перечисленные дефицитные элементы почти в одинаковой мере (на 57—64%) снижали урожай семян. Что же касается нарушения пропорций между элементами, то они оказались более разнообразными. Твердо выдерживалась лишь одна закономерность: при резком дефиците любого из макро- или микроэлементов его количество в растениях становилось минимальным. Было выявлено также, что дефицит макроэлементов (фосфора и кальция) действует на элементный химический состав растений сильнее, чем нехватка микроэлементов (меди и молибдена). Результирующий эффект этого действия — повышение концентрации большинства элементов питания в растительной ткани.

До сих пор речь шла о последствиях нарушения соотношений между питательными элементами. Рассмотрим

Изменение концентрации элементов в кормовых бобах при резком недостатке одного из них в субстрате * [Ринькис, Ноллендорф, 1982], %

Дефицитный элемент и его концентрация, мг/л песка	Урожай семян, %	N	P	K	Ca	Fe	Mn	Zn	Cu	B	Mo	Co
Фосфор — 10	39	70	42	100	167	95	125	88	133	115	90	144
Кальций — 30	36	119	92	133	50	167	139	154	155	115	44	363
Медь — 0,03	43	89	100	83	42	103	75	83	78	86	40	106
Молибден — 0,001	41	74	92	100	167	57	68	83	124	102	65	56

* В контрольном варианте урожай семян и концентрация элементов приняты за 100%.

другой аспект питания, когда пропорции между элементами сбалансированы, но концентрации питательных веществ очень слабые. Вероятность таких ситуаций в производственной практике достаточно велика.

В принципе слабые концентрации питательных веществ не являются препятствием для нормальной жизнедеятельности растений. Более того, в процессе освоения суши организмы постоянно сталкивались с мизерными количествами усвояемой формы макро- и микроэлементов, которые, однако, были способны возобновляться. Благодаря этому организмы могли проходить полный цикл развития и поддерживать существование вида. Отсюда следует, что концентрации, которые обеспечивали все это, не могут рассматриваться с биологических позиций как недостаточные. В определенной мере это подтверждается опытами с хлореллой [Упитис и др., 1979], в которых в проточном режиме использовались различные концентрации сбалансированного питания: количество макро- и микроэлементов в биомассе по вариантам изменялось слабо (табл. 14). Исключение составили Mn и Cu, содержание которых в водоросли по мере ослабления концентрации достоверно становилось меньше. Однако в целом растения в опыте поддерживали нормальный элементный химический состав, имели примерно одинаковый урожай сухой биомассы ($1,0 \pm 0,05$ г/л на варианте 100% и $1,1 \pm 0,05$ г/л на варианте 10%), несмотря на большие различия испытываемых доз.

Поглощение хлореллой макро- и микроэлементов при различных концентрациях сбалансированной питательной смеси

Доза, % от полной нормы элементов	N	P	K	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu	Mo
	мг/кг сухого вещества								
100	80 000	9 000	5000	4000	440	80	28	18	0,7
80	80 000	9 000	6000	4000	350	64	26	13	0,6
40	79 000	10 000	6000	4000	310	49	26	7	0,6
20	82 000	10 000	6000	4000	480	55	25	7	0,7
10	81 000	10 000	5000	4000	390	45	25	5	0,7

Иное дело, когда в хозяйственной деятельности человека стоит задача усиления продукционного процесса, увеличения урожая сельскохозяйственных культур. Сбалансированная, но слабая по концентрации питательная среда не сможет обеспечить интенсивно создаваемую биомассу необходимым количеством макро- и микроэлементов, возникает их дефицит. Для проявления продукционных возможностей культур в этом случае необходимо увеличение концентрации питательных веществ в среде обитания.

**ВЛИЯНИЕ ИЗБЫТКА ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ
НА ЭЛЕМЕНТНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ.
ТОЛЕРАНТНОСТЬ РАСТЕНИЙ**

Надземные органы растений довольно чутко реагируют на повышение концентрации химических элементов в среде, увеличивая их содержание в тканях. В обстановке усиленного антропогенного загрязнения почвенного покрова это свойство растений не может не вызвать беспокойство, поскольку избыточные ионы мешают нормальному ходу метаболических реакций. Накапливаясь в растительной пище, они становятся опасными также для человека и животных.

Представляет интерес вопрос о толерантности (терпимости) растений, которую следует понимать как их способность обеспечивать нормальное протекание метаболических процессов и благополучное прохождение онтогенетического цикла при высоком содержании ионов в среде. Эта способность достигается прежде всего благодаря из-

бирательному отношению растений к ионам: дефицитные интенсивно поглощаются корнями, избыточные энергично задерживаются. Совместными действиями обоих процессов растительный организм поддерживает необходимый элементный химический состав. И все же частично избыточные ионы проникают в растение, что влечет за собой угрозу срыва физиологических процессов и биохимических реакций. Различные ботанические виды, по-видимому, инактивируют избыток с помощью разных механизмов и с неодинаковым успехом. Последнее обстоятельство, надо полагать, и будет определять уровень видовой толерантности.

Вопрос о толерантности растений приобретает большую актуальность, поскольку в последнее время приходится все чаще выращивать сельскохозяйственные культуры на землях или обогащенных легкорастворимыми солями (при освоении засоленных почв и при орошении посевов минерализованными водами), или загрязненных тяжелыми металлами (вокруг металлургических и иных предприятий и вдоль автострад), или временно содержащих обильные количества питательных веществ (при неправильном использовании минеральных удобрений), и т. д. Выяснение основ толерантности растений и степени ее проявления у различных ботанических видов позволит, с одной стороны, прочесть новую страницу взаимодействий и взаимоотношений живого с неживым, и с другой — определить практические возможности использования сельскохозяйственных культур при избыточном содержании ионов и солей в окружающей среде и допустимый уровень их избытка.

Избыточными могут стать химические элементы с существенно различными свойствами и неодинаковой физиологической ролью — натрий, хлор, свинец, медь, цинк, кадмий, азот и некоторые другие. Как можно видеть, среди них и потребляемые растениями в большом количестве (азот, натрий), и требующиеся в микродозах — медь, цинк, и предположительно совсем ненужные — кадмий, свинец. Их объединяет то, что, попадая в избытке в растения, они неблагоприятно действуют на процессы метаболизма.

Надо полагать, что в процессе эволюции растений ситуации с обилием какого-либо иона в среде встречались не единожды, и поэтому у растительных организмов выработались определенные механизмы защиты. На самом

общем уровне это, по-видимому, будут структурная организация индивидуума и клеток (некоторая самостоятельность тканей и клеточных компартментов) и их свойство избирательного поглощения ионов из среды. К неспецифическим механизмам защиты следует также отнести способность многих метаболитов (обладающих адсорбционными и хелатирующими свойствами) переводить избыточные ионы в менее токсичную форму, а также наличие у растений ионных помп.

На общем фоне отчетливо проявляются групповые и видовые особенности растений в их реакции на высокие концентрации ионов. Так, широко распространенная на Земле группа галофитов нормально развивается при обильном содержании в среде легкорастворимых солей, причем для некоторых видов такая среда — обязательное условие существования. Специфическая флора свойственна очагам рудопоявлений, где в почвах отмечается избыточное количество многих микроэлементов.

Обязательность столь необычной геохимической обстановки для некоторых галофитов и растений, произрастающих на выходах полиметаллических руд, обусловлена или появлением способности использовать избыточные ионы в метаболических реакциях, или в возникновении дополнительных механизмов, охраняющих метаболические пути от ионного перенасыщения. В первом случае едва ли уместно говорить о толерантности, второй свидетельствует о наиболее полном ее проявлении. Однако подавляющее большинство растений, в том числе все культурные, не обладает подобным качеством. Их приспособительные возможности целиком связаны с ранее перечисленными защитными механизмами неспецифической природы. Они не в состоянии переносить очень высокие концентрации, не способны полностью исключить проникновение избыточных ионов в метаболические центры, отчего важно знать тот предел, выше которого у растений обнаруживаются страдания.

Вследствие страданий понижается продукционная способность растений, ухудшается качество продукции. Последнее обстоятельство требует особо пристального внимания, поскольку среди элементов-загрязнителей имеются высокотоксичные: кадмий, свинец, цинк, азот (нитратная форма) и т. д.

К настоящему времени накоплен значительный экспериментальный материал, освещающий различные стороны

Т а б л и ц а 15

Концентрация ионов в компартаментах корня гороха [Захарин, 1979], мэкв./л

Ион	Среда	Апопласт	Симпласт	Вакуоль
K^+	5,96	14,98	45,41	74,12
Na^+	0,89	3,66	1,45	1,91
Ca^{2+}	14,71	28,95	32,35	6,47
Cl^-	1,71	7,66	39,32	103,13
PO_4^{3-}	5,50	0,47	0,91	1,80

Необходимое их количество поглощается клетками коры для метаболических целей, частично они переводятся в вакуоль, большая же часть предназначена для дальнего транспорта (в надземные органы). Определенное представление о локализации ионов, поступивших в корень, дает материал табл. 15.

Транспорт ионов в надземные органы осуществляется по ксилеме, но чтобы попасть в нее из коры, ионам нужно пройти эндодерму — однорядный слой клеток, в стенках которых имеются отложения суберина (поясок Каспари), перекрывающие движение ионов по апопласту — системе клеточных стенок и межклеточников — и направляющих ионы в симпласт (система протопластов, связанных плазмодесмами). Чтобы двигаться по симпласту, ионы должны преодолеть цитоплазматическую мембрану клеток эндодермы, иначе говоря, подвергнуться избирательному контролю.

Поясок Каспари присутствует у большинства растений и, вероятно, одной из его функций является организация направленного (через мембраны) движения поступивших в корень химических элементов. В средах, содержащих повышенное количество каких-либо ионов, эту функцию следует рассматривать как защитную. Благодаря плазмалемме восходящий поток избыточных ионов заметно сокращается, о чем можно судить по различной насыщенности этими ионами тканей корня, с одной стороны, и стебля и листьев — с другой. Более высокая насыщенность избыточными элементами тканей корня отмечалась многими исследователями: А. Уоллесом [1966] и В. А. Со-

произрастания растений в средах с повышенной концентрацией химических элементов. Нас же более всего будет интересовать поток избыточных ионов в растение и распределение их внутри организма.

Согласно современным представлениям физиологов, ионы, находящиеся в среде, достаточно свободно проникают в корень, в его коровую часть [Сытник и др., 1972].

ловьевым [1967] — для натрия; Д. Б. Вахмистровым [1966б] — для фосфора; М. Джоном [John, 1972] — для ртути; У. Линдсеем [Lindsay, 1972] для цинка; А. Кабатой-Пендиас [Kabata-Pendias, 1977] для свинца; Ф. Аустенфельдом [Austenfeld, 1979] для никеля и кобальта; В. Б. Ильичим и М. Д. Степановой [1980] для кадмия и свинца; В. Б. Ильичим, М. Д. Степановой и Г. А. Гармашом [1980] для железа, марганца, цинка, меди и свинца; Г. Мором [Mohr, 1980] для цинка, меди, свинца и кадмия. В обзоре Д. Пурвеса [Parves, 1977] отмечается накопительная роль корневой системы при повышенной концентрации в почве различных микроэлементов.

Как видно из перечня, в корнях задерживаются химические элементы с очень несхожими свойствами и неодинаковой физиологической значимостью, что указывает на однотипность поведения растительных организмов (в цитированных работах исследовались самые различные растения), попавших в среду с обилием какого-либо иона. Одинаковость поведения исключает могущее возникнуть предположение об особой метаболической ценности задерживаемых ионов для тканей корня.

Е. И. Ратнер [1950] был, по-видимому, одним из первых, кто увидел в акте задержания избыточных ионов проявление защитной функции корней, направленной на сохранение в важнейших надземных органах растений метаболически оправданных концентраций химических элементов. Д. Б. Вахмистров [1966б], констатируя факт накопления фосфора в опытных растениях при высоком содержании элемента в питательной среде и исчезновение накопленного при переносе растений на бедный фосфором питательный раствор, рассматривал его как свидетельство наличия у корней еще одной, распределительной, функции.

В исследованиях по загрязнению среды тяжелыми металлами, обнаруживших аккумуляцию элементов-токсикантов в корне и показавших при этом их ослабленное поступление в стебель и лист, обсуждаемое явление классифицировалось как оборонительное и связывалось с защитной функцией корней [Kabata-Pendias, 1977; Ильич, Степанова, 1980; Mohr, 1980].

Как можно полагать, в корне нет специально приспособленных для задержания избыточных ионов морфологических структур и не протекают пригодные для этой же

цели специфические химические реакции. Под защитным механизмом, локализованным в корневой системе, следует понимать совокупность структур и химических реакций неспецифической природы: поясок Каспари, обменная емкость корней, многочисленные органические соединения, ионные насосы. Они соответственно способствуют или механической задержке избыточных ионов, или переводу их в менее подвижное состояние, или изоляции в вакуолях, или возврату в среду.

Накоплен значительный экспериментальный материал, показывающий результирующий эффект защитных реакций в корне на повышенную концентрацию ионов. О количественной стороне эффекта можно судить, в частности, по материалу табл. 16—19.

Вместе с тем имеются данные, которые как будто свидетельствуют о том, что не все химические элементы подчиняются указанной закономерности. Прежде всего это относится к цинку. Об очень легком проникновении цинка в надземные органы сообщили А. Ходенберг и А. Финк [Hodenberg, Finck, 1975], Ю. Я. Мазель и др. [1980, табл. 17].

Объяснения этому феномену следует, по-видимому, искать в большой дефицитности подвижной формы цинка в почвах, в частности в почвах европейской части СССР [Зырин, Зборищук, 1981], в почвенном покрове Западной Сибири [Аникина и др., 1977], в почвах большинства штатов США [Kubota, Allaway, 1972] и исключительно важ-

Т а б л и ц а 16

Распределение свинца в пшенице, выращенной на загрязненной им почве [Ильин, Стенанова, 1980], мг/кг абс. сухого в-ва

Доза элемента, мг/кг	Чернозем выщелоченный суглинистый			Дерново-подзолистая супесчаная		
	Кущение		Полная спелость зерно	Кущение		Полная спелость зерно
	корни	листья		корни	листья	
0	4,1	3,5	0,6	5,9	3,9	0,4
50	18	3,6	0,5	47	3,8	0,4
100	31	3,6	0,5	81	4,8	0,5
500	127	6,0	0,7	713	16	1,1
1000	238	9,0	0,7	1230	33	2,8
2000	440	22	1,9	3240	76	5,0

Таблица 17

Распределение кадмия, ртути и цинка в ячмене, активность воздушно-сухого растительного материала [Мазель и др., 1980], 10^{-2} мкКс/г

Внесенное соединение	Доза элемента, мкг	Активность дозы, мкКс	2,5 мес после посева	
			надземная масса	корни
Cd Cl ₂	3000	23	5,8±0,6	85,5±9,9
Hg Cl ₂	254	21	11,8±0,7	694±7
Zn Cl ₂	190	18	9,0±1,6	9,5±1,3

ной роли его в процессах оплодотворения у растений. При таких обстоятельствах может создаваться впечатление, что цинк беспрепятственно транспортируется из подземной части растений в надземные органы. Однако в опытах вышеупомянутых авторов содержание цинка в среде, скорее всего, лишь обеспечивало требуемую концентрацию элемента в растительных тканях. Когда цинка в среде много, он распределяется в растительном организме аналогично другим элементам. В опытах нашей лаборатории [Н. Гармаш, 1983], в которых использованы действительно высокие дозы (16 и 32 мг Zn на кг инертного субстрата), результат работы защитного механизма хорошо виден (табл. 18).

Защитная функция корней хорошо заметна в опытах с тяжелыми металлами, малораспространенными в почвах и потребляемыми растениями в мизерном количестве.

Таблица 18

Содержание цинка в различных органах картофеля, мг/кг сухой массы

Доза цинка, мг/кг песка	Бутонизация		Созревание		
	ботва	корни	клубни	ботва	корни
0 *	22,2	33,7	3,5	19,1	59,4
1	48,6	94,6	15,7	40,7	189,7
4	71,5	110,4	20,9	72,7	795,7
16	128,0	745,9	34,7	169,0	2067,5
32	214,4	1580,0	45,6	418,2	2159,5

* Вносился только Zn, входящий в состав питательной смеси.

Содержание натрия в различных органах кустовой фасоли (водная культура, к питательной смеси добавлялся Na^{23}Cl) [Уоллес, 1966], мкмоль/г сухой массы

Часть растения	Концентрация натрия, М			
	10^{-1}	10^{-2}	10^{-3}	10^{-4}
Листья	1,07	0,47	0,03	0
Верхняя половина стебли	67,7	2,48	0,04	0
Нижняя половина стебли	328,2	40,0	1,26	0,14
Корни	894,4	195,1	49,8	8,75
Целое растение	253,9	37,4	10,5	1,78

Возникает вопрос: насколько четко будет проявляться эта функция при повышенном содержании в среде химических элементов, более распространенных и более потребляемых, особенно если в клетках отсутствуют возможности их прочного связывания. К таким элементам относятся калий и натрий. Как показали опыты А. Уоллеса [1966], по интенсивности накопления натрия органы фасоли располагались в следующем порядке: корни > стебли > листья (табл. 19). Особенно много элемента корни накапливали при добавлении в питательный раствор высшей дозы хлорида натрия.

В опытах с возрастающей дозой калия А. Уоллес отмечал аналогичный порядок расположения органов растения по накоплению в них внесенного элемента. Однако объяснения обнаруженному явлению он не дал.

В опытах Г. Ройба и др. [Roeb, Wieneke, Führ, 1982] с соей отмечалась задержка избыточных ионов хлора корневой системой, которая, как считают авторы, тем самым защищала надземные органы.

Легко заметить, что при увеличении концентрации химических элементов в среде, будь то почва, песок или вода, наряду с возрастанием насыщенности ткани корня избыточными ионами, увеличивается количество последних также в стебле и листьях, причем в стебле в большей степени, чем в листьях. С одной стороны, это указывает на то, что защитные возможности корней не безграничны и часть избыточных ионов все же попадает в ксилему, с другой — свидетельствует об определенном затруднении в их накоплении в листьях. Можно полагать, что избыточные ионы в листьях преимущественно содержатся в проводя-

шей системе и свободном пространстве, будучи не в состоянии преодолеть плазмалемму. Если через плазмалемму все же проникает большее, чем требуется для метаболизма, количество ионов, то внутренняя структурная организация клетки такова, что позволяет ей защищать метаболические центры от негативного влияния избыточных ионов, для чего существуют мембраны с избирательной функцией у внутриклеточных органелл, а также имеются возможности перекачивания излишних ионов в вакуоль [Ernst, 1976; Кларксон, 1978]. Не исключено также, что в описываемой ситуации часть ассимилятов с комплексообразовательными свойствами расходуется для перевода ионов в малоактивное состояние. Более того, как предполагает Б. П. Строганов [1973б], при избыточной концентрации ионов в среде клетки максимально мобилизуют свои потенции на образование продуктов метаболизма с защитной функцией.

Именно с этой позиции рассматривали полученные результаты А. С. Соболев и др. [1982], когда наблюдали усиленный распад белка в семядолях прорастающего гороха, до этого намоченного в растворе CoCl_2 . Обнаруженный факт, по их мнению, есть не что иное, как адаптационное преобразование, призванное с помощью обильно образующихся аминокислот ингибировать токсическое действие кадмия.

Ионы имеют неодинаковое сродство к хелатообразующим агентам. Однако хелатирование избыточных ионов в растительной ткани нельзя рассматривать однозначно, только как перевод их в менее токсичную форму. Э. Альберт [1971] отмечает, что некоторые комплексы тяжелых металлов с органическими лигандами способны проходить через мембраны легче, чем ионы этих металлов, и затем внутри клетки распадаться. Таким образом, процесс, призванный облегчить поступление биометаллов в клетку, при их избыточном содержании в среде может стать в ряде случаев причиной нежелательного обогащения клетки минеральным компонентом.

При повышении в среде концентраций какого-либо химического элемента его содержание в листьях начинает возрастать, но медленнее, чем в корне и стебле. Если концентрация не была чрезмерной и позволила растению перейти в репродуктивную стадию развития, в репродуктивном органе (обычно он является и органом запасаания ассимилятов) количество этого элемента сохраняется в норме или оно близко к ней (табл. 20).

Содержание свинца в растениях (вегетационный опыт, почва—чернозем выщелоченный среднесуглинистый, данные Г. Гармаша), мг/кг абс. сухой массы

Культура	Вариант	Корень	Лист	Орган запасаения ассимилятов	
				Флоэмная часть	Ксилемная часть
Томаты	Контроль Рb 1000 *	5,9	8,7	Плод	
		167,8	33,3	1,60	1,60
Картофель	Контроль Рb 1000	5,0	8,8	Клубнеплод	
		352,0	11,0	0,74	0,96
Капуста	Контроль Рb 1000	2,1	3,8	Кочан	
		281,5	4,9	1,86	2,00
Морковь	Контроль Рb 1000	5,7	2,9	Корнеплод	
		588,7	21,3	0,72	0,80
				5,13	11,10

* Доза в миллиграммах на килограмм.

Можно полагать, что сохранению нормальной концентрации химических элементов в репродуктивном органе в основном способствует изолированность флоэмного тока веществ, направляющегося из листьев в орган запасаения ассимилятов. Г. Д. Мор [Mohr, 1980] писал по этому поводу, что у виноградной лозы имеется своего рода «фильтр», не пропускающий в ягоды излишка ионов. О том, что механизм защиты с успехом работает даже при непривычно большой для растений концентрации химических элементов в среде, свидетельствуют данные нашей лаборатории [Ильин и др., 1980; Гармаш, 1982], а также других исследователей [Скрипниченко, Золотарева, 1980; John, 1972; Austenfeld, 1979; Kampe, 1980].

Интересные данные были получены Ф. Пимпини и др. [Pimpinì e. a., 1970] в опытах с цветной капустой при изучении локализации нитрат-иона. Было показано, что распределение этого иона в надземных органах строго закономерно: его количество уменьшается от жилки к листовой пластинке и от более старых листьев к более молодым. Наименьшее содержание нитратов обнаружено в товарной части капусты, представляющей собой соцветие (рис. 7) с большим запасом ассимилятов.

Ф. Фентер [Venter, 1980] отметил, что содержание нитратов в различных частях овощных культур существенно неодинаковое и обусловлено в значительной мере морфологическими особенностями растений. Разделив изученные культуры на группы в зависимости от органа, идущего в употребление, он нашел, что наименьшая концентрация свойственна «плодовым» овощам (точнее, их плодам), наибольшая — группе «листных» овощей и просто листьям (табл. 21).

Таким образом, концепция о различной степени защищенности растительных органов от избыточных ионов нашла подтверждение и при изучении нитратов.

Большинство исследователей, констатируя факт слабого влияния повышенной концентрации химических элементов на их содержание в репродуктивном органе, не делают попытки дать ему объяснение. Высказываются и иные, чем наша, точки зрения. Так, Ф. Аустенфельд [Austenfeld, 1979] полагает, что обнаруженное им малое количество избыточных ионов в плодах есть следствие меньшего (по времени) воздействия токсикантов, поскольку репродуктивная стадия наступает после вегетативной. С этим трудно согласиться, потому что плодобразование — продолжительный процесс, и выравнивание концентраций (если бы дело было только в этом) между органами успело произойти.

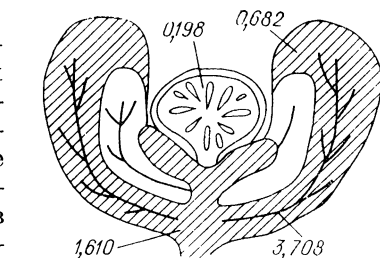


Рис. 7. Распределение нитратов в цветной капусте, % NO_3 на сухое вещество.

Т а б л и ц а 21

Содержание нитратов в овощах разных групп

Группа овощей	NO_3 , мг/кг сырой массы
Плодовые:	
томаты	20—100
огурцы	20—300
бобы	80—822
Стеблеплоды и корнеплоды:	
кольраби	205—1685
морковь	28—795
Листовые, листья:	
кочанный салат	382—3520
шпинат	349—3890
кольраби	232—4430
морковь	96—4739
томаты	115—6689

Вместе с тем в соображениях Ф. Аустенфельда есть определенный резон. Дело в том, что при внесении высокой дозы какого-либо химического элемента в почву при за-

кладке опыта уровень избыточных ионов в начале и конце вегетации может существенно различаться: благодаря буферности почвы часть ионов постепенно переводится в менее активное состояние. И если доза была не слишком большой, если при транспорте ионов от корня к плоду часть их задерживалась различными механизмами в пути, если плодоношение было обильным, не исключено, что накопление избыточных ионов в плодах окажется невысоким. Однако такой результат не свидетельствует против способности растений защищать свои важные органы от избытка химических элементов. В исследованиях огородных культур, выращиваемых на давно и сильно загрязненных и продолжающих загрязняться территориях вблизи действующих металлургических предприятий, когда фактор разового внесения избыточных ионов был исключен, в картофеле и различных овощных культурах орган запасаания ассимилятов содержал значительно меньше тяжелых металлов, чем лист, стебель и корень [Г. Гармаш, 1983, 1984; неопубликованные данные]. Чаще всего их количество не превышало фоновое или было близко к нему.

Наличие механизмов, защищающих репродуктивный орган или орган запасаания ассимилятов от избыточных ионов, имеет практическое значение. Оно позволяет удовлетворительно решать задачи сельскохозяйственного использования загрязняемых земель. На таких землях целесообразнее выращивать культуры, у которых в пищу человека или на корм скоту используются органы запасаания ассимилятов.

И все же, начиная с некоей, определенной для каждого химического элемента концентрации (возможно, это будет широкий диапазон концентраций), растения станут сильно угнетаться. Они или образуют недоразвитые плоды, или вообще не могут перейти в репродуктивную стадию. Во всех органах в этом случае отмечается повышенное количество избыточных ионов, что свидетельствует о неспособности организма защищаться и о нарушении процессов метаболизма.

Объемы защитных возможностей у разных видов растений, равно как и против различных химических элементов у одного ботанического вида, будут существенно неодинаковыми.

В биогеохимических исследованиях давно отмечались группы растений, приспособившихся к повышенным кон-

центрациям химических элементов в среде (галофиты на засоленных почвах, специфическая растительность на выходах к поверхности рудных тел). В результате естественного отбора у растений, ставших галофитами, появились различные приспособления, которые, регламентируя солевой состав тканей, позволяют организму нормально развиваться. К таким приспособлениям В. А. Соловьев [1967], Л. П. Лапина и Б. П. Строганов [1979] относят способность галофитов или не пропускать лишние ионы в надземные органы, накапливая их в вакуолях корневых клеток, или связывать поступившие соли в вакуолях водоносных тканей стебля и листьев, а также возвращать их с флоэмным потоком из этих органов в субстрат, или удалять избыток солей в атмосферу через солевые железы листьев. Произрастающие же на выходах рудных тел так называемые литиевая, цинковая, селеновая и другие флоры адаптировались к избытку в почве соответствующих химических элементов или благодаря использованию избыточных ионов в метаболических целях, или вследствие усиления механизмов их ингибирования.

У организмов, населяющих Землю, сложилось неодинаковое отношение к химическим элементам, что наглядно проявляется в уровне токсичности последних (рис. 8).

К сожалению, приведенный А. А. Кистом [1980] материал относится к млекопитающим (апологичной работы по растениям нам не встретилось), однако основные положения обсуждаемой публикации носят общепроизводственный характер и поэтому заслуживают внимания.

Данные рис. 8 свидетельствуют о весьма значительной разнице в токсичности отдельных химических элементов. Как

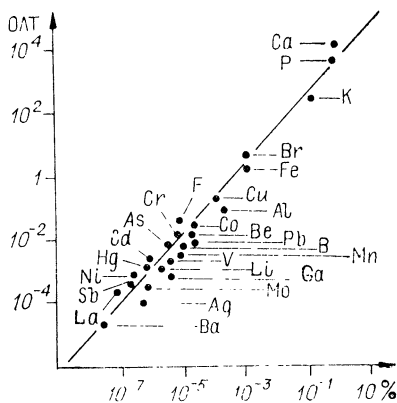


Рис. 8. Связь относительной летальной токсичности (ОЛТ) с содержанием химических элементов (%) в организме млекопитающих.

$$\text{ОЛТ} = \frac{\text{содержание элемента}}{\text{летальная токсичность в организме}} \rightarrow \frac{\text{}}{\text{(ЛД}_{50}\text{)}}$$

полагает А. А. Кист, токсичность является периодической функцией атомного номера элемента. Против этого едва ли можно возразить, если вспомнить, что А. П. Виногоградов [1932] писал об обратной зависимости между содержанием химических элементов в живом веществе и их атомными весами. Иначе говоря, биофильность и токсичность химических элементов — это две стороны одного явления: чем бóльшая концентрация химического элемента требуется для живого вещества (чем выше «биофильность» элемента), тем он менее токсичен для растений и животных.

Действительно, токсический эффект от ртути и кадмия достигается от мизерной дозы, тогда как калий, кальций и фосфор становятся ядовитыми лишь при высокой концентрации. Вместе с тем токсичная доза ртути и кадмия, будучи мизерной, все же в 1000—10 000 раз превышает нормальное количество, в то время как высокая доза остальных трех элементов отклоняется от их естественного содержания в организме на доли процента. Создается впечатление, что элементы, потребляемые в большом количестве, более ядовиты, чем те, которые если и нужны живым организмам, то только в ультрамалой концентрации. Автор цитируемого исследования склоняется к мысли о том, что этот парадокс есть следствие менее строгой работы биологических барьеров по отношению к редким химическим элементам, что в свою очередь указывает на подготовленность живого организма к перепадам их концентраций. Из этого вытекает, что толерантность живых организмов к изменению концентраций химических элементов в среде выше к микроэлементам, нежели к макроэлементам. В какой-то мере это так. Стоит, например, вспомнить, что редкие элементы (в основном это тяжелые металлы) легко инактивируются продуктами метаболизма благодаря своей способности к комплексообразованию и что, напротив, у живого организма мало химических средств произвести подобную операцию с ионами калия.

По мнению А. А. Киста, низкоорганизованные живые существа обладают повышенной толерантностью к изменению химического состава среды по сравнению с высокоорганизованными.

Соображения А. А. Киста, думается, можно распространить и на растительные организмы. Вместе с тем в приведенном ряду токсичности химических элементов не исключена небольшая перестановка, поскольку известно,

что потребность в некоторых из них у животных и растений не совпадает. И, разумеется, приемлемые для жизнедеятельности растений диапазоны концентраций химических элементов должны быть значительно шире тех, которые показаны, поскольку растениям приходится добывать себе пищу из субстрата с невысокой биогенной упорядоченностью химического состава.

Для выявления сравнительной токсичности различных химических элементов предлагаются разные подходы и расчеты. При грубом подходе можно ограничиться сопоставлением кларков химических элементов в педосфере: более токсичным будет тот элемент, кларк которого меньше. Возможно, несколько лучшим окажется сопоставление не валового количества, а содержания подвижной формы химических элементов, поскольку именно она способна атаковать растение.

Г. В. Удовенко [1977] приводит способ определения сравнительной токсичности ионов с помощью формулы
$$K_T = \frac{(P_k - P_o) C_k}{P_k \cdot C_o}$$
, где K_T — коэффициент токсичности,

P_k — сухая масса растений на контроле, P_o — то же самое, но при внесении дозы токсиканта, C_k — концентрация иона в сухой массе на контроле, C_o — то же, но при внесении дозы токсиканта. Токсичность ионов в формуле оценивается по снижению ими продукции растений.

О сравнительной токсичности тяжелых металлов можно составить представление, принимая во внимание их сродство к хелатообразованию и константы стабильности полученных комплексов.

П. А. Власюк и др. [1969] подчеркивают, ссылаясь на исследования Хьюитта, Деккока, Хантера, что токсичность тяжелых металлов проявляется тем сильнее, чем выше их константа стабильности. Как показывают данные табл. 22, наиболее легко могут закомплексовываться трехвалентное железо и двухвалентная ртуть и, напротив, малоспособны вступать в комплекс с органическими лигандами ионы кальция и

Таблица 22

Сродство металлов к хелатообразующим агентам [Альберг, 1971]

Ионы	Степень сродства
Fe ³⁺ , Hg ²⁺	Наибольшая ↓ Наименьшая
Cu ²⁺ , Al ³⁺	
Ni ²⁺ , Pb ²⁺	
Co ²⁺ , Zn ²⁺	
Fe ²⁺ , Cd ²⁺	
Mn ²⁺	
Mg ²⁺	
Ca ²⁺	

магния. Неодинаковая способность химических элементов к комплексообразованию отражается на стабильности возникающих комплексов. Приводимый ниже ряд двухвалентных металлов, расположенных в порядке уменьшения константы стабильности [Mellor, Maley, 1948]: $Pb > Cu > Ni > Co > Zn > Cd > Fe > Mn > Mg$, подтверждает сказанное: наиболее прочные связи с лигандами имеют свинец и медь, рыхло связаны с ними марганец и магний. По этой причине элементы, открывающие ряд, должны рассматриваться как очень токсичные, а находящиеся в его конце как малоядовитые.

Толерантность — интересное свойство живых существ. В ней заключен, по-видимому, определенный биологический смысл, и в то же время проявление толерантности можно использовать в практических интересах? Особенно сейчас, когда привычные нормы химических элементов нарушаются и организмам приходится вести борьбу с избыточными ионами. Появление в субстрате избыточных ионов — нежелательное явление, и пока нет возможности его избежать. Вместе с тем сведения о степени токсичности ионов разных химических элементов, о толерантности растений вообще и об их защитных возможностях в частности позволяют заранее предвидеть некоторые важные аспекты загрязнения среды и, более того, намечать действенные меры по ограничению негативных последствий. Так, например, если какая-либо территория загрязняется несколькими химическими элементами, то особое внимание следует уделять более редким из них, поскольку токсичность элементов находится в обратной зависимости от их распространенности. Можно заранее предвидеть также, что элементы, легко и прочно хелатируемые органическими лигандами (к примеру, свинец и медь), будут более ядовитыми, чем малоспособные к комплексообразованию (марганец, магний, кальций и др.). И, наконец, исходя из ранее изложенного, следует предвидеть, что сельскохозяйственные культуры, товарная часть которых — орган запасаания ассимилятов, окажутся более пригодными для выращивания на загрязненной территории по сравнению с теми, у которых в пищу человека и животных используется вегетативная масса. Последнее обстоятельство имеет важное практическое значение, позволяя регулировать поступление избыточных ионов в пищевую цепь.

ЭЛЕМЕНТНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ

Завоевание суши растительностью ознаменовалось чрезвычайно важным событием — поверхностный слой горных пород превратился в особое природное образование — почву. В отличие от горных пород оно оказалось способным обеспечивать жизненные потребности высших растений в минеральном питании. Это новое качество трансформированного горного субстрата составило основу почвенного плодородия. Плодородие, пожалуй, самое интересное свойство почвы, благодаря которому обеспечивается существование растительности, животных и человека. Оно возникло как следствие многократно повторявшегося запроса растений на строго определенное (разномасштабное) количество химических элементов и появившейся у молодой почвы способности задерживать и накапливать поглощаемые растительностью элементы питания. Задержка и накопление питательных веществ происходили в приповерхностном слое субстрата и осуществлялись преимущественно с помощью гумуса. По справедливому замечанию В. В. Пономаревой [Пономарева, Плотникова, 1980], гумусообразование следует рассматривать как «сложное органически целесообразное приспособление к добыванию растениями минерального питания» (с. 76) и в более широком смысле как удачную форму продуктивного использования земной среды обитания.

Появление в минеральном субстрате гумусовых веществ, ускоряющих темп выщелачивания химических элементов из минералов, с одной стороны, и обладающих высокой депонирующей способностью по отношению к большинству элементов питания — с другой, способствовало формированию для растений благоприятной трофической среды. Осуществлялось постепенное накопление питательных веществ, освобождающихся при разложении растительных остатков, в верхнем слое почвы за счет их извлечения корнями из нижних слоев. Этот процесс, известный в почвоведении как биогенная аккумуляция химических элементов, представляет собой важное, если не сказать центральное, звено почвообразования. Аккумулируются преимущественно дефицитные элементы, т. е.

те, которых мало в субстрате, но которые потребляются растениями в большом количестве. Биогенная аккумуляция дефицитных элементов была вынужденной, поскольку альтернативное решение проблемы питания у растений могло сводиться только к одному: существенно изменению их элементного химического состава в результате переориентации на недефицитные элементы, что, по-видимому, принципиально исключалось.

Эволюционно закрепленное свойство усваивать питательные вещества в определенных количествах не могло не отразиться на качественной стороне биологического круговорота. Биогенная аккумуляция — это не только увеличение содержания элементов минерального питания в поверхностном слое почвы, но и его упорядочение, под которым следует понимать приближение соотношения питательных элементов к наблюдаемому в растениях. Возможно, именно эту сторону процесса имел в виду В. Р. Вильямс [1949], когда писал об эволюции плодородия в развивающейся почве. Разумеется, полная аналогия между пропорциями питательных веществ в почве и растениях маловероятна, происходит лишь некоторое сближение между ними.

Биогенная аккумуляция осуществляется в любой почве, однако ее конечный результат в разных почвах неодинаковый. Это зависит прежде всего от химического состава материнской породы и от особенностей растительности, осваивающей эту породу. Элементы питания стали накапливаться в поверхностном слое молодой почвы оттого, что насыщенность ими растительных остатков была более высокой, чем минерального субстрата, а появившееся гумусовое вещество, депонируя элементы-биофилы, сводило их потери к минимуму. Определенную роль в биогенном накоплении играли также глинные минералы — продукт в значительной мере биологического выветривания с большими возможностями к обменной и необменной фиксации ионов. К этому следует обязательно добавить аккумулялирующую роль почвенной микрофлоры.

При выходе из разлагающихся растительных остатков элементы питания частично переходят в малоподвижное состояние, что вынуждает растения извлекать из нижних горизонтов новые порции дефицитных элементов. Поскольку, согласно Ю. Одуму [1975], стремление к упорядочению всегда свойственно развивающемуся биоценозу, следует допустить, что биоценоз в климакс-фазе сокраща-

ет перекачивание элементов питания из нижних горизонтов в верхний. Он способен в основном обходиться теми количествами доступной формы питательных веществ, которые уже были накоплены, и поддерживать их на должном уровне. Фиксируемые под целинными ценозами эффекты биогенной аккумуляции скорее продукты прошлых времен, чем современного процесса почвообразования. При распашке почвы под естественными ценозами и возделывании на ней культурных растений сложившиеся условия минерального питания нарушаются, причем не столько из-за изменения пропорций в поглощении питательных веществ, сколько в результате повышенного отчуждения с товарной продукцией. В условиях интенсивного земледелия возникающий дисбаланс в питании обычно исправляется с помощью удобрений. Их избыточные дозы могут привести к накоплению питательных веществ в пахотном слое (например, известное в практике зафосфачивание почвы), однако ничего общего с биогенной аккумуляцией этот процесс не имеет.

Биогенная аккумуляция химических элементов в почвоведении чаще всего рассматривается в самом общем плане, ее роль в становлении почвы как своеобразного природного тела, на наш взгляд, подчеркивается недостаточно. Среди выделенных 10 элементарных почвенных процессов [Герасимов, Глазовская, 1960; Герасимов, 1973] биогенная аккумуляция химических элементов не упоминается. Между тем это, конечно, исключительно почвенный и очень специфический по механизму и результатам процесс, превращающий непочву в почву. Необходимость его выделения на правах элементарного почвенного процесса очевидна [Ильин, 1982а, б]. Не исключено, что после детальной проработки этого вопроса биогенная аккумуляция будет ранжироваться выше, чем элементарный почвенный процесс в его современном смысловом объеме. Однако сейчас речь идет о другом — о необходимости в почвенных исследованиях более внимательного отношения к этому удивительному природному явлению.

Эффект биогенного накопления у химических элементов неодинаковый. Это и понятно, потому что он находится в прямой зависимости от размеров потребления химического элемента растениями и в обратной — от его содержания в почве. Наиболее значительно биогенное накопление азота, фосфора, серы, марганца и некоторых

Содержание макро- и микроэлементов

Почва, регион	Горизонт	Глубина, см	N	P	K	Ca	Mg
Чернозем типичный, Центрально-черноземная область	A ₁	0—10	4900	1600	19 000	—	—
	C	190—200	He опр.	480	23 600	—	—
Чернозем карбонатный, Молдавия	A ₁	0—22	1900	830	13 940	28 200	11 250
	C	190—200	He опр.	650	14 940	—	—
Чернозем выщелоченный, Западная Сибирь	A ₁	0—10	4340	1190	17 500	15 850	11 450
	C	190—200	280	610	18 000	27 540	14 450

других элементов. Напротив, в почвах не обнаруживается аккумуляции кремния, редко ее находят для калия, магния, молибдена. Почва концентрирует освобождающиеся из растительных остатков питательные вещества несколькими способами: азот и сера перемещаются в основном в гумус, фосфор накапливается в гумусе и переходит в малоподвижные минеральные соединения, цинк и медь прочно закомплексовываются в гумусовых кислотах, марганец в форме гидроокислов выпадает в осадок, кальций задерживается почвенным поглощающим комплексом. Основными депо элементов питания в почве являются гумус и тонкодисперсные минеральные частицы. Общее представление о биогенном эффекте накопления макро- и микроэлементов можно получить при ознакомлении с данными табл. 23. В ней представлены черноземы — почвы, в которых биогенная аккумуляция выражается особенно ярко.

В горизонте А по сравнению с материнской породой во всех разрезах хорошо заметно накопление N, P, Mn, Mo, Co; аккумуляция же S, Zn, Cu выражена не везде. Что же касается K, Ca, Mg, Fe, то их больше в материнской породе, чем в гумусовом горизонте. В этих частных проявлениях в определенной мере отражаются особенности движения отдельных элементов-биофилов при почвообразовании. На примере более представительной выборки показано [Ильин, 1982б, в], что по характеру поведения в процессе гипергенеза элементы образуют четыре группы. Не останавливаясь подробно на описании последних, отметим следующее. Первая группа объединяет

в черноземах, мг/кг

S	Fe	Mn	Zn	Cu	Mo	Co	B	Автор
1960	30 100	740	59	25	2,3	8,0	—	[Афанасьева, 1966]
1120	34 900	390	76	22	2,1	4,2	—	[Добрицкая и др., 1964]
1320	31 170	930	54	29	6,0	4,9	—	[Крупеников, 1967]
1960	32 780	850	33	27	2,2	4,0	—	
	33 100	830	68	50	1,4	11,2	78	[Наши данные]
	34 700	710	48	26	1,1	10,5	78	

N, P, S, Mo, B. При выветривании горной породы и превращении ее деривата в чернозем перечисленные элементы постепенно и значительно накапливаются. Элементы второй группы — Zn, Cu, Co, Ca, Mg — теряются в большом количестве при выветривании горной породы, но затем в процессе черноземообразования происходит их биогенная аккумуляция (для Ca, Mg —?). В поведении элементов третьей группы — Fe, Mn — прослеживаются черты поведения элементов второй группы, однако выражены эти черты значительно слабее. Четвертая группа представлена калием. При выветривании и черноземообразовании его содержание изменяется мало.

На этом общем, иногда не слишком выразительном фоне разворачиваются яркие события, заслуживающие самого пристального внимания почвоведов и агрохимиков. Речь пойдет о роли тонкодисперсных частиц и гумуса в депонировании почвой элементов питания. Сам факт повышенного содержания отдельных элементов в илистой фракции и гумусе известен давно. Накопление элементов питания в иле обусловлено прежде всего его большими адсорбционными возможностями, а также способностью глинных минералов — структурных компонентов тонкодисперсных частиц фиксировать элементы в межплоскостном пространстве [Горбунов, 1974, 1978]. Аккумуляция макро- и микроэлементов в гумусе объясняется также несколькими причинами. Во-первых, некоторые из элементов (азот, сера) являются обязательными компонентами гумусовых кислот [Орлов, 1974]. В какой-то мере это, возможно, относится и к фосфору, чье присут-

ствие в гумусе частично и предположительно связывают с включением нуклеопротеидов в структуру гумусовых кислот. Во-вторых, соединения гумуса, обладая хелатирующими свойствами, в состоянии прочно связывать элементы-металлы, особенно микроэлементы. В-третьих, благодаря наличию функциональных групп различной природы (большую роль среди них играет карбоксильная и фенол-гидроксильная) гумусовые кислоты способны адсорбировать элементы питания, находящиеся в ионной форме.

Будучи в составе почвообразующей породы, тонкие частицы по сравнению с грубыми уже содержат заметно большее количество многих питательных элементов (табл. 24). Наблюдаемое концентрирование макро- и микроэлементов в тонкодисперсных частицах происходило, по-видимому, в процессе выветривания горных пород, при разрушении первичных минералов и синтезе вторичных. Тонкие частицы почвообразующей породы могли обогащаться элементами питания также за счет поступлений из атмосферы, с флювио-гляциальными водами и т. д. Концентрирование осуществлялось благодаря большой поглощательной способности глинных минералов. Вполне допустимо, что какая-то часть элементов питания, содержащихся в коллоидах и иле, была аккумулярована в процессе современного почвообразования из мигрирующих вниз по почвенному профилю подвижных соединений. И, наконец, есть еще одно обстоятельство, которое необходимо учитывать. Дело в том, что современные рыхлые отложения прошли длинный и сложный путь развития, в отдельные этапы которого (при выходе на дневную поверхность) они могли подвергаться воздействию почвенного процесса и иметь в связи с этим трансформированный элементный химический состав.

Если принять во внимание, что основным хранилищем питательных веществ являются тонкодисперсные частицы, будет интересно проследить за изменением содержания элементов питания в массивно-кристаллической породе и в иле рыхлых отложений, например, соответственно в граните и лессовидном суглинке. Условимся при этом, что вещество гранита служило исходным материалом для почвообразующей породы. Данные табл. 25 показывают, что в тонкодисперсных частицах почвообразующих пород происходило существенное увеличение количества таких важных элементов питания, как азот и фос-

Содержание элементов питания в гранулометрических фракциях почвообразующих пород, мг/кг

Элемент	Порода	Фракция				Автор
		песок	пыль	ил	коллоиды	
1	2	3	4	5	6	7
P	Л. с	87	262	700	—	[Петков, 1965]
	Л. с (?)	44	131	785	—	[Крупеников, Синкевич, 1966]
	Л. с (?)	440+	650	740	—	[Адерихин, Беляев, 1974]
	Б. г	90+	—	1 480	—	[Пестряков, Бережков, 1976]
K	Л. г	22 200 ⁺⁺	—	33 950	33 860	[Роде, 1933]
	Л. с	7 140	16 000	14 940	—	[Петков, 1965]
	Д. к. в	43 400	22 000	13 400	10 000	[Kabata-Pendias, 1965]
	Л. с (?)	9 200	19 170	21 330	—	[Крупеников, Синкевич, 1966]
	Л. с (?)	16 000+	19 600	22 580	—	[Адерихин, Беляев, 1974]
	Б. г	24 820+	—	35 200	—	[Пестряков, Бережков, 1976]
Ca	Л. г	9 600 ⁺⁺	—	6 580	—	[Роде, 1933]
	Л. с	4 070	6 400	9 700	—	[Петков, 1965]
	Л. с (?)	7 000	6 900	2 300	—	[Крупеников, Синкевич, 1966]
	Л. с (?)	5 000+	8 150	2 400	—	[Адерихин, Беляев, 1974]
	Б. г	4 860+	—	8 870	—	[Пестряков, Бережков, 1976]
Mg	Л. г	5 730 ⁺⁺	—	17 850	20 920	[Роде, 1933]
	Л. с	2 530	4 340	14 230	—	[Петков, 1965]
	Л. с (?)	2 950	8 680	14 050	—	[Крупеников, Синкевич, 1966]
	Л. с (?)	3 000+	8 860	17 300	—	[Адерихин, Беляев, 1974]
	Б. г	4 940+	—	13 930	—	[Пестряков, Бережков, 1976]
S	Л. с (?)	80	440	960	—	[Крупеников, Синкевич, 1966]
Fe	Л. г	30 480 ⁺⁺	—	53 400	96 880	[Роде, 1933]
	Л. с	11 880	20 600	79 750	—	[Петков, 1965]
	Д. к. в	1 750	8 950	31 500	69 400	[Kabata-Pendias, 1965]
	Л. с (?)	6 990	21 500	76 000	—	[Крупеников, Синкевич, 1966]
	Л. с (?)	9 600+	24 700	79 200	—	[Адерихин, Беляев, 1974]

1	2	3	4	5	6	7
Mn	Д. к. в	48	185	470	540	[Kabata-Pendias, 1965]
	Л. с (?)	150	390	390	—	[Крупеников, Синкевич, 1966]
	Л. с	676	690	603	—	[Ильин, 1973]
	Л. с (?)	310 ⁺	460	700	—	[Адерихин, Беляев, 1974]
	Б. г	390 ⁺	—	1 240	—	[Пестряков, Бережков, 1976]
Zn	Д. к. в	24	100	228	370	[Kabata-Pendias, 1965]
	Л. с (?)	—	15	36	—	[Синкевич, Стрижова, 1966]
	Л. с	77 ⁺	85	195	—	[Наши данные]
Cu	Д. к. в	20	22	65	76	[Kabata-Pendias, 1965]
	Л. с (?)	—	4	24	—	[Синкевич, Стрижова, 1966]
	Л. с	17	18	90	—	[Ильин, 1973]
В	Л. с	23	50	81	—	[Ильин, 1973]
Mo	Д. к. в	0,6	1,5	1,2	2,7	[Kabata-Pendias, 1965]
	Л. с (?)	—	0,9	7,5	—	[Синкевич, Стрижова, 1966]
	Л. с	1,1 ⁺	2,3	3,7	—	[Наши данные]
Co	Д. к. в	Следы	4,5	14,4	18,3	[Kabata-Pendias, 1965]
	Л. с	—	3,0	3,9	—	[Синкевич, Стрижова, 1966]

Условные обозначения: + — песок мелкий с пылью крупной; ++ — песок с пылью вместе; Л. с — лессовидный суглинок; Б. г — безвалунная глина; Л. г — ленточная глина; Д. к. в — дезинтегрированная кора выветривания.

фор, и особенно микроэлементов. Это чрезвычайно важное обстоятельство свидетельствует о том, что еще в процессе выветривания и формирования рыхлых отложений осуществляются определенные благоприятные для растений изменения в элементном химическом составе субстрата. Иными словами, трофическое благополучие пионерной растительности, осваивающей рыхлые наносы, в какой-то мере было подготовлено заранее.

Все это отчетливо прослеживается в исследованиях по рекультивации земель, нарушенных промышлен-

ностью при добыче полезных ископаемых. Изучая плодородие лессовидных суглинков Украины, Н. Е. Бекаревич и др. [1976] отмечают, что продуктивность пионерных ассоциаций мало отличалась от продуктивности фитоценозов на черноземе. Остродефицитным элементом в лессовидных суглинках, по их данным, был только азот, отчего бобовые культуры благодаря симбиозу с клубеньковыми азотофиксирующими микроорганизмами чувствовали себя несравненно лучше, чем злаки. На низкое содержание азота в молодых почвах техногенных ландшафтов Кузбасса указывал также С. А. Таранов [1977].

Уже в первые годы под поселившейся на отвалах растительностью, как показывают материалы Г. И. Махониной [1976], С. С. Трофимова и Ф. А. Фаткулина [1977], интенсивно синтезируется гумусовое вещество преимущественно фульватной природы. Через 10 — 15 лет доля гуминовых кислот в нем значительно возрастает. Накопление гумуса в молодой почве сопровождается быстрым увеличением количества азота. По данным Г. И. Махониной [1976], например, за 33 года после завоевания отвалов растительностью содержание органического углерода возросло в 10 раз, азота — в 22 раза.

Разительный прирост остродефицитного азота в самом

Таблица 25

Содержание макро- и микроэлементов в граните и эле почвообразующих пород

Объект	N	P	K	Ca	Mg	S	Fe	Mn	Zn	Cu	B	Mo	Co	Автор
Граниты	27	600	35 000	11 200	3 300	400	18 300	400	39	10	15	1,3	1	[Беус и др., 1976]
Ил почвообразующих пород	815	940	23 500	6 100	15 000	420	53 300	680	123	93	120	3,9	21,8	[Наши данные]

начале первичного почвообразования, несомненно, стоит в связи с высоким темпом накопления гумуса, отчето приведенную в начале главы точку зрения В. В. Пономаревой на гумус как на целесообразное приспособление растений к добыванию минеральной пищи можно конкретизировать: прежде всего, азотной. По-видимому, гумус оказался единственно возможным в условиях Земли инструментом аккумуляции наиболее дефицитного для живых организмов химического элемента. В рыхлых отложениях при поселении растительности происходят также существенные изменения в фосфорном и калийном фондах. Главное из них: увеличение содержания подвижных соединений этих элементов в верхнем слое (табл. 26).

Нечто подобное, надо полагать, происходило в прошедшее время при поселении высших растений на рыхлых отложениях. В сформировавшихся в результате этого почвах едва ли можно выявить и охарактеризовать этапы становления современного питательного режима, проще наблюдать суммарный агрохимический эффект. Оценивать последний следует по количеству и качеству (доступности растениям) накопленных в почве элементов питания. Следует сразу оговориться: биогенное накопление питательных веществ изучается давно. Однако полученный материал посвящен или отдельным химическим элементам, главным образом азоту, фосфору и калию, или в лучшем случае их сочетанию. Значительно меньше изучены сера, магний и микроэлементы. Изучением был охвачен в основном гумусовый (пахотный) слой почвы, нижняя часть профиля исследовалась мало. Обобщение перечисленного материала для выявления агрохимической сущ-

Таблица 26

Изменение содержания * подвижной формы фосфора и калия в процессе первичного почвообразования [по данным Махониной, 1976]

Элемент	Глубина, см	Возраст отвалов, годы				Элемент	Глубина, см	Возраст отвалов, годы			
		1	5	15	33			1	5	15	33
P	0—2	4,6	7,9	13,9	19,7	K	0—2	84	262	440	—
	2—7		1,7	4,7	8,9		2—7	75	144	272	—
	7—20		0,9	2,0	2,0		7—20	59	76	195	—

* Пересчитано на элемент в миллиграммах на килограмм.

ности почвообразования вообще и отдельных его направлений в частности может дать интересные результаты, но, очевидно, это дело будущего. Выполненные же работы [Ильин, Маслова, 1979; Ильин, 1982б, в] указывают на некоторые новые возможности в освещении почвообразования, на присутствие определенных тенденций и нюансов в формировании элементного химического состава почв разного генезиса.

В начале этой главы уже были представлены некоторые данные, показывающие уровень накопления макро- и микроэлементов при формировании черноземов. Рассмотрим этот вопрос подробнее и не только на примере черноземов, но и других типов почв. При ознакомлении с данными анализа разных типов почв целинного состояния (табл. 27), в том числе биогеохимически контрастных (черноземы и дерново-подзолистые), не всегда можно сделать однозначный вывод. Приведенный материал свидетельствует, что во всех почвах происходит биогенная аккумуляция пяти химических элементов — азота, фосфора, серы, марганца и цинка и, напротив, осуществляется вынос магния.

Что же касается калия, меди и кобальта, то здесь результат определяется направлением почвообразования: наблюдается некоторая потеря этих элементов аккумулятивным горизонтом дерново-подзолистых почв и отсутствие ее в черноземах и каштановой почве. В данном случае приходится констатировать, что не всегда процессы задержания и аккумуляции элементов питания способны противостоять процессам их нисходящей миграции, которая для меди и кобальта заканчивается в иллювиальном горизонте. Это означает что их мигрирующая часть все же не выходит из биологического круговорота. Кроме того, растительность оподзоленных почв (в основе своей многолетняя деревянистая) располагает важным механизмом поддержания нужного уровня минерального питания. Она перекачивает усвояемые соединения из почвы в биомассу и с большой тщательностью их оберегает. В какой-то мере обнаруживаемый дефицит питательных веществ (в гор. А по отношению к гор. С) является следствием именно этого процесса.

Элементы минерального питания, биогенно аккумулируемые почвой, более всего накапливаются, как это уже имело место в почвообразующих породах, в тонкодисперсных частицах. Возможности депонирования в поч-

Содержание макро- и микроэлементов в аккумулятивном гори

Почва, регион	Горизонт	Глубина, см	N	P	K	Ca
Дерново-подзолистая супесчаная, Томская обл.	A ₁	2—5	2380	419	14 600	6 460
	C	220—230	420	209	16 100	6 170
Дерново-подзолистая суглинистая, Московская обл.	A ₁	3—17	1540	574	18 500	5 620
	C	184—200	280	523	20 300	5 760
Чернозем выщелоченный суглинистый, Новосибирская обл.	A ₁	0—5	6160	1345	17 100	12 300
	C	185—195	280	531	17 700	38 900
Чернозем выщелоченный суглинистый, Курская обл.	A ₁	0—25	3640	690	19 000	9 120
	C	210—230	280	434	17 000	85 110
Каштановая супесчаная, Бурятская АССР	A ₁	0—5	900	790	30 300	12 280
	C	190—200	200	630	30 300	14 500

ве по сравнению с породой возрастают, так как в ней несколько усиливается выветривание первичных минералов и накопление вторичных. Первый из названных процессов способствует освобождению элементов питания, второй увеличивает их обменное поглощение и межслоевое фиксирование. Но, несмотря на это, основным аккумулятором дефицитных элементов в иле выступает гумус. На долю гумуса илистой фракции может приходиться более 50% органического углерода. Согласно данным В. П. Грати и др. [1965], К. И. Трофименко и Ю. Е. Кизякова [1967], в гумусе тонких частиц (ил и мелкая пыль)

Содержание элементов питания в иле

Почва, регион	Горизонт	Глубина, см	N	P	K	Ca
Дерново-глубокоподзоленная, Салаир	A ₁	2—13	9 550	2600	21 000	9 700
	C	220—230	360	900	19 000	21 300
Дерново-подзолистая, терраса р. Оби	A ₁	2—6	12 320	1700	18 000	21 500
	C	190—200	1 860	960	17 900	6 500
Чернозем выщелоченный, Стрелецкая степь	A ₁	0—30	9 500	1570	16 200	22 500
	C	220—230	1 400	740	13 200	108000
Чернозем выщелоченный, Приобское плато	A ₁	0—23	8 400	1590	21 000	22 000
	C	190—200	840	715	18 800	41 800
Чернозем выщелоченный, Молдавия	A	0—22	3 830	1180	28 380	14 730
	C	190—200	He опр.	785	21 910	2 360

зонте различных почв и в почвообразующих породах, мг/кг

Mg	S	Fe	Mn	Zn	Cu	B	Mo	Co	Автор	
3 350	280	11 200	741	30	0,6	21	0,8	3,9	[Наши дан- ные]	
4 470	124	11 700	347	17	1,2	19	1,0	5,0		
4 460	450	19 900	912	71	8,3	41	1,0	8,7		
5 010	210	28 800	525	63	28,5	41	0,7	11,6		
6 460	759	30 900	977	93	36,5	56	1,5	17,7		
9 550	278	27 500	661	79	34,5	59	1,6	17,6		
6 760	525	25 700	851	63	20,2	62	0,9	10,0		
15 490	400	15 100	603	41	11,0	41	1,1	7,0		
6 100	170	20 210	700	51	8,1	14	1,0	8,3		[Ильин, Убу- гунов, 1983]
8 060	107	22 430	460	37	9,9	16	1,0	8,4		

большинства почв гуминовые кислоты преобладают над фульвокислотами. В составе обеих групп гумусовых кислот содержится от 2 до 6% азота [Александрова, 1980]. Количество золы в гумусе колеблется в широких пределах, в ней преобладают металлы — макро- и микроэлементы.

О повышенных возможностях депонирования у илистых частиц гумусированной толщи почвы можно судить по данным табл. 28. По сравнению с илом почвообразующей породы тонкие частицы из гор. А содержат значительно больше азота, фосфора и марганца. Они также

Т а б л и ц а 28

почвы и почвообразующей породы, мг/кг

Mg	S	Fe	Mn	Zn	Cu	B	Mo	Co	Автор
16 100	570	55 300	1600	157	75	46	3,0	—	[Ильин, Маслова, 1979] То же
15 800	285	59 500	670	125	75	66	4,5	—	
11 900	380	24 000	1360	160	38	60	4,9	—	
16 700	460	56 300	540	138	74	46	5,1	—	
13 100	1285	49 500	930	149	87	51	3,8	—	
13 400	115	45 000	620	65	33	62	3,4	—	
13 900	1100	54 000	1175	123	63	69	4,9	—	
19 100	380	55 000	630	108	40	58	4,5	—	
11 570	1760	70 320	1860	37	23	—	6,0	4,0	[Крупеников, 1976; Тома, 1972]
12 780	1360	70 810	695	31	22	—	6,0	5,0	

более насыщены калием и цинком. Об остальных элементах питания определенное заключение сделать невозможно: полученные результаты противоречивы и каждый из них есть следствие конкретных условий формирования почвы и деятельности произрастающей на ней растительности.

По интенсивности накопления в илстых частицах гор. А₁ элементы питания можно разделить на несколько групп в зависимости от величины коэффициента накопления (K_n), который представляет собой отношение содержания элемента в иле гор. А₁ к его количеству в гор. С. В илстых частицах гор. А интенсивно накапливается азот ($K_n > 5$), заметно аккумулируются фосфор, сера, марганец и цинк. Менее очевидно накопление калия, меди, бора (рис. 9).

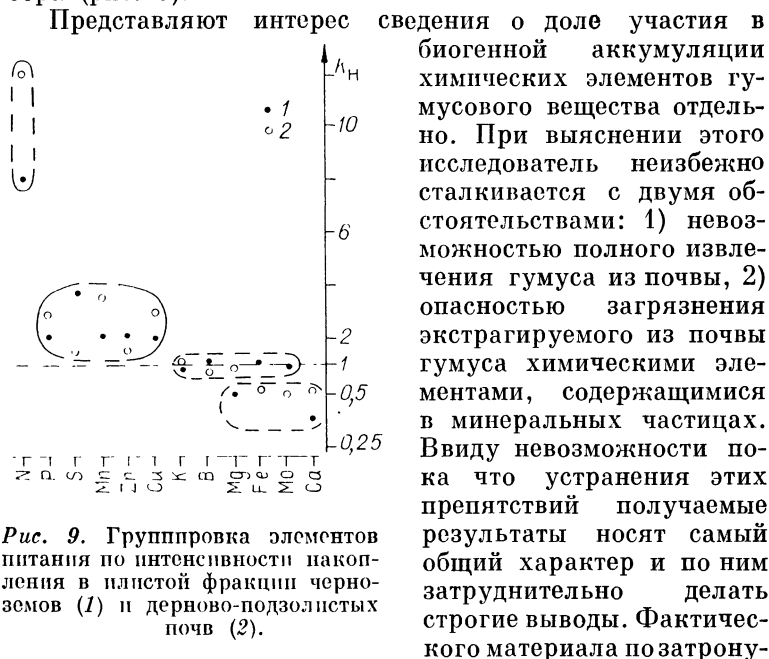


Рис. 9. Группировка элементов питания по интенсивности накопления в илстой фракции черноземов (1) и дерново-подзолистых почв (2).

тому вопросу немного, причем его больше по азоту, фосфору и микроэлементам и меньше по остальным элементам питания.

Рассмотрим аккумулирующую роль гумуса в отношении разных элементов минерального питания растений.

Обычно считается, что весь азот почвы сосредоточен

Содержание азота и серы в гумусовых кислотах почв умеренного пояса [Schützer, 1978], мг/кг

Кислоты	Эле- мент	Почвы		среднее для всех почв
		кислые	нейтральные	
Гуминовые	N	8000—24000	45000—50000	32 000
	S	1000—5000	6000—9000	8 000
Фульвокислоты	N	9000—13000	23000—28000	21 000
	S	1000—5000	8000—17000	19 000

в ее органическом веществе. Это неверно, и, если принять во внимание данные табл. 29, до 10% и более содержания почвенного азота приходится на минеральный компонент. Насыщенность гумуса азотом высокая. По усредненным данным М. Шнитцера [Schützer, 1978], в 1 кг гуминовых кислот находится 32 000 мг этого элемента. Насыщенность азотом фульвокислот меньшая — 21 000 мг, но и это количество следует признать весьма значительным.

Согласно материалам этого же автора, в гумусовых кислотах сосредоточено много серы, причем в фульвокислотах ее оказалось почти в три раза больше, чем в гуминовых (19 000 против 8000 мг/кг). Повышенное содержание серы в фульвокислотах по сравнению с гуминовыми нашли П. К. Крупский и др. [1971]. По данным Р. Х. Айдиняна [1964], серы больше в гуминовых кислотах (табл. 30). В целом же в гумусовых кислотах накоп-

Количество серы в гумусовых кислотах разных почв, мг/кг

Почва	Гуминовы е кислоты	Фульво- кислоты	Автор
Чернозем мощный	6690	3 500	[Айдинян, 1964]
	7600	11 000	[Крупский и др., 1971]
Гемно-серая	6150	4 010	[Айдинян, 1964]
	6200	12 900	[Крупский и др., 1971]
Гемно-каштановая	6900	9 900	То же
Дерново-подзолистая	5840	3 750	[Айдинян, 1964]

ливается до 50% и более валового количества серы в почве. Частично эта сера представлена конституционной формой (элемент входит в состав серосодержащих аминокислот): согласно косвенным расчетам Д. С. Орлова (1974), на ее долю приходится от 600 до 1300 мг/кг.

Один из важных элементов питания — фосфор — также присутствует в большом количестве в органическом веществе почвы: по мнению А. Д. Фокина [1975] и К. Г. Коваленко [Kowalenko, 1978], примерно 50—70% органического фосфора связано с гумусом. Принимая это во внимание и используя данные К. Е. Гинзбург [1981] о содержании органического фосфора в почвах, находим путем расчета, что в 1 кг гумусового вещества разногумусных черноземов может содержаться от 3800 до 6500, а в дерново-подзолистых почвах от 1300 до 1200 мг элемента. Разумеется, с помощью такого несовершенного приема можно получить представление лишь о примерном уровне насыщения фосфором гумусового вещества. Однако непосредственное определение фосфора в экстрагированных из почвы гумусовых кислотах дает примерно те же результаты. Так, по Г. Хинову и др. [1969], в гумусовых кислотах содержание этого элемента колеблется от 3300 до 6600 мг/кг. В гумусовых кислотах бурых оподзоленных почв (экстрагент — 0,1 н NaOH) было найдено фосфора 1620 мг/кг, при использовании же хелатирующего агента в выделенных гумусовых кислотах его оказалось больше — 1900 мг/кг [Levesque, 1969]. Д. С. Орлов [1974], пересчитав исходные данные Г. Бхандари с соавторами [Bhandari e. a., 1970], нашел, что в широком спектре аридных почв содержание фосфора в гуминовых кислотах колеблется от 1900 до 4200 мг/кг.

Весьма немногочисленны определения в гумусе калия. Пересчитав исходные данные в работах [Адерихин, Беляев, 1971, 1972], мы нашли, что в 1 кг гумуса серых лесных почв содержится примерно 2600—3100, чернозема — 1100—1600 мг этого элемента. Более насыщенным оказался гумус целинного типичного серозема [Захарчук, Маткаримов, 1962]. Согласно нашему пересчету, в гумусе этой почвы аккумулируется калия до 11000 мг/кг.

Сведения о содержании Ca и Mg в гумусе почв также очень скудные. По-видимому, причиной этого является несовершенство приемов извлечения гумусового вещества из почвы. Д. С. Орлов [1974], пересчитав данные индийских исследователей [Bhandari e. a., 1970], обнаружил,

что в гуминовых кислотах различных почв может накапливаться кальция от 3300 до 6100, магния — от 170 до 240 мг/кг.

Гумус всех почв содержит большое количество железа. Особенно его много в гумусовых кислотах дерново-подзолистых почв. Как показали исследования Л. П. Александровой [1980], в 1 кг гуминовых кислот, выделенных из этих почв, связано до 127 000 мг элемента, в 1 кг фульвокислот — до 27 000 мг. Заметно меньше железа аккумулирует гумусовое вещество черноземов: в гуминовых кислотах обнаружено 27 000, в фульвокислотах — 69 000 мг.

В гумусе концентрируется также значительная часть других микроэлементов, в первую очередь металлов. Во многих работах отмечается высокая положительная корреляционная связь между гумусированностью почв и количеством в них микроэлементов. Однако это еще не является свидетельством повышенного содержания микроэлементов в почвенном гумусе.

Было установлено, что в гумусе слабо аккумулируется марганец [Маданов, 1953; Руденская, 1962] и, напротив, накапливаются медь [Шарова, 1957; Руденская, 1962; Kline, Rust, 1966; Grimme, 1967] и молибден [Kereszteny, Nagy, 1960]. Судя по данным И. З. Рабиновича [1969], зола гуминовых кислот по сравнению с почвой обогащается Mn, Zn, Co, однако, как справедливо заметил Д. С. Орлов [1974], это обогащение кажущееся. Вместе с тем со своей стороны добавим, что при современных методах очистки гумусовых кислот и вследствие стремления к получению малозольных препаратов (как это было в исследованиях И. З. Рабиновича) микроэлементы могут частично теряться. При минимализации операций по очистке гумусовых кислот количество микроэлементов в них следует признать достаточно высоким. Расчеты показывают, что в 1 кг гумуса сибирского целинного чернозема концентрируется до 1400—1500 мг марганца, свыше 250 мг цинка, до 150 мг меди и 15—20 мг молибдена. По данным М. Д. Степановой [1976], перечисленные микроэлементы содержатся в основном в фульвокислотах, в гуминовых кислотах их было в несколько раз меньше. О доле участия гумусовых кислот и минерального субстрата в концентрировании микроэлементов в сибирском черноземе можно судить по рис. 10. По насыщенности цинком, медью и молибденом гумус дерново-

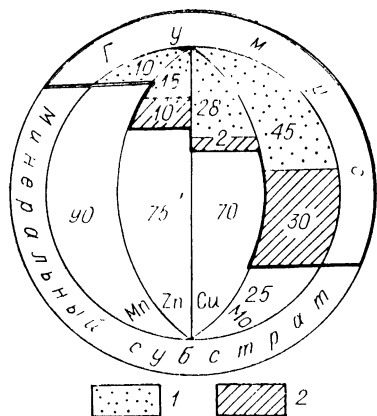


Рис. 10. Распределение микроэлементов между гумусом и минеральным субстратом черноземов.

1 — фульвокислоты; 2 — гуминовые кислоты.

ментный химический состав

N—25 000	Fe—60 000
P—3 000	Mn—1 000
K—5 000	Zn—200
Ca—5 000	Cu—150
Mg—200	Mo—15
S—7 000	

подзолистой почвы заметно уступает гумусу чернозема.

Интересные сведения об относительном распределении микроэлементов в различных составляющих почвы (рис. 11) приводит Л. Шуман [Shuman, 1979]. Судя по ним, гумус в почве — основное место аккумуляции марганца и меди.

Ознакомление с депонирующей ролью органического вещества по отношению к элементам минерального питания растений позволяет приближенно представить элементный химический состав этого компонента почвы:

Если сопоставить приведенные цифры с теми, которые были получены нами ранее [Ильин, 1982а] для гумуса только черноземов, то можно констатировать их определенную близость. Судя по имеющимся данным, гумус не является накопителем кальция, магния и калия. Благодаря аккумуляции в гумусированной толще почвы происходит не просто накопление дефицитных макро- и микроэлементов, но и изменение их пропорций в сторону, более благоприятную для существования растений. Если проследить за изменениями концентраций химических элементов в ряду природных объектов: массивно-кристаллические породы земной коры — почвообразующая порода — почва — пл — гумус, составленном с учетом возрастания роли биологического фактора в формировании химического состава перечисленных субстратов, можно наблюдать достаточно ясную тенденцию в упорядочении

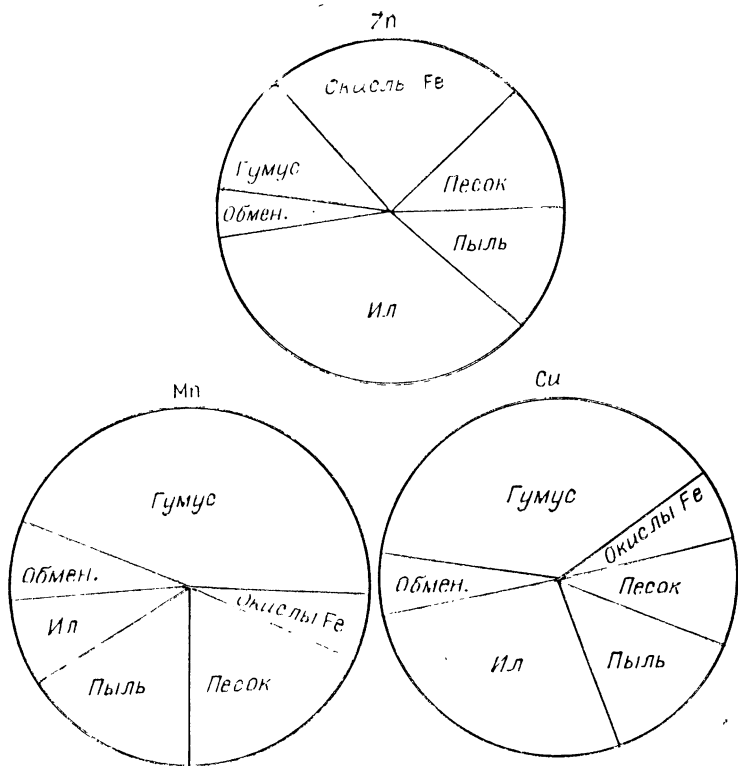


Рис. 11. Относительное содержание микроэлементов в почвенных фракциях.

элементного химического состава — приближении его к требованиям растительности (табл. 31).

Поскольку не весь накопленный почвой запас питания доступен для усвоения, представляется более правильным искать упорядочение не столько в валовом количестве, сколько в содержании подвижной формы. Действительно, найденные пропорции показывают (табл. 32), что упорядочение в процессе почвообразования касается прежде всего подвижной формы питательных веществ, особенно дефицитных.

Говоря о гумусе как о мощном аккумуляторе дефицитных питательных веществ — азота, фосфора, серы, нельзя не обратить внимание на обильное содержание в нем микроэлементов. Микроэлементов в гумусе больше, чем

Т а б л и ц а 31
Содержание элементов минерального питания растений в различных природных объектах [Ильин, 1982], мг/кг

Объект	N	P	K	Ca	Mg	S	Fe	Mn	Zn	Cu	B	Mo	Co
Земная кора *	19	930	25 000	29 600	18 700	470	46 500	1000	83	47	12	1,1	18
Лессовидный суглинок	200	560	18 600	10 000	8 200	1800	33 800	600	56	29	40	2,2	8,5
Чернозем	4 250	970	18 400	11 800	6 400	1600	29 300	750	48	30	46	2,8	11
Ил чернозема	6 200	1600	20 800	19 700	14 200	2360	62 200	1010	83	50	60	5,0	15
Гумус чернозема	33 000	6200	—	—	—	5200	25 000	760	700	196	225	17,4	—
Микроорганизмы почвенные	80 000	1000	10 700	4 400	3 500	880	440	30	—	40	5	13,0	—
Растения:													
злаки	30 100	1550	16 500	1 000	1 300	1600	102	50	16	5	6	1,3	0,3
бобовые	41 000	4000	10 000	3 000	1 000	1500	40	12	35	5	10	9,0	—

* Данные А. П. Виноградова [1962].

Соотношение элементов минерального питания растений в почвообразующей породе и почве [Ильин, 1982]

Объект	N	P	K	Ca	Mg	S	Fe	Mn	Zn	Cu	B	Mo
<i>Западная Сибирь</i>												
Лесовидный суглинок	4	20	640	1500	390	4	1100	27	3	1	1	0,1
Чернозем, гор. А ₁ *	140	40	640	550	320	15	1080	36	3	1	1	0,1
гор. А ₁ **	390	200	640	1800	200		2700	90	2	1	2	0,1
<i>Центрально-черноземная область</i>												
Лесовидный суглинок	30	20	580	2560	300	18	1300	21	1	1	1	0,1
Чернозем, гор. А ₁ *	190	20	540	340	170	20	630	20	2	1	1	0,1
» гор. А ₁ **	520	125	580	2000	180	60	1700	55	2	1	1	0,1

* Расчет по валовому содержанию.

** Расчет по содержанию подвижной формы.

требуется растениям, и они содержатся в пропорциях, которые трудно назвать благоприятными. В связи с антропогенным загрязнением окружающей среды тяжелыми металлами во многих работах [Маханько и др., 1976; Глазовская, 1978; Важенин, 1982; Purves, 1977] рассматривается роль почвы в инактивации избыточных ионов. Большую защитную роль в этом процессе выполняет гумусовое вещество почвы, хелатируя ионы и переводя тем самым их в малоподвижное состояние. Таким образом, гумус в почве, по-видимому, выполняет не одну, а несколько важных функций, призванных обеспечивать комфортные условия питания для растений.

В целом же при сопоставлении элементных химических составов почвообразующих пород и почв, на них сформировавшихся, легко обнаруживается эффект биогенного накопления макро- и микроэлементов (главным образом дефицитных), значительная доля которых аккумулируется в тонких частицах почвы и в гумусе. Эффект биогенного накопления химических элементов обусловлен ежегодно повторяющимся запросом почве со стороны растений на определенные количества определенных питательных веществ и наличием в почвенном профиле барьера (его основу составляет гумус), задерживающего освобождающиеся из растительных остатков элементы питания. При этом происходит упорядочение элементного химического состава почвы — его приближение к элементному химическому составу растений, что позволяет рассматривать биогенную аккумуляцию как «стремление» и способность растительных организмов к созданию по возможности благоприятных условий для своего существования.

Глава 7

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СВЕДЕНИЙ ОБ ЭЛЕМЕНТНОМ ХИМИЧЕСКОМ СОСТАВЕ РАСТЕНИЙ

Сведения о концентрациях химических элементов в растениях уже давно привлекают внимание специалистов и в настоящее время успешно используются в практической работе, преимущественно в сельском хозяйстве.

Интерес к ним со стороны специалистов сельского хозяйства обусловлен производственной необходимостью

улучшения естественного плодородия почв с помощью удобрений и потребностью оценить минеральную полноценность продукции возделываемых культур. В последнее время решение указанных задач осложнилось в связи с происходящим загрязнением среды и появлением в почве избытка некоторых химических элементов, токсичного для живых организмов. Возникла потребность держать под наблюдением оба крайних режима питания растений — с дефицитом и с обилием макро- и микроэлементов.

Для контроля за состоянием питания сельскохозяйственных культур был разработан метод растительной диагностики. Большой вклад в обоснование существующих в настоящее время приемов растительной диагностики внесли советские и зарубежные исследователи [Магницкий, 1964; Болдырев, 1972; Церлинг, 1978; Lundegardh, 1951].

Было установлено, что разные органы растения неодинаково отражают конкретную обстановку с минеральным питанием, сложившуюся в почве. Листья это делают лучше, чем семена [Болдырев, 1972]. Поэтому неудивительно, что в агрохимической практике листовая диагностика минерального питания посевов оказалась наиболее разработанной. В настоящее время разработаны принципы и трезво оценены возможности листовой диагностики, обосновано ее место среди других агрохимических методов (анализ почвы, опыты с удобрениями), обработана технология отбора растительных проб, найдены уровни содержания для макро- и микроэлементов в индикаторных органах, соответствующие их дефициту, оптимуму и избытку, предложены способы интерпретации полученных результатов и расчеты доз дефицитных элементов для внесения в почву.

Достижения отечественной и зарубежной агрохимической науки, касающиеся растительной диагностики (преимущественно листовой), были обобщены В. В. Церлинг [1978], и большое значение этого метода в деле повышения продуктивности сельскохозяйственных культур не вызывает сомнений. Однако это отнюдь не означает, что разработку метода растительной диагностики можно считать законченной. Еще далеко не для всех сельскохозяйственных культур известны хорошо обоснованные оптимальные уровни содержания элементов питания в индикаторном органе, еще очень мало имеется количественных диагностических придержек для серы, магния и мик-

роэлементов, пока слабо разработана растительная диагностика применительно к отдельным сортам.

У метода листовой диагностики есть и недостатки. Наиболее значительные из них следующие: 1) неспособность метода отличать истинный дефицит элемента в почве от его дефицита в питании, обусловленного антагонистическими взаимоотношениями с другими элементами; 2) наличие периода несбалансированного питания (от всходов до отбора листьев на анализ), во время которого на рост и развитие растений негативно действуют дефицит или избыток питательных веществ; 3) невозможность установления точных доз удобрений, которые необходимо внести, применительно к конкретным почвенным условиям.

К недостаткам метода относят ограничения на использование рекомендаций в год диагностирования из-за слишком далеко ушедшего развития растений и появления густостоящих посевов. Указывается на невозможность диагностирования минерального питания только по данным анализа растений.

Следует отметить, что сами разработчики объективно оценивают возможности метода, и он у них не противопоставляется иным способам диагностирования. Напротив, подчеркивается желательность комплексного подхода (анализ почв плюс растительная диагностика) с тем, чтобы, используя сильные стороны каждого из методов, найти верный и экономный путь к улучшению питания. В. В. Церлинг [1978] справедливо считает, что растительная диагностика становится основным информативным приемом при оптимизации минерального питания в условиях гидропоники или инертного насыпного субстрата. К этому следует добавить, что применение растительной диагностики необходимо при разработке сбалансированных питательных смесей под различные культуры и сорта, испытывающиеся в агрохимических, физиологических и других опытах [Трейман, 1983]. Только этот прием позволяет создавать сбалансированные и безбалластные питательные смеси для выращивания растений в космических путешествиях. Возможности применения растительной диагностики будут возрастать даже в условиях обычного земледелия, поскольку в связи с аридизацией суши [Ковда, 1977] потребность в орошении посевов все более возрастает. Корректировка же минерально-

го питания при поливе перестает быть технически трудно-разрешимой задачей.

Сведения о содержании элементов питания в растениях служат исходным материалом для расчета необходимых доз минеральных удобрений под планируемый урожай, для восполнения выноса [Кулаковская, 1978]. Такие дозы не являются оптимальными, однако высокая практическая значимость приема не вызывает сомнений.

Совокупность концентраций макро- и микроэлементов в растениях была использована Г. Я. Ринькисом [1972] в разработках оригинального комплексного метода оптимизации минерального питания. Автор резонно полагал, что оптимальное питание у растений возможно тогда, когда соотношения между питательными элементами (речь идет об усвояемой их форме) в среде обитания повторяют те, какие наблюдаются в самих растениях. Один из важных принципов метода — обязательное диагностирование питания сельскохозяйственных культур не по трем элементам, как обычно делается, а по всей совокупности макро- и микроэлементов. Это ставит метод, несмотря на имеющиеся в нем недостатки, в ряд весьма конкурентоспособных. Благодаря сбалансированным за счет соответствующих доз удобрений пропорциям питательных веществ в почве растения в состоянии без лишних материальных и энергетических затрат поддерживать необходимую насыщенность тканей макро- и микроэлементами. Это обеспечивает нормальное развитие продукционного процесса, способствует повышению урожая и улучшению его качества (в том числе минеральной полноценности), делает метод экономически выгодным. Свидетельством тому служат материалы, полученные нашей лабораторией совместно со специалистами Института кормов СО ВАСХНИЛ [Агрохимический прием..., 1982].

Определение элементного химического состава листьев приобретает сейчас важное значение в связи с возможностью перекорма растений защищенного грунта, орошаемых овощей и технических культур. При перекорме вероятны не только отрицательное воздействие избытка питательных веществ на продукционный процесс, но и поступление в пищевую цепь с продуктами растительного происхождения токсических ингредиентов — нитратного аниона, микроэлементов. То же самое будет происходить при загрязнении среды тяжелыми металлами, повышении их содержания в почве.

Это нежелательное при возделывании любой из культур (особенно тех, у которых в пищу человека и на корм животным используются листья) явление можно уверенно диагностировать с помощью анализа растений или, что лучше, его частей или органов. Диагностирование осуществляется путем сопоставления обнаруженной в растительном материале концентрации химического элемента с ее санитарно-гигиенической нормой. Поиску санитарно-гигиенической нормы, или предельно допустимой концентрации (ПДК), химических элементов-загрязнителей в настоящее время уделяется повышенное внимание. Работы в этом направлении позволили найти ПДК для многих загрязнителей, накапливающихся в растительной продукции, воздухе, воде, значительно медленнее идет разработка ПДК для почвы.

Почва, будучи своеобразным и сложным по химическому составу природным образованием, является в то же время и основным средством сельскохозяйственного производства. Это обстоятельство исключает возможность разработки единой ПДК, которая одинаково удовлетворяла бы и природоохранные запросы и требования практики.

М. А. Глазовская [1978] для оценки загрязненности почвы предлагает ввести понятие — показатель нормального функционирования почвенной системы, который определяется количеством и качеством создаваемой биомассы. Функционирование почвенной системы считается нормальным при следующих условиях: продуктивность растений на загрязненной почве не снижается; токсичные вещества, содержащиеся в биомассе, не нарушают процессы метаболизма; в самой почве сохраняются ее полезные обитатели. Такой подход полностью оправдывает себя в обстановке, когда загрязнение только начинается. Почвенные микроорганизмы, относящиеся к физиологически важным группам, будучи весьма чувствительными к повышенным дозам химических элементов [Шайштейн и др., 1975; Евдокимова, Мозговая, 1976], представляют собой наиболее уязвимое звено в системе почва — растение. Поэтому ПДК, найденные для микроорганизмов, окажутся наиболее приемлемыми для сохранения почвы.

В том случае, если почвы интенсивно загрязняются, происходит нарушение жизненных функций у важнейших групп микроорганизмов, почвы теряют определенную часть своих природных свойств. Однако они частично сохраняют плодородие и их можно использовать для воз-

делывания сельскохозяйственных культур, если товарная продукция достаточно надежно защищена от избытка токсикантов, а само возделывание экономически оправдано. В этом случае предельно допустимыми концентрациями будут такие, при которых еще возможно получение удовлетворительного по величине и качеству урожая.

Наличие территорий, в неодинаковой степени загрязненных элементами-токсикантами, требует дифференцированного подхода к разработке ИДК и оценке возможностей использования загрязняемых почв в производственных целях. В соответствии с этим предлагается различать в процессе накопления элементов-токсикантов в почве несколько стадий загрязнения [Ильин, 1982а]. Стадии по-разному диагностируются неодинаковой продуктивностью, различаются по качеству продукции (табл. 33).

Санитарно-гигиенические нормы содержания избыточных элементов в продуктах питания усиленно разрабатываются. Они учитывают не только концентрацию элементов в растительной пище, но и ее долю в суточном рационе.

Согласно В. В. Ковальскому [Ковальский и др., 1971], верхняя пороговая концентрация микроэлементов в сухом веществе корма представлена следующими величинами:

Химический элемент	Верхняя пороговая концентрация, мг/кг
Иод	0,8—2,0 и выше
Кобальт	1,0 и выше
Молибден	2,0—3,0 и выше
Медь	20—40 и выше
Цинк	60—100 и выше
Марганец	60—70 и выше

Эти величины непостоянны: они изменяются в зависимости от вида и состояния животных, концентрации других химических элементов и т. д. Данные свидетельствуют о том, что животные относятся терпимее к микроэлементам, более распространенным в почве — марганцу, цинку и меди, нежели к редким — молибдену, кобальту, иоду. Еще меньше предельно допустимые нормы ртути: например, Всемирная организация здравоохранения допускает содержание Hg в сухом растительном продукте не более 0,05 мг/кг [Алексеев, 1978].

Схема стадийного загрязнения почвы

Стадия загрязнения	Диагностирование загрязнения
Первая — легкое загрязнение	По ПДК для индикаторного микроорганизма
Вторая — среднее загрязнение	По ПДК для индикаторного микроорганизма и по количеству ТМ в листьях
Третья — сильное загрязнение	По количеству ТМ в листьях и в репродуктивном органе (органе запасаания ассимилятов)
Четвертая — отравление почвы (пищевой цепи)	По количеству ТМ в надземной биомассе

* Тяжелых металлов.

Серьезную проблему в питании человека и животных создают нитраты, накапливающиеся в растениях при обильном удобрении почвы азотом или в условиях обычного азотного питания, но с замедлением у культур продукционного процесса. В кормах допускается содержание нитратов от 3000 до 4500 мг/кг, однако М. Уайт и Д. Дэвисон [1972] [цит. по Ракипову, 1979] рассматривают эти концентрации как уже потенциально токсичные. Предельно допустимая концентрация $N-NO_3$ для человека, рекомендованная ФАО, значительно ниже — 500 мг.

Когда защитные возможности растений, как уже отмечалось, будут исчерпаны, активная форма избыточных химических элементов начнет накапливаться во всех органах, в том числе и жизненно важных. Это отрицательно влияет на рост и развитие сельскохозяйственных культур. Поэтому в силу складывающихся обстоятельств может приобрести первостепенное значение определение в растениях избыточных ионов. Токсические концентрации

(пищевой цепи) и состояние растений

Характеристика загрязнения почвы (пищевой цепи) и состояние растений	Использование загрязненной почвы в сельском хозяйстве
Содержание ТМ * в почве превышает фоновое, но оно меньше ПДК для индикаторного микроорганизма. Растения нормальные	Под любые культуры
Содержание ТМ в почве превышает ПДК для индикаторного микроорганизма; количество ТМ в надземных вегетативных органах не отличается от фонового. Растения почти нормальные	Под любые культуры
Содержание ТМ в надземных вегетативных органах выше фона; количество ТМ в репродуктивном органе (органе запасаания ассимилятов) на уровне фона. Растения заметно угнетены	Под культуры, товарная часть которых — семена, плоды, корне- и клубнеплоды
Все органы растений содержат ТМ в количестве, значительно превышающем фоновое. Растения сильно угнетены или погибают	Исключается

известны еще далеко не для всех химических элементов и не для всех культурных растений. Вместе с тем, как свидетельствует обобщение отечественных и зарубежных материалов, выполненное В. В. Церлинг [1978], общее представление о них сделать можно.

Судя по данным табл. 34, токсические концентрации многих элементов у злаковой и бобовой культур совпадают или близкие. Есть, однако, и существенные различия: в отличие от кукурузы люцерна более терпима к Са, Mg, Mn, В.

У разных авторов для одной и той же культуры нередко приводятся неодинаковые токсические концентрации. Так оно и должно быть, потому что терпимость растений к высокой насыщенности тканей химическим элементом зависит от многих причин. Д. М. Гродзинский [1980], говоря о функционировании биологической системы, относит к важным факторам надежности ее работы морфологическое строение организма, компартментное устройство клетки, способность к биохимической адаптации.

Токсические концентрации макро- и микроэлементов в злаковой и бобовой культурах, мг/кг сухой массы

Элемент	Кукуруза	Люцерна
N	>70 000	>70 000
P	>5000(>8000)	>40 000
K	>25 000(>55 000)	>50 000
Ca	>9 000	>40 000(>50 000)
Mg	>5 500	>20 000
Na	—	>10 000
Fe	>200 (>550)	>400
Mn	>200	>250(>400)
B	>35(>100)	>100(>200)
Zn	>100	>100
Cu	>50	>50
Mo	—	>10

Слабая реакция семян на изменение концентраций химических элементов в почве обусловлена их повышенной изолированностью от экологического шума. Их использование для диагностики минерального питания сельскохозяйственных культур малоэффективно. По именно по причине слабого воздействия на элементный химический состав семян геохимической обстановки не лишено смысла определение в них истинных (метаболически оправданных) пропорций между элементами питания. В развитие этого тезиса можно было бы предположить, что в семенах отражены пропорции химических элементов, свойственные ботаническому виду и призванные обеспечить запуск и поддержание биохимических реакций в проростке — гетеротрофе. Если считать, что у такого проростка уже осуществляются все основные метаболические процессы, но еще нет прочных трофических связей с почвой, то обнаруживаемые в семенах соотношения между химическими элементами допустимо рассматривать как истинно генотипические [Ильин, 1975].

Как показали исследования [Ильин и др., 1977], в цикле развития злаковых и бобовых растений от семени до семени соотношение элементов-биофилов, за исключением Ca и K, существенно не меняется. Пропорции же Ca и K, заложенные в семенах, нарушаются в первые дни развития растений. Доля этих элементов в тканях проростков оказалась значительно большей, чем в семенах.

Возможно, это происходит потому, что растениям в процессе эволюции не приходилось сталкиваться с дефицитом в среде обитания кальция и калия. Поэтому поддерживать в семенах требуемые соотношения этих, в большом количестве потребляемых элементов питания было «нецелесообразно». Более того, для такого подвижного элемента, как калий, нелегко подобрать химические соединения, способные его связывать.

По наблюдениям Д. Б. Вахмистрова [1980], эндосперм ячменя по сравнению с листьями проростков этой культуры явно обогащен азотом и сильно обеднен калием. Запасание азота и невысокое накопление калия автор рассматривает как филогенетическое приспособление к сложившейся в почвах обстановке, когда азот почти всегда дефицитен, а калий содержится в достаточном количестве. По поводу малого содержания калия в семенах Д. Б. Вахмистров приводит и такое объяснение. Созревающее семя должно потерять почти всю воду, отчего ему требуется снизить осмотический потенциал. Это достигается уменьшением содержания осмотически активных агентов — органических кислот, аминокислот, углеводов, ионов азота, фосфора, калия. Все перечисленные осмотики, за исключением калия, переводятся в запасные вещества. Чтобы освободиться от главного из них, ничем не связываемого калия, семена выводят его из эндосперма.

Несмотря на затруднения, использование семян для поиска генотипических соотношений химических элементов может оказаться полезным.

В противоположность семенам корни, будучи непосредственно контактирующим с почвой органом, отчетливо отражают геохимическую ситуацию в среде обитания, особенно когда в ней появляются избыточные ионы. К настоящему времени накоплен экспериментальный материал, свидетельствующий о способности корней задерживать и хранить в своих тканях избыточные ионы разных химических элементов. Е. И. Ратнер [1950] увидел в задержке питательных веществ корнями стремление растительного организма устранять или ослаблять поступление излишка ионов в надземную часть. Д. Б. Вахмистров [1966б] показал, как этот излишек с поступлением бедного питания перекачивается в надземные органы для удовлетворения их потребностей.

Изучение содержания химических элементов в корнях представляет определенный практический интерес.

Во-первых, появление в корнях растений, выращиваемых на питательной смеси, повышенной концентрации какого-либо элемента указывает на несбалансированность смеси и необходимость траты метаболитов и энергии для смягчения неблагоприятного воздействия на организм избыточных ионов. В условиях гидропоники, при использовании сыпучего субстрата привлечение данных по элементному химическому составу корней будет способствовать правильному составлению питательных смесей. Предложенный Д. Б. Вахмистровым [1966б] специальный показатель — коэффициент распределения, основанный на сопоставлении концентраций питательных веществ в надземной массе (лучше в листьях) и корнях, способен диагностировать потребности растений в питательных элементах. Однако широкого применения он пока не получил.

Во-вторых, принимая во внимание способность корней задерживать и накапливать избыточные ионы, поступающие из среды обитания, а также то обстоятельство, что среди овощей много корнеплодов, можно говорить об острой необходимости контроля за их минеральной полноценностью, за соблюдением санитарно-гигиенических норм поступления макро- и микроэлементов в пищевую цепь.

Помимо сельского хозяйства и медицины сведения о содержании химических элементов в растительном материале представляют большой интерес для прикладной геологии. Так называемый биогеохимический метод поиска полезных ископаемых основан на способности растений отражать повышение количества химического элемента в почве или почвообразующей породе через возрастание его концентраций в фитомассе. Если учесть, что корневая система многих кустарников и деревьев достигает глубины 10 м и более, нетрудно представить диагностические возможности этого метода. Биогеохимический метод по сравнению с основным — металлометрическим, в котором предусмотрен отбор и анализ образцов почвы и породы, менее трудоемкий, и это делает его привлекательным для производства. На территориях, покрытых эоловыми, ледниковыми, аллювиальными отложениями, в зоне распространения подзолистых почв только при исполь-

зовании биогеохимического метода возможно обнаружение месторождений [Поликарпочкин и др., 1969].

В поисковой геологии успех диагностирования во многом зависит от правильности выбора индикаторных растений и их органов, а также срока отбора проб. Наиболее полная методическая проработка биогеохимического метода была сделана А. Л. Ковалевским [1974]. Применение этого метода на практике, как сообщает А. Л. Ковалевский, уже дало положительные результаты.

Итак, данные о содержании химических элементов в растениях могут быть использованы в практике сельского хозяйства, медицины, геологии, для нужд жизнеобеспечения человека в замкнутом пространстве. По ним судят об обеспеченности возделываемых культур питательными веществами, их используют для расчета доз минеральных удобрений и составления сбалансированных питательных смесей, для контроля за загрязнением почвы и за минеральной полноценностью растительной продукции.

Особо важное значение данные о количестве химических элементов в растениях и растительной продукции приобретают в связи с возросшим применением минеральных удобрений и загрязнением почвы промышленными выбросами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Каждый из химических элементов, поглощаемых растением, выполняет в физиологических процессах определенную функцию. Вследствие этого они неравномерно распределены по органам растения и компартментам клетки. В зависимости от физиологической функции химические элементы можно разделить на две группы: группу структурных элементов (главным образом азот, фосфор, сера), которые требуются в большом количестве, и группу сервисных элементов (прежде всего микроэлементы), потребление которых невелико.

Среди поглощаемых элементов преобладают или широко распространенные, или показывающие повышенную подвижность, или обладающие специфическими свойствами, полезными для метаболизма. Абрис элементного химического состава растительности был заложен на ранних этапах ее формирования и сохранен до сих пор. При ос-

воении растениями различных геохимических ниш одновременно с формообразованием возникали новые биохимические реакции, которые вносили в элементный химический состав некоторые изменения. Изменения в большей степени касались микроэлементов, в меньшей — макроэлементов. Они были генетически закреплены и в настоящее время составляют видовую специфичность элементного химического состава.

Поддержание генетически закрепленных пропорций химических элементов в растительном веществе осуществляется с помощью избирательного поглощения, которое следует рассматривать не только как приоритет в пропуске к метаболическим центрам одних элементов перед другими, но и как результат действия защитных приспособлений, оберегающих организм от излишних ионов. Однако эту защиту нельзя назвать совершенной, отчего на содержание и пропорции химических элементов в растении оказывает влияние их концентрация в среде обитания. Стабильно-нестабильный характер элементного химического состава вегетирующих растений отражает диалектику развития живой материи: ее стремление сохранить в себе то, что создано предыдущими поколениями, и потребность в получении текущей информации об окружающей среде, чтобы должным образом реагировать на происходящие в ней изменения.

Связь между концентрациями элементов в среде и в тканях растений прямая, но не пропорциональная. Она уменьшается в ряду: корень — лист — плод(семя), т. е. воздействие экологического фактора на элементный химический состав проявляется сильнее в вегетативной части растения, нежели в репродуктивной. Оберегание репродуктивного органа (органа запасаания ассимилятов) допустимо рассматривать как эволюционное приспособление по защите проростка-гетеротрофа от избыточных ионов и как способ, благоприятствующий передаче информации о видовых особенностях элементного химического состава из поколения в поколение.

Поступающие в вегетативную часть растений избыточные ионы не оказывают до определенной концентрации отрицательного воздействия на жизненные процессы благодаря способности клеток и их оргanelл к избирательному поглощению химических элементов и использованию возможностей по изоляции или инактивации их излишка. Способности и возможности разных растений в противо-

стоянии повышенному содержанию химических элементов неодинаковые, о чем свидетельствует широкий спектр видовой толерантности. Химические элементы по своей токсичности существенно различаются: токсичность элементов находится в обратной зависимости от их распространения. Наиболее ядовитыми считаются тяжелые металлы. Однако если исходить из предположения, что все химические элементы необходимы растению, будет правильным говорить не о токсичных элементах, а о токсических концентрациях.

Генетически закрепленное своеобразие элементного химического состава растений (по отношению к элементному химическому составу горных пород) и вытекающая из этого потребность в пропорциональном поглощении определенных химических элементов обусловили возникновение в наземной среде обитания особого процесса — биогенной аккумуляции дефицитных элементов питания. Биогенная аккумуляция стала возможной благодаря появлению в минеральном субстрате органического вещества специфической природы с высокой депонирующей способностью — гумуса. Она привела к упорядочению соотношений между элементами питания, сделала минеральное питание растений более гармоничным.

Сведения об элементном химическом составе растений, помимо научного, имеют большое практическое значение. Их можно использовать для оценки обеспеченности почв питательными веществами и степени нуждаемости выращиваемых культур в элементах питания. Они нужны также для контроля за минеральной полноценностью растительной продукции. Необходимость такого контроля возрастает в связи с односторонним применением макроудобрений, с увеличением орошаемых площадей и усиливающимся антропогенным загрязнением почв. Наконец, данные о концентрации химических элементов в растениях могут помочь поиску неглубоко залегающих полезных ископаемых.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуталыбов М. Г.** Значение микроэлементов в растениеводстве. Баку, 1961. 249 с.
- Агрохимический** прием повышения продуктивности культурных орошаемых сенокосов Барабы (Методические рекомендации). Новосибирск, 1982. 34 с.
- Адерихин П. Г., Беляев А. Б.** Запасы калия в почвах центрально-черноземных областей и выделенных из них механических фракциях.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1971, № 3, с. 112—115.
- Адерихин П. Г., Беляев А. Б.** Калий органического вещества почв центрально-черноземных областей.— Агрохимия, 1972, № 11, с. 48—53.
- Адерихин П. Г., Беляев А. Б.** Химический состав механических фракций черноземов центральных областей.— Почвоведение, 1974, № 4, с. 99—100.
- Айдинян Р. X.** Содержание и формы соединений серы в различных почвах СССР и ее значение в обмене веществ между почвой и растением.— Агрохимия, 1964, № 10, с. 3—16.
- Александрова Л. Н.** Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. Л.: Наука, 1980. 287 с.
- Алексеев Ю. В.** Качество растениеводческой продукции. Л.: Колос, 1978. 254 с.
- Альберт Э.** Избирательная токсичность. М.: Мир, 1971. 431 с.
- Аникина А. П., Бахнов В. К., Ильин В. Б.** Закономерности распределения микроэлементов в почвенном покрове Западно-Сибирской равнины.— В кн.: Этюды по биогеохимии и агрохимии микроэлементов. Новосибирск: Наука, 1977, с. 12—27.
- Арнон Д.** Микроэлементы.— В кн.: Микроэлементы. М.: ИЛ, 1962, с. 9—49.
- Афанасьева Е. А.** Черноземы Средне-Русской возвышенности. М.: Наука, 1966. 223 с.
- Бекаревич Н. Е., Масюк Н. Т., Сидорович Л. П.** К вопросу о плодородии почв и пород.— В кн.: Освоение нарушенных земель. М.: Наука, 1976, с. 5—26.
- Белоусов М. А.** Применение бора и основы его действия на сахарную свеклу.— В кн.: Физиология корневого питания сахарной свеклы. М.: изд. ВАСХНИИ, 1936, с. 93—121.
- Бернштейн Б. И., Оканенко А. С.** Калий, фотосинтез и метаболизм растений.— Физиол. и биохим. культурных раст., 1979, т. 11, № 6, с. 515—526.

- Бусе А. А., Грабовская Л. П., Тихонова П. В. Геохимия окружающей среды. М.: Недра, 1976. 248 с.
- Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция растений. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1967, № 1(37), с. 130—143.
- Благовещенский А. В., Александрова Е. А. Биохимические основы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. 101 с.
- Бойченко Е. А. Значение металлов в окислительно-восстановительных реакциях. — Усп. соврем. биол., 1966, т. 62, № 1, с. 23—41.
- Бойченко Е. А. Участие металлов в эволюции окислительно-восстановительных процессов растений. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1968, № 1, с. 24—32.
- Бойченко Е. А., Саенко Г. Н., Удельнова Т. М. Изменение соотношений металлов в эволюции растений биосферы. — В кн.: Очерки современной геохимии и аналитической химии (к 75-летию акад. А. П. Виноградова). М.: Наука, 1972, с. 454—458.
- Болдырев Н. К. Комплексный метод листовой диагностики питания растений, величины и качества урожая сельскохозяйственных культур. Автореф. докт. дис. М., 1972. 52 с.
- Буркин И. А. Физиологическая роль и сельскохозяйственное значение молибдена. М.: Наука, 1968. 294 с.
- Вавилов И. П. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Избр. тр. М.—Л.: Наука, 1965а. Т. 5, с. 179—222.
- Вавилов И. П. Центры происхождения культурных растений. — Изб. тр. М.—Л.: Наука, 1965б. Т. 5, с. 9—107.
- Важенин И. Г. Почва как активная система самоочищения от токсического воздействия тяжелых металлов-пигментов техногенных выбросов. — Сельское хозяйство за рубежом, 1982, № 3, с. 3—5.
- Вахмистров Д. Б. О двух механизмах избирательности при поглощении растениями элементов минерального питания. — Физиол. раст., 1966а, т. 13, вып. 5, с. 807—813.
- Вахмистров Д. Б. Распределительная функция корневой системы растений. — Агрехимия, 1966б, № 2, с. 49—55.
- Вахмистров Д. Б. Потребление проростками ячменя элементов питания из эндосперма и наружной среды. — Физиол. раст., 1980, т. 27, вып. 3, с. 551—559.
- Вернадский В. И. Химический состав живого вещества в связи с химией земной коры. Пг., 1922. 48 с.
- Вильямс В. Р. Почвоведение. — Избр. соч. Т. 1. М., 1949. 448 с.
- Виноградов А. П. Геохимия живого вещества. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 67 с.
- Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов и периодическая система Д. И. Менделеева. — В кн.: Труды биогеохимической лаборатории АН СССР. Т. 3. М.—Л.: Из-во АН СССР, 1935, с. 67—278.
- Виноградов А. П. Основные закономерности в распределении микроэлементов между растениями и средой. — В кн.: Микроэлементы в жизни растений и животных. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 7—20.
- Виноградов А. П. Среднее содержание химических элементов в главных типах изверженных горных пород земной коры. — Геохимия, 1962, № 7, с. 555—571.

- Виноградов А. П. Микроэлементы и задачи науки (Об уровнях содержания микроэлементов в растениях в связи с их систематическим положением).— *Агрохимия*, 1965, № 8, с. 20—31.
- Власюк П. А. Значение микроэлементов в нуклеиновом обмене у растений.— *Физиол. и биохим. культурных раст.*, 1974, т. 3, № 3, с. 276—286.
- Власюк П. А., Рудакова Э. В., Климовицкая З. М. и др. Состояние металлов и их соединений в клетках и органоидах растений.— В кн.: *Микроэлементы в растениях*. Улан-Удэ, 1969, с. 3—45.
- Власюк П. А., Климовицкая З. М., Лобанова З. И., Прокопивицкая Л. М. Состав хроматина растений в зависимости от наличия в среде ионов Mn^{2+} .— *Физиол. и биохим. культурных раст.*, 1973, т. 5, № 3, с. 227—231.
- Воробьев Л. М. Электрохимические параметры растительных клеток как интегральные показатели их физиологической устойчивости.— В кн.: *Экологическая физиология и биогеоценология*. М.: Изд-во МГУ, 1979, с. 5—26.
- Гарман Г. А. Содержание свинца и кадмия в различных частях картофеля и овощей, выращенных на загрязненной этими металлами почве.— В кн.: *Химические элементы в системе почва — растение*. Новосибирск: Наука, 1982, с. 105—110.
- Гармаш Г. А. Тяжелые металлы в огородных культурах и почвах.— *Агрохимия*, 1984, № 2, с. 84—88.
- Гармаш П. Ю. Воздействие повышенного содержания тяжелых металлов в субстрате на пшеницу и картофель.— *Изв. Сиб. отд. АН СССР*, 1983, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2, с. 84—87.
- Герасимов И. П. Элементарные почвенные процессы как основа для генетической диагностики почв.— *Почвоведение*, 1973, № 5, с. 102—113.
- Герасимов И. П., Глазовская М. А. Основы почвоведения и географии почв. М., 1960. 490 с.
- Гинзбург К. Е. Фосфор основных типов почв СССР. М.: Наука, 1981. 244 с.
- Глазовская М. А. Принципы классификации почв по их устойчивости и химическому загрязнению.— В кн.: *Земельные ресурсы мира, их использование и охрана*. М.: Наука, 1978, с. 85—99.
- Горбунов П. И. Минералогия и коллоидная химия почв. М.: Наука, 1974. 314 с.
- Горбунов П. И. Минералогия и физическая химия почв. М.: Наука, 1978. 293 с.
- Грацик С. Обмен железа у животных и растений.— В кн.: *Микроэлементы*. М.: ИЛ, 1962, с. 474—496.
- Грати В. П., Сикевич З. А., Клец Ф. И. Содержание и состав гумуса отдельных механических фракций в почвах Молдавии.— *Почвоведение*, 1965, № 10, с. 72—81.
- Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1973. 594 с.
- Гродзинский Д. М. Надежность биологических систем и эволюция.— В кн.: *Надежность клеток и тканей*. Киев, 1980, с. 6—15.
- Данилова М. Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. Л.: Наука, 1974. 206 с.
- Диксон М., Уэбб Э. Ферменты. М.: ИЛ, 1961. 728 с.
- Добрицкая Ю. И., Журавлева Е. Г., Орлова Л. П., Ширинская М. Г. Цинк, медь, кобальт, молибден в некоторых почвах европей-

- ской части СССР.— В кн.: Микроэлементы в некоторых почвах СССР. М.: Наука, 1964, с. 85—113.
- Евдокимова Е. А., Мозговая И. П.** Влияние тяжелых металлов на изменение численности микроорганизмов в почве.— В кн.: Биологическая диагностика почв. М.: Наука, 1976, с. 83.
- Ездакова Л. А.** Биогеохимия лития в бассейне р. Зеравшан.— В кн.: Труды биогеохимической лаборатории АН СССР. Т. 14. М.: Наука, 1976, с. 155—183.
- Жизневская Г. Я.** Медь, молибден и железо в азотном обмене бобовых растений. М.: Наука, 1972. 335 с.
- Захарин А. А.** К вопросу о прочности связи некоторых минеральных ионов в растении, полученной методами физико-химического фракционирования.— В кн.: Ионный транспорт в растениях. Киев: Наукова думка, 1979, с. 236—243.
- Захарова Л. П., Удельнова Т. М.** Поливалентные металлы в водорослях, процессе и формы их накопления.— Усп. соврем. биол., 1977, т. 83, вып. 2, с. 274—286.
- Захарчук П. В., Маткаримов У.** Запасы, распределение и подвижность калия в сероземах Узбекской ССР.— Почвоведение, 1962, № 4, с. 31—39.
- Зырин Н. Г., Орлов Д. С.** Физико-химические методы исследования почв. М.: Изд-во МГУ, 1964. 154 с.
- Зырин Н. Г., Зборицук Ю. П.** Общие закономерности распределения подвижных форм микроэлементов в почвах европейской части СССР.— В кн.: Микроэлементы в почвах СССР. М.: Изд-во МГУ, 1981, с. 6—18.
- Ильин В. Б.** Биогеохимия и агрохимия микроэлементов (Mn, Cu, V, Mo) в южной части Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1973. 389 с.
- Ильин В. Б.** Элементный химический состав растений и один из возможных аспектов его практического использования.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1975, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2, с. 70—76.
- Ильин В. Б.** О предельно допустимой концентрации тяжелых металлов в почве.— Химия в сельском хозяйстве, 1982а, № 3, с. 5—7.
- Ильин В. Б.** Почвообразование и элементы-биофилы.— В кн.: Химические элементы в системе почва — растение. Новосибирск: Наука, 1982б, с. 4—17.
- Ильин В. Б.** Почвообразование и биогенная аккумуляция химических элементов.— В кн.: Проблемы почвоведения. М.: Наука, 1982в, с. 49—52.
- Ильин В. Б., Маслова И. Я.** Содержание элементов-биофилов в пле черноземов и дерново-подзолистых почв.— Почвоведение, 1979, № 9, с. 61—68.
- Ильин В. Б., Степанова М. Д.** Распределение свинца и кадмия в растениях пшеницы, произрастающей на загрязненных этими металлами почвах.— Агрохимия, 1980, № 5, с. 114—119.
- Ильин В. Б., Убугунов Л. Л.** Ресурсы питательных веществ в каштановых почвах Бурятии и возделывание овощей при орошении.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1983, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3, с. 56—64.
- Ильин В. Б., Степанова М. Д., Гарман Г. А.** Некоторые аспекты загрязнения среды: тяжелые металлы в системе почва —

- растение. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3, с. 89—94.
- Ильин В. Б., Степанова М. Д., Трейман А. А.** Ассоциации элементов-биофилов в вегетирующей массе и плодах злаковых и бобовых растений. — В кн.: Этюды по биогеохимии и агрохимии элементов-биофилов. Новосибирск: Наука, 1977, с. 99—100.
- Катальмов М. В.** Микроэлементы и микроудобрения. М.—Л.: Химия, 1965. 330 с.
- Кист А. А.** О граничных химических условиях существования жизни. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т. 3. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, с. 64—76.
- Кларксон Д.** Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978. 368 с.
- Ковалевский А. Л.** Биогеохимические поиски рудных месторождений. М.: Недра, 1974. 144 с.
- Ковальский В. В., Летунова С. В.** Геохимическая экология микроорганизмов. — В кн.: Труды биогеохимической лаборатории АН СССР. Т. 13. М.: Наука, 1974, с. 3—56.
- Ковальский В. В., Расцкая Ю. П., Грачева Т. И.** Микроэлементы в растениях и кормах. М.: Колос, 1971. 235 с.
- Ковда В. А.** Аридизация суши и борьба с засухой. М.: Наука, 1977. 271 с.
- Кротович В. Л.** Основы биохимии растений. М.: Советская наука, 1956. 498 с.
- Крупеников П. А.** Черноземы Молдавии. Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1967. 427 с.
- Крупеников П. А., Синьевич З. А.** Химический состав и некоторые физико-химические свойства гранулометрических фракций черноземов и серых лесных почв Молдавии. — В кн.: Вопросы исследования и использования почв Молдавии. Сб. 4. Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1966, с. 73—83.
- Круцкий П. К., Мамонтова Е. Г., Бачула А. А.** О содержании серы в гуминовых кислотах и фульвокислотах некоторых почв УССР. — Почвоведение, 1971, № 10, с. 37—41.
- Кулаковская Т. П.** Почвенно-агрохимические основы получения высоких урожаев. Минск: Ураджай, 1978. 272 с.
- Курсанов А. Л.** Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука, 1976. 646 с.
- Лапина Л. П., Строганов Б. П.** Локализация солей в клетках в связи с приспособлением растений к условиям засоления. — Усп. соврем. биол., 1979, т. 88, вып. 1(4), с. 93—107.
- Левинджер А.** Биохимия. М.: Мир, 1976. 957 с.
- Либберт Э.** Физиология растений. М.: Мир, 1976. 580 с.
- Магницкий К. П.** Контроль питания полевых и овощных культур. М.: Московский рабочий, 1964. 303 с.
- Маданов П. В.** Биологическая аккумуляция марганца в почвах Воляско-Камской лесостепи и его доступность сельскохозяйственным растениям. Казань, 1953. 203 с.
- Мазель Ю. Я., Рачинский В. В., Фокин А. Д.** Изучение поступления тяжелых металлов из различных соединений в растения методом радиоактивных индикаторов. — Изв. ТСХА, 1980, № 6, с. 101—105.
- Малюга Д. П.** Биогеохимический метод поиска рудных месторождений. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 262 с.

- Маханько Э. П., Первушина Р. И., Вергунская Г. К. и др. О загрязнении почв промышленных районов тяжелыми металлами.— Труды Ин-та эксперим. метеорологии, 1976, вып. 4(56), с. 109—123.
- Махонина Г. И. Первичные стадии почвообразования на промышленных отвалах Урала.— В кн.: Освоение нарушенных земель. М.: Наука, 1976, с. 44—55.
- Найштейн С. Я., Тарков М. П., Меренюк Г. В., Тимченко Л. А. Актуальные вопросы гигиены почвы. Кипшицев, 1975. 183 с.
- Побел П. Физиология растительной клетки. М.: Мир, 1973. 287 с.
- Оболенская Л. П., Бузюкина В. В. Содержание макро- и микроэлементов в клеточных структурах при различных условиях минерального питания.— Агрохимия, 1969, № 8, с. 44—49.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: 1975. 740 с.
- Орлов Д. С. Гумусовые кислоты почв. М.: Изд-во МГУ, 1974. 332 с.
- Пейве Я. В. Микроэлементы и ферменты. Рига: Изд-во АН ЛатвССР, 1960. 136 с.
- Перельман А. П. Геохимия эпигенетических процессов. М.: Недра, 1968. 331 с.
- Перельман А. П. Геохимия элементов в зоне гипергенеза. М.: Недра, 1972. 287 с.
- Пестряков В. К., Бережков С. Ф. Химический состав и свойства дерново-подзолистых глинистых почв и их отдельных механических фракций под разными угодьями.— Бюл. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева, 1976, вып. 12, с. 3—21.
- Петков П. А. О химическом и минералогическом составе механических фракций мощного и выщелоченного черноземов Центрально-черноземного заповедника.— Вестн. МГУ. Сер. VI — биология, почвоведение, 1965, № 6, с. 62—75.
- Петрунина Н. С. Геохимическая экология растений в провинциях с избыточным содержанием микроэлементов (Ni, Co, Cu, Mo, Pb, Zn).— В кн.: Труды биогеохимической лаборатории АН СССР. Т. 13. М.: Наука, 1974, с. 57—117.
- Пирсон А. Марганец и его роль в фотосинтезе.— В кн.: Микроэлементы. М.: ИЛ, 1962, с. 114—137.
- Поликарповкин В. В., Ткалич С. М., Ковалевский А. Л. и др. Состояние и перспективы развития биогеохимических методов рудных месторождений в СССР.— В кн.: Биогеохимические поиски рудных месторождений. Улан-Удэ, 1969, с. 3—8.
- Пономарева В. В., Плотникова Т. А. Гумус и почвообразование. Л.: Наука, 1980. 221 с.
- Потатуева Ю. А. О биологической роли кремния.— Агрохимия, 1968, № 9, с. 111—116.
- Прево П., Олланье М. Закон минимума и равновесия.— В кн.: Анализ растений и проблемы удобрения. М., 1964, с. 247—271.
- Прянишников Д. Н. Избр. соч. в 3-х т. Т. 1. Агрохимия. М., 1952. 691 с.
- Рабинович З. П. Редкие и рассеянные химические элементы в почвах Молдавии. Автореф. канд. дис. Кипшицев, 1969. 19 с.
- Ракинов И. Г. Поступление и накопление нитратов в растениях.— В кн.: Итоги науки и техники. Серия «Почвоведение и агрохимия». Т. 3. М., 1979, с. 85—144.
- Ратнер Е. П. Пути приспособления растений к условиям питания

- катпинами в почве.— В кн.: Проблемы ботаники. Вып. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 427—448.
- Ринькис Г. Я.** Оптимизация минерального питания растений. Рига: Зинатне, 1972. 355 с.
- Ринькис Г. Я., Поллендорф В. Ф.** Сбалансированное питание растений макро- и микроэлементами. Рига: Зинатне, 1982. 202 с.
- Де Робертис Э., Повинский В., Саас Ф.** Биология клетки. М.: Мир, 1973. 487 с.
- Роде А. А.** О химическом составе механических фракций нескольких почв подзолистого и подзолисто-болотного типов.— Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева, 1933, т. 8, вып. 8, с. 4—56.
- Рубин Б. А.** Курс физиологии растений. М.: Высшая школа, 1971. 672 с.
- Руденская К. В.** Содержание марганца и меди в органическом веществе некоторых почв в Ростовской области.— В кн.: Микроэлементы и естественная радиоактивность почв. Ростов, 1962, с. 77—78.
- Сабшин Д. А.** Физиологические основы питания растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 512 с.
- Саяев Р. К.** Поглощение веществ растительной клеткой. М.: Наука, 1969. 205 с.
- Сатклифф Дж. Ф.** Поглощение минеральных солей растениями. М.: Мир, 1964. 224 с.
- Сауков А. А.** Геохимия. М.: Наука, 1966. 487 с.
- Синкевич З. А., Стрижова Г. П.** Содержание меди, цинка, никеля, кобальта и молибдена в гранулометрических фракциях некоторых почв Молдавии.— В кн.: Вопросы исследования и использования почв Молдавии. Сб. 4. Кишинев, 1966, с. 68—72.
- Скок Дж.** Функции бора в растительной клетке.— В кн.: Микроэлементы. М.: ИЛ, 1962, с. 295—318.
- Скрипниченко Н. И., Золотарева Б. И.** Поступление руты в растения при возрастающей концентрации поллютанта в питательной среде.— Агрохимия, 1980, № 9, с. 110—115.
- Соболев А. С., Мельничук Ю. П., Калинин Ф. Л.** Адаптация растений к ингибирующему действию кадмия.— Физиол. и биохим. культурных раст., 1982, т. 4, № 1, с. 84—88.
- Соловьев В. А.** О путях регулирования в тканях растений содержания избыточно поглощаемых ионов (на примере ионов натрия).— Физиол. раст., 1967, т. 14, вып. 6, с. 1093—1103.
- Строганов Б. П.** Метаболизм растений в условиях засоления. М.: Наука, 1973а. 54 с.
- Строганов Б. П.** Современное состояние и перспективы решения устойчивости растений. Ташкент: Фан, 1973б, с. 3—21.
- Степанова М. Д.** Микроэлементы в органическом веществе почв. Новосибирск: Наука, 1976. 105 с.
- Степанова М. Д.** Состояние и элементный химический состав пшеницы, выращенной на почвах, загрязненных свинцом и кадмием.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1, с. 129—136.
- Сытник К. М., Книга Н. М., Мусатенко Л. И.** Физиология корня. Киев: Наукова думка, 1972. 355 с.
- Таранов С. А.** Особенности почвообразования в техногенных ландшафтах Кузбасса.— В кн.: Восстановление техногенных ландшафтов Кузбасса. Новосибирск: Наука, 1977, с. 84—105.

- Титлянова А. А.** Варпабельность элементного химического состава растений.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1972, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1, с. 21—32.
- Ткалич С. М.** Практическое руководство по биогеохимическому методу поисков рудных месторождений. М.: Гостеолтехиздат, 1959. 54 с.
- Тойка М. А.** Тяжелые металлы в биосфере Финляндии.— В кн.: Тяжелые металлы в окружающей среде. М.: Изд-во МГУ, 1980, с. 125—130.
- Тома С. И.** Микроэлементы в почвах, растениях и эффективность микроудобрений в полеводстве Молдавии. Автореф. докт. дис. Кишинев, 1972. 50 с.
- Трейман А. А.** Потребность яровой пшеницы в макро- и микроэлементах.— Агрохимия, 1981, № 11, с. 64—71.
- Трофименко К. И., Кизиков Ю. Е.** Органическое вещество отдельных гранулометрических фракций основных типов почв Предкавказья.— Почвоведение, 1967, № 2, с. 82—90.
- Трофимов С. С., Фаткулин Ф. А.** Состав гумуса молодых почв техногенных отвально-карьерных ландшафтов центрального и южного Кузбасса.— В кн.: Восстановление техногенных ландшафтов Кузбасса. Новосибирск: Наука, 1977, с. 113—119.
- Турчин Ф. В.** Динамика поступления питательных веществ в растение.— В кн.: Справочник по минеральным удобрениям. М.: Сельхозгиз, 1960, с. 17—28.
- Удовенко Г. В.** Солеустойчивость культурных растений. Л.: Колос, 1977. 215 с.
- Уоллес А.** Поглощение растениями питательных веществ из растворов. М.: Колос, 1966. 280 с.
- Упитис В. В., Ноллендорф А. Ф., Пакалне Д. С.** Оптимизация минерального питания хлореллы на основе сбалансирования соотношений элементов в среде.— Изв. АН ЛатвССР, 1979, № 12, с. 90—97.
- Фокин А. Д.** Исследование процессов трансформации, взаимодействия и переноса органических веществ, железа и фосфора в подзолистой почве. Автореф. докт. дис. М., 1975. 51 с.
- Фудзиро Эгамн.** Химическая эволюция в первобытном океане и роль в ней ионов переходных элементов.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1980, № 4, с. 519—526.
- Хинов Г., Ганев С., Хаджиченчева Т.** Поведение на фосфора в хуминовите киселици при киселизната им гидролиза.— Почвознание и агрохимия, 1969, № 5, с. 65—74.
- Хоменко А. Д.** Влияние соотношений элементов питания на состав и продуктивность растений.— Физиол. и биохим. культурных раст., 1972, т. 4, вып. 1, с. 41—45.
- Церлинг В. В.** Агрохимические основы диагностики минерального питания сельскохозяйственных культур. М.: Наука, 1978. 216 с.
- Чернавина И. А.** Влияние молибдена на урожай и химический состав бобовых растений.— В кн.: Микроэлементы в жизни растений и животных. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 546—560.
- Чернавина И. А.** Физиология и биохимия микроэлементов. М.: Высшая школа, 1970. 309 с.
- Шарова А. С.** Содержание микроэлементов в некоторых почвах Латвийской ССР.— Почвоведение, 1957, № 3, с. 17—31.
- Шилов А. Е., Лихтенштейн Г. И.** Биологическая фиксация молеку-

лярного азота и ее химическое моделирование.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1971, № 4, с. 518—537.

- Школьник М. Я.** Микроэлементы в жизни растений. Л.: Наука, 1974. 323 с.
- Школьник М. Я., Соловьева Е. А.** О физиологической роли бора. 1. Устранение борной недостаточности нуклеиновой кислотой.— Бот. журн., 1961, т. 46, № 2, с. 161—173.
- Школьник М. Я., Круеникова Т. А., Смирнов Ю. С.** Активность полифенолоксидазы и чувствительность к недостатку бора у однодольных и двудольных растений.— Физиол. раст., 1981, т. 28, вып. 2, с. 391—397.
- Шноль С. Э.** Физико-химические факторы биологической эволюции. М.: Наука. 1979. 262 с.
- Ягодин Б. А.** Кобальт в жизни растений. М.: Наука, 1970. 343 с.
- Ahmed S. H., Evans H. J.** The response of soybean plants to cobalt in the absence of supplied nitrogen.— *Plant Physiol.*, 1960, v. 35, N 4, p. 25—31.
- Altman H., Fetter F., Kaingl K.** Untersuchungen über den Einfluß von Zn-Ionen auf die m-RNS-Synthese in Chlorellazellen.— *Z. Naturforschung*, 1968, Bd 23, N 3, S. 395—396.
- Arnon D.** Ferredoxin and photosynthesis. An iron-containing protein is a key factor in energy transfer during photosynthesis.— *Science*, 1965, v. 149, p. 3691.
- Austenfeld F. A.** Zur Phytotoxizität von Nickel- und Kobaltsalzen in Hydrokultur bei *Phaseolus vulgaris* L.— *Z. Pflanzenernähr. u. Bodenkunde*, 1979, Bd 142, N 6, S. 769—777.
- Barber A.** The role of root interception, mass-flow and diffusion in regulating the uptake of ions by plants from soil.— *Technical reports*, N 65. Int. Atomic energy agency. Vienna, 1966, p. 39—45.
- Bergersen F. J.** Biochemistry of symbiotic nitrogen fixation.— *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1974, v. 22, p. 121—140.
- Bergmann W.** Die Mineralstoffernährung vor Pflanze und Tier.— In: *Vorträge internat. Symp. Tagungsberichte*. Berlin, 1966, S. 11—48.
- Bhandari G. S., Maskina M. S., Randhawa N. S.** A study of humic and vilvic fractions of some soils of different agro-climatic regions of the Erstwhile Punjab.— *Geoderma*, 1970, v. 3, N 3, p. 239—246.
- Blum J. J., Chambers R. W.** Complexing of ATP with molybdate.— *Biochem. et Biophys. Acta*, 1955, v. 18, N 4, p. 601.
- Bollard E. G.** Transport in the xylem.— *Ann. Rev. Physiol.*, 1960, N 11, p. 141—166.
- Bowen H. J. M.** Trace elements in biochemistry. L.— N. Y., 1966. 241 p.
- Bussler W.** Optimale Nährstoffverhältnisse für die Pflanze.— *Z. Pflanzenernähr. u. Bodenkunde*, 1966, Bd 113, N 2, S. 247—252.
- Carnahan J. E., Castle J. E.** Nitrogen fixation.— *Ann. Rev. Physiol.*, 1963, v. 14, p. 125—136.
- Coke L., Whittington W.** Interrelationships between boron and indolyl-3-acetic acid in the metabolism of bean radicles.— *J. Exper. Bot.*, 1968, v. 19, p. 57—61.
- Comparative phytochemistry.** Ed. T. Swain. L.— N. Y.: Academic press, 1966. 360 p.

- Epstein E.** The essential role of calcium in selective cation transport by plant cells.— *Plant Physiol.*, 1961, v. 36, N 4, p. 437—444.
- Epstein E.** Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. N. Y.: Wiley Interscience, 1972. 442 p.
- Erdtman H.** Some aspects of chemotaxonomy.— In: *Chemical plant taxonomy*.— L.—N. Y.: Academic press, 1963, p. 89—123.
- Ernst W.** Physiological and biochemical aspects of metal tolerance.— In: *Effects of air pollutants on plants*. Ed. T. Mansfield. Cambridge, 1976, p. 115—133.
- Evans H., Wildes R. A.** Potassium and its role in enzyme activation.— In: *Potassium in Biochemistry and Physiology*. Proc. 8-th Colloq. Int. Potash. Inst., Berne, 1971, p. 13—39.
- Faruya M., Galston A. W.** Effect of in vitro preincubation with cofactors in the activity on the indoleacetic acid oxidase of peas.— *Physiol. Plant.*, 1961, v. 14, N 4, p. 750—766.
- Fraig W.** Bedeutung von Mikroelementen bei der Bildung und Umwandlung aromatischer Verbindungen in der Pflanze.— *Agrochimica*, 1972, Bd 17, H. 1—2, S. 12—47.
- Frieden E., Alles J.** Subtile interactions of cupric ion with nucleic acid and components.— *J. Biol. Chem.*, 1958, v. 230, N 2, p. 797—804.
- Gollmick F., Neubert P., Vjelemeyer H. P.** Möglichkeiten und Grenzen der Pflanzenanalyse bei der Ermittlung des Mineralstoffbedarfs landwirtschaftlicher Kulturpflanzen.— *Fortschrittsberichte für die Landwirtschaft und Nahrungsgüterwirtschaft*, 1970, Bd 8, H. 4. S. 5—83.
- Grimme H.** Kupferverteilung in Parabraunerdeprofilen aus Löss.— *Z. Pflanzenernähr. u. Bodenkunde*, 1967, Bd 116, H. 2, S. 125—135.
- Haeder H. E.** Effects of potassium of phloem loading and transport.— In: *Fertilizer and production of carbohydrates and lipids*. Proc. 13-th Colloq. Int. Potash. Inst., 1977, p. 115—122.
- Hewitt E. J.** The metabolism of micronutrient elements in plants.— *Biol. Rev.*, 1959, v. 34, p. 333—377.
- Hodenberg A., Finck A.** Ermittlung von Toxizitäts-Grenzwerten für Zink, Kupfer und Blei in Hafer und Rotklee.— *Z. Pflanzenernähr. u. Bodenkunde*, 1975, Bd 38, H. 4—5, S. 489—503.
- Ion transport in plant cells and tissues**/Ed. D. A. Baker, J. L. Hall. Amsterdam — N. Y., 1975. 451 p.
- Ivanko S., Inguerson J.** Investigation on the assimilation of nitrogen by maize roots and the transport of some mayor nitrogen compounds by xylem sap.— *Physiol. Plant.*, 1971, v. 24, p. 355—362.
- Jarvis P., House C. R.** Evidence for symplastic ion transport in maize roots.— *J. Exp. Bot.*, 1970, v. 21, p. 83—90.
- John M. K.** Mercury uptake from soil by various plant species.— *Bull. envir. cont. toxicol.*, 1972, v. 8, p. 77—88.
- Kabata-Pendias A.** Badania geochemiczno-mineralogiczne gleb wytworzonych z granitow i bazaltow Dolnego Slaska.— *Roczniki nauk rolniczych*, 1965, t. 90—A, N 1, S. 1—104.
- Kabata-Pendias A.** Wplyw ołowiu w pożywce wodney na sklad chemiczny stoklosy (*Bromus unioloides* L.).— *Roczniki nauk rolniczych*, 1977, seria A, t. 102, N 2, S. 30—38.
- Kampe W.** Schwermetallkontamination bei Pflanzen.— *Landwirtschaftliche Forschung, Sonderheft 36*, 1980, S. 322—335.
- Kessler E.** Stoffwechselphysiologische entaltenden Grünalgen. 1. Über die Rolle des Mangans bei Photoreduktion und Photosynthese.— *Planta*, 1957, Bd 49, H. 4, S. 435—454.

- Keresztesy B., Nagy L. I.** Nehány talaj szervesanyaghoz kötött molibden tartarلمانak vizsgalata.— *Agrokem. es talaj*, 1960, t. 9, N 4, c. 491—495.
- Kline J. R., Rust R. H.** Fractination of copper in neutron activated soils.— *Soil Sci. Soc. America Proc.*, 1966, v. 30, N 2, p. 188—193.
- Kowalenko C. G.** Organic nitrogen, phosphorus and sulfur in soils.— In: *Soil organic matter*. Amsterdam — Oxford — N. Y., 1978, p. 96—136.
- Kubota J., Allaway W. H.** Geographic distribution of trace element problems.— In: *Micronutrients in agriculture*. Madison: USA, 1972, p. 525—554.
- Lal K. N., Subba Rao M. S.** Microelement nutrition of plants. Banarés: Hindu university press, India, 1954. 201 p.
- Laties G. G.** Dual mechanisms of salt uptake in relation to compartmentation and long distance transport.— *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1969, v. 20, p. 89—116.
- Läuchli A., Pflüger R.** Potassium transport through plant cell membranes and metabolic role of potassium in plants.— In: *Potassium research — review and trends*. Basel, 1978, p. 111—164.
- Levesque M.** Characterization of model and soil organic matter metal-phosphate complexes.— *Canad. J. Soil Sci.*, 1969, v. 49, N 3, p. 365—374.
- Lindsay W. L.** Zinc in soils and plant nutrition.— In: *Advances in agronomy*, 1972, v. 24, p. 147—181.
- Loercher L., Liverman J. L.** Influence of cobalt on leaf expansion and oxidative phosphorylation.— *Plant Physiol.*, 1964, v. 39, N 5, p. 720—725.
- Loneragan J. F.** Distribution and movement of copper in plants.— In: *Copper in soils and plants*. Sydney — N. Y.— London: Academic Press, 1981, p. 165—186.
- Lundegårdh H.** Leaf analysis. London, 1951. 160 p.
- Mapson L. W., Goddard D. R.** The reduction of glutathione by plant tissues.— *Biochem. J.*, v. 49, p. 593—596.
- Mason H. S.** Structures and functions of the phenolase complex.— *Nature*, 1956, v. 177, p. 79—80.
- Mellor D. P., Maley L.** Order of stability of metal complexes.— *Nature*, 1948, v. 161, N 4090, p. 436—437.
- Mengel K.** Spezifische Wirkungen des Kaliums bei der Ertragsbildung der Pflanze.— *J. landwirtschaft. Forschung*, 1977, Bd 28, H. 4, S. 366—385.
- Miller O. C.** The influence of cobalt and sucrose upon the elongation of etiolated pea stem segments.— *Plant Physiol.*, 1954, 29, N 7, p. 799—803.
- Mohr H. D.** Schwermetallgehalt von Wurzel und Sproßorganen der Rebe (*Vitis vinifera L.*) nach Düngung mit Müllklarschlammkompost.— *Z. Pflanzenernähr. u. Bodenkunde*, 1980, Bd 143, H. 2, S. 129—139.
- Winter A. G.** Untersuchungen über die Aufnahme von Penicillin und Streptomycin durch die Wurzeln von *Lepidium sativum L.* und ihre Beständigkeit in natürlichen Böden.— *Z. Botan.*, 1952, Bd 40, H. 7, S. 153—172.
- Nason A., Evans H. I.** Triphosphopyridine nukleotide — nitrate reductase in *Neurospora*.— *J. Biol. Chem.*, 1953, v. 202, N 2, p. 655—661.

- Pegg A. S., Körner A.** The effect of trypsin digestion and ionic strength on RNA polymerase of rat liver.— *Arch. Biochem. Biophys.*, 1967, v. 118, N 2, p. 262—366.
- Pimpini F., Venter F., Wunsch A.** Untersuchungen über den Nitratgehalt in Blumenkohl.— *J. landwirtschaftl. Forschung*, 1970, Bd 23, H. 4, S. 363—370.
- Price C. A.** Control of processes sensitive to zinc in plants and microorganisms.— In: *Zinc metabolism*. Ed. A. S. Prasad. USA, 1966, p. 69—89.
- Purves D.** Trace-element contamination of the environment. Amsterdam — Oxford — N. Y., 1977. 260 p.
- Roeb G. W., Wieneke J., Fuhr F.** Auswirkungen hoher NaCl-konzentration in Nährmedium auf die Transpiration, den Abscisinsäure-, Cytokinin- und Prolingehalt zweier Soyabohnensorten.— *Z. Pflanzenernähr. u. Bodenkunde*, 1982, Bd 145, H. 2, S. 103—116.
- Russel R. S., Shorrocks V. M.** The relationship between transpiration and absorption of inorganic ions by intact plants.— *J. Exp. Bot.*, 1959, v. 10, p. 301—316.
- Schnitzer M.** Humus substances: chemistry and reactions.— In: *Soil organic matter*. Amsterdam — Oxford — N. Y., 1978, p. 1—64.
- Schütte K. H.** *Biologie der Spurenelemente*. Bayer. landwirtschaftl. Verlag. München — Basel — Wien, 1965, 235 S.
- Shuman L. M.** Zinc, manganese and copper in soil fractions.— *Soil Sci.*, 1979, v. 127, N 1, p. 10—17.
- Smith P. F.** Mineral analysis of plant tissues. — *Ann. Plant Physiol.*, 1962, v. 13, p. 81—108.
- Spenser D., Wood J. G.** The role of molybdenum in nitrate reduction of higher plants.— *Austral. J. Biol. Sci.*, 1954, v. 7, N 4, p. 425—434.
- Stewart L.** Chelation in the absorption and translocation of mineral elements.— *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1963, v. 14, p. 295—310.
- Tan K. H., Nopamornbodi O.** Electron microbeam analysis and scanning electron microscopy of soil-root interfaces.— *Soil Sci.*, 1981, v. 134, N 2, p. 100—106.
- Torsell K.** Chemistry of arylboric acids. Effect of arylboric acids on wheat roots and the role of boron in plants.— *Physiol. Plant.*, 1956, v. 9, N 4, p. 652—664.
- Trebst A., Elstner E.** Zur Abhängigkeit der photosynthetischen NaDP-Reduktion von Plastocyanin.— *Z. Naturforschung.*, 1965, Bd 20 — b, H. 9, S. 925—929.
- Truog E.** Fifty years of soil testing.— In: *7-th International congress of soil science (Madison, USA, 1960)*. Groningen, 1960, v. 3, p. 46—53.
- Venter F.** Der Nitratgehalt in einigen Gemüsearten.— *Landwirtschaftl. Forschung*, 1980, Sonderheft N 36, S. 138—144.
- Ward R. C., Whitney D. A., Westfall D. G.** Plant analysis as an aid in fertilizing small grains.— In: *Soil testing and plant analysis*. Madison, Wisconsin, USA, 1973, p. 329—348.
- Wilson S. B., Hallsworth E. G.** The distribution of cobalt in T. subterranean.— *Plant and soil*, 1965, v. 23, N 1, p. 60—64.
- Winter A. G.** Untersuchungen über die Aufnahme von Penicillin und Streptomycin durch die Wurzeln von *Lepidium sativum* L. und ihre Beständigkeit in natürlichen Böden.— *Z. Botan.*, 1952, Bd 40, H. 7, S. 153—172.