

УДК: 631.417:631.46:631.417.2:631.416:631.811

DOI: 10.52531/1682-1696-2022-22-3-31-39

Научная статья

ГЕТЕРОТРОФНОЕ ПИТАНИЕ ВЫСШИХ ЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ

А.И. Попов¹, В.Н. Зеленков^{2,3},
А.В. Марков⁴¹ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

² ФГБНУ ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ЛЕКАР-

СТВЕННЫХ И АРОМАТИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ

³ ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ОВОЩЕ-

ВОДСТВА – ФИЛИАЛ ФГБНУ «ФЕДЕРАЛЬ-

НЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ОВОЩЕВОДСТВА»

(ВНИИО – ФИЛИАЛ ФГБНУ ФНЦО)

⁴ МОСКОВСКИЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

В работе представлены аналитический обзор научной литературы и собственные взгляды авторов на проблематику питания высших зеленых растений и механизмов усвоения последними различных органических веществ из почвы, в качестве одного из вспомогательных путей биосинтеза органических соединений. Анализ научной литературы позволяет взглянуть на питание растений с позиции пересмотра существующих точек зрения на функционирование трофосистемы почва-растение и сформировать новую научную парадигму, связанную с гетеротрофным питанием высших зеленых растений.

Ключевые слова: высшие зеленые растения, гетеротрофия, ризоэкссудаты, трансформация почвенного органического вещества, микотрофность, ризосферная биота, фитосимбионты.

ВВЕДЕНИЕ

С.П. Кравков [19] считал, что основной вопрос физиологии растений и граничащих с нею прикладных наук связан с питанием растений и функциональной зависимостью его от условий окружающей среды. Из истории почвоведения известно, что вопросу питания растений уделялось достаточно много внимания. Так, в древние и средние века, считалось, что питание растений аналогично питанию животных – то есть растения с помощью корней поглощают из почвы готовые питательные вещества, которые затем видоизменяются в растительных тканях. В то время ещё не существовало обоснованных теорий питания

Original article

HETEROTROPHIC NUTRITION
OF HIGHER PLANTSA.I. Popov¹,
V.N. Zelenkov^{2,3}, M.V. Markov⁴¹ ST PETERSBURG UNIVERSITY² ALL-RUSSIAN RESEARCH INSTITUTE
OF MEDICINAL AND AROMATIC PLANTS³ ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC RESEARCH
INSTITUTE OF VEGETABLE GROWING – THE
BRANCH OF FSBSI «FEDERAL SCIENTIFIC
CENTER OF VEGETABLE GROWING»⁴ MOSCOW PEDAGOGICAL STATE
UNIVERSITY

The work presents an analytical review of the scientific literature and the authors' own views on the problems of nutrition of higher green plants and mechanisms of assimilation of various organic substances from soil, as one of the auxiliary ways of biosynthesis of organic compounds. Analysis of the scientific literature allows us to look at plant nutrition from the standpoint of revising the existing views on the functioning of the soil-plant trophosystem and to form a new scientific paradigm related to heterotrophic nutrition of higher green plants.

KEY WORDS: higher green plants, heterotrophy, rhizoexudates, transformation of soil organic matter, mycotrophy, rhizosphere biota, phytosymbionts.

растений. Высказывалось лишь предположение, что почвенное плодородие связано с наличием в почве особого вещества – «жира» почвы (*terrae adeps*). В 16–18 веках ученые стремились объяснить действие органических удобрений на рост и развитие растений. В связи с чем Б. Палисси (B. Palissy) высказал предположение, что навоз оказывает на растение благоприятное действие за счет наличия в нем соединений азота. В свою очередь по мнению О. де Серра (O. de Serres), причина благоприятного действия навоза на растения объясняется его теплотой. Период с начала 17 до середины 18 столетия характеризовался усиленными поисками «принципа роста» растений. Первоначально считалось, что растения извлекают из почвы только воду (так называемая «водная» гипотеза питания растений). Это предположение базировалось на извест-

ных опытах Я.Б. ван Гельмонта (J.B. van Helmont) и А.Л. Дюамеля дю Монсо (H.L. Duhamel du Monceau). В конце XVII века Д. Вудворд (J. Woodward) пришел к выводу, что растениям необходимы некие компоненты почвы, а не только вода. Позднее Д. Талл (J. Tull) установил, что пищей для растений служат «маленькие землеподобные частицы», а воздух и вода помогают извлекать эти частицы из почвы [24, 36, 21].

Считается, что в 18 веке были заложены основы гипотезы «гумусового» питания растений. Гипотеза гумусового питания растений имела большой успех у земледельцев, поскольку хорошо подтверждалась практикой. В соответствии с этой гипотезой, зеленые сосудистые растения питаются органическими веществами, находящимися в навозе и перегное. И.А. Кюльбель (J.A. K ulbel) в сороковых годах 18 столетия высказал мысль, что «*tragma unguinosum*» («мазеподобная масса») или, если пользоваться современными терминами, перегнойные вещества, являются основой питания растений. Идея И.А. Кюльбеля была поддержана шведским ученым Ю.Г. Валлериусом (J.G. Wallerius), последний на основе экспериментальных данных пришел к выводу, что пищей растений служит перегной (*nutritiva*), а остальные составные части почвы (*instrumentalia*) играют вспомогательную роль: например, глина помогает закреплению и удержанию перегноя в почве, а известь – растворению перегнойных веществ. Российский ученый-агроном И.И. Комов также утверждал, что органические вещества так же необходимы растениям, как и животным [4, 20, 21].

Конец 18 и начало 19 столетия знаменовались как период определённого прогресса в познании процессов питания растений. Так, в 1771 году Дж. Пристли (J. Priestley) открыл способность зелёных растений выделять на свету кислород, что послужило началом изучения фотосинтеза. Ж. Сенебье (J. Senebier) в 1782 году назвал поглощение углекислого газа растениями на свету «углеродным питанием». Однако он полагал, что углекислота поступает в растения не из воздуха, а потребляется корнями из почвы вместе с соками. В конце 18-го столетия Ж. Ингенхауз (J. Ingenhousz) установил, что в листья из воздуха поступают газообразные вещества, которые растения используют на свету для производства сгораемой (органической) массы. На рубеже XVIII и XIX веков швейцарский физиолог Н.Т. де Соссюр (N.-T. de Saussure) окончательно доказал, что растения синтезируют свои органические вещества из углекислоты и воды и выделяют кислород; открыл дыхание у растений и представил расчёт стехиометрии обмена газов при фотосинтезе. Н.Т. де Соссюр считал, что азот поглощается растениями из воздуха или из почвы и отмерших остатков живых организмов в виде аммиака и других водорастворимых форм; неорганические вещества же извлекаются растениями, в основном, из почвы [3, 4, 20, 21].

Несмотря на открытие фотосинтеза, идея о том, что гумус (перегнойные вещества) служит источником углерода для растений, продолжала существовать и в XIX веке. Значительную роль в развитии и научном обосновании гипотезы «гумусового» питания растений сыграл профессор Берлинского университета А.Д. Тэер (A.D. Thaer), агроном по образованию. Этот ученый считал, что поскольку перегной есть произведение жизни, то он также есть и условие её; без гумуса жизнь невозможна. Гипотеза А.Д. Тэера мирно сосуществовала с гипотезой «углеродного» питания растений за счёт фотосинтеза. Примечателен такой факт, что гипотеза гумусового питания растений была принята такими выдающимися учёными 17–18 века, как Й.Я. Берцелиус (J.J. Berzelius), Э.А. Митчерлих (E. Mitscherlich) и сэр Г. Дэви (Sir H. Davy). Интересно, что один из первооткрывателей фотосинтеза – Н.Т. де Соссюр экспериментально установил поступление перегнойных (гуминовых) веществ в растения. При этом указанный исследователь полагал, что когда перегнойные вещества проникают в корни растений, то они видоизменяются химически и, таким образом, ассимилируются [4–6]. Гипотеза гумусового питания растений нашла своих последователей и в России. Таковыми были: профессор Московского университета М.Г. Павлов, физик и доктор медицины, а также московский химик И.Р. Герман (H.R. Hermann), которые считали, что растения питаются «перегнойным экстрактом» [4].

В сороковых годах 19-го столетия появились работы двух таких именитых учёных, как Ж.-Б.-Ж.-Д. Буссенго (J.-B.-J.-D. Boussingault) и Ю. фон Либиха (J. von Liebig). Эти работы нанесли гипотезе гумусового питания растений сокрушительный удар, однако не устранили её полностью [4]. Несмотря на то, что исследованиями Н.Т. де Соссюра и Ж.-Б.-Ж.-Д. Буссенго, поддержанными блестящими аргументами Ю. фон Либиха, и работами с водными культурами других натуралистов [5] было показано, что растения способны синтезировать свои составные органические вещества при полном отсутствии в питательной среде органических соединений. Тем не менее идея о том, что питание растений тесно связано с почвенным органическим веществом, продолжала существовать до конца XIX века и находила последователей даже в XX и XXI веке [5, 6, 20, 29].

Для чего фотосинтезирующим организмам, какими являются зеленые сосудистые растения, необходимо потреблять и ассимилировать органические соединения? Кем же являются высшие растения: облигатными автотрофами или миксотрофами? В связи с этим целью данной работы было на основании анализа фактического материала, представленного в современной научной литературе, и теоретических положений академика А.М. Уголева [45], охарактеризовать значимость поглощения и ассимиляции органических соединений зелеными сосудистыми растениями.

АНАЛИЗ ПРОБЛЕМЫ

В научной литературе, начиная с конца 19-го столетия и по настоящее время, имеется огромное число фактов поглощения высшими зелёными растениями органических веществ естественного, искусственного и даже синтетического происхождения [29, 30].

В начале XX-го века И.С. Шулов [49], сотрудник кафедры частного и общего земледелия Московского сельскохозяйственного института, создал ряд вариантов вегетационного метода (метод текучих растворов, стерильных культур и др.), с помощью которых он доказал способность корней высших растений ассимилировать органические соединения, в том числе и некоторые белковые соединения.

Академик В.И. Палладин [28], касаясь вопроса питания зелёных сосудистых растений, считал, что растения могут питаться готовыми органическими соединениями. Причём такое питание может идти параллельно с усвоением углерода из атмосферы. Н.А. Красильников [20] писал: «Трудно согласиться с концепцией, по которой растения на протяжении всей истории своей эволюции, соприкасаясь корнями с органическими веществами почвы, не приобрели бы способности усваивать их в той или иной форме (с. 219)». А.М. Смирновым [43] убедительно продемонстрировано, что изолированные корни высших растений, лишённые ассимилирующих надземных органов, не могут расти без содержания в питательной среде органических соединений в качестве источника углерода. По мнению В.П. Иванова [10], органические соединения корневых выделений растений могут реутилизироваться теми же или смежно расположенными растениями фитоценоза.

А.М. Уголев [45] считал, что многие закономерности питания живых организмов: прокариотов, грибов, растений и животных являются общими, и полностью автотрофных организмов фактически не существует. С эволюционной точки зрения [28, 49, 45], специализированные фотосинтезирующие организмы, в том числе и растения, появились последними после хемотрофов и гетеротрофов, поэтому зелёные сосудистые растения должны сохранить те или иные существовавшие ранее виды пищеварения.

Наиболее ярким примером для подтверждения гетеротрофного питания высших зелёных растений могут служить насекомоядные растения: росянковые (*Droseraceae*), пузырчатковые (*Lentibulariaceae*), кувшиночниковые (*Nepenthaceae*), саррацениевые (*Sarraceniaceae*) и др., а также высшие растения-фитопаразиты: омеловые (*Viscaceae*), заразиховые (*Orobanchaceae*), повиликовые (*Cuscutaceae*), раффлезивые (*Rafflesiaceae*) и др.). В этих случаях наличие внеклеточного и мембранного пищеварения особенно очевидно [16].

Другим примером гетеротрофного питания растений может служить микосимбиотрофизм, который

широко распространён в природе. Около 80 % видов наземных растений – микотрофны [11, 13, 42, 50, 57]. Как недавно было выяснено [25], арбускулярная микориза, широко распространённая в наземных экосистемах, формируется и у водных растений, в частности у лобелии Дортманна (*Lobelia dortmanna* L.), помогая адаптироваться к использованию бедными элементами минерального питания субаквальных грунтов. Причём, интенсивность микоризной инфекции и число выявленных таксонов микоризообразователей снижалась по градиенту трофности от олиготрофных озёр к мезотрофным [55]. В естественных условиях микотрофное питание является основным каналом поступления азотных и фосфорных соединений в сосудистые растения путём потребления этих элементов в форме органических соединений [54], а также потребления органических соединений: в обмен на вырабатываемые растениями сахара грибы снабжают их физиологически активными веществами. Ещё одной важной особенностью микотрофных растений является переваривание растительными клетками некоторых частей грибов [42].

Даже у безмикоризных растений существуют еще, по крайней мере, две разновидности поглощения и ассимиляции аллохтонных органических соединений. Это случаи, когда деполимеризацию пищевого субстрата, в частности почвенного органического вещества, растение осуществляет либо с помощью самих корневых выделений, либо с помощью ризосферных микроорганизмов [35]. Также нельзя забывать, что в пределах одной клетки высших растений, присутствуют и гетеротрофные органоиды (точнее эусимбионты) – митохондрии, и автотрофные – хлоропласты (также являющиеся эусимбионтами). Помимо этого, при прорастании семян обеспечение растущего зародыша органическими соединениями, происходит из эндосперма (у однодольных) или из семядолей (у двудольных).

Рядом авторов [3, 20, 26, 35, 53, 59] отмечалось значительное превышение численности свободноживущих микроорганизмов вокруг корневых волосков, так называемый ризосферный эффект. Ризосферные микроорганизмы активно участвуют в трансформации органического вещества почвы, в частности в его деструкции (деполимеризации) и минерализации, а также способствуют усвоению растениями органических соединений и других нутриентов [51]. Н.А. Красильников [20] считал доказанным, что растения получают от ризосферных микроорганизмов витамины и другие активные вещества.

Кроме того, было выявлено [58], что между растениями и микроорганизмами существует такой мутуализм, как ризофагия, суть которой состоит в следующем, первоначально симбиотические микроорганизмы растут в зоне выделения ризоэкссудатов. Затем они проникают в клетки меристемы кончика

корня, располагаясь в периплазматических пространствах между клеточной стенкой и плазматической мембраной. В периплазматических пространствах клеток корня микроорганизмы превращаются в протопласты без стенок, подвергаясь воздействию кислорода (супероксида), вырабатываемого NADPH-оксидазами (NOX). Кислород разрушает часть внутриклеточных микроорганизмов, эффективно извлекая из них питательные вещества. Выжившие бактерии в эпидермальных клетках корня вызывают удлинение корневых волосков, и по мере удлинения волосков бактерии выходят из них, восстанавливая клеточные стенки и формы клеток.

Возможность поступления сложных органических молекул (гетероолиго(поли)меров) в растения через корневую систему и их дальнейшая ассимиляция растениями является в настоящее время хорошо доказанным фактом [8]. В научной литературе, начиная с конца 19-го столетия и по настоящее время, имеется огромное число фактов поглощения зелеными растениями органических веществ естественного, искусственного и даже синтетического происхождения [1, 2, 5, 17, 18, 20, 22, 23, 27, 32, 33, 34, 37–39, 41, 44, 46–48, 52, 56]. Поглощаемые растениями органические вещества можно условно разделить на несколько групп: 1) моно- и олигомеры – составляющие биологических макромолекул (глюкоза, сахароза, амины, аминокислоты, гетероциклические соединения, глицерин, карбоновые кислоты и т. д.); 2) гетероолиго- или полимеры, являющиеся физиологически активными веществами (гормоны, стимуляторы и ингибиторы роста растений, витамины, антибиотики, белки, в том числе ферменты, и т. д.); 3) химически выделенные из биокосных тел, так называемые, гумусовые кислоты, которые, будучи гетерополимерами, обладают выраженным положительным эффектом на рост и развитие растений.

Как считают А.И. Попов и О.Г. Чертов [31] можно провести аналогию между функционированием пищеварительной системы облигатных гетеротрофных организмов (особенно с внутриполостным пищеварением) и работой корневой системы растений. В обоих случаях наблюдается сильное подкисление пищевого субстрата (и желудочным соком, и корневыми экссудатами), а, значит, и активизация гидролитических ферментов, приводящая к деполимеризации крупных органических соединений. Интересно отметить, что на отдельных этапах пищеварения для стимуляции кишечных микроорганизмов в кишечнике животных наблюдается экскреция аминокислот [10]. Возможно, этим же объясняется наличие аминокислот в корневых экссудатах. Выражаясь иначе, корневая система – это фактически «экзожелудок» растений [31].

Фотосинтезирующие растения можно считать факультативно гетеротрофными организмами с внеклеточным симбионтным пищеварением и симбионтным

питанием. Факт же поступления в растения органических веществ с высокой молекулярной массой может свидетельствовать о наличии и внутриклеточного вегетарианского пищеварения [31].

По нашему мнению, трофическая функция почвенного органического вещества почв заключается в том, что, во-первых, оно является поставщиком разнообразных моно-, олиго- и полимеров, которые поглощаются и ассимилируются растениями; во-вторых, оно облегчает транспорт неорганических (минеральных) веществ в растения; в-третьих, органические соединения могут способствовать поступлению в растения неорганических веществ.

В результате круговорота органических веществ в фитоценозах (естественных и антропогенных) можно рассматривать как специфическую замкнутую двойную трофическую цепь, в которой утилизация почвенной биотой опада и отпада растений (своеобразное их «поглощение») сопровождается созданием (посредством той же биоты) источника пищи для растений – специфических органических соединений. Если мы считаем справедливым тезис об исключительно большой роли биологического круговорота в функционировании экосистем как наиболее целесообразного и экономного способа естественной реутилизации веществ в живой природе, мы должны придти к заключению, что теоретически возможен и обсуждаемый здесь более энергетически и структурно эффективный путь углеродного питания растений готовыми блоками органических макромолекул, образующихся при трансформации компонентов органического вещества почв, при содействии почвенной биоты и микоризных грибов. Такое питание позволяет «экономить» энергию за счет использования готовых циклических и ароматических соединений, входящих в состав ассимилируемых растениями структурных и функциональных блоков биологических макромолекул, и, в результате, снижения весьма энергоемкого синтеза этих же структур из простых веществ (углекислого газа, воды, аммиака, нитратов и др.). Иначе говоря, мы можем заключить, что есть все основания для существования концепции органического питания сосудистых растений в наземных и водных экосистемах и круговорота определенных органических молекул в биосфере. В принципе — это возврат на новом научно-методологическом уровне к теории гумусового питания растений А. Тэера. Важной задачей этого направления является выявление факторов и масштабов органического питания и его соотношение с минеральным питанием растений. Мы полагаем, что минеральное питание характерно, во-первых, для структурно и функционально упрощенных (редуцированных) экосистем пионерных стадий сукцессии (при зарастании растительностью геологически «молодых» поверхностей суши) и, во-вторых, для агроэкосистем. Преобладание органического питания — это

характерный признак высокоорганизованных устойчивых климаксовых экосистем. Наличие указанного механизма питания растений, увеличивая количество функциональных связей в биоценозах, является фактором повышения стабильности экосистем [31–33].

Рассматриваемый взгляд на роль органических соединений в питании растений позволяет более обоснованно подойти к оценке современного сельского хозяйства. Все еще продолжающееся увеличение производства минеральных удобрений и различных биоцидов в сочетании с многократной механической обработкой почв практически низводит почву на уровень гидропонной системы с разрушенной структурой и функцией почвенной биоты и гумуса. Такой путь является тупиковым, он приводит к нарастанию колоссальных затрат энергии ископаемого топлива во всех звеньях сельскохозяйственного производства. Именно поэтому сейчас получают развитие идеи биологического (экологического, альтернативного) земледелия [7–9, 12], опирающиеся на восстановление почвы как живой полночленной биологической системы, на отказ от практики максимизации продуктивности сельскохозяйственных культур в пользу принципов устойчивого (сбалансированного) земледелия при минимизации механической обработки почв, высокого качества продукции и повышения биосферных функций агроландшафтов. Концепция органического питания растений может служить теоретической основой для обоснования системы биологического земледелия.

ВЫВОДЫ

1. Возможность поступления органических молекул в зеленые сосудистые растения через корневую систему и их дальнейшая ассимиляция является в настоящее время хорошо доказанным фактом. Иначе говоря, высшие растения — факультативные миксотрофы.

2. Авторы полагают, что органическое питание высших растений с получением непосредственно или через микоризу из почвенного органического вещества структурных компонентов биологических макромолекул и органических биологически активных веществ является преобладающим типом питания в природных условиях, обеспечивающим существенный энергетический и структурный выигрыш на уровне экосистем. По-видимому, этот механизм питания растений унаследован от самых ранних этапов эволюции биосферы.

3. Корневая система зеленых сосудистых растений является своеобразным аналогом пищеварительных систем облигатных гетеротрофных организмов — «экзожелудком».

4. Естественное следствие этих положений: в экосистемах в процессе биологического круговорота существенную роль играет круговорот органических

соединений (структурных и функциональных блоков биологических макромолекул), многократно используемых на различных трофических уровнях экологических систем для построения прежде всего фитомассы растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. **АЛЕКСАНДРОВА И.В.** О физиологической активности гумусовых веществ и продуктов метаболизма микроорганизмов // Органическое вещество целинных и освоённых почв. М.: Наука, 1972. С. 30–69.
2. **АЛЕШИН С.Н., ТЮНЕЕВ Т.Н.** О питании растений молекулярными органическими соединениями почвы // Известия Московской с.-х. академии им. К.А. Тимирязева. 1956. Т. 2. №12. С. 231–232.
3. **АРИСТОВСКАЯ Т.В.** Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука, 1980. 187 с.
4. **ВАКСМАН С.А.** Гумус. Происхождение, химический состав и значение его в природе. М.: Сельхозгиз, 1937. 470 с.
5. **ГОЛЬД В.М., ГАЕВСКИЙ Н.А., ГОЛОВАНОВА Т.И. и др.** Физиология растений: конспект лекций. Красноярск: Ин-т повышения квалификации, Сибирский федеральный университет, 2008. 148 с.
6. **ГУМИНСКИЙ С.А.** Современные точки зрения на механизм физиологических эффектов, вызываемых в растительных организмах гумусовыми соединениями // Почвоведение. 1968. № 9. С. 62–69.
7. **ДУДКИН В.М., ЛОБКОВ В.Т.** Биологизация земледелия: основные направления // Земледелие. 1990. №11. С. 43–46.
8. **ЖУЧЕНКО А.А.** Фундаментальные и прикладные научные приоритеты адаптивной интенсификации растениеводства в XXI веке. Саратов, НИИСХ Юго-Востока, 2000. 276 с.
9. **ЖУЧЕНКО А.А.** Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. В трех томах. М.: Агрорус, 2008. Т. 1. 814 с.
10. **ИВАНОВ В.П.** Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов. М.: Наука, 1973. 296 с.
11. **КАЛЬВИН М.** Эволюция ферментов и фотосинтетический аппарат // Возникновение жизни на Земле. Труды Междунар. симп. (19–24 августа 1957 г., Москва). М.: АН СССР, 1959. С. 214–221.
12. **КАНТ Г.** Биологическое растениеводство: возможности биологических агросистем. М.: Агропромиздат, 1988. 207 с.
13. **КАРАТЫГИН И.В.** Коэволюция грибов и растений // Труды Ботанич. ин-та им. В.Л. Комарова РАН. Вып. 9. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 119 с.
14. **КАРПУХИН А.И.** Использование растениями железа из железоорганических комплексов // Известия Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева. 1980. № 3. С. 89–95.
15. **КЕФЕЛИ В.И., ТУРЕЦКАЯ Р.Х.** Участие природных ауксинов и ингибиторов в росте растений // Агро-

- химия. 1965. № 1. С. 119–131.
16. **Ким Ден Нам.** Миксотрофное питание растений // *Международный сельскохозяйственный журнал*. 2015. № 3. С. 35–41.
 17. **Климова А.А., Комиссаров И.Д.** Влияние гуминовых препаратов на ростовые процессы растений // *Гуминовые препараты*. Науч. тр. Тюменского с.-х. ин-та. Тюмень, 1971, Т. 14. С. 189–199.
 18. **Кононова М.М., Дьяконова К.В.** Органические вещества почвы и вопросы питания растений // *Почвоведение*. 1960. № 3. С. 1–11.
 19. **Кравков С.П.** Нерастворимые в воде соединения почвы и их участие в процессах питания культурных растений // *Биохимия и агрохимия почвенных процессов* (Избранные произведения. К 100-летию со дня рождения С.П. Кравкова). Л.: Наука, 1978. С. 267–278.
 20. **Красильников Н.А.** Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: АН СССР, 1958. 463 с.
 21. **Крупеников И.А.** История почвоведения (от времени его зарождения до наших дней). М.: Наука, 1981. 327 с.
 22. **Курсанов А.Л.** Адсорбция ферментов тканями высших растений // *Биохимия*. 1946. Т. 11. №4. С. 334–347.
 23. **Курсанов А.Л., Крюкова Н., Седенко Д.** Адсорбция органических веществ и ее связь с дыханием // *Биохимия*. 1948. Т. 13 № 5. С. 456–465.
 24. **Линовский Я.А.** Критический разбор мнений ученых об условиях плодородия земли, с применением общего вывода к земледелию, разсуждение магистра ботаники и зоологии Ярослава Линовского, представленное во 2-е Отделение Философского факультета С.П.б. университета для получения степени магистра сельского хозяйства лесоводства. СПб., 1846. 132 с.
 25. **Марков М.В.** К изучению полушниковых олиготрофных озер Тверской области: фотосинтезирующая биота как индикатор их трофического статуса // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017. Т. 2. № 1. С. 1–19.
 26. **Мишустин Е.Н.** Ассоциации почвенных микроорганизмов. М.: Наука, 1975. 114 с.
 27. **Нефедов Г.** К вопросу о значении гуминово-инеральных соединений, как питательной среды для растений. Сообщение из химической лаборатории Лесного Института. Сельское хозяйство и лесоводство // *Журнал Министерства земледелия и Государственных имуществ*. СПб., 1897. № 1. С. 141–163.
 28. **Палладин В.И.** Физиология растений. М.–Петроград: Гос. изд-во, 1924. 332 с.
 29. **Попов А.И.** Гуминовые вещества: свойства, строение, образование. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004. 248 с.
 30. **Попов А.И.** Органическое вещество почв агроценозов и его роль в функционировании системы почва-растение. Автореф. дисс. ...д. с.-х. наук. СПб.-Пушкин: СПб гос. университет, 2006. 46 с.
 31. **Попов А.И., Чертов О.Г.** О трофической функции органического вещества почв // *Вестник С.-Петербур. ун-та. Серия биол.* 1993. Вып. 3. № 17. С. 100–109.
 32. **Попов А.И., Шишова М.Ф.** Действие гуминовых веществ на биохимический состав различных сельскохозяйственных культур // *Гумус и почвообразование*. Сб. научн. трудов С.-Петербур. гос. аграрн. ун-та. СПб., 2001. С. 3–14.
 33. **Попов А.И., Шишова М.Ф.** Влияние гуминовых веществ на рост и развитие амаранта // *Гумус и почвообразование*. Сб. науч. трудов гос. аграрн. ун-та. СПб., 2003. С. 56–65.
 34. **Поспишил Ф., Цвикрова М., Грубцова М. и др.** Растворимые фенольные и гуминовые вещества почв и их влияние на общий метаболизм у растений // *Рост растений и дифференцировка*. М., 1981. С. 150–162.
 35. **Пошон Ж., де Баржак Г.** Почвенная микробиология. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1960. 560 с.
 36. **Прянишников Д.Н.** Из истории развития учения о питании растений // *Популярная агрохимия*. М.: Наука, 1963. С. 15–37.
 37. **Ратнер Е.И., Колосов И.И., Ухина С.Ф. и др.** Об усвоении растениями аминокислот в качестве источника азота // *Известия АН СССР. Сер. биол.* 1956. Вып. 6. С. 64–83.
 38. **Ратнер Е.И., Смирнов А.М.** Использование метода стерильных культур изолированных корней для изучения усвоения растениями аминокислот // *Учен. зап. Тартуского ун-та*. 1966, 185. С. 204–215.
 39. **Ратнер Е.И., Ухина С.Ф.** Метаболизм корней в связи с поглощением и усвоением аминокислот // *Известия АН СССР. Сер. биол.* 1961. Вып. 6. С. 865–877.
 40. **Ратнер Е.И., Ухина С.Ф.** Ход превращения поглощенных извне аминокислот в корнях кукурузы // *Физиология растений*. 1963. Т. 10. № 4. С. 393–399.
 41. **Рыжиков С.В., Стрелков В.М., Ведерников Ю.П. и др.** Фракционный состав продуктов механохимической деструкции гуминовых веществ торфа // *Биологические науки*. Науч. доклады высшей школы. М.: Высшая школа. 1991. № 10. С. 23–28.
 42. **Селиванов И.А.** Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 231 с.
 43. **Смирнов А.М.** Рост и метаболизм изолированных корней в стерильной культуре. М.: Наука, 1970. 456 с.
 44. **Токарская (Меренова) В.И.** Изотопный метод исследования поглощения и усвоения органических веществ растениями. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. АН СССР. Отд. биол. наук, М., 1956. 18 с.

45. УГОЛЕВ А.М. Теория адекватного питания и трофология (Наука и технический прогресс). Л.: Наука, 1991. 272 с.
46. ХРИСТЕВА Л.А. Роль гуминовой кислоты в питании высших растений и гуминовые удобрения // Труды Почвенного ин-та им. В.В. Докучаева. М., 1951. Т. 38. С. 10–21.
47. ХРИСТЕВА Л.А. Участие гуминовых кислот и других органических веществ в питании высших растений и агрономическое значение этого вида питания // Известия АН СССР. Серия биол. 1955, 4. С. 58–83.
48. ХРИСТЕВА Л.А., ЛУКЪЯНЕНКО Н.В. Роль физиологически активных веществ почвы – гуминовых кислот, битумов и витаминов В₂, С, РР', А и Д в жизни растений и пути их пополнения // Почвоведение. 1962. № 10. С. 33–39.
49. ШУЛОВ И.С. Исследования в области физиологии питания высших растений при помощи методов изолированного питания и стерильных культур // Известия Моск. с.-х. ин-та. 1913. Кн. 19. С. 13–108.
50. АКХМЕТЖАНОВА А.А., SOUDZILOVSKAIA N.A., ОНИРЧЕНКО V.G. ET AL. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union. // Ecology. 2012. Vol. 93. N 3. P. 689–690.
51. ESTERMANN E.F., MCLAREN A.D. Contribution of rhizoplane organisms to the total capacity of plants to utilize organic nutrient // Plant and Soil. 1991. Vol. 15. N 3. P. 243–260.
52. FLAIG W. Contribution of soil organic matter in the system soil-plant // Environ. Biogeochem. and Geomicrobiol. Proc. 3rd Int. Symp. Wolfenbutter. Ann Arbor, Mich., 1978, Vol. 2. P. 419–435.
53. HAIDER K., MARTIN I.P. Abbau und Umwandlung von Pflanzenrückständen und ihren Inhaltsstoffen durch die Mikroflora des Bodens. // Z. Pflanzenernähr. und Bodenk. 1979. V. 142. N 3. P. 456–475.
54. HARLEY J.L., SMITH S.E. Mycorrhizal symbiosis. London and New York: Academic Press, 1983. 483 p.
55. MOORA M., ÖPIK M., DAVISON J. ET AL. AM fungal communities inhabiting the roots of submerged aquatic plant *Lobelia dortmanna* are diverse and include a high proportion of novel taxa. *Mycorrhiza*. 2016. V. 26. N 7. P. 735–745.
56. SCHNITZER M., POAPST A. Effects of a soil humic compounds on root initiation // *Nature*. 1967. V. 213. N 5076. P. 598–599.
57. WANG B., QIU Y-L. Phylogenetic distribution, and evolution of mycorrhizas in land plants // *Mycorrhiza*. 2006. V. 16. N 5. P. 299–363.
58. WHITE J.F., KINGSLEY K.L., VERMA S.K., KOWALSKI K.P. Rhizophagy Cycle: An Oxidative Process in Plants for Nutrient Extraction from Symbiotic Microbes // *Microorganisms*. 2018, V. 6. Iss. 3. 95. 20 p.
59. WOLDENDORP J.W. The rhizosphere as part of the plant-soil system // *Biorheology*. 1978. V. 15 N 2. P. 237–267.

REFERENCES

1. ALEKSANDROVA I.V. On the physiological activity of humus substances and products of metabolism of microorganism. *Organicheskoye veshchestvo tselinnykh i osvoyennykh pochv*. Moscow: Nauka, 1972: 30–69. (In Russian).
2. ALESHIN S.N., TYUNEEV T.N. On plant nutrition by molecular organic compounds of soil. *Izvestiya Moskovskoy s.-kh. akademii im. K.A. Timiryazeva*. 1956, 2; (12): 231–232. (In Russian).
3. ARISTOVSKAYA T.V. Microbiology of soil formation processes. Leningrad: Nauka, 1980: 187. (In Russian).
4. VAKSMAN S.A. Humus: origin, chemical composition and its importance in nature. Moscow: Selkhozgiz, 1937: 470. (In Russian).
5. GOLD V.M., GAEVSKY N.A., GOLOVANOVA T.I. ET AL. Plant Physiology: lecture notes. Krasnoyarsk: Institute for Advanced Training, Siberian Federal University, 2008. (In Russian).
6. GUMINSKY S. Modern points of view on the mechanism of physiological effects caused in plant organisms by humus compounds. *Pochvovedenie* (Soviet Soil Science). 1968, (9): 62–69. (In Russian).
7. DUDKIN V.M., LOBKOV V.T. Biologization of agriculture: main directions. *Zemledelie*. 1990;(11): 43–46. (In Russian).
8. ZHUCHENKO A.A. Fundamental and applied scientific priorities of adaptive intensification of crop production in the XXI century. Saratov, Scientific Research Institute of South-East Agriculture, 2000. (In Russian).
9. ZHUCHENKO A.A. Adaptive plant breeding (ecological and genetic foundations). Theory and practice. In three volumes. Moscow: Publishing House Agrorus. 2008; (1). (In Russian).
10. IVANOV V.P. Plant excretions and their importance in the life of phytocenoses. Moscow: Nauka, 1973: 296. (In Russian).
11. CALVIN M. Evolution of enzymes and the photosynthetic apparatus. The Emergence of Life on Earth. Proceedings of the International Symposium. (August 19–24, 1957, Moscow). Moscow: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, 1959: 214–221. (In Russian).
12. KANT G. Biological crop production: possibilities of biological agrosystems. Moscow: Agropromizdat, 1988: 207. (In Russian).
13. KARATYGIN I.V. Coevolution of fungi and plants. Proceedings of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. NS. Golubkov, editor. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1993; (9): 119. (In Russian).
14. KARPUKHIN A.I. Plant use of iron from iron-organic

- complexes. Proceedings. *Izvestiya Mosk. s.-kh. akad. im. K.A. Timiryazeva*. 1980; (3): 89–95. (In Russian).
15. KEFELI V.I., TURETSKAYA R.H. Participation of natural auxins and inhibitors in plant growth. *Agrochemistry*. 1965; (1): 119–131. (In Russian).
 16. KIM DEN NAM. Mixotrophic plant nutrition. *Mezhdunarodnyy sel'skokhozyaystvennyy zhurnal*. 2015;(3): 35–41. (In Russian).
 17. KLIMOVA A.A., KOMISSAROV I.D. Influence of humic preparations on the growth processes of plants. *Guminovyye preparaty. Nauch. tr. Tyumenskogo s.-kh. in-ta*. Tyumen. 1971, 14 S.189–199. (In Russian).
 18. KONONOVA M.M., DIAKONOVA K.V. Soil organic matter and plant nutrition issues. *Pochovovedenie*. 1960;(3). S.1–11. (In Russian).
 19. KRAVKOV S.P. Water insoluble soil compounds and their participation in the nutritional processes of cultivated plants. Biochemistry and agrochemistry of soil processes (Selected works to the 100th anniversary of SP Kravkov). Leningrad: Nauka, 1978: 267–279. (In Russian).
 20. KRASILNIKOV N.A. Soil microorganisms and higher plants. Moscow: Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1958. (In Russian).
 21. KRUPENIKOV I.A. History of soil science (from the time of its inception to the present day). Moscow: Nauka, 1981. (In Russian).
 22. KURSANOV A.L. Adsorption of enzymes by tissues of higher plants. *Biochemistry*. 1946. 11;(4): 334–347. (In Russian).
 23. KURSANOV A.L., KRUKOVA N., SEDENKO D. Adsorption of organic substances and its relationship with respiration. *Biochemistry*. 1948; 13;(5): 456–465. (In Russian).
 24. LINOVSKY J.A. A critical analysis of scientists' opinions on the conditions of land fertility, with the application of the general conclusion to land management, Thesis of Master of Botany and Zoology Yaroslav Linovsky, submitted to the 2nd Division of the Philosophical Faculty of St. Petersburg University for the master's degree in agriculture and forestry. St. Petersburg University for the Master's Degree in Forestry. St. Petersburg SPb, 1846. (In Russian).
 25. MARKOV M.V. Research of the isoetid oligotrophic lakes in Tver region: photosynthetic biota as their trophic state indicator. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017; 2;(1): 1–19. (In Russian).
 26. MISHUSTIN E.H. Associations of soil microorganisms. Moscow: Nauka, 1975. 114. (In Russian).
 27. NEFEDOV G. On the importance of humic-mineral compounds as a nutrient medium for plants. Agriculture and forestry. *Zhurnal Ministerstva zemledeliya i Gosudarstvennykh imushchestv*. 1897.184;(1): 141–163. (In Russian).
 28. PALLADIN V.I. Physiology of Plants. Ed. 9-th. Moscow-Petrograd: State Publishing House, 1924. (In Russian).
 29. ПОПОВ А.И. Humic substances: properties, structure, formation. EI Ermakov editor. St. Petersburg: Publishing house of St. Petersburg State University, 2004. 248. (In Russian).
 30. ПОПОВ А.И. Organic matter of soils of agrocenoses and its role in the functioning of the soil-plant system: Author's abstract of dissertation ... Doctor (ScD) of Agricultural Sciences. St. Petersburg–Pushkin: St. Petersburg State University, 2006. 46. (In Russian).
 31. ПОПОВ А.И., CHERTOV O.G. About trophic function of organic matter of soils. *Vestnik S.-Peterb. un-ta. Seriya biol.* 1993; 3(17): 100–109. (In Russian).
 32. ПОПОВ А.И., SHISHOVA M.F. Action of humic substances on the biochemical composition of various crops. Humus and Soil Formation. Collection of scientific works of St.-Petersburg State Agrarian University. St. Petersburg, 2001: 3–14. (In Russian).
 33. ПОПОВ А.И., SHISHOVA M.F. Influence of humic substances on the growth and development of amaranth // Humus and soil formation. Collection of scientific works of St.-Petersburg State Agrarian University. St.-Petersburg 2003: 56–65. (In Russian).
 34. POSPISHIL F., TSVIKROVA M., GRUBTSOVA M. ET AL. Soluble phenolic and humic substances of soils and their influence on general metabolism in plants. *Rost rasteniy i differentsirovka*. Moscow, 1981: 150–162. (In Russian).
 35. PAUCHON J., DE BARJAC G. Soil microbiology. Moscow: Foreign Literature Publishing House, 1960: 560. (In Russian).
 36. PRYANISHNIKOV D.N. From the history of the development of plant nutrition. Popular Agrochemistry. Moscow: Nauka, 1963: 15–37. (In Russian).
 37. RATNER E.I., KOLOSOV I.I., UKHINA S.F. ET AL. On assimilation of amino acids by plants as a source of nitrogen. *Izvestiya AN SSSR. Ser. biol.* (6):64–83. (In Russian).
 38. RATNER E.I., SMIRNOV A.M. Using the method of sterile cultures of isolated roots to study the assimilation of amino acids by plants. *Uchen. zap. Tartuskogo un-ta*. 1966; 185: 204–215. (In Russian).
 39. RATNER E.I., UKHINA S.F. Metabolism of roots in connection with absorption and assimilation of amino acids. *Izvestiya AN SSSR. Ser. biol.* 1961. (6): 865–877. (In Russian).
 40. RATNER E.I., UKHINA S.F. Transformation of externally absorbed amino acids in corn roots. *Fiziologiya rasteniy*. 1963. 10;(4): 393–399. (In Russian).
 41. RYZHIKOV S.V., STRELKOV V.M., VEDERNIKOV J.P. ET AL. Fractional composition of products of mechanochemical degradation of humic substances of peat // Biological Sciences. Scientific reports of the Higher School. Moscow: Vysshaya shkola (Higher School). 1991. 10(334): 23–28. (In Russian).
 42. SELIVANOV I.A. Mycosymbiotrophism as a form of consortial relationships in the vegetation of the Soviet

- Union, Moscow: Nauka, 1981: 231. (In Russian).
43. SMIRNOV A.M. Growth and metabolism of isolated roots in sterile culture. Moscow: Nauka, 1970: 456. (In Russian).
 44. TOKARSKAYA (MERENOVA) V.I. Isotopic method for studying absorption and assimilation of organic substances by plants: Abstract of the dissertation submitted for the degree of Candidate (PhD) of Biological Sciences. Academy of Sciences of the USSR. Department of Biological Sciences. Moscow, 1956:18. (In Russian).
 45. UGOLOV A.M. Adequate nutrition theory and trophology. Science and technical progress. Leningrad, Nauka, 1991: 272. (In Russian).
 46. KHRISTEVA L.A. The role of humic acid in the nutrition of higher plants and humic fertilizers. Proceedings (Trudy) of the VV Dokuchaev's Soil Institute. Moscow, 1951. 38:10–21. (In Russian).
 47. KHRISTEVA L.A. Participation of humic acids and other organic substances in the nutrition of higher plants and agronomic significance of this type of nutrition. *Izvestiya AN SSSR. Seriya biol.* Series Biology. 1955; (4): 58–83. (In Russian).
 48. KHRISTEVA L.A., LUK'YANENKO N.V. The role of physiologically active substances of soil – humic acids, bitumens and vitamins B₂, C, PP', A and D in plant life and ways to replenish them. *Pochovovedenie*. 1962; (10):33–39. (In Russian).
 49. SHULOV I.S. Studies in the Physiology of Nutrition of Higher Plants Using Isolated Nutrition and Sterile Culture Methods. Moscow, Typo-Litogr. V. Richter, 1913. (In Russian).
 50. AKHMETZHANOVA A.A., SOUDZILOVSKAIA N.A., ONIPCHENKO V.G. ET AL. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union. *Ecology*. 2012. 93;(3):689–690.
 51. ESTERMANN E.F., MCLAREN A.D. Contribution of rhizoplane organisms to the total capacity of plants to utilize organic nutrients. *Plant and Soil*. 1991. 15;(3): 243–260.
 52. FLAIG W. Contribution of soil organic matter in the system soil-plant. *Environ. Biogeochem. and Geomicrobiol. Proc. 3rd Int. Symp.* Wolfenbuter. Vol. 2. Ann Arbor, Mich. 1978;(2): 419–435.
 53. HAIDER K., MARTIN I.P. Abbau und Umwandlung von Pflanzenrückständen und ihren Inhaltsstoffen durch die Mikroflora des Bodens. *Z. Pflanzenernähr. und Bodenk.* 1979. 142;(3): 456–475.
 54. HARLEY J.L., SMITH S.E. Mycorrhizal symbiosis. London and New York: Academic Press, 1983.
 55. MOORA M., ÖPIK M., DAVISON J. ET AL. AM fungal communities inhabiting the roots of submerged aquatic plant *Lobelia dortmanna* are diverse and include a high proportion of novel taxa. *Mycorrhiza*. 2016.26;(7): 35–745.
 56. SCHNITZER M., POAPST P.A. Effects of a soil humic compounds on root initiation. *Nature*. 1967, 213;(5076): 598–599.
 57. WANG B., QIU Y.-L. Phylogenetic distribution, and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*. 2006. 16; (5): 299–363.
 58. WHITE J.F., KINGSLEY K.L., VERMA S.K., KOWALSKI K.P. Rhizophagy Cycle: An Oxidative Process in Plants for Nutrient Extraction from Symbiotic Microbes. *Microorganisms*. 2018; 6 (3).
 59. WOLDENDORP J.W. The rhizosphere as part of the plant-soil system. *Biorheology*. 1978. 15;(2): 237–267.
-
- Попов Александр Иванович**,
д.с.-х.н., профессор кафедры почвоведения и экологии почв
Санкт-Петербургского государственного университета
- ✉ 199178, г. Санкт-Петербург, 16-линия, д. 29
199178, St. Petersburg, 16-th Line, 29
тел. +7 (921) 409-30-87, e-mail: paihumic@gmail.com
- Зеленков Валерий Николаевич**,
д.с.-х.н., профессор, г.н.с., отдел химии природных соединений
ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского
института лекарственных и ароматических растений,
г.н.с., лаборатория селекции Всероссийского научно-
исследовательского института овощеводства – филиал
ФГБНУ Федерального научного центра овощеводства
- ✉ 117216, г. Москва, ул. Грина, д.7
117216, Moscow, Grina str., 7
тел. +7(910)-451-37-45, e-mail: zelenkov-raen@mail.ru
- Марков Михаил Витальевич**,
д.б.н., профессор Московского педагогического государственного университета
- ✉ 119991, г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1/1
119991, Moscow, Malaya Pirogovskaya Str., 1/1
тел.: +7 (903)-630-95-95, e-mail: markovsmail@gmail.com