

15-309  
2изд.



САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ

ДУБЛЕТ

Н. П. Битюцкий

# МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ *растений*

2-е издание

12650-02

Ca

Mg

B

P

Zn

K

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Н. П. Битюцкий

МИНЕРАЛЬНОЕ  
ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

2-е издание



ИЗДАТЕЛЬСТВО САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

УДК 581.1+631.8:9

ББК 28.57

Б66

**Рецензенты:**

д-р биол. наук *Л. А. Лутова* (СПбГУ),  
д-р биол. наук *М. Н. Кондратьев* (РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева)

*Рекомендовано к публикации*  
*Учебно-методической комиссией по УГСН 06.00.00 Биологические науки*  
*Санкт-Петербургского государственного университета*

**Битюцкий Н. П.**

**Б66** Минеральное питание растений: учебник. 2-е изд. — СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2020. — 540 с. + вкл. 8 с.  
ISBN 978-5-288-06049-6

В настоящем учебнике изложены основы минерального питания высших растений. Даны современные представления о функциях макро- и микроэлементов в растениях. Освещены физиологические, биохимические и молекулярные механизмы, вовлеченные в поглощение и транспорт элементов минерального питания растений. Приведена характеристика основных форм элементов минерального питания в почве, а также почвенных факторов, влияющих на доступность этих элементов растениям. Охарактеризованы особенности роста растений в условиях, вызывающих минеральный стресс: дефицит элементов питания, избыток макроэлементов и тяжелых металлов, засоление, и механизмы (специфические и неспецифические) адаптации растений к этим неблагоприятным условиям. Проанализированы разнообразные взаимодействия растений с почвенными организмами (бактериями, микоризными грибами, беспозвоночными животными) и роль этих организмов в минеральном питании растений. Изложены пути повышения продуктивности культурных растений и качества растениеводческой продукции с помощью минеральных удобрений и биотехнологий.

Учебник предназначен для студентов университетов биологических, почвоведческих и сельскохозяйственных направлений обучения, а также научным работникам и всем интересующимся проблемами биологии растений.

**УДК 581.1+631.8:9**

**ББК 28.57**

ISBN 978-5-288-06049-6

© Н. П. Битюцкий, 2014  
© Санкт-Петербургский  
государственный  
университет, 2020

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b> .....	<b>3</b>
<b>Список сокращений</b> .....	<b>6</b>
<b>Глава 1. Классификация элементов минерального питания растений</b> .....	<b>7</b>
<b>Глава 2. Макроэлементы в растениях, их формы и функции</b> .....	<b>12</b>
2.1. Азот.....	—
2.1.1. Восстановление нитрата.....	—
2.1.2. Ассимиляция аммония.....	19
2.1.3. Регуляция ассимиляции азота.....	26
2.1.4. Оксид азота и его функции.....	29
2.2. Фосфор.....	35
2.3. Сера.....	39
2.4. Магний.....	46
2.5. Кальций.....	50
2.6. Калий.....	57
2.7. Кремний.....	61
<b>Глава 3. Микроэлементы в растениях, их формы и функции</b> .....	<b>69</b>
3.1. Железо.....	—
3.2. Марганец.....	81
3.3. Цинк.....	83
3.4. Медь.....	89
3.5. Молибден.....	92
3.6. Никель.....	100
3.7. Бор.....	102
3.8. Хлор.....	109
3.9. Кобальт.....	110
3.10. Селен.....	113
<b>Глава 4. Поглощение элементов минерального питания растениями</b> .....	<b>117</b>
4.1. Корень как орган поглощения элементов питания.....	—
4.1.1. Строение корня.....	—
4.1.2. Корневые системы.....	121
4.1.2.1. Морфологическое строение.....	—
4.1.2.2. Распределение корневых систем в почве.....	122
4.2. Поступление элементов минерального питания в клетку и корень.....	126
4.2.1. Кинетика поглощения ионов.....	—
4.2.2. Поступление ионов в апопласт.....	130
4.2.3. Транспорт ионов через мембраны.....	132
4.2.3.1. Структура мембран.....	—
4.2.3.2. Движущие силы транспорта.....	133
4.2.3.3. Общая характеристика белков, транспортирующих элементы минерального питания.....	141
4.2.3.4. Общая характеристика белков, транспортирующих органические соединения.....	143
4.2.4. Поглощение макроэлементов.....	145
4.2.4.1. Азот.....	—
4.2.4.2. Фосфор.....	150
4.2.4.3. Сера.....	152
4.2.4.4. Магний.....	153
4.2.4.5. Кальций.....	154
4.2.4.6. Калий.....	156
4.2.4.7. Кремний.....	159
4.2.5. Поглощение микроэлементов.....	160
4.2.5.1. Общая характеристика поглотительных систем.....	—
4.2.5.2. Железо.....	162

4.2.5.3. Марганец.....	167
4.2.5.4. Цинк.....	—
4.2.5.5. Медь.....	168
4.2.5.6. Молибден.....	169
4.2.5.7. Никель.....	—
4.2.5.8. Бор.....	—
4.2.5.9. Хлор.....	170
4.2.5.10. Кобальт.....	—
4.2.5.11. Селен.....	171
4.2.6. Особенности поглощения элементов минерального питания в почве.....	—
<b>Глава 5. Транспорт элементов минерального питания в растениях.....</b>	<b>180</b>
5.1. Радиальный транспорт в корне.....	—
5.1.1. Общая характеристика.....	—
5.1.2. Транспорт макроэлементов.....	183
5.1.3. Транспорт микроэлементов.....	186
5.2. Транспорт по ксилеме.....	188
5.2.1. Общая характеристика.....	—
5.2.2. Транспорт макроэлементов.....	191
5.2.3. Транспорт микроэлементов.....	195
5.3. Транспорт по флоэме.....	199
5.3.1. Общая характеристика.....	—
5.3.2. Транспорт макроэлементов.....	201
5.3.3. Транспорт микроэлементов.....	204
5.4. Обмен растворами между ксилемой и флоэмой.....	206
5.5. Роль дальнего транспорта в сигнализации.....	207
5.6. Транспорт внутри клеток.....	211
5.6.1. Транспорт макроэлементов.....	—
5.6.2. Транспорт микроэлементов.....	215
5.7. Взаимодействие ионов.....	216
<b>Глава 6. Ремобилизация элементов минерального питания в растениях.....</b>	<b>221</b>
6.1. Ремобилизация на стадии прорастания семян.....	—
6.1.1. Динамика ремобилизации элементов.....	—
6.1.2. Механизмы ремобилизации элементов.....	227
6.2. Ремобилизация на вегетативной и репродуктивной стадиях развития растений.....	234
6.2.1. Вегетативная стадия.....	—
6.2.2. Репродуктивная стадия.....	235
<b>Глава 7. Элементы минерального питания в почве.....</b>	<b>242</b>
7.1. Формы и содержание макроэлементов.....	—
7.1.1. Азот.....	—
7.1.2. Фосфор.....	248
7.1.3. Сера.....	250
7.1.4. Магний.....	251
7.1.5. Кальций.....	252
7.1.6. Калий.....	—
7.1.7. Кремний.....	254
7.2. Формы и содержание микроэлементов.....	255
7.2.1. Железо.....	—
7.2.2. Марганец.....	256
7.2.3. Цинк.....	258
7.2.4. Медь.....	260
7.2.5. Молибден.....	—
7.2.6. Никель.....	262
7.2.7. Бор.....	—

7.2.8. Хлор.....	263
7.2.9. Кобальт.....	264
7.2.10. Селен.....	265
7.3. Доступность элементов минерального питания растениям.....	266
7.3.1. Показатели доступности элементов растениям.....	—
7.3.2. Влияние свойств почвы на доступность элементов растениям.....	271
<b>Глава 8. Комплексы микроэлементов.....</b>	<b>288</b>
8.1. Общие сведения. Химические свойства.....	—
8.2. Комплексы микроэлементов в почвах и растениях.....	292
8.2.1. Комплексы микроэлементов в почвах.....	—
8.2.2. Комплексы микроэлементов в растениях.....	297
8.3. Роль комплексонов в усвоении микроэлементов корнями растений.....	299
8.4. Роль комплексонов в усвоении микроэлементов побегами растений.....	306
8.4.1. Железо.....	—
8.4.2. Другие микроэлементы.....	314
<b>Глава 9. Дефицит элементов минерального питания растений.....</b>	<b>316</b>
9.1. Функциональные нарушения и визуальные симптомы.....	—
9.1.1. Дефицит макроэлементов.....	—
9.1.1.1. Азот.....	—
9.1.1.2. Фосфор.....	—
9.1.1.3. Сера.....	317
9.1.1.4. Магний.....	318
9.1.1.5. Кальций.....	319
9.1.1.6. Калий.....	—
9.1.1.7. Кремний.....	320
9.1.2. Дефицит микроэлементов.....	—
9.1.2.1. Железо.....	—
9.1.2.2. Марганец.....	322
9.1.2.3. Цинк.....	323
9.1.2.4. Медь.....	325
9.1.2.5. Молибден.....	326
9.1.2.6. Никель.....	327
9.1.2.7. Бор.....	—
9.1.2.8. Хлор.....	328
9.1.2.9. Кобальт.....	329
9.1.2.10. Селен.....	—
9.2. Диагностика обеспеченности растений элементами минерального питания.....	330
9.3. Устойчивость растений к дефициту элементов минерального питания.....	334
9.3.1. Общая характеристика механизмов адаптации.....	—
9.3.2. Адаптация к дефициту макроэлементов.....	340
9.3.2.1. Азот.....	—
9.3.2.2. Фосфор.....	—
9.3.2.3. Сера.....	343
9.3.2.4. Магний.....	344
9.3.2.5. Калий.....	—
9.3.3. Адаптация к дефициту микроэлементов.....	346
9.3.3.1. Железо.....	—
9.3.3.2. Другие микроэлементы.....	359
9.4. Эффективность использования растениями элементов минерального питания.....	361
9.4.1. Общая характеристика.....	—
9.4.2. Эффективность усвоения отдельных элементов.....	363
9.4.2.1. Железо.....	—
9.4.2.2. Марганец.....	365
9.4.2.3. Цинк.....	366

<b>Глава 10. Токсичность химических элементов</b> .....	<b>368</b>
10.1. Токсичность макроэлементов.....	—
10.1.1. Критические концентрации.....	—
10.1.2. Функциональные нарушения у растений при избытке макроэлементов.....	369
10.1.3. Механизмы устойчивости растений к избытку макроэлементов.....	372
10.2. Токсичность микроэлементов (тяжелых металлов).....	374
10.2.1. Критические концентрации.....	—
10.2.2. Функциональные нарушения у растений при избытке микроэлементов (тяжелых металлов).....	382
10.2.2.1. Общие нарушения.....	—
10.2.2.2. Нарушения при избытке отдельных элементов.....	385
10.2.3. Механизмы устойчивости растений к избытку микроэлементов (тяжелых металлов).....	391
10.2.3.1. Избегание.....	—
10.2.3.2. Исключение.....	—
10.2.3.3. Иммобилизация.....	393
10.2.3.4. Выделение.....	402
10.2.3.5. Ферментативные изменения.....	403
10.2.3.6. Роль оксида азота в повышении устойчивости растений к тяжелым металлам.....	404
10.3. Устойчивость растений-гипераккумуляторов к тяжелым металлам.....	406
10.3.1. Представители растений-гипераккумуляторов.....	—
10.3.2. Транспортные системы.....	407
10.3.3. Биологическое значение гипераккумуляции тяжелых металлов.....	409
10.4. Фиторемедиация.....	—
10.4.1. Фитоэкстракция.....	410
10.4.1.1. Естественная фитоэкстракция.....	—
10.4.1.2. Индуцированная фитоэкстракция.....	415
10.4.2. Фитостабилизация.....	417
10.4.3. Перевод загрязняющих веществ в летучие формы.....	418
10.4.4. Ризофилтрация.....	—
10.4.5. Искусственное заболачивание территорий.....	—
<b>Глава 11. Аллюмоустойчивость растений</b> .....	<b>420</b>
11.1. Токсичность алюминия для растений.....	—
11.1.1. Формы и содержание алюминия в почве.....	—
11.1.2. Симптомы токсичности у растений.....	421
11.2. Механизмы устойчивости растений к избытку алюминия.....	426
11.2.1. Стратегии исключения алюминия из растений.....	—
11.2.2. Обезвреживание алюминия внутри клеток.....	428
<b>Глава 12. Растения в условиях засоления</b> .....	<b>429</b>
12.1. Токсическое действие солей на растения.....	—
12.1.1. Механизмы.....	—
12.1.2. Функциональные нарушения у растений.....	430
12.2. Механизмы устойчивости растений к засолению.....	432
12.2.1. Классификация механизмов.....	—
12.2.2. Устойчивость к осмотическому стрессу.....	—
12.2.3. Устойчивость к ионному стрессу: ограничение транспорта солей в побег.....	438
12.2.4. Устойчивость растительных тканей.....	440
12.3. Растения-галофиты.....	442
12.4. Пути повышения устойчивости растений к засолению.....	443
<b>Глава 13. Почвенные организмы и минеральное питание растений</b> .....	<b>445</b>
13.1. Роль корней в формировании сообщества ризосферных микроорганизмов.....	—
13.2. Биологическая фиксация атмосферного азота.....	448
13.2.1. Биологические системы фиксации азота.....	—
13.2.1.1. Симбиотические системы.....	—

13.2.1.2. Ассоциативные организмы и эндофиты .....	457
13.2.1.3. Свободноживущие микроорганизмы .....	459
13.2.2. Факторы, влияющие на азотфиксацию .....	460
13.3. Микоризы .....	461
13.3.1. Общая характеристика .....	—
13.3.2. Классификация микориз .....	462
13.3.3. Развитие микориз .....	464
13.3.4. Роль микориз в минеральном питании растений .....	467
13.3.4.1. Везикулярно-арбускулярные микоризы .....	468
13.3.4.2. Эктомикоризы .....	473
13.3.5. Роль микориз в модификации толерантности растений к токсичным элемен- там .....	477
13.3.6. Роль микориз в подавлении корневых патогенных организмов .....	478
13.3.7. Роль микориз в формировании структуры почвы .....	479
13.3.8. Практические аспекты применения микориз .....	—
13.4. Свободноживущие ризосферные микроорганизмы .....	—
13.4.1. Общая характеристика .....	—
13.4.2. Роль микроорганизмов в минеральном питании растений .....	480
13.5. Беспозвоночные животные почвы .....	484
<b>Глава 14. Оптимизация минерального питания растений .....</b>	<b>489</b>
14.1. Продукция растениеводства и здоровье человека .....	—
14.2. Минеральные удобрения .....	494
14.2.1. Удобрения первостепенной необходимости .....	496
14.2.1.1. Азотсодержащие удобрения .....	—
14.2.1.2. Фосфорсодержащие удобрения .....	501
14.2.1.3. Калийсодержащие удобрения .....	502
14.2.1.4. Комплексные удобрения, содержащие азот, фосфор и калий .....	503
14.2.2. Удобрения второстепенной необходимости .....	—
14.2.3. Микроудобрения .....	504
14.2.3.1. Железосодержащие удобрения .....	—
14.2.3.2. Марганецсодержащие удобрения .....	506
14.2.3.3. Цинксодержащие удобрения .....	507
14.2.3.4. Медьсодержащие удобрения .....	508
14.2.3.5. Молибденсодержащие удобрения .....	—
14.2.3.6. Борсодержащие удобрения .....	509
14.2.3.7. Кобальтсодержащие удобрения .....	510
14.2.3.8. Селенсодержащие удобрения .....	—
14.2.3.9. Микроэлементы в составе комплексных удобрений .....	511
14.2.3.10. Специальные удобрения .....	—
14.2.3.11. Микроэлементы-примеси .....	513
14.2.4. Способы применения удобрений .....	514
14.2.5. Экологические аспекты применения удобрений .....	520
14.3. Биотехнологии .....	523
<b>Определитель симптомов дефицита макро- и микроэлементов у растений по визуальным     признакам .....</b>	<b>530</b>
<b>Рекомендуемая литература .....</b>	<b>533</b>