

А. РИЙСПЕРЕ

О МИНЕРАЛЬНОМ ПИТАНИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SILVESTRIS* L.) НА МАЛОМОЩНЫХ ПЕРЕГНОЙНО- КАРБОНАТНЫХ (АЛЬВАРНЫХ) ПОЧВАХ

1. ВЛИЯНИЕ КОНЦЕНТРАЦИЙ КАЛЬЦИЯ, МАГНИЯ И БИКАРБОНАТА В СРЕДЕ НА ПИТАНИЕ СЕЯНЦЕВ В ПЕСЧАНЫХ КУЛЬТУРАХ

Исследованиями по лесоводству показано, что в Эстонской ССР главная и в тоже время перспективная порода на альварных почвах — сосна обыкновенная. Однако на этих почвах и она отличается чахлым ростом (соответственно низким классом бонитета), редкой и часто хлоротичной хвоей.

В результате ряда работ (Лиллема, 1962; Сепп, 1962; Laasimer, 1946; Pihelgas, 1957; Кааг, 1959; Сепп, 1959 и др.) выяснены главные факторы, ограничивающие рост леса на альварах Эстонии: малая мощность почвы и связанный с ней нестабильный режим влажности (периодическая почвенная засуха). Имеющиеся данные литературы о химическом составе альварных почв (Лиллема, 1962) позволяют предполагать, что несмотря на высокое валовое содержание питательных веществ и гумуса серьезным тормозящим фактором в питании растений является малая доступность некоторых питательных элементов, вызванная высоким содержанием извести в почве.

Мы поставили перед собой задачу выяснить сущность и значение отдельных факторов в химизме альварных почв, которые могут оказать влияние на поглощение питательных веществ сеянцами сосны, а также возможные пути улучшения условий минерального питания. Учитывая сложность поставленной цели, мы не сочли возможным ограничиться каким-нибудь одним методическим приемом, а решили подойти к решению вопроса комплексно, используя следующие методы:

1) метод песчаных культур — для изучения в отдельности факторов, которые по нашей рабочей гипотезе имеют существенное влияние на питание сосны на альварных почвах;

2) метод почвенных культур — с целью выяснения питательных свойств альварных почв и возможностей улучшить питание сосны на них путем химической мелиорации;

3) метод сравнительного листового анализа — для выяснения особенностей минерального питания сосны на альварных почвах по сравнению с другими основными типами местопроизрастания сосны в Эстонии.

В статье рассматриваются результаты опытов в песчаных культурах. Основой для постановки их послужили данные вышеуказанных авторов о химическом составе перегнойно-карбонатных почв Эстонии и материалы о минеральном питании растений на известковых почвах в других об-

ластях мира. При этом учитывались как возможные факторы, угнетающие рост растений на естественных альварных почвах (преобладание ионов кальция в сумме катионов, обильное наличие ионов бикарбоната), так и изменения, которые могут возникать в результате их химической мелиорации. Опубликованные работы по вопросу минерального питания растений на известковых почвах дали нам возможность предположить, что доступность питательных элементов в альварных почвах можно улучшить кислотованием. Учитывая, что кислотование, по всей вероятности, приводит к заметному увеличению растворимости кальция, а на доломитизированных известняках и магния, в программу опытов было включено изучение реакции сосны на высокие концентрации кальция и магния в среде.

Методика

Опыты проводили в условиях вегетационного домика и вегетационной камеры (зимой) на экспериментальной станции Института зоологии и ботаники АН ЭССР в 1963—1964 гг.

В основу использованного нами метода песчаных культур была положена работа Холстенер-Йёргенсена (Holstener-Jørgensen, 1960). Растения выращивались в полиэтиленовых сосудах емкостью 5 л (в условиях вегетационного домика) и полистироловых банках емкостью 1,3 л (в вегетационной камере). В дне сосуда сверлом для пробок была сделана выемка, где закреплялся корпус вентиля велосипедной камеры (золотник предварительно был удален). Вегетационный сосуд и колба с питательным раствором соединялись между собой резиновой трубкой. Во избежание засорения дренажа и соединительной трубки дренаж и отверстие в дне сосуда были покрыты капроновым ситом. Чтобы предотвратить проникновение света в сосуды, их покрыли двухслойными чехлами из черной и белой бумаги (рис. 1 и 2).

В опытах применялся просеянный и промытый дистиллированной водой кварцевый песок (диаметром частиц 0,2—1,0 мм). В 5-литровый сосуд высаживались 100 и в 1,3-литровый сосуд 50 сухих семян (предварительно протравливались гранозаном), собранных из альварного сосняка (леса Куузику, ЭССР). Во время их прорастания песок в сосудах смачивался дистиллированной водой, которая после появления всходов заменялась питательным раствором половинной концентрации и через 10 дней раствором концентрации, предусмотренной в схеме. Во всех опытах к питательному раствору добавлялась следующая смесь микроэлементов (мг/л): В — 0,05, Zn — 0,05, Mn — 0,05, Cu — 0,02, Mo — 0,02.

Железо (25 мг/л) вносилось в виде соли этилендиамина тетрауксусной кислоты.

Орошение сосудов проводилось следующим образом. При поднятии колбы с питательным раствором вышше уровня вегетационного сосуда раствор под действием силы тяжести переливался из колбы в песок, а при опускании колбы — из песка обратно в

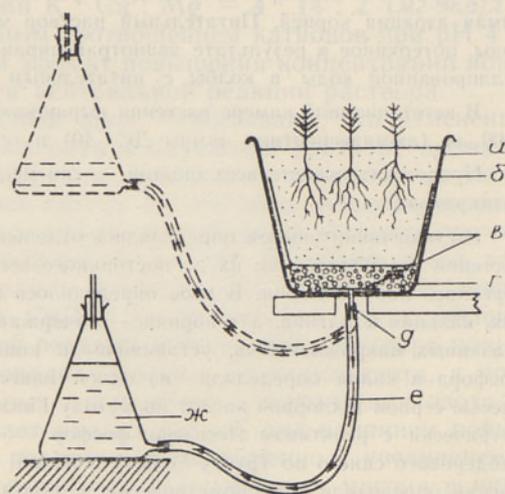


Рис. 1. Схема установки для выращивания семян в песчаных культурах: а — полиэтиленовый сосуд; б — кварцевый песок; в — капроновое сито; г — дренаж; д — корпус вентиля; е — резиновая трубка; ж — колба с питательным раствором.



Рис. 2. Песчаные культуры с сеянцами сосны в вегетационном домике. При передвижении вагонеток колбы с питательным раствором ставят на свободную площадку между сосудами.

колбу (рис. 1). Одновременно воздух проникал в песок, чем обеспечивалась необходимая аэрация корней. Питательный раствор меняли один раз в 10 дней. Количество воды, потерянное в результате эвапотранспирации, восстанавливалось доливанием дистиллированной воды в колбы с питательным раствором.

В вегетационной камере растения выращивали на 18-часовом дне при освещенности 4500 лк (люминесцентные лампы ДС-40) и температуре воздуха 20–23°C.

Продолжительность всех опытов — три месяца. Повторность сосудов четырех- или пятикратная.

По окончании опытов определялись отдельно сухой вес надземных частей и корней растений (высушиванием их до постоянного веса при 65°). Химическому анализу подвергались хвоя и корни. В хвое определялось общее содержание азота, фосфора, калия, кальция и магния, а в корнях — содержание кальция и магния. В опыте 4, кроме указанных макроэлементов, устанавливали концентрацию железа. Содержание азота, фосфора и калия определяли из одной навески (200 мг) после мокрого озоления смесью серной и хлорной кислот по методу Гинзбург и Щегловой (1960): азот — колориметрически с реактивом Несслера, фосфор — колориметрически по образованию молибденового синего по Труогу-Мейеру и калий — на пламенном фотометре. Кальций и магний определяли трилонометрически в одном и том же растворе в присутствии индикатора кислотного хромтенносинего (Герасветова, Гайбалян, 1960) после сухого озоления материала при 500°. Железо определялось колориметрически с *o*-фенантролином (Сендел, 1964). Все данные химического анализа приведены в пересчете на абсолютно сухое вещество.

Кроме содержания питательных элементов, в опыте 4 определялось также содержание хлорофилла (колориметрически в спиртовой вытяжке) из сырого материала, концентрация его высчитывалась в мг на 1 г сырого и сухого вещества (по Годневу, 1963).

Экспериментальная часть

Опыт 1. Цель опыта — изучение влияния соотношения между кальцием и магнием в питательном растворе на рост и поглощение элементов питания сеянцами сосны при кислой и нейтральной реакции среды (рН 4 и 7).

Растения выращивали в условиях вегетационного домика с 3 VII по 5 X 1963 г. Питательные смеси составляли по треугольной схеме Штейнера (Steiner, 1961), комбинируя следующие соли: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, CaSO_4 , $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Mg}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, MgSO_4 , KNO_3 , KH_2PO_4 , K_2SO_4 . Данный метод сделал возможным при изменении соотношения между кальцием и магнием, а также при изменении рН поддерживать во всех сравниваемых вариантах постоянный анионный состав (NO_3^- — 13,5, H_2PO_4^- — 3,9, SO_4^{2-} — 1,9 мг-экв/л) и не изменять общую концентрацию питательного раствора. Для регулирования реакции питательных растворов применялась смесь кислот вышеуказанного анионного состава и раствора едкого натрия.

Результаты опыта представлены в табл. 1. Изменение соотношения между кальцием и магнием в питательной среде отражается как на накоплении сухой массы, так и на концентрации отдельных элементов в хвое. Увеличение соотношения Ca/Mg в питательном растворе способствовало накоплению сухой массы надземной части и корней сеянцев как в кислой (рН 4), так и в нейтральной (рН 7) среде (статистически достоверным оказалось увеличение веса сеянцев только при нейтральной реакции). Оптимальным для роста сеянцев сосны в данном опыте оказалось соотношение между катионами $\text{K} : \text{Ca} : \text{Mg} = 4 : 14 : 2$ (мг-экв/л). Сравнение вариантов с аналогичным соотношением катионов при рН 4 и 7 показывает, что положительный эффект повышения концентрации иона кальция более резко выражен при нейтральной реакции раствора.

Результаты химического анализа хвои показывают, что изменение соотношения между кальцием и магнием в наружном растворе вызвало соответствующие сдвиги в концентрациях названных элементов в хвое. Что касается поглощения сеянцами других питательных веществ, то увеличение концентрации кальция в растворе в этом опыте значительно ослабляло поглощение сеянцами фосфора и калия. Наиболее резко это проявлялось при нейтральной реакции раствора. Из приведенных цифр видно, что влияние соотношения Ca/Mg на поглощение азота зависит также от рН раствора. При кислой реакции питательного раствора повышение уровня кальция способствовало усвоению сеянцами азота, а при нейтральной реакции закономерных изменений в накоплении азота в хвое не отмечалось. Как показывает анализ корней, под влиянием повышения концентрации кальция в растворе одновременно с увеличением содержания кальция в корнях повышалось и содержание магния в них.

Кроме вышеописанных изменений содержания отдельных элементов в хвое, интерес представляют также сдвиги в соотношениях между концентрациями катионов внутри тканей, происходящие в результате изменения состава питательного раствора, их корреляция с ростом сеянцев. Как показывает рис. 3, между соотношениями Ca/Mg , Ca/K и $(\text{Ca} + \text{Mg})/\text{K}$ в хвое и накоплением сеянцами сухого вещества существует заметная корреляция. Варианты, отличавшиеся более интенсивным ростом, характеризовались и более высокими показателями названных соотношений в хвое.

Опыт 2. Здесь варьировались соотношения между кальцием и магнием (при постоянной концентрации калия) и соотношения между каль-

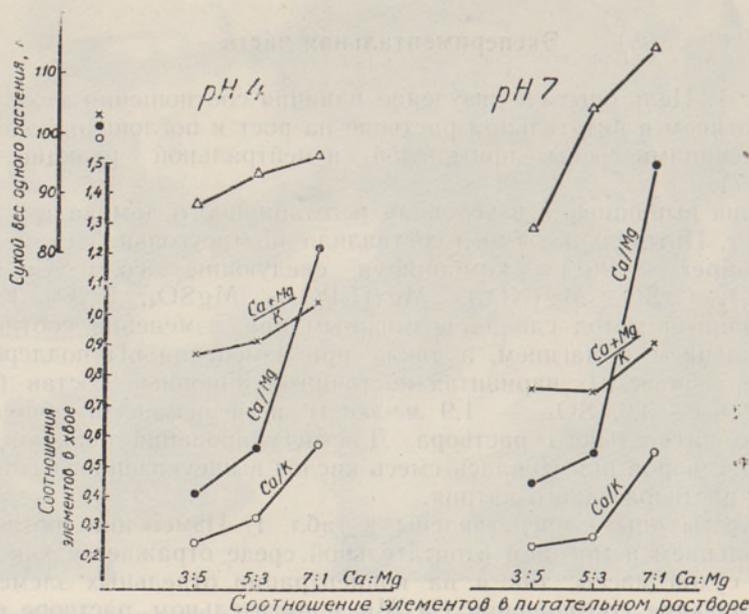


Рис. 3. Влияние соотношения Ca/Mg в питательном растворе на рост сеянцев и соотношение элементов в хвое (вычислены по содержанию элементов в мг-экв/100 г). Опыт 1.

цием и калием (при постоянной концентрации магния) без изменения анионного состава и общей концентрации питательного раствора. Концентрации анионов во всех вариантах были (в мг-экв/л): NO_3^- — 7,5, H_2PO_4^- — 7,7, SO_4^{2-} — 5,1 (за основу принят анионный состав смеси Прянишникова). Реакция питательного раствора не подвергалась регулированию и колебалась в пределах pH 4,1—5,5. Для установления сдвигов в реакции раствора определяли pH растворов (электрометрически) перед наполнением колб и через каждые 10 дней перед очередной сменой раствора. Опыт проводился в условиях вегетационной камеры с 7 IV по 30 VI 1964 г.

Результаты опыта приведены в табл. 2. В отличие от опыта 1 (варианты 1—4) максимальный рост сеянцев здесь проявился при соотношении Ca/Mg в растворе 3:5 и 5:3, а соотношение Ca:Mg = 7:1 оказало отрицательное влияние на их рост.

Как и в предыдущем опыте, изменения в соотношении между кальцием и магнием в питательном растворе действовали и на усвоение сеянцами других питательных элементов. Преобладание в сумме катионов кальция или магния (Ca:Mg = 1:7 или 7:1) способствовало накоплению азота в хвое, в то же время концентрации фосфора и калия в хвое повышались при доминировании в растворе кальция. При этом следует отметить, что изменения в концентрациях Ca и Mg в наружном растворе слабо отражались на их содержании в хвое. Аналогично опыту 1 при увеличении соотношения Ca/Mg в питательной смеси в корнях повышались концентрации обоих элементов.

Выявившиеся различия результатов опытов 1 и 2 могут быть обусловлены разницей в соотношении анионов в питательном растворе. Если в анионном фоне опыта 1 нитрат-ион преобладал над фосфат-ионом и сульфат-ионом ($\text{NO}_3^- : \text{H}_2\text{PO}_4^- : \text{SO}_4^{2-} = 7:2:1$), то в опыте 2 соотноше-

Таблица 1

Рост и химический состав семян сосны при различных соотношениях К, Са и Mg в питательном растворе (при постоянной концентрации анионов: NO_3^- — 13,5, H_2PO_4^- — 3,9, SO_4^{2-} — 1,9 мг-экв/л)

№ варианта	Содержание катионов в питательном растворе (мг-экв/л)			рН раствора	Сухой вес растения, мг			Содержание питательных элементов, % от абсолютно-сухого вещества						
	К	Са	Mg		надземные органы	корни	сухья	в хвое			в корнях			
								N	P	K	Ca	Mg	Ca	Mg
1	4	6	10	4	71 ± 2,4	17 ± 0,5	88 ± 2,5	1,73	0,24	2,16	0,28	0,41	0,28	0,46
2	4	6	10	7	68 ± 3,4	16 ± 0,8	84 ± 4,2	2,06	0,26	2,80	0,33	0,45	0,31	0,57
3	4	10	6	7	72 ± 4,6	21 ± 2,9	93 ± 7,4	1,90	0,25	2,14	0,37	0,39	0,34	0,81
4	4	10	6	7	82 ± 2,7	22 ± 1,6	104 ± 3,5	1,91	0,23	2,51	0,33	0,37	0,32	0,59
5	4	14	2	4	75 ± 3,8	21 ± 1,6	96 ± 5,2	2,02	0,21	1,92	0,56	0,28	0,39	0,64
6	4	14	2	7	88 ± 4,1	26 ± 3,2	114 ± 6,5	2,03	0,21	2,13	0,60	0,24	0,34	0,73

Таблица 2

Рост и химический состав семян сосны при различных соотношениях К, Са и Mg в питательном растворе (на фоне постоянной концентрации анионов: NO_3^- — 7,5, H_2PO_4^- — 7,7, SO_4^{2-} — 5,1 мг-экв/л)

№ варианта	Содержание катионов в питательном растворе (мг-экв/л)			рН раствора	Сухой вес растения, мг			Содержание питательных элементов, % от абсолютно-сухого вещества						
	К	Са	Mg		надземные органы	корни	сумма	в хвое			в корнях			
								N	P	K	Ca	Mg	Ca	Mg
1	4	2	14	4,1 — 5,2	36 ± 1,5	5,1 ± 0,2	41,5 ± 1,6	2,78	0,30	1,32	0,19	0,30	0,50	0,51
2	4	6	10	4,1 — 4,9	39 ± 0,8	5,8 ± 0,2	44,8 ± 1,0	2,42	0,32	1,31	0,19	0,29	0,60	0,53
3	4	10	6	4,3 — 5,5	38 ± 1,5	5,5 ± 0,2	43,5 ± 1,6	2,27	0,30	1,36	0,22	0,25	0,68	0,84
4	4	14	2	4,3 — 5,1	29 ± 0,8	4,6 ± 0,2	33,6 ± 0,7	2,83	0,34	1,54	0,21	0,25	0,69	0,70
5	14	2	4	5,0 — 5,7	29 ± 1,9	4,1 ± 0,2	33,1 ± 2,1	2,46	0,35	2,04	0,19	0,22	0,36	0,48
6	10	6	4	5,0 — 5,5	36 ± 1,2	5,7 ± 0,2	41,7 ± 1,2	2,08	0,31	1,64	0,18	0,24	0,41	0,49
7	6	10	4	4,7 — 5,4	33 ± 1,4	5,0 ± 0,5	38,0 ± 1,7	2,03	0,35	1,56	0,19	0,27	0,63	0,72
8	2	14	4	4,1 — 5,0	39 ± 1,4	6,0 ± 0,2	45,0 ± 1,6	2,20	0,33	1,44	0,22	0,31	0,62	0,54

ние между нитратными, фосфатными и сульфатными ионами было приблизительно 4 : 4 : 2,5.

Поскольку в этом опыте концентрации всех питательных элементов в хвое были довольно высокими, пришлось искать причину торможения роста сеянцев варианта 4 ($K : Ca : Mg = 4 : 14 : 2$ мг-экв/л) в соотношениях между концентрациями отдельных элементов в ней. Как показывает рис. 4, самая тесная корреляция ($r = 0,908$) проявлялась между сухим весом сеянцев и соотношением $(Ca + Mg)/K$ в хвое. Снижение этого показателя, обусловленное повышением концентрации калия в хвое, и могло быть одним из факторов, вызывающих торможение роста сеянцев.

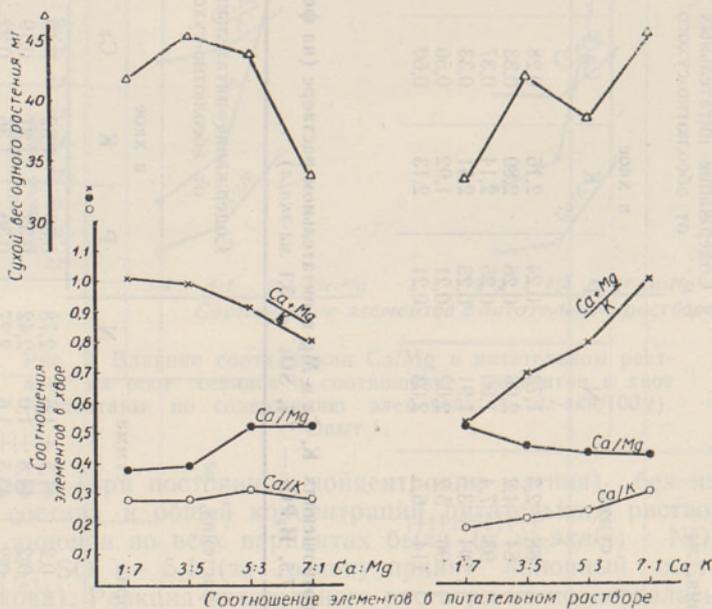


Рис. 4. Влияние соотношений Ca/Mg и Ca/K в питательном растворе на рост сеянцев и соотношение элементов в хвое (высчитаны по содержанию элементов в мг-экв/100 г). Опыт 2.

В вариантах 5—8 изучалось влияние соотношения между кальцием и калием в питательном растворе при постоянной концентрации магния: увеличение соотношения Ca/K в растворе положительно действовало на рост сеянцев. Исключением оказался вариант 7 ($K : Ca : Mg = 6 : 10 : 4$ мг-экв/л), в котором заметно подавлялось усвоение азота сеянцами, что привело к уменьшению сухого веса надземных частей и корней. Между соотношениями Ca/K в растворе и усвоением сеянцами фосфора прямой зависимости не наблюдалось. Концентрация калия в хвое уменьшалась соответственно уменьшению концентрации его в растворе. С увеличением соотношения Ca/K в питательном растворе повышалась и концентрация магния в хвое, но содержание самого кальция заметно увеличивалось только в корнях. Исключением опять оказался вариант 7, где содержание кальция в корнях заметно уменьшалось и соответственно повышалось содержание магния.

Преобладание калия в сумме катионов питательной среды действует отрицательно, очевидно, из-за чрезмерного повышения концентрации калия в хвое. Последняя, обуславливая низкое соотношение $(Ca+Mg)/K$ в

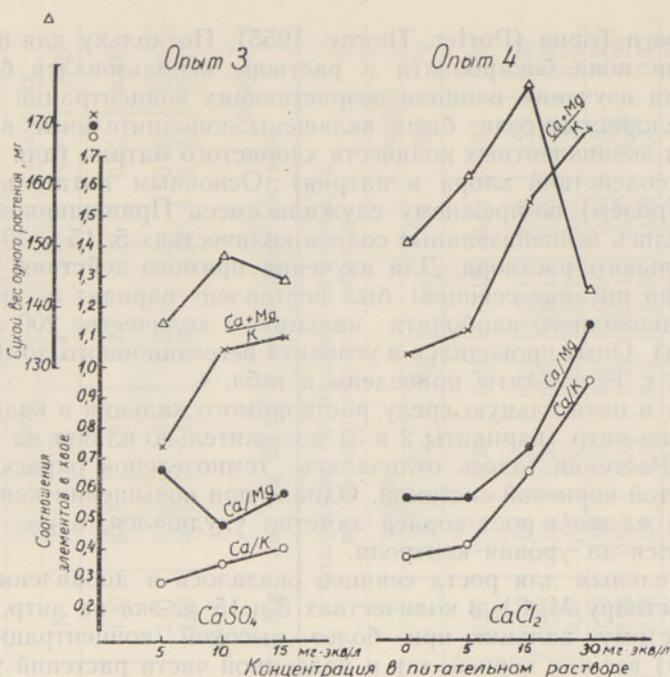


Рис. 5. Влияние концентраций CaSO_4 (опыт 3) и CaCl_2 (опыт 4) в питательном растворе на рост сеянцев и соотношение элементов в хвое (высчитаны по содержанию элементов в мг-экв/100 г).

хвое (рис. 4), могла оказать замедляющее действие на синтетические процессы внутри тканей.

Опыт 3. Нами проводились и эксперименты с добавлением к основному питательному раствору (смесь Прянишникова) возрастающих доз кальция в виде сернокислой или хлористой солей. В данном опыте к смеси Прянишникова добавлялся сернокислый кальций в концентрациях 5 и 10 мг-экв/л*. Реакция среды не регулировалась (колебания в пределах pH 5,1—6,0). Растения выращивались в вегетационном домике с 3 VII по 5 X 1963 г.

Данные о накоплении сеянцами сухой массы и о химическом составе хвои приведены в табл. 3. Результаты опыта показывают, что при добавлении к смеси Прянишникова сернокислого кальция в вышеуказанных дозах вес сеянцев в некоторой степени увеличивается. Что касается содержания питательных элементов в хвое, оказалось, что в результате добавления сернокислого кальция кроме кальция увеличивались также концентрации азота и магния, а в варианте 3 (14 мг-экв/л CaSO_4) было обнаружено снижение накопления фосфора и калия в хвое.

Соответственно этим изменениям в хвое увеличивались и соотношения Ca/K и $(\text{Ca} + \text{Mg})/\text{K}$ (рис. 5). Как и в предыдущем опыте, это увеличение было связано с более интенсивным ростом сеянцев.

Опыт 4. Наряду с действием возрастающих концентраций кальция испытывалось и влияние других возможных факторов, тормозящих питание сеянцев сосны на альварных почвах, а именно, высокое содержание магния и бикарбоната. При составлении схемы опыта мы учитывали ра-

* Для получения раствора CaSO_4 без осадка использовали следующий метод: 1 г CaCO_3 растворяли в 200 мл 0,1 н. H_2SO_4 и доводили водой до 1 л (Steiner, 1961).

боту Портера и Торна (Porter, Thorne, 1955). Поскольку для повышения концентрации иона бикарбоната в растворе использовался бикарбонат натрия и для изучения влияния возрастающих концентраций кальция и магния их хлористые соли, были включены дополнительные варианты с добавлением эквивалентных количеств хлористого натрия (для выяснения возможных содействий хлора и натрия). Основным питательным раствором (контролем) по-прежнему служила смесь Прянишникова, к которой добавлялись вышеназванные соли в количествах 5, 15 и 30 мг-экв на литр питательного раствора. Для изучения прямого действия углекислого кальция на питание сеянцев был поставлен вариант с внесением в песок порошковидного карбоната кальция в количестве 200 г на сосуд (6,5 кг песка). Опыт проводился в условиях вегетационного домика с 2 VII по 3 X 1964 г. Результаты приведены в табл. 4.

Введение в питательную среду растворимого кальция в количествах 5 и 15 мг-экв на литр (варианты 2 и 3) положительно влияет на рост сеянцев сосны. Растения здесь отличались темнозеленой окраской хвои и сильноразвитой корневой системой. Однако при повышении концентрации CaCl_2 на 30 мг-экв/л рост корней заметно ухудшался, а вес надземной части снизился до уровня контроля.

Положительным для роста сеянцев оказалось и добавление к питательному раствору MgCl_2 в количествах 5 и 15 мг-экв на литр, но аналогично хлористому кальцию при более высокой концентрации MgCl_2 (30 мг-экв/л) вес как корней, так и надземной части растений уменьшался. Поскольку уменьшение веса растений наблюдалось также в варианте с 30 мг-экв/л NaCl , можно полагать, что причину отрицательного действия солей при их наивысшей концентрации (30 мг-экв/л) следует искать в высоком содержании сопутствующего хлор-иона или в слишком высокой общей концентрации питательного раствора.

Варианты с возрастающим содержанием бикарбоната натрия в питательной среде показывают, что высокая концентрация бикарбоната (15 и 30 мг-экв/л) угнетающе действует на рост сеянцев. В то же время наличие в песке большого количества CaCO_3 (вариант 11) не оказало заметного влияния на рост сеянцев.

Кроме сильного отставания в росте, у сеянцев, выращиваемых при более высоких концентрациях натрия бикарбоната, обнаружился сильный хлороз хвои. На рис. 6 видно, что синтез хлорофилла был подавлен и у сеянцев в варианте с карбонатом кальция, но внешних признаков хлороза у них не проявилось. Добавление же к питательной среде хлоридов кальция, магния и натрия не вызвало существенных изменений в содержании хлорофилла в хвое (рис. 6). Химический анализ хвои показывает, что добавление к питательному раствору хлористого кальция вызвало значительное увеличение содержания кальция в хвое, при этом усвоение азота сеянцами было подавлено, а содержание в них фосфора оставалось неизменным. Содержание калия в хвое при наивысшей дозе кальция (30 мг-экв/л) даже немного повысилось. Повышение концентрации кальция в растворе явно положительно действовало на накопление в хвое магния.

Вследствие увеличения накопления кальция и магния в хвое соотношения Ca/K и $(\text{Ca} + \text{Mg})/\text{K}$ в ней повысились (рис. 5). Можно полагать, что при наивысшей концентрации хлорида кальция (30 мг-экв/л) показатели указанных соотношений поднялись выше оптимума, что следует считать одной из причин выявившегося отставания сеянцев в росте.

Влияние хлористого магния на накопление азота и фосфора в хвое не отличается от влияния хлористого кальция, а содержание калия в хвое под влиянием магния несколько понизилось. Повышение уровня магния в среде причиняло постепенное снижение содержания кальция в корнях.

Таблица 3

Рост и химический состав семян сосны при различных концентрациях CaSO_4 в питательном растворе

№ варианта	Вариант	рН раствора	Сухой вес растения, мг			Содержание питательных элементов, % от абсолютно-сухого вещества						
			надземные органы		корни	в хвое			в корнях			
			надземные органы	корни		сумма	N	P	K	Ca	Mg	Ca
1	Контроль (смесь Приишников)	5,5 — 6,0	94 ± 4,2	33 ± 0,4	127 ± 4,3	1,37	0,27	1,54	0,23	0,21	0,32	0,34
2	+ 5 мг-экв/л CaSO_4	5,4 — 6,0	101 ± 4,3	37 ± 1,4	138 ± 4,8	2,01	0,28	1,54	0,27	0,34	0,29	0,40
3	+ 10 мг-экв/л CaSO_4	5,1 — 5,8	99 ± 2,3	35 ± 1,3	134 ± 2,6	2,00	0,24	1,42	0,29	0,30	0,32	0,44

Таблица 4

Рост и химический состав семян сосны при различных концентрациях Ca^{++} , Mg^{++} , Na^+ и HCO_3^- в питательном растворе

№ варианта	Вариант	рН раствора	Сухой вес растения, мг			Содержание питательных элементов, % от абсолютно-сухого вещества								
			надземные органы		корни	в хвое			в корнях					
			надземные органы	корни		сумма	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Ca	Mg
1	Контроль (смесь Приишников)	5,2 — 5,5	98 ± 5,5	42 ± 2,8	140 ± 7,9	2,94	0,27	1,07	0,20	0,21	0,0118	0,44	0,37	0,30
2	+ CaCl_2 5 мг-экв/л	5,1 — 5,2	110 ± 4,0	41 ± 1,9	151 ± 5,5	2,33	0,27	1,08	0,23	0,24	0,0112	0,49	0,25	0,37
3	+ CaCl_2 15 мг-экв/л	4,9 — 5,2	122 ± 7,6	44 ± 2,9	166 ± 10,4	2,60	0,27	1,06	0,35	0,29	0,0113	0,43	0,26	0,32
4	+ CaCl_2 30 мг-экв/л	4,7 — 5,6	98 ± 1,9	34 ± 0,8	132 ± 2,6	2,05	0,27	1,18	0,57	0,30	0,0109	0,42	0,23	0,25
5	+ MgCl_2 5 мг-экв/л	5,0 — 5,7	114 ± 5,9	43 ± 2,1	157 ± 7,7	2,63	0,25	0,98	0,20	0,27	0,0097	0,35	0,25	0,26
6	+ MgCl_2 15 мг-экв/л	5,1 — 5,7	111 ± 7,2	41 ± 2,7	152 ± 9,8	2,41	0,26	0,95	0,28	0,32	0,0112	0,29	0,38	0,25
7	+ MgCl_2 30 мг-экв/л	5,0 — 5,9	94 ± 4,5	36 ± 3,1	130 ± 6,2	2,12	0,28	1,00	0,22	0,47	0,0106	0,26	0,37	0,35
8	+ NaHCO_3 5 мг-экв/л	7,5 — 6,6	98 ± 5,6	44 ± 2,9	142 ± 8,4	2,30	0,24	1,10	0,18	0,20	0,0092	0,46	0,23	0,38
9	+ NaHCO_3 15 мг-экв/л	7,7 — 7,8	65 ± 3,5	29 ± 1,9	94 ± 4,2	1,72	0,20	1,06	0,17	0,14	0,0100	0,48	0,22	0,49
10	+ NaHCO_3 30 мг-экв/л	8,2 — 8,5	45 ± 2,4	17 ± 2,8	62 ± 3,6	1,42	0,21	1,06	0,12	0,12	0,0060	0,57	0,29	0,49
11	+ CaCO_3 200 г на сосуд	5,2 — 5,6	97 ± 1,0	45 ± 1,1	142 ± 1,1	2,45	0,22	1,20	0,29	0,20	0,0089	0,74	0,44	0,37
12	+ NaCl 5 мг-экв/л	5,2 — 5,1	91 ± 2,4	37 ± 2,4	128 ± 3,4	2,58	0,26	1,20	0,21	0,25	0,0119	0,38	0,22	0,28
13	+ NaCl 15 мг-экв/л	5,3 — 5,0	105 ± 2,3	41 ± 1,6	146 ± 3,4	2,73	0,27	1,22	0,17	0,26	0,0123	0,34	0,20	0,34
14	+ NaCl 30 мг-экв/л	5,5 — 5,4	88 ± 2,7	35 ± 1,5	123 ± 4,0	2,80	0,29	1,33	0,19	0,24	0,0121	0,35	0,17	0,28

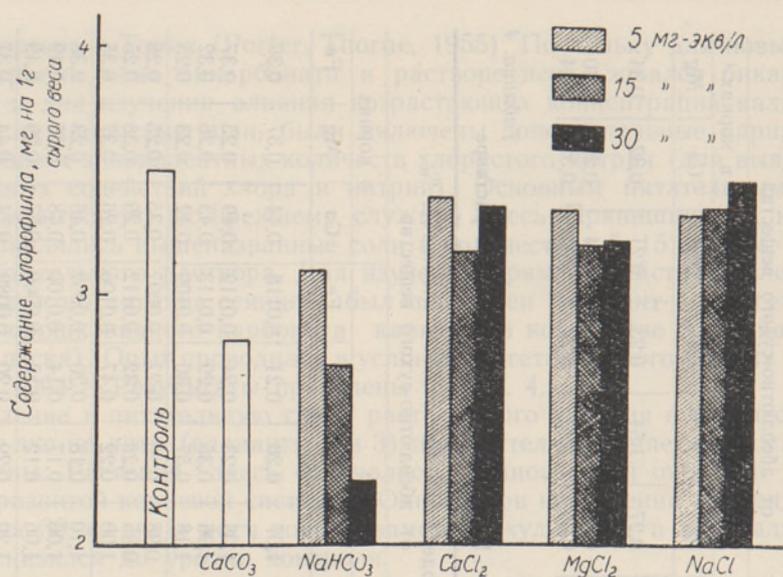


Рис. 6. Влияние CaCO_3 , NaHCO_3 , CaCl_2 , MgCl_2 и NaCl на содержание хлорофилла в хвое. Опыт 4.

В хвое, наоборот, содержание кальция не уменьшалось и при 15 мг-экв/л MgCl_2 в растворе даже значительно превышало контроль.

Бикарбонат натрия, как и можно было предположить по данным роста, действовал угнетающе на усвоение большинства основных питательных элементов. Значительно уменьшался в хвое уровень азота, фосфора, кальция и магния; неизменным осталось лишь содержание калия. Интересно, что в корнях содержание кальция под влиянием бикарбоната увеличивалось.

Изменения в химическом составе хвои, происходящие в результате добавления карбоната кальция в среду, по общей тенденции не отличались от изменений, вызванных бикарбонатом натрия: в хвое снизилось содержание азота и фосфора и в некоторой степени содержание магния. Уровень кальция значительно повысился в корнях и меньше в хвое.

Материал опыта анализировался также в отношении железа: самые существенные изменения в содержании железа произошли в вариантах с NaHCO_3 и CaCO_3 . Повышенное накопление железа в корнях и снижение его концентрации в хвое в названных вариантах указывает на малую подвижность железа внутри растений.

В вариантах с хлористым натрием (включены для выяснения действия хлора и натрия как сопутствующих ионов в вариантах с кальцием, магнием и бикарбонатом) в хвое обнаружилось некоторое снижение накопления азота и кальция, а содержание фосфора, калия и магния повышалось. В корнях NaCl вел к снижению кальция и магния. Сравнивая химический состав хвои в параллельных вариантах с CaCl_2 , MgCl_2 и NaCl , можно предположить, что тенденция к снижению накопления азота в хвое (варианты с хлористыми солями) обусловлена хлор-ионом.

Опыт 5. Кроме влияния растворимого кальция на рост сеянцев сосны нами изучалось также влияние поглощенного кальция. В качестве сорбента использовался катионит КБ-4П-2 как более пригодный из отечественных ионообменных смол для моделирования поглощающего комплекса почвы (Тарабрин, 1963). Подготовка катионита и перевод его в Н-форму проводились по указаниям Е. Аринушкиной (1961). Катионит

насыщался ионами кальция в стеклянной колонке (диаметр 4 см, высота 1 м) со стеклянным фильтром на дне. Полнота насыщения проверялась титрованием проточного раствора трилоном Б, а полнота промывания от механически удержанных количеств CaCl_2 качественной реакцией на хлор-ион.

Насыщенный кальцием катионит добавлялся в песок из расчета 200 см³ на сосуд (1,7 кг песка). При этом было внесено 460 мг-экв Ca^{++} на 1 кг песка. Основным питательным раствором была смесь Прянишникова, реакция которой поддерживалась при pH 4 и 7 (добавлением H_2SO_4 или NaOH). Параллельно были заложены контрольные варианты без катионита. Опыт проводился в вегетационной камере с 28 VIII по 30 XI 1964 г. Результаты опыта приводятся в табл. 5.

Таблица 5

Рост и химический состав семян сосны при наличии адсорбционно-связанного Ca в питательной среде

№ варианта	Вариант	pH раствора	Сухой вес растения, мг			Содержание питательных элементов, % от абсолютно-сухого вещества						
			надземные органы	корни	сумма	в хвое					в корнях	
						N	P	K	Ca	Mg	Ca	Mg
1	Контроль	4	43 ± 2,6	6,8 ± 0,1	49,8 ± 2,9	1,78	0,30	1,39	0,20	0,30	0,31	0,28
2	+ Са-катионит	4	49 ± 2,0	7,4 ± 0,1	56,4 ± 2,4	2,12	0,33	1,45	0,20	0,33	0,34	0,22
3	Контроль	7	48 ± 2,3	9,7 ± 0,2	57,7 ± 3,1	1,48	0,28	1,38	0,21	0,29	0,45	0,30
4	+ Са-катионит	7	45 ± 4,1	7,0 ± 0,9	52,0 ± 5,1	2,06	0,34	1,54	0,18	0,32	0,32	0,20

Из данных таблицы видно, что поглощенный кальций при кислой реакции питательного раствора положительно действовал на рост и накопление сеянцами сухого вещества, а при нейтральной реакции в некоторой степени задерживал рост корней. Под действием поглощенного кальция в хвое повышалось содержание азота, фосфора, калия и магния, причем увеличение содержания азота, фосфора и калия было более значительно при нейтральной реакции раствора.

Необходимо отметить, что уровень кальция в сеянцах не повышался при обилии поглощенного кальция в среде, а при pH 7 даже снизился.

Обсуждение

Влияние соотношений Ca, Mg и K в среде. Влияние соотношений между катионами на питание растений подробно рассмотрено Бурштремом и Лундегордом (Burstrom, 1934; Lundegårdh, 1945). Названные авторы указывают на антагонистическое действие иона калия в отношении кальция и магния, а также на антагонистическое действие иона кальция в отношении калия и магния. При этом они различают «первичный» антагонизм (выявляющийся в процессе поглощения ионов корнями) от антагонистических явлений в процессе передвижения ионов внутри растения и от их антагонистических взаимодействий в метаболических процессах. Однако по мнению других авторов (Viets, 1944; Overstreet, Jacobson, Handley, 1952 и др.), кальций в процессе поглощения может оказать на калий и синергическое действие.

Влияние кальция на усвоение калия и магния сосной обыкновенной можно проследить по данным Ингстада (Ingestad, 1960, 1962). Химический состав семян, выращенных им в водных культурах, показывает,

что повышение концентрации кальция в растворе не уменьшало поглощения калия корнями, но тормозило его передвижение в надземную часть. В то же время увеличение концентрации кальция в растворе вызывало уменьшение поступления магния в корни.

В наших опытах семена сосны обыкновенной реагировали на изменения соотношений между концентрациями Са, Mg и К в окружающей среде как изменениями в интенсивности роста, так и сдвигами в концентрации отдельных питательных элементов внутри тканей. При этом показатели роста изменялись менее существенно, чем химический состав растений. По всей вероятности, это было обусловлено тем, что несмотря на варьирования соотношений концентраций катионов в довольно широких пределах, их концентрация ни в питательной среде, ни в хвое не опустилась ниже достаточного уровня.

Рассматривая взаимодействие Са, Mg и К в процессе поглощения, можно заметить антагонистическое действие кальция на усвоение калия только в опыте 1 (табл. 1), где поступление и подвижность ионов кальция были более интенсивные по сравнению с остальными опытами. В опыте 2, где ионы кальция оказались менее подвижными (Са накопился в основном в корнях), их антагонизм в отношении калия не проявлялся. Благодаря этому концентрация калия в хвое повышалась, что при относительно низком содержании кальция и магния оказало неблагоприятное влияние на рост сеянцев (варианты 4 и 5 в опыте 2).

Наряду с антагонистическим действием иона кальция в наших опытах наблюдалось также его синергическое влияние на усвоение калия сеянцами сосны. Это отмечалось при кислой реакции питательного раствора в опытах 2 (в вариантах с варьирующими концентрациями Са и Mg при постоянной концентрации К), 3, 4 (в вариантах с хлоридом кальция и с карбонатом кальция), 5 (в вариантах с поглощенным кальцием). Исключение составляет опыт 1, где в результате интенсивного поглощения кальция усвоение калия подавлялось и при рН 4 питательного раствора. В работах Фози, Оверстрита и Джекобсона (Fawzy, Overstreet, Jacobson, 1954), а также Рейнса, Шмида и Эпштейна (Rains, Schmid, Epstein, 1964) стимулирующее действие кальция на поглощение калия в кислой среде объясняется детоксикацией водородных ионов, в результате чего ослабляется их мешающее действие в процессе абсорбции одновалентных ионов.

О влиянии повышения концентрации ионов кальция на поглощение сеянцами сосны магния можно было судить по данным, полученным из опытов 2 (варианты с изменяющимися концентрациями Са и К при постоянной концентрации Mg), 3 и 4 (варианты с хлоридом и карбонатом кальция). Результаты химического анализа сеянцев показали, что в условиях наших опытов повышение концентрации Са в среде не подавляло усвоения магния независимо от формы внесенного кальция.

Таким образом, наши опыты не подтверждают положения некоторых авторов (Burström, 1934; Olsen, 1942 и др.) о наличии антагонистического влияния кальция на поглощение магния. Остается невыясненным, связано это с видовой спецификой сосны обыкновенной или с различиями в условиях проведения опытов.

При анализе наших данных были выявлены коррелятивные связи между интенсивностью роста сеянцев и соотношениями Са/К, Са/Mg и (Са + Mg)/К в хвое. При этом в самой тесной корреляции с ростом сеянцев оказалось соотношение (Са + Mg)/К. Усиленному росту в большинстве случаев соответствовали и более высокие показатели указанного соотношения. Следует отметить, что физиологическое значение соотношения (Са + Mg)/К подчеркивалось Д. Сабининым (1955), указавшим на за-

зависимость коллоиднохимических свойств клеточной плазмы от этого показателя. Повышение соотношения $(Ca + Mg)/K$ в плазме вызывает усиление конденсации макромолекул, что в свою очередь способствует осуществлению синтетических процессов.

Кроме рассмотренных выше факторов, влияние концентрации отдельных катионов зависит от уровня и соотношения анионов в среде. При преобладании нитратов над фосфатами (опыт 1) рост семян усиливался повышением концентрации кальция. В то же время в питательном растворе, богатом фосфатами (опыт 2), влияние повышения концентрации кальция оказалось менее выраженным. В этом опыте, несмотря на повышение концентрации кальция в окружающей среде, его накопление в хвое не увеличилось. Анализ корней показал, что это не было связано с затрудненным поступлением кальция из раствора, так как содержание кальция в корнях увеличивалось с возрастанием его концентрации в среде. По всей вероятности, при низком содержании нитратов в среде кальций внутри растений оказывается менее подвижным. Наши результаты согласуются с выводами Бурштрема (Burström, 1934), показавшими стимулирующее действие нитрат-иона на поглощение катионов и на их передвижение в надземную часть. При этом отмечается более сильное действие нитратов на поступление и передвижение двухвалентных катионов по сравнению с одновалентными. Такое же явление наблюдалось в опытах Пьера и Бауера (Pierre, Bower, 1943), в которых при высоких концентрациях нитратов поглощение кальция корнями усиливалось значительно, чем калия. Отмеченный же Бурштремом (Burström, 1952) синергический эффект ионов кальция на поглощение растениями нитратов был обнаружен нами лишь в опыте 1 (при кислой реакции среды).

Влияние кальция на усвоение растениями фосфора в первую очередь зависит от концентрации водородных ионов в питательной среде. Многие авторы (Arnon и др., 1942; Arnon, Johnson, 1942; McEvoy, 1964) установили, что питание растений фосфором в большой мере определяется значением рН среды: растения наиболее интенсивно усваивают фосфор при рН 5—6; при более кислой или более щелочной реакциях интенсивность поглощения фосфора снижается. При кислой реакции питательного раствора ионы кальция способствуют поглощению фосфора, так как они являются антагонистами в отношении водородных ионов, мешающих абсорбции необходимых для растений питательных элементов. С другой стороны (особенно при нейтральной или щелочной реакциях среды), ионы кальция, образуя с фосфат-ионами труднорастворимые соединения, затрудняют усвоение фосфора растениями. Подавляющее действие кальция на усвоение сеянцами фосфора при рН 7 можно наблюдать в опыте 1. Однако вышеизложенное не дает возможности объяснить подавляющее действие кальция на поступление фосфора в том же опыте при кислой реакции питательного раствора. По всей вероятности, доминирование ионов кальция в сумме катионов вызывало уменьшение растворимости фосфатов и при кислой реакции среды, так как растворимость кальциевых солей фосфорной кислоты гораздо меньше, чем ее калиевых и магниевых солей. В питательных растворах с более высоким уровнем фосфора и при кислой реакции (опыты 2, 3, 4) блокирующее действие кальция на абсорбцию фосфора не выявлялось.

Влияние высоких концентраций ионов кальция и магния в питательном растворе. В связи с изучением возможностей кислотолюбивости карбонатных почв представляет особый интерес вопрос об устойчивости семян сосны обыкновенной по отношению к высоким концентрациям Са и Mg в среде.

Чувствительность сосны по отношению к высоким концентрациям кальция изучалась Чэпманом (Chapman, 1941). В его опытах с сосной ежовой (*Pinus echinata*) в песчаных культурах наклонившие семена и молодые всходы погибли при концентрации кальция 25 мг-экв/л в наружном растворе. Кроме вредного действия кальция, автор указывает на большую чувствительность сосны ежовой к более высоким рН питательной среды (всходы погибли уже при рН 6,5, при этом концентрация кальция была лишь 12,5 мг-экв/л).

Влияние высоких концентраций кальция на питание сеянцев сосны обыкновенной изучено в опытах Ингстада в водных культурах (Ingestad, 1962). Он наблюдал вымирание сеянцев при концентрации CaCl_2 в питательном растворе 6—18 мг-экв/л и объяснил это явление токсическим действием кальция, причиной чего считает сильное повышение внутренней концентрации кальция в тканях (при концентрации Са 18 мг-экв/л в питательном растворе содержание Са в хвое увеличивалось по сравнению с контролем почти в три раза — от 0,3 до 0,8%). По мнению автора, резкое увеличение содержания кальция вызывает в тканях чрезмерное повышение соотношений Са/К и Са/Mg, расстраивающее метаболические процессы.

В наших опытах (опыт 4) сеянцы сосны обыкновенной реагировали на добавление CaCl_2 к основному питательному раствору усиленным ростом. Максимальный рост сеянцев наблюдался при уровне кальция 20 мг-экв/л (5 мг-экв/л Са в составе основного питательного раствора + 15 мг-экв/л CaCl_2). В этом варианте вес надземной части сеянцев увеличился на 25% по сравнению с контролем. Концентрация кальция 35 мг-экв/л сопровождалась некоторым замедлением роста, но вымирания сеянцев и признаков токсичности не наблюдалось.

Сравнение наших результатов с данными Ингстада показывает, что в наших опытах сеянцы сосны обыкновенной оказались более выносливыми по отношению к высоким концентрациям ионов кальция в питательном растворе. По-видимому, это объясняется тем, что опыты Ингстада проводились в водных культурах, где растения более чувствительны к концентрациям солей, чем в песчаных культурах. Отмеченная в наших опытах тенденция к снижению интенсивности роста сеянцев при наибольшей концентрации кальция (35 мг-экв/л) может быть также обусловлена увеличением содержания кальция в хвое выше оптимума, что в свою очередь вызывало чрезмерное повышение соотношений Са/К и (Са + Mg)/К в хвое (рис. 5).

Возвращаясь к опытам Чэпмана (Chapman, 1941), в которых всходы погибли при наличии в песке 25 мг-экв/л кальция, следует отметить, что на наш взгляд, гибель всходов сосны ежовой была обусловлена не токсическим действием ионов кальция, а слишком высокой общей концентрацией питательного раствора (осмотическое давление основного питательного раствора равнялось 3,19 атм). Наклонившиеся семена и молодые всходы хвойных весьма чувствительны к концентрации окружающего раствора, поэтому, по всей вероятности, причиной гибели всходов было повышение общей концентрации питательного раствора вследствие добавления к раствору уксуснокислого кальция. В наших опытах учитывалась чувствительность прорастающих семян и всходов и в период прорастания песок увлажнялся только дистиллированной водой, а в последующие 10 дней после появления всходов — питательным раствором половинной концентрации от предусмотренной схемы.

Как известно, влияние кальция на питание растений существенно зависит от концентрации водородных ионов в среде. Однако наши опыты, подобно опытам других исследователей, с высокими концентрациями раст-

воренного кальция проводились также только при кислой реакции среды (рН 4,7—5,6), что следует иметь в виду при оценке их результатов. Следует подчеркнуть, что в питательных растворах с нейтральной и щелочной реакциями изучение высоких концентраций ионов кальция практически невозможно из-за осаждения кальция, а вместе с ним и фосфора.

Как показывает опыт с возрастающими концентрациями хлорида магния (опыт 4, варианты 5—7), семена сосны были устойчивы также к высоким концентрациям ионов магния в среде. Некоторые сдвиги в соотношениях усвоенных катионов не оказались токсичными для семян. Однако по сравнению с кальцием антагонистическое действие магния в отношении других катионов проявлялось более интенсивно. При увеличении концентрации магния в питательном растворе снижались содержания К в хвое и Са в корнях. Такое же явление отмечает Ингстад при анализе влияния магния на усвоение сеянцами сосны других питательных элементов.

Рассматривая влияние возрастающих концентраций Са и Mg, нельзя не учитывать и возможное значение участия Cl-иона. Исходя из этого, некоторое замедление роста сеянцев при наивысшей концентрации CaCl_2 и MgCl_2 , по всей вероятности, нельзя объяснить только специфичным эффектом кальция и магния.

Влияние адсорбционно-поглощенного кальция. Влияние высокого уровня кальция, связанного с адсорбентом, изучалось нами при учете свойств (высокая поглотительная способность и насыщенность ионами кальция) перегнойно-карбонатных почв (Лиллема, 1962). Однако данные опыта 5 показывают, что в результате внесения адсорбированного кальция усвоение названного элемента корнями не усиливалось ни при нейтральной, ни при кислой реакциях питательного раствора (как это наблюдалось в случае применения растворенного кальция). Для объяснения следует отметить, что затрудненное использование растениями кальция, связанного с адсорбентом, наблюдалось рядом исследователей (Арно, Grossenbacher, 1947; Петербургский, 1959; Петербургский, Табраин, 1962). По данным Петербургского (1959), кальций связан с синтетическими адсорбентами во много раз прочнее, чем с почвенными коллоидами. Поэтому при обосновании явлений, связанных с кальциевым питанием сеянцев в природных условиях, следует с некоторой предосторожностью относиться к использованию результатов, полученных в опытах с Са-катионитом.

Усиленное поступление других питательных элементов (N, P, K, Mg) в присутствии Са-катионита (табл. 5) объясняется, по-видимому, улучшенными водоудерживающими свойствами среды в результате добавления разбухшего ионита. При орошении сосудов один раз в день, как это происходило в наших опытах, присутствием катионита, наверно, был создан более постоянный контакт корней с питательным раствором по сравнению с чистым песком. Некоторое улучшение роста сеянцев при внесении Са-катионита в случае кислой реакции среды можно объяснить антагонистическим действием освобожденного от адсорбента кальция в отношении водородных ионов.

Небезынтересно отметить, что при аналогичных условиях семена более интенсивно усваивали кальций из порошковидного кальция карбоната, внесенного в песок (опыт 4, вариант 11).

Влияние концентрации бикарбонатных ионов. Интерес к влиянию бикарбонатного иона на питание растений возник главным образом в связи с изучением причин так наз. известкового хлороза. В настоящее время некоторые авторы считают, что метаболические расстройства у

растений на известковых почвах могут быть обусловлены действием бикарбонатного иона, выделяемого при разложении карбонатов в почве. Вопрос осложняется тем, что увеличение концентрации HCO_3^- всегда сопровождается повышением рН среды, влияние которого трудно отличить от специфического действия HCO_3^- -иона. Однако некоторые авторы (Steward, Preston, 1941; Gaugh, Wadleigh, 1951; Porter, Thorne, 1955; Miller, Thorne, 1956) на основе специальных опытов поддерживают положение о том, что установленное токсическое действие HCO_3^- -иона обусловлено не столько сопровождающим его высоким значением рН, сколько специфическим эффектом самого HCO_3^- -иона.

Прежде всего отмечается подавляющее действие бикарбоната на синтез хлорофилла. Это метаболическое расстройство связывается с дефицитом активного железа в ассимилирующих органах, обусловленным затрудненным поступлением железа в корни, а также его инактивизацией внутри растений (Wadleigh, Brown, 1952; Brown, 1956; Baxter, Belcher, 1955). На иммобилизацию и аккумуляцию железа в корнях при высоком содержании бикарбоната в окружающей среде делаются ссылки также в работах Линдзи и Торна (Lindsay, Thorne, 1954).

С другой стороны, имеются данные, по которым причина вредного действия HCO_3^- -иона состоит не только в иммобилизации железа, но даже в большей мере в подавлении метаболических процессов, в первую очередь дыхания (Miller, Thorne, 1956; Miller, Evans, 1956; Miller, 1960). Предполагается, что увеличение концентрации HCO_3^- в питательной среде вызывает накопление CO_2 и HCO_3^- в корнях, что в свою очередь тормозит процессы декарбонирования. Как известно, при снижении интенсивности дыхания корней уменьшается и активное поглощение питательных элементов.

В ряде работ, посвященных изучению влияния бикарбоната, обращается внимание на неодинаковую чувствительность различных видов растений к высоким концентрациям бикарбонатного иона. Хотя в литературе по лесоводству нередко делаются ссылки на чувствительность сеянцев хвойных пород к «переизвесткованию», специальные исследования по влиянию ионов бикарбоната до сих пор отсутствуют. Как показывают данные опыта 4 сеянцы сосны обыкновенной чувствительны к повышенным концентрациям ионов бикарбоната в среде. При этом резкое снижение содержания хлорофилла в хвое при повышении концентрации HCO_3^- (рис. 6) следует объяснить расстройствами в обеспечении хвои железом. Исходя из результатов химического анализа хвои и корней, можно заключить, что под влиянием высокой концентрации ионов бикарбоната железо инактивизируется в корнях, доказательством чего служит увеличение содержания железа в корнях и дефицит его в хвое (табл. 4). Усиленное накопление железа в корнях, кроме непосредственного действия HCO_3^- , могло быть отчасти обусловлено и щелочной реакцией питательного раствора, сопровождающейся повышением дозы NaHCO_3 (Rediske, Biddulph, 1953). Однако повышенное содержание железа в корнях сеянцев в варианте с CaCO_3 при кислой реакции наружного раствора (опыт 4) указывает на непосредственное действие бикарбоната. Это согласуется с выводами Бэкстера и Бельхера (Baxter, Belcher, 1955), установивших прямую зависимость между уровнем HCO_3^- в среде и внутренней рН корней. Они считают, что одна из главных причин аккумуляции железа в корнях и дефицита его в ассимилирующих органах — повышение внутренней реакции корней в результате сильного накопления бикарбонат-иона.

Судя по сниженному содержанию азота, фосфора, кальция и магния в хвое, повышенные концентрации ионов бикарбоната, кроме ингибиро-

вания метаболизма железа, подавляют и усвоение основных макроэлементов. По-видимому, это следует объяснить тормозящим действием ионов бикарбоната на процессы дыхания в корнях (Miller, 1960). Мы склонны предполагать, что уменьшение содержания вышеуказанных макроэлементов в хвое — не причина, а следствие уже возникшего метаболического заболевания.

Сопоставив данные о влиянии эквивалентных концентраций ионов кальция и бикарбоната в наших опытах, можно заключить, что наблюдаемое на практике отрицательное влияние избытка CaCO_3 на питание сосны в значительной мере объясняется непосредственным действием ионов бикарбоната, а не избытком кальция.

Выводы

1. При достаточной обеспеченности всеми питательными элементами варьирование соотношений между Ca, Mg и K в среде не оказывает существенного влияния на рост сеянцев, несмотря на значительные сдвиги в их химическом составе. Влияние соотношений указанных катионов на питание сеянцев зависит от pH среды и уровня обеспеченности растений нитратами и фосфатами. В данных условиях самая тесная корреляция обнаруживается между ростом сеянцев и соотношением $(\text{Ca} + \text{Mg})/\text{K}$ в хвое.

2. Сеянцы сосны обыкновенной устойчивы к высокому содержанию ионов Ca и Mg в среде несмотря на 2-3-кратное увеличение их концентрации в ассимилирующих органах. Высокие концентрации ионов Ca и Mg не оказывают существенного антагонистического действия на поглощение остальных питательных элементов при условии достаточного уровня последних в среде.

3. Кальций в обменно-поглощенном состоянии трудно усваивается сеянцами сосны, в результате чего даже при избытке его в среде концентрация кальция в тканях не увеличивается. Более доступен кальций в форме карбоната.

4. Сеянцы сосны обыкновенной чувствительны к повышенным концентрациям HCO_3^- -иона в среде (по сравнению с эквивалентными концентрациями кальция и магния). Под влиянием ионов бикарбоната подавляется синтез хлорофилла, в результате чего возникает хлороз хвои. Причиной вредного действия высоких концентраций бикарбоната следует считать инактивизацию усвоенного железа в корнях, а также подавленное поглощение большинства основных питательных элементов (N, P, Ca, Mg).

ЛИТЕРАТУРА

- Аринушкина Е. В., 1961. Руководство по химическому анализу почв. М.
 Герасимова М. Г., Гайбакин Д. С., 1960. Трилометрический метод определения ионов Ca, Mg и SO_4 в одном и том же образце водной вытяжки почв. Изв. Гл. управл. с.-х. науки М-ства с. х. Арм. ССР (6) : 47—51.
 Гиизбург К. Е., Щеглова Г. М., 1960. Определение азота, фосфора и калия в растительном материале из одной навески. Почвоведение (5) : 100—105.
 Годнев Т. Н., 1963. Хлорофилл. Его строение и образование в растении. Минск.
 Лиллема А. И., 1962. Перегнойно-карбонатные почвы Эстонской ССР. Сб. научн. тр. Эст. с.-х. акад. (24) : 173—185. Тарту.
 Петербургский А. В., 1959. Обменное поглощение в почве и усвоение растениями питательных веществ. М.
 Петербургский А. В., Тарабрин Г. А., 1962. Об активности усвоения растениями обменно-поглощенных средой катионов. Изв. Тимирязевской с.-х. акад. (5) : 107—112.

- Сабинин Д. А., 1955. Физиологические основы питания растений. М.
- Сендел Е., 1964. Колориметрические методы определения следов металлов. М.
- Сепп Р. А., 1962. Изучение взаимоотношений между лесной растительностью и почвой в альварном лесу. Сб. научн. тр. Эст. с.-х. акад. (24) : 186—205. Тарту.
- Тарабрин Г. А., 1963. Моделирование поглощающего комплекса почв ионами и поступление в растения адсорбированных средой ионов. Автореф. дисс. канд. биол. н. М.
- Arnon D. I., Fratzke W. E., Johnson C. M., 1942. Hydrogen ion concentration in relation to absorption of inorganic nutrients by higher plants. *Plant Physiol.* **17** : 515—524.
- Arnon D. I., Grossenbacher K. A., 1947. Nutrient culture of crops with the use of synthetic ion-exchange materials. *Soil Sci.* **63** : 159—182.
- Arnon D. I., Johnson C. M., 1942. Influence of hydrogen ion concentration on the growth of higher plants under controlled conditions. *Plant Physiol.* **17** : 525—539.
- Baxter P., Belcher R., 1955. The role of the bicarbonate ion in lime induced chlorosis. *J. Austral. Inst. Agric. Sci.* **21** : 32—34.
- Brown J. C., 1956. Iron chlorosis. *Annual Rev. Plant Physiol.* **7** : 171—190.
- Burström H., 1934. Über antagonistische Erscheinungen bei der Kationenaufnahme des Hafers. *Svensk Bot. Tidskr.* **28** : 157—263.
- Burström H., 1952. Studies on growth and metabolism of roots. VIII. Calcium as a growth factor. *Physiol. Plantarum* **5** : 391—402.
- Chapman A. G., 1941. Tolerance of shortleaf pine seedlings for some variations in soluble calcium and H-ion concentration. *Plant Physiol.* **16** : 313—326.
- Fawzy H., Overstreet R., Jacobson L., 1954. The influence of hydrogen ion concentration on cation absorption by barley roots. *Plant Physiol.* **29** : 234—237.
- Gaugh H. C., Wadleigh C. H., 1951. Salt tolerance and chemical composition of Rhodes and Dallis grasses grown in sand culture. *Bot. Gaz.* **112** : 259—271.
- Holstener-Jørgensen H., 1960. A method for sand culture experiments. *Forstl. forsogsvaesen Danm.* **26** : 339—344.
- Ingestad T., 1960. Studies on the nutrition of forest tree seedlings. III. Mineral nutrition of pine. *Physiol. Plantarum* **13** : 513—533.
- Ingestad T., 1962. Macro element nutrition of pine, spruce, and birch seedlings in nutrient solutions. *Medd. Statens Skogsforskningsinst.* **51** : 1—150.
- Kaar E., 1959. Metsakasvatuse võimalustest Saaremaa lootaladel. *Metsanduslikud uurimused* **2**. Tartu.
- Laasimer L., 1946. Loometsa ökoloogiast. *Tartu Riikl. Ülikooli toimet., Biol. tead.* (2).
- Lindsay W. L., Thorne D. W., 1954. Bicarbonate ion and oxygen level as related to chlorosis. *Soil Sci.* **77** : 271—279.
- Lundegårdh H., 1945. Die Blattanalyse. Jena.
- McEvoy E. T., 1964. The effects of pH and calcium on the uptake of radiophosphorus by flue-cured tobacco. *Canad. J. Plant Sci.* **44** : 28—31.
- Miller G. W., 1960. Carbon dioxide-bicarbonate absorption, accumulation effects on various plant metabolic reactions, and possible relations to lime-induced chlorosis. *Soil Sci.* **89** : 241—245.
- Miller G. W., Evans H. J., 1956. Inhibition of plant cytochrome oxidase by bicarbonate. *Nature* **178** : 974—976.
- Miller G. W., Thorne W. D., 1956. Effect of bicarbonate ion on the respiration of excised roots. *Plant Physiol.* **31** : 151—155.
- Olsen C., 1942. Water culture experiments with higher green plants in nutrient solutions having different concentrations of calcium. *Compt. rend. trav. Lab. Carlsberg, Sér. chim.* **24** : 69—97.
- Overstreet R., Jacobson L., Handley R., 1952. The effect of calcium on the absorption of potassium by barley roots. *Plant Physiol.* **27** : 583—590.
- Pierre W. H., Bower C. A., 1943. Potassium absorption by plants as affected by cationic relationships. *Soil Sci.* **55** : 23—36.
- Pihelgas E., 1957. Metsakultiveerimisest loometsade raiestikel. *Eesti Põllumajanduse Akadeemia teadusl. tööde kogumik* **3** : 366—376. Tallinn.
- Porter L. K., Thorne D. W., 1955. Interrelation of carbon dioxide and bicarbonate ions in causing plant chlorosis. *Soil Sci.* **79** : 373—382.
- Rains D. W., Schmid W. E., Epstein E., 1964. Absorption of cations by roots. Effects of hydrogen ions and essential role of calcium. *Plant Physiol.* **39** : 274—278.
- Rediske J. H., Biddulph O., 1953. The absorption and translocation of iron. *Plant Physiol.* **28** : 576—593.
- Sepp R., 1959. Metsa vare hulk ja koostis loometsas. *ENSV TA Toimet., Biol. Seeria* **8** : 39—57.

- Steiner A. A., 1961. A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. *Plant and Soil* **15** : 134—154.
- Steward F. G., Preston C., 1941. Effects of pH and the components of bicarbonate and phosphate buffered solutions on the metabolism of potato discs and their ability to absorb ions. *Plant Physiol.* **16** : 481—519.
- Viets F. G., 1944. Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. *Plant Physiol.* **19** : 466—480.
- Wadleigh C. H., Brown J. W., 1952. The chemical status of bean plants afflicted with bicarbonate-induced chlorosis. *Bot. Gaz.* **113** : 373—392.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
28/II 1966

A. RIISPERE

MÄNNI (PINUS SILVESTRIS L.) MINERAALSEST TOITUMISEST
LOOMULDADEL

I. KALTSIUMI, MAGNEESIUMI JA BIKARBONAATIOONIDE KONTSENTRATSIOONI MÕJU
SEEMIKUTE TOITUMISELE LIIVKULTUURIDES

Resümee

Katsete eesmärgiks oli välja selgitada mõningate faktorite mõju (kaltsiumi domineerimine katioonide summas, bikarbonaatioonide rohke esinemine), mis õhukestel huumuskarbonaatmuldadel looduslikus seisundis või pärast nende keemilist melioratsiooni hapendamise teel, mille tagajärjeks on kaltsium- ja magneesiumioonide kontsentratsiooni tõus, võivad pärssida männi mineraalset toitumist.

Katsete tulemused näitasid järgmist.

1. Küllaldase toitainetega varustatuse korral ei põhjusta Ca, Mg ja K vahekorra muutumine toitekeskkonnas märgatavaid muutusi seemikute kasvus, vaatamata olulistele nihetele nende keemilises koostises. Katioonide vahekorra mõju seejuures oleneb keskkonna pH-st ning nitraatidega ja fosfaatidega varustatuse tasemest. Antud tingimustes oli seemikute kasvuga kõige tihedamas korrelatsioonis suhe $(Ca + Mg)/K$ okastes.

2. Männiseemikud taluvad rahuldavalt kõrgeid lahustunud Ca ja Mg kontsentratsioone, vaatamata nende sisalduse mitmekordsele suurenemisele assimileerivates organites. Kõigi toiteelementidega küllaldase varustatuse puhul ei põhjusta Ca ja Mg kontsentratsiooni tõus toitekeskkonnas ilmseid antagonistlikke nähte teiste toiteelementide cmastamisel.

3. Kaltsium neeldunud vormis on männiseemikutele raskesti omastatav, mille tõttu tema rohke esinemise korral substraadis ei tõuse tema kontsentratsioon taimedes. Paremini omastatav on kaltsium $CaCO_3$ vormis.

4. Männiseemikud on tundlikud bikarbonaatiooni kõrgete kontsentratsioonide suhtes, võrreldes ekvivalentsete Ca ja Mg kontsentratsioonidega. Bikarbonaatiooni mõjul pidurdub klorofüllü süntees, mis väliselt avaldub okaste kloroosis. Bikarbonaatiooni kõrge kontsentratsiooni negatiivse mõju põhjuseks tuleb pidada nii omastatud raua inaktiivseerumist juurtes kui ka põhitoelementide (N, P, Ca ja Mg) inhibeeritud absorptsiooni.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse
28. II 1966

A. RIISPERE

STUDIES ON THE MINERAL NUTRITION OF SCOTCH PINE
(PINUS SILVESTRIS L.) ON RENDSINA SOILS

I. EFFECTS OF CONCENTRATIONS OF CALCIUM, MAGNESIUM,
AND BICARBONATE ON THE NUTRITION OF SEEDLINGS IN SAND CULTURES

Summary

The purpose of this investigation was to gain basic information about some factors presumably limiting the mineral nutrition of scotch pine on thin calcareous soils as in their native state (predominance of calcium in sum of cations, excess of bicarbonate ions) as well as after their chemical amelioration by acidification (increased concentrations of calcium and magnesium ions).

The principal conclusions of this study are the following:

1. At a sufficient level of supply with all nutrient elements, the varying of ratio between Ca, Mg and K in nutrient medium does not affect seriously the growth of seedlings in spite of considerable deviations in their nutrient content. At the same time, the effect of ratio between cations is depending on pH and the level of supply with nitrate and phosphate in rooting medium. Under given conditions, the growth of seedlings is strongly correlated with the ratio $(Ca + Mg)/K$ in needles.

2. The scotch pine seedlings are tolerant to progressively higher concentrations of Ca and Mg in nutrient medium, despite a two-threefold increase in their content of assimilatic organs. At a sufficient supply of all nutrient elements, the increasing concentrations of Ca and Mg in rooting medium did not induce any considerable antagonism in the absorption of other nutrient elements.

3. Ca in exchangeable form is poorly available to pine seedlings. Therefore, the accumulation of Ca within plants does not increase even in the case of an abundance of exchangeable Ca in rooting medium. This cation is more easily absorbed from $CaCO_3$.

4. The scotch pine seedlings are susceptible to increased concentrations of bicarbonate (as compared with equivalent concentrations of Ca and Mg). A high level of bicarbonate in nutrient medium tended to decrease the synthesis of chlorophyll, resulting in developed chlorosis. The cause of toxic effects of high levels of bicarbonate in nutrient solution seems to exist in the inactivation of iron within roots as well as in the inhibited absorption of the basic nutrient elements (N, P, Ca and Mg).

*Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany*

Received
Feb. 28, 1966