

УДК 581.192:58.02:581.144.4

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОСЕННЕЙ РЕТРАНСЛОКАЦИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ИЗ ЛИСТЬЕВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2021 г. О. С. Железнова*, @, С. А. Тобратов*

*Рязанский государственный университет им. С.А. Есенина, ул. Свободы, 46, Рязань, 390000 Россия

@E-mail: zheleznova_rzn@mail.ru

Поступила в редакцию 22.05.2019 г.

После доработки 27.11.2019 г.

Принята к публикации 18.12.2019 г.

Изучена осенняя ретранслокация тяжелых металлов (ТМ) – Cu, Zn и Cd – из фотосинтезирующих органов древесных растений. Исследование проведено в подтаежных экосистемах Южной Мещеры (Рязанская область РФ). Показано влияние на ретранслокацию ТМ из стареющих листьев трех факторов: 1) характеристики химического элемента (степени его биофильности, мобильности элемента в растительных тканях, которая зависит в т. ч. от его способности к комплексообразованию в транспортных системах растений, а также геохимической аналогичности элементов с разными кларками, определяемой сходством строения внешних электронных оболочек); 2) видовых особенностей растений; 3) содержания элемента в почвенном растворе в биодоступной форме. Рассмотрена связь процесса ретранслокации Cu и Zn с азотным катаболизмом осенних листьев. Наиболее общей тенденцией является отток Cu из стареющих листьев и аккумуляция в них Zn. Доля ретрансlocируемого из листьев токсичного Cd широко варьирует между видами. Обсуждена многофакторность процесса ретранслокации и причины ее изменчивости в разных экологических условиях.

DOI: 10.31857/S1026347021040160

Круговороты минеральных элементов являются важнейшей характеристикой экосистемы. Одно из существенных звеньев круговорота – ретранслокация (резорбция) веществ из стареющих фотосинтезирующих органов многолетних видов (Aerts, Chapin, 1999; Vergutz *et al.*, 2012). Эффективность резорбции – это процентная доля химического элемента, экспортируемая из зрелых листьев до листопада (van Heerwaarden, 2004).

Ретранслокация является одной из важнейших составляющих малого биологического круговорота, выступая в качестве альтернативы выщелачиванию элементов осадками и их удалению при листопаде. Тем самым, ретранслокация способствует сохранению элементов в растительном организме, тогда как выщелачивание и листопад – их возврату в экосистему (Hagen-Thorn *et al.*, 2006). В зависимости от географических условий, биологических особенностей растений и геохимической специфики элементов устанавливается разное соотношение между этими противоположными по направленности процессами. Потенциально рост масштабов рециркуляции элементов внутри растения за счет снижения их потерь во внешнюю среду может способствовать росту устойчивости экосистем к загрязнению тя-

желыми металлами (ТМ), поскольку сопровождается их накоплением в многолетних одревесневающих органах, что, в соответствии с методологией критических нагрузок, имеет наибольшее экологическое значение (Manual on methodologies..., 2004). Кроме того, резорбция питательных веществ из листьев деревьев и кустарников в их стволы, ветви и корни позволяет выдерживать флуктуации почвенной биодоступности элементов (Nieminen, Helmisaari, 1996; Viers *et al.*, 2012; Hayes *et al.*, 2014).

Ретранслокация элементов из листьев активно изучается с 1970-х гг. При этом основными элементами исследований являются N и P, лимитирующие рост растений в широком диапазоне условий окружающей среды (Freschet *et al.*, 2010). В то же время ремобилизация микроэлементов и ТМ из листьев наименее изучена (Maillard *et al.*, 2015).

В целом, ретранслокация элементов из стареющих фотосинтезирующих органов зависит от трех главных факторов: геохимической специфики элемента (определяющей строением атома); видовых особенностей растений; экологических факторов (главным образом, от содержания элемента в питательном растворе) (Niinemets, Tamm,

Таблица 1. Подвижные формы тяжелых металлов (мг/кг) в почвах Южной Мещеры и их экологические нормативы (ЭН*)

Элемент	Почвенные группировки			
	минеральные (песчаные)		органические (торфяные)	
	среднее	ЭН	среднее	ЭН
Cu	0.10 (0.07–0.14)	0.24	0.17 (0.10–0.23)	0.32
Zn	1.82 (0.90–3.45)	6.00	7.72 (5.25–11.99)	2.45
Cd	0.06 (0.04–0.09)	0.06	0.18 (0.12–0.22)	0.08

Примечание. * ЭН – верхний предел накопления элемента в почве данного типа при отсутствии техногенного загрязнения (с учетом типологических и региональных особенностей почвообразования). ЭН является альтернативой традиционному гигиеническому нормированию на основе ПДК. Методика определения ЭН описана в работе (Тобратов *et al.*, 2016). Выделены случаи превышения ЭН содержания металлов. В скобках указан диапазон варьирования концентраций ТМ в почвах района исследований.

2005; Maillard *et al.*, 2015; Delgado *et al.*, 2018 и др.). Обобщение литературных данных позволяет заключить, что, при всей теоретической ясности, механизмы влияния указанных факторов в конкретных экологических условиях изучены недостаточно, а опубликованные результаты зачастую противоречивы. Так, например, рядом авторов (van Heerwaarden, 2004; Hagen-Thorn *et al.*, 2006; Maillard *et al.*, 2015) установлена зависимость резорбции от вида растения. Однако их оппоненты (Fife *et al.*, 2008) утверждают, что резорбция элементов даже для одного вида растений испытывает сильное влияние особенностей территории и характеристик насаждения, возраста листьев, листового затенения, что затрудняет установление четких межвидовых различий ретранслокации.

Цель настоящей работы – оценить величину осенней ретранслокации ТМ (Cu, Zn, Cd) из листьев древесных растений подтаежных экосистем и выявить влияние на величину ретранслокации видовых особенностей растений, специфики ТМ и их концентрации в почвенном растворе. Cu и Zn – биофильные элементы, активно участвующие в процессах метаболизма (фотосинтезе, дыхании, синтезе протеинов, защите от окислительного стресса, поддержании целостности мембран), но становящиеся токсичными при избыточном поступлении в среду (Marschner's mineral..., 2012; Sinclair, Kramer, 2012; Singh *et al.*, 2016). Cd является геохимическим аналогом Zn, однако метаболической потребности в нем у растений нет (Cocozza *et al.*, 2008). Со второй половины XX в. Cd стал одним из приоритетных поллютантов планеты (Волков, 2003). Все три изученных нами элемента можно отнести к умеренно ретранслоцируемым: они резорбируются, в среднем, значительно слабее, чем N и K, но существенно сильнее, чем Ca (который можно считать наиболее типичным элементом со

слабой флоэмной подвижностью) (Maillard *et al.*, 2015).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Территория исследования – подтаежные ландшафты южной части Мещерской природной провинции – расположена в центре Восточно-Европейской равнины (Рязанская область) и приурочена к Приокскому морфоструктурному блоку, испытывающему современное тектоническое опускание со скоростью 0.5 мм/год (Кривцов и др., 2011). Это обуславливает характерную особенность Южной Мещеры – малоконтрастный рельеф влажных, сырых и заболоченных песчаных равнин. Затрудненная гидродинамика и низкотрофные песчаные субстраты, являющиеся наследием четвертичных оледенений, определяют специфику почвенно-растительных условий района исследований (Железнова, Тобратов, 2017). Автоморфные дерново-подзолы песчаные в условиях ослабления дренажа сменяются дерново-подзолами глеевыми и органогенными почвами, приуроченными к заболоченным котловинам и плейстоценовым эрозионным ложбинам. К особенностям химического состава почв района исследований следует отнести дефицит подвижных форм Cu и избыток Zn (в болотных почвах) и Cd (в почвах всех типов) (табл. 1). Избыток Zn обусловлен в основном природными факторами (ростом мобильности железа и его геохимических аналогов, к числу которых относится и Zn, в болотных экосистемах зоны активного тектонического опускания). Для Cd наибольшее значение имеет техногенный фактор – высокий уровень его атмосферных выпадений в Центральной России (Кривцов и др., 2011).

К видам–эдификаторам растительных сообществ относятся *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Betula pendula*, *Populus tremula*, при повышении

Таблица 2. Краткая характеристика ключевых участков почвенно-биогеохимического опробования

№	Растительное сообщество	Возраст древостоя (лет)	Подтип почвы *	h**, м
1	Посадки сосны: 7С2Б1Е*** (верхняя часть пологого склона)	55–65	Дерново-подзол глеевый иллювиально-железистый	121.5
2	Посадки сосны (7С3Б + Ос) (влажная плоская песчаная слабонаклонная равнина)	20–40	Дерново-подзол глееватый	119.1
3	Разреженный сосново-березовый лес V класса бонитета: 5С5Б (верховое болото в термокарстовом понижении)	5–45	Торфяная олиготрофная типичная	116.6
4	Дубово-осиновый лес в полуболотных условиях: 7Ос3Д+С+Е (сырая плоская песчаная равнина)	45	Дерново-подзол глеевый оруденелый	114.7
5	Сосново-дубовый лес: 3С4Д2Ос1Е (влажная песчаная слабоволнистая наклонная равнина)	90–100	Подзол глеевый иллювиально-железистый	107.7
6	Крапивный ольшаник: 10Ол; низинное болото (депрессия на границе трансгрессирующей поймы Оки)	45–50	Торфяная эутрофная типичная	106.8
7	Крапивный ольшаник: 10Ол (заторфованная пойма и 1-я надпойменная терраса р. Игловка)	56	Аллювиальная перегнойно-глеевая типичная	105.2

Примечание. * Типизация дана в соответствии с Классификацией и диагностикой почв России (2004); ** h – абсолютная высота точек опробования; *** формула древостоя включает название вида (С – сосна, Е – ель, Б – береза, Ос – осина, Д – дуб, Ол – ольха) и коэффициент, определяющий степень его участия (по запасу) в образовании древостоя; сумма всех коэффициентов формулы равняется десяти.

трофности субстрата – также *Quercus robur*, *Picea abies*, *Alnus glutinosa*. В связи с экотонным положением района исследований в его флоре присутствуют две принципиально различающиеся по геохимической специализации группы растений – ариданитные (эволюционировали в аридных условиях и накапливают преимущественно анионогенные элементы, обладая ограниченным корневым поглощением двухвалентных катионов, в том числе Zn^{2+} и Cd^{2+}) и гумидокатные (эволюционировали в гумидных ландшафтах и приспособлены к питанию катионными формами элементов; в связи с этим индикатором гумидокатности может служить биоконцентрирование Zn) (Перельман, Касимов, 1999; Железнова, 2017). Наиболее полным комплексом признаков ариданитных растений обладает дуб, а гумидокатных – береза и осина.

Сезонный отбор образцов почв (горизонт А1) и фотосинтезирующих органов деревьев осуществляли 8–14 июня, 28 июля–1 августа и 5–11 октября 2013 г. в соответствии со стандартными методическими приемами (Базилевич и др., 1978; Методические указания..., 1992). Исследования проводили на 7 ключевых участках (табл. 2). Хвою *P. sylvestris* отбирали 24 сентября 2016 г. на участке № 2. Образцы измельчали и высушивали до воздушно-сухой массы.

Химические анализы образцов фитомассы и почв проводили на базе лаборатории геохимии ландшафтов Рязанского государственного уни-

верситета им. С.А. Есенина. Для определения концентраций ТМ в фитомассе осуществляли кислотное разложение образцов в автоклавах с использованием микроволновой системы (объемное соотношение реактивов на 1 г фитомассы 24.3 : 6 : 2 : 1 для HNO_3 , H_2O_2 , H_2SO_4 , HF соответственно) и последующее упаривание. Для почв определяли подвижные формы ТМ (экстракция ацетатно-аммонийным буферным раствором с рН 4.8) (Методические указания ..., 1992; МУК 4.1.985-00). Определение концентраций ТМ осуществляли атомно-абсорбционным методом (пламенный вариант).

Статистическая обработка данных выполнена в программных пакетах *Statistica* и *Excel*. Эффективность ретранслокации элементов из листьев во время их осеннего старения ($R_{(t)}$) рассчитывали по формуле (Niinemets, Tamm, 2005):

$$R_{(t)} = \frac{X_M - X_{(t)}}{X_M} \times 100\% \times (-1), \quad (1)$$

где X_M – средняя концентрация элемента в листьях в середине вегетационного сезона; $X_{(t)}$ – средняя концентрация элемента в старых листьях перед их опадением. Отрицательные значения $R_{(t)}$ свидетельствуют об оттоке элемента из листьев осенью, то есть о наличии резорбции, а положительные, наоборот, указывают на накопление элемента в листьях.

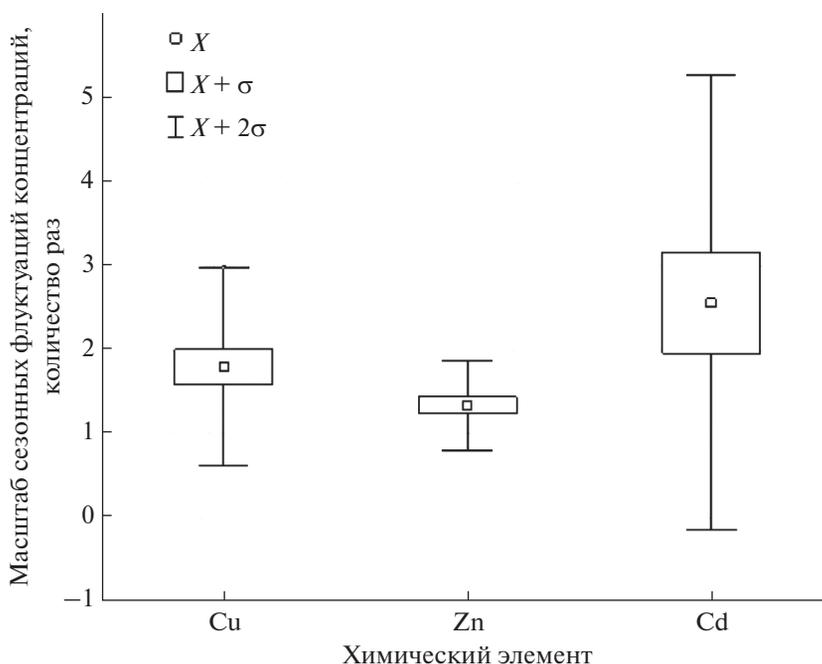


Рис. 1. Масштаб сезонных флуктуаций концентраций тяжелых металлов в фотосинтезирующих органах деревьев Южной Мещеры. X – среднее значение; σ – стандартное отклонение.

Недостатком формулы (1) является неучет изменения массы листьев во время старения (за счет оттока крахмала и других листовых компонентов), что может приводить к недооценке резорбции. Поэтому иногда используют модифицированный вариант формулы (1) (van Heerwaarden, 2004; Vergutz *et al.*, 2012):

$$R_{(t)} = \left(1 - \frac{X_{(t)}}{X_M} \text{MLCF} \right) 100\% (-1), \quad (2)$$

где MLCF – корректирующий коэффициент на потерю массы осенних листьев (соотношение сухой массы старых и зеленых листьев). Для листовенных древесных видов средняя величина MLCF, согласно обобщению результатов 63 исследований в экосистемах разных континентов, принимается равной 0.784 (Vergutz *et al.*, 2012), т.е. листья теряют при старении 21.6% своей массы. Однако, поскольку данные о потере листьями массы во время осеннего старения противоречивы (например, указано (Niinemets, Tamm, 2005), что после достижения пика физиологической активности листовая масса остается стабильной), расчет эффективности резорбции мы осуществляли по двум формулам. Далее по тексту результаты расчета по формуле (1) обозначаются “без коррекции”, по формуле (2) – “с коррекцией”.

В формулах (1) и (2) не учитываются возможные потери элементов за счет их выщелачивания из листьев осадками. Однако анализ литературных данных (Killingbeck, 1985; Nieminen, Helmis-

aari, 1996; Hagen-Thorn *et al.*, 2006) позволяет заключить, что выщелачивание рассматриваемых ТМ ничтожно по сравнению с величиной их резорбции из листьев, поэтому им можно пренебречь.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 показаны масштабы сезонных флуктуаций содержания ТМ в фотосинтезирующих органах деревьев. Как следует из рис. 1, концентрации биофильных элементов (Zn и Cu) в зависимости от сезона меняются соответственно в 1.3 и 1.8 раза. Масштаб сезонной динамики концентраций токсичного Cd больше. Высокая сезонная вариабельность концентраций – это известная закономерность для неэссенциальных элементов, характеризующихся менее регулярными процессами поглощения и перераспределения в растительном организме по сравнению с биофильными элементами (Gjengedal *et al.*, 2015).

Ретранслокация Cu. В табл. 3 представлены результаты расчета эффективности ретранслокации ТМ из листьев древесных растений Южной Мещеры. Как следует из табл. 3, Cu к концу вегетационного периода оттекает из листьев дуба, березы и осины. Резорбция Cu для этих видов составляет в среднем 33.6% (по данным с коррекцией на потерю массы листьев). Полученные результаты, свидетельствующие об осенней ретранслокации Cu, согласуются с литературными данными: отток Cu из фотосинтезирующих органов во время их ста-

Таблица 3. Эффективность ретранслокации тяжелых металлов из листьев древесных растений Южной Мещеры осенью, %

Вид	Точка; возраст *	Cu		Zn		Cd	
		без коррекции	с коррекцией	без коррекции	с коррекцией	без коррекции	с коррекцией
<i>Populus tremula</i>	Т. 2; 25	26.37	−0.93	65.61	29.84	61.03	26.25
	Т. 5; 8–20	−20.82	−37.92	17.93	−7.54	51.34	18.65
	Т. 4; 45	−40.53	−53.38	8.36	−15.05	22.28	−4.13
	Среднее	−11.66	−30.74	30.63	2.42	44.88	13.59
<i>Betula pubescens</i>	Т. 2; 25	−30.15	−45.24	−12.72	−31.57	−80.14	−84.43
	Т. 3; 40	−16.36	−34.43	35.53	6.25	21.13	−5.04
	Т.1; 55	−2.62	−23.65	2.19	−19.88	46.82	15.11
	Среднее	−16.38	−34.44	8.33	−15.07	−4.06	−24.79
<i>Quercus robur</i>	Т. 5; 81	−29.08	−44.40	−1.18	−22.53	−28.27	−43.76
	Т. 5; 20	−8.74	−28.45	−16.53	−34.56	183.18	122.01
	Среднее	−24.21	−40.58	−10.16	−29.56	37.22	7.58
<i>Alnus glutinosa</i>	Т.6; 45	33.88	4.96	31.11	2.79	−3.66	−24.47
	Т.7; 57	2.42	−19.71	11.39	−12.67	−60.73	−69.21
	Среднее	18.15	−7.37	21.25	−4.94	−32.19	−46.84

Примечание. * Характеристика точек пробоотбора см. в табл. 2. “−” – наличие ретранслокации (оттока) элементов из листьев осенью; положительные значения – отсутствие оттока и аккумуляция элемента в старых листьях.

рения отмечался ранее для широкого спектра видов: *Quercus suber* (Andivia *et al.*, 2009), *Q. robur*, *Populus nigra* (Maillard *et al.*, 2015), *P. sylvestris* (Nieminen, Helmisaari, 1996), *Betula pendula*, *Q. robur*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* (Hagen-Thorn *et al.*, 2006), *Larix gmelinii* (Viers *et al.*, 2012).

Примечательным является отсутствие ретранслокации Cu из листьев *A. glutinosa* (по данным, полученным без коррекции на потерю массы; в случае коррекции резорбция Cu из листьев ольхи наблюдается, но она минимальна по сравнению с другими древесными растениями Южной Мещеры – см. табл. 3). На наш взгляд, отсутствие экспорта Cu из листьев ольхи является закономерным и связано со спецификой данного вида. Известно, что Cu в растениях входит в состав более 100 различных белков (Yguela, 2009). При этом ~50% Cu, найденной в растениях, присутствует в хлоропластах и связано с пластоцианином (Marschner's mineral..., 2012). В процессе старения листьев их клетки подвергаются изменениям в метаболизме и экспрессии генов (Lim *et al.*, 2007; Shane *et al.*, 2014). Главная функция этих изменений – обеспечить посредством гидролиза макромолекул эффективную ремобилизацию клеточного материала, накопленного во время жизни листьев, в первую очередь, жизненно необходимого растениям азота, часто дефицитного в окружающей среде (Avila-Ospina *et al.*, 2014). Особенно значима для ремобилизации азота де-

градация хлоропластов, содержащих до 70% белков листьев (Sillanpää, 2003). Главным макроскопическим признаком такой деградации является пожелтение листьев.

Однако осеннее пожелтение не характерно для ольхи: ее листья сохраняются зелеными до начала зимы, что указывает на отсутствие гидролиза белков и ремобилизации азота. Эффективность ретранслокации азота в ольхе составляет 10–16% (Dawson, Funk, 1981; Llinares *et al.*, 1992), что существенно меньше, чем средняя (для многих видов) эффективность ретранслокации азота, равная ~50% (van Heerwaarden, 2004). Отсутствие ярко выраженной ремобилизации азота связано со способностью ольхи фиксировать атмосферный азот через симбиоз с актиномицетами (Llinares *et al.*, 1992). Проблемы дефицита азота в почвенном растворе, актуальной для большинства растений, для ольхи, использующей принципиально иной источник азотного питания, не существует. Поэтому ольха не получает очевидных преимуществ от гидролиза макромолекул и ремобилизации азота в осенний период. Cu в растениях тесно связана с азотным метаболизмом, поэтому этот элемент также не ретранслоцируется из стареющих листьев ольхи, оставаясь в составе азотных соединений. Таким образом, отсутствие ретранслокации Cu из листьев *A. glutinosa* связано со спецификой данного вида – его способностью к азотфиксации.

Ретранслокация Zn и Cd. Поскольку Zn и Cd являются геохимическими аналогами, вполне логичным выглядит предположение о возможном сходстве в закономерностях осенней ретранслокации для этих элементов. Однако, как показывают результаты наших расчетов (см. табл. 3), величины резорбции Zn и Cd из стареющих листьев существенно различаются. Очевидно, это может быть связано с различной биофильностью данных элементов, а также с многофакторностью самого процесса ретранслокации.

Как следует из табл. 3, существует тенденция накопления биофильного Zn в стареющих листьях осины, березы и ольхи, особенно отчетливо проявляющаяся по данным без коррекции на потерю массы листьев. По данным с коррекцией осенняя резорбция Zn существует, однако ее процент существенно меньше, чем для Cu. Полученные нами результаты, свидетельствующие о сниженном экспорте Zn из стареющих листьев, согласуются с литературными данными. Так, накопление Zn в старых фотосинтезирующих органах установлено для *Populus nigra*, *A. glutinosa* (Maillard *et al.*, 2015), *Populus euramericana* (Di Baccio *et al.*, 2009), *P. sylvestris* (Nieminen, Helmisaari, 1996), *Fagus sylvatica* (Fromm *et al.*, 1987). В этой связи возникает закономерный вопрос: с чем связано накопление Zn в листьях древесных растений в осенний период? Ведь Zn, как неоднократно подчеркивалось нами выше, является биофильным элементом, и его ретранслокация в многолетние органы была бы полезна растению. Кроме того, Zn, в отличие, например, от Ca, является мобильным во флоэме элементом (когда транспортируется в комплексе с лигандами), а это — ключевое условие для его резорбции из листьев, которая осуществляется за счет флоэмного транспорта элементов (Álvarez-Fernández *et al.*, 2014; Hazama *et al.*, 2015).

Анализ литературных данных показал, что к настоящему времени получены доказательства важной роли вакуолярного, хлоропластного и цитозольного пулов Zn в обширных синтетических процессах во время старения клеток листьев. Zn участвует в синтезе различных протеаз, в том числе цистеин-протеазы, локализованной в вакуоли стареющих клеток (Sillanpää, 2003), и металлоэндопептидаз в хлоропластах (Zhang *et al.*, 2012). Кроме того, во время старения в клетках появляются особые маленькие вакуоли (SAVs — Senescence-Associated Vacuoles), отсутствующие в нестарых клетках (Carrión *et al.*, 2014). Отличительная особенность SAVs — их высокая пептидазная активность, главным образом, за счет цистеин-протеаз. Протеазы осуществляют гидролиз протеинов до свободных аминокислот, способных ретранслоцироваться из стареющих листьев (Hörtensteiner, Feller, 2002). Таким образом, Zn, накапливаясь в листьях осенью, участвует в синтезе протеаз и, следовательно, способствует азот-

ному катаболизму и ретранслокации азота в многолетние органы деревьев.

Согласно полученным нами данным (см. табл. 3), на величину ретранслокации Zn влияет видовая специфика растений. Максимальная эффективность резорбции характерна для *Q. robur* (это единственный вид, резорбция Zn из листьев которого проявляется даже по данным без коррекции на потерю массы листьев). По-видимому, ретранслокация Zn из листьев дуба осенью связана с тем, что из лиственных деревьев Южной Мещеры только *Q. robur* относится к ариданичным видам, которые, эволюционируя в условиях низкой почвенной доступности катионов, должны были выработать стратегию сохранения эссенциальных элементов в своих тканях. Резорбция биофильного Zn, предотвращающая его непродуктивную потерю с листопадом, может быть проявлением этой стратегии. Очевидна, на наш взгляд, некоторая аналогия со спецификой биокруговоротов в тропических и экваториальных лесах: растения из-за промывного водного режима зональных почв “идут по пути” удержания максимального количества питательных элементов в своих тканях, “не выпуская” их во внешний круговорот (Безуглова, Орлов, 2000).

Следует однако отметить, что, в отличие от установленной нами закономерности резорбции Zn из стареющих листьев *Q. robur*, в ряде исследований, напротив, обнаружено накопление Zn в листьях разных видов дуба (*Q. robur*, *Q. suber*) перед листопадом (Andivia *et al.*, 2009; Maillard *et al.*, 2015). Противоречивость данных указывает на сложность процесса ретранслокации элементов и необходимость рассмотрения комплекса факторов, ее определяющих.

Процент ретранслокации Cd из старых листьев, как следует из табл. 3, широко варьирует между видами и между различными местообитаниями. Осенняя ретранслокация Cd из листьев *P. tremula* — гумидокатного вида, наиболее активно, по сравнению с другими растениями Мещеры, накапливающего Cd и Zn (Железнова и др., 2017), отсутствует. Отметим, что тенденция тесной отрицательной связи между процентом ретранслокации Cd из листьев и концентрацией в них Zn также установлена для сельскохозяйственных культур (Сакмак *et al.*, 2000). Вероятно, что Zn в высоких концентрациях может ингибировать транспорт Cd в клетки флоэмы, поскольку транспорт этих элементов осуществляется посредством общих транспортеров (Conn, Gilliam, 2010). Хорошо известная способность растений накапливать Cd в семенах в более высоких количествах в условиях дефицита Zn также может быть связана с повышенной флоэмной мобильностью Cd при отсутствии конкурирующего иона (Сакмак *et al.*, 2000).

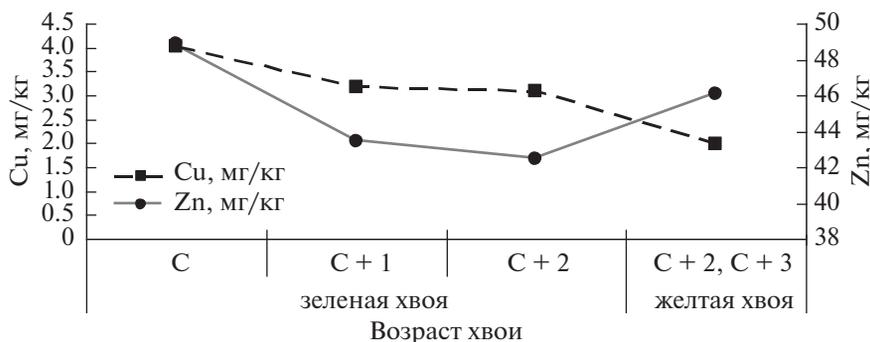


Рис. 2. Концентрации Cu и Zn в хвое разных классов возраста *P. sylvestris*. C – хвоя текущего года (current); C + 1 – хвоя прошлого года (однолетняя); C + 2 – хвоя позапрошлого года (двухлетняя); C + 3 – трехлетняя хвоя.

Выраженная осенняя ретранслокация Cd из листьев *A. glutinosa* (при отсутствии резорбции Cu и Zn) (табл. 3) свидетельствует о принципиально иной – небелковой – биохимической природе пула этого элемента, по-видимому, локализованного в вакуоли (Parrotta *et al.*, 2015). Мобилизация вакуолярного пула Cd (запасенного в комплексе с лигандами) не связана, в отличие от Cu, с азотным метаболизмом, то есть протекает независимо от гидролиза белков, и поэтому возможна в ольхе. По-видимому, аналогичный характер имеет пул Cd в листьях других видов (хотя Cd также взаимодействует с тиоловыми группами белков) (Singh *et al.*, 2016).

Ретранслокация Cd из стареющих листьев имеет важное экологическое значение, сокращая его долю, участвующую в рециклической миграции, и стимулируя изъятие этого токсиканта из биокруговоротов за счет накопления в одревесневающих органах. Но поскольку флуктуации в концентрациях металлов в растительных тканях в течение года наиболее существенны для неэссенциальных элементов (см. рис. 1), более надежные оценки ретранслокации Cd могут быть получены при проведении многолетних исследований.

Ретранслокация ТМ хвойными. Известно, что во время осенней резорбции питательных веществ из стареющей хвои в качестве органа-резервуара для их зимнего хранения может выступать более молодая хвоя (Nieminen, Helmisaari, 1996). Поэтому оценивать сезонную динамику концентраций элементов в фотосинтезирующих органах хвойных необходимо отдельно для хвои разных возрастных групп.

На рис. 2 приведены результаты измерений концентраций Cu и Zn в хвое разного возраста *P. sylvestris*. Как следует из рис. 2, максимальные концентрации Cu характерны для хвои текущего года. В последующих классах возраста концентрации ниже ~ на 20%, при этом в желтой двух- и трехлетней хвое содержание Cu снижено на 50% по сравнению с хвоей текущего года. Cu, таким

образом, ретранслоцируется из старой хвои, причем величина этой ретранслокации даже более существенна, чем резорбция Cu из фотосинтезирующих органов листовых пород. Наши результаты близки к оценкам осенней ретранслокации Cu из хвои *P. sylvestris* в фоновых местообитаниях западной части Финляндии (Nieminen, Helmisaari, 1996).

Содержание Zn, как следует из рис. 2, также максимально в хвое текущего года. В однолетней и двухлетней хвое его концентрации падают на 11–13%. Однако в желтой хвое содержание Zn, в отличие от Cu, не уменьшается, а растет, составляя лишь немногим менее (на 5.6%) его содержания в хвое текущего года. Zn, таким образом, накапливается как в хвое текущего года, так и в самой старой, готовой к опадению желтой хвое. Данная закономерность отражает две важнейшие особенности биогеохимии Zn: с одной стороны, потребность в его высоких концентрациях в растущих органах и, с другой стороны, его ограниченную ретранслокацию или даже накопление в старых фотосинтезирующих тканях. В отличие от Zn, концентрации Cd в желтой хвое почти в два раза выше его концентраций в зеленой хвое (0.569 и 0.304 мг/кг соответственно). Cd, таким образом, не подвергается осенней ретранслокации в многолетние органы, а, напротив, накапливается в старой хвое и поступает в рециклическое звено миграции.

Подчеркнем, что для Zn, согласно литературным данным, возможны различные варианты соотношения концентраций в старой и молодой хвое. Его максимальные концентрации осенью могут наблюдаться как в старой, так и самой молодой хвое. Так, показано, что динамика концентраций Zn в хвое разного возраста *P. abies* может зависеть от биодоступности Zn: если содержание Zn в молодой хвое было меньше 20 мг/кг, то он ретранслоцировался из старой хвои (Wyttenbach, Tobler, 2000). В хвое *Pinus nigra* концентрация Zn увеличивалась с возрастом только в загрязненных местообитаниях, в то время как в фоновых местообитаниях

его концентрации не показывали явной динамики (Giertych *et al.*, 1999). Шимура (*Szymura*, 2008), обобщая литературные данные, отмечает, что концентрации Ni и Pb в хвое *P. sylvestris* при высоком их содержании в почвенном растворе были обычно выше в однолетней и двухлетней хвое, чем в хвое текущего года. В то же время в условиях низких почвенных концентраций содержание этих элементов было обычно максимальным в хвое текущего года (Wytenbach, Tobler, 1988, 2000; Szymura, 2008). Таким образом, как видно из приведенных выше примеров, ключевым моментом в объяснении различных концентраций Zn и других элементов в хвое разного возраста выступает количество доступного для поглощения элемента в почвенном растворе.

Влияние почвенной биодоступности элемента на величину его ретранслокации из стареющих листьев. Среди экологических факторов, влияющих на осеннюю ретранслокацию элементов, наиболее важным является их содержание в почве в биодоступной форме. Логично предположить, что растения в низкотрофных местообитаниях имеют более высокую эффективность резорбции биофильных элементов, чем в условиях богатого минерального питания. Однако литературные данные о связи резорбции элемента с его содержанием в почвенном растворе противоречивы. Так, в экспериментах по удобрению азотом и фосфором шестидесяти видов растений снижение ретранслокации этих элементов в ответ на повышение их биодоступности наблюдалось только для 32–35% выборки (Aerts, Chapin, 1999). В то же время в ряде исследований получены убедительные доказательства зависимости величины оттока элементов из стареющих листьев от их почвенной биодоступности (Di Baccio *et al.*, 2009; Viers *et al.*, 2012; Hayes *et al.*, 2014; Delgado *et al.*, 2018). Косвенным подтверждением такой зависимости может служить также противоречивость литературных данных. Анализируя материалы табл. 3 и результаты других исследований, мы обнаружили, что один и тот же химический элемент в близкородственных видах растений может либо ретранслоцироваться из стареющих листьев, либо, напротив, накапливаться в них, а однозначную закономерность установить зачастую нельзя (Killingbeck, 1985; Oleksyn *et al.*, 2000; Hagen-Thorn *et al.*, 2006; Andivia *et al.*, 2009; Maillard *et al.*, 2015). Следовательно, влияние химического элемента и вида растений может затухать вследствие воздействия на ретранслокацию экологического фактора — содержания элемента в почвенном растворе.

Для оценки питательного статуса почвенного раствора (дефицитного или избыточного содержания в нем химических элементов) было предложено использовать соотношение “потребности” (концентрации в листьях) и “доступности” (концентрации в почве в биодоступной форме)

элементов (Killingbeck, 1985). Элемент с максимальным соотношением должен лимитировать рост и ретранслоцироваться из осенних листьев (при условии его флоэмной мобильности), западаясь в многолетних органах.

В табл. 4 приведены результаты расчетов соотношений “потребность/доступность” для Cu, Zn и Cd. Максимальные значения соотношения, в основном, характерны для Cu (в среднем, 69.8), что является индикатором дефицита Cu в почвах Южной Мещеры. Таким образом, установленная нами тенденция осеннего оттока Cu из фотосинтезирующих органов дуба, березы, осины и сосны (см. табл. 3 и рис. 2) может быть связана с дефицитностью этого важнейшего биофильного элемента в почвах района исследований (см. табл. 1). Действительно, Cu не относится к числу элементов, активно перераспределяющихся от старых к молодым листьям и к меристемам (Burkhead *et al.*, 2009), в отличие, например, от N, P и K (Maillard *et al.*, 2015). Наряду с многочисленными примерами осенней ретранслокации Cu (некоторые из которых приведены в разделе “Ретранслокация Cu”), не менее часто отмечается также накопление этого элемента в старых листьях деревьев (Killingbeck, 1985; Oleksyn *et al.*, 2000; Fernández-Moya *et al.*, 2016). По-видимому, ключевое влияние на динамику листового пула Cu осенью, помимо видовой специфики растений (как показано нами на примере *A. glutinosa*), оказывает именно почвенная биодоступность Cu — величина содержания меди в почве в подвижной форме. Нами установлена тенденция отрицательной корреляции (–0.46) между эффективностью резорбции Cu из осенних листьев и соотношением “потребность/доступность”. Следовательно, чем больше потребность растения в меди в мещерских экосистемах (чем выше ее дефицит в почве), тем меньше ее количество сохраняется в осенних листьях и поступает в рециклическое звено миграции.

Минимальные значения соотношения “потребность/доступность” характерны для токсичного Cd (в среднем, 6.9 — см. табл. 4). В принципе, можно было бы ожидать нулевых значений данного соотношения, поскольку потребности в Cd у растений нет. Однако в подтаежных экосистемах с преобладанием гумидокатной растительности, активно поглощающей двухвалентные катионы, Cd²⁺ способен поглощаться из-за его геохимического подобия Zn²⁺ и широкой субстратной специфичности транспортеров корневых систем (Conn, Gilliam, 2010).

Величины соотношения “потребность/доступность” для Zn широко варьируют между видами (различия достигают 15 раз — см. табл. 4). Аномально высоки они в случае осины и березы, что является отражением гумидокатности этих видов. Для дуба и ольхи соотношения невелики (в

Таблица 4. Соотношение “потребности” (концентрации в листьях, мг/кг) и “доступности” (концентрации подвижных форм в почвенном растворе, мг/кг) тяжелых металлов, как показатель их дефицитности или избыточности для растений

Вид	Точка; возраст	Cu	Zn	Cd
<i>Populus tremula</i>	T. 2; 25	83.61	37.42	12.78
	T. 5; 8–20	84.81	79.92	11.83
	T. 4; 45	110.80	119.88	14.93
<i>Betula pubescens</i>	T. 2; 25	70.52	33.51	7.88
	T. 3; 40	69.65	31.74	2.30
	T. 1; 55	60.48	82.69	7.94
<i>Quercus robur</i>	T. 5; 81	60.75	7.95	5.23
	T. 5; 20	61.32	12.90	3.61
<i>Alnus glutinosa</i>	T. 6; 45	51.93	9.76	0.69
	T. 7; 57	44.28	15.16	1.70

среднем, 11.4), что может указывать на отсутствие дефицита Zn в почвах Южной Мещеры и на невысокую потребность в Zn этих видов. Повышенное содержание биодоступных форм Zn^{2+} в почве является характерной чертой подтаежных гумидных ландшафтов (см. табл. 1). Возможно, что именно этот фактор – отсутствие дефицита Zn в мещерских почвах – определяет тенденцию накопления этого элемента в стареющих листьях осины, березы и ольхи (см. табл. 3). Ведь несмотря на отмеченную выше важную роль Zn в процессах азотного катаболизма осенних листьев, Zn, тем не менее, зачастую ретранслоцируется из фотосинтезирующих органов в многолетние ткани (Killingbeck, 1985; Fernández-Moya *et al.*, 2016). По-видимому, как и в случае с Cu, ключевым фактором в судьбе листового пула Zn осенью является его почвенная биодоступность. К сожалению, данные о почвенных уровнях элементов в работах, посвященных ретранслокации, зачастую не приводятся, поэтому проверить это предположение на основании литературных данных проблематично. Нами установлена положительная корреляция (0.44) между содержанием подвижных форм Zn в почве и его накоплением в осенних листьях древостоев Мещеры. Снижение ретранслокации ТМ из листьев в условиях их повышенной почвенной биодоступности способствует удалению накопленных в листьях излишков элементов во время листопада. Этот процесс может рассматриваться как важнейшая часть ежегодного цикла “самоочистения” деревьев (Fromm *et al.*, 1987; Aznar *et al.*, 2009).

Таким образом, изученная нами сезонная динамика концентраций Cu и Zn свидетельствует о наличии зависимости их резорбции от количества биодоступных почвенных форм, что согласуется с результатами ряда исследований (Di Vascio *et al.*, 2009; Hayes *et al.*, 2014). Однако существуют

свидетельства отсутствия подобной зависимости (Aerts, Chapin, 1999), что противоречит полученным нами данным. По нашему мнению, причиной противоречия является сложность и многофакторность процесса резорбции, когда влияние на него экологических факторов (в первую очередь, почвенной биодоступности элементов) может затушевываться воздействием других агентов.

1. Многофакторность резорбции хорошо видна на примере результатов молекулярно-генетических исследований, выполненных на модельном растении *Arabidopsis thaliana*. Так, установлено, что важную роль в ретранслокации металлов, в том числе, Zn, из старых тканей *A. thaliana* в репродуктивные органы играют YSL транспортеры (Yellow Stripe-Like), принадлежащие к надсемейству олигопептидных транспортеров (Yruela, 2009). К настоящему времени описаны 8 YSL белков, транспортирующих комплексы “металл–никотианамин” (NA). Однако их действие и ретранслокация Zn в целом зависят от множества факторов (Koike *et al.*, 2004, цит. по: Титов и др., 2014; Yruela, 2009; Sinclair, Kramer, 2012). Экспрессия гена *AtYSL2*, кодирующего транспортер комплексов “Zn–NA”, зависит от содержания Zn (а также Fe и Cu) в почве. В условиях дефицита Zn в почвенном растворе происходит снижение уровня транскриптов данного гена, что должно приводить к снижению ретранслокации Zn из стареющих листьев.

2. Экспрессия гена *AtNAS2* (кодирует одну из четырех изоформ NAS – никотианаминсинтазы, при участии которой синтезируется лиганд Zn – NA) также зависит от содержания Zn в почве. Уровни транскриптов *AtNAS2* сильно увеличиваются при дефиците Zn. Таким образом, действие данного гена в условиях дефицита Zn противоположно действию *AtYSL2*.

3. Экспрессия генов *AtYSL2* и *AtNAS2* также зависит от содержания Zn в растении. Перераспределение Zn между отдельными органами и тканями может затушевывать влияние его почвенного уровня на экспрессию данных генов.

4. Экспрессия оставшихся семи генов *AtYSL* не зависит от содержания Zn в почве. При этом у других видов растений количество генов *YSL* может быть существенно больше (например, у риса — 19 *OsYSL*), а регуляция их экспрессии может отличаться от таковой у *A. thaliana*.

5. Установление четких взаимосвязей между содержанием элемента в почве и его резорбцией из стареющих листьев осложняется взаимодействиями переходных металлов — их синергизмом и антагонизмом.

Приведенный пример иллюстрирует слабую изученность процесса резорбции и его возможных экосистемных эффектов, а также сложность интерпретации экологических факторов биогеохимических процессов.

* * *

Таким образом, концентрации биофильных элементов — Zn и Cu — в фотосинтезирующих органах растений в зависимости от сезона меняются в 1.3 и 1.8 раза. Масштаб сезонной динамики концентраций токсичного Cd больше. При этом величина и закономерности осенней ретранслокации ТМ из стареющих листьев зависят от специфики химического элемента, видовых особенностей растений, а также от экологических факторов.

Наиболее общей тенденцией является осенний отток Cu из стареющих листьев *Q. robur*, *B. pubescens*, *P. tremula* и хвой *P. sylvestris*. Отсутствие ретранслокации Cu из листьев *A. glutinosa* связано со способностью данного вида к азотфиксации. Благодаря этому для ольхи не существует проблемы дефицита азота в почвенном растворе и, следовательно, необходимости гидролиза макромолекул и ремобилизации азота в осенний период. Cu в растениях тесно связан с азотным метаболизмом, поэтому этот элемент также не ретранслоцируется из стареющих листьев ольхи, оставаясь в составе азотных соединений.

Величины резорбции Zn и Cd, несмотря на их геохимическую аналогичность, существенно различаются, что может быть связано с их различной биофильностью. Для Zn характерна сниженная ретранслокация или аккумуляция в стареющих листьях, где он играет важную роль в синтезе протеаз, необходимых для процессов азотного катаболизма. Доля ретранслоцируемого из листьев Cd широко варьирует между видами.

Важнейшим экологическим фактором, влияющим на ретранслокацию элементов, является их содержание в почве в биодоступной форме. Осен-

ний отток Cu из фотосинтезирующих органов дуба, березы, осины, сосны и накопление Zn в стареющих листьях березы, осины и ольхи может быть связано с дефицитом Cu и повышенным содержанием биодоступных форм Zn в почвах Южной Мещеры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базилевич Н.И., Тутлянова А.А., Смирнов В.В.* Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Мысль, 1978. 183 с.
- Безуглова О.С., Орлов Д.С.* Биогеохимия. Учебник для студентов высших учебных заведений. Ростов-на-Дону: Феникс, 2000. 320 с.
- Волков С.Н.* Геохимическая эволюция кадмия в естественном и техногенном циклах миграции // Техногенез и биохимическая эволюция таксонов биосферы: Тр. Биогеохим. лаб. Т. 24. М.: Наука, 2003. С. 113–141.
- Железнова О.С.* Комплексная оценка биогеохимической устойчивости экосистем в условиях техногенеза (на примере подтаежных лесов Южной Мещеры): Дисс. канд. биол. наук. М.: РУДН, 2017. 297 с.
- Железнова О.С., Тобратов С.А.* Опыт ландшафтного анализа пространственных закономерностей продуктивности зональных экосистем Южной Мещеры // Изв. РАН. Сер. геогр. 2017. № 6. С. 47–62.
- Железнова О.С., Черных Н.А., Тобратов С.А.* Цинк и кадмий в фитомассе древесных растений лесных экосистем: закономерности транслокации, аккумуляции и барьерных механизмов // Вестник РУДН. Сер. “Экология и безопасность жизнедеятельности”. 2017. Т. 25. С. 253–270.
- Классификация и диагностика почв России. Авторы и сост.: Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Кривцов В.А., Тобратов С.А., Водорезов А.В., Комаров М.М., Железнова О.С., Соловьева Е.А.* Природный потенциал ландшафтов Рязанской области. Рязань: Рязанский гос. ун-т им. С.А. Есенина, 2011. 768 с.
- Методические указания по определению тяжелых металлов в почвах сельскохозяйственных и продуктивных растениеводства: изд. 2-е, перераб. и дополн. М., 1992. 59 с.
- МУК 4.1.985-00 Определение содержания токсичных элементов в пищевых продуктах и продовольственном сырье. Методика автоклавной пробоподготовки: метод. указания. М.: Федеральный центр госсанэпиднадзора Минздрава России, 2000. 19 с.
- Перельман А.И., Касимов Н.С.* Геохимия ландшафта. М.: Астрель-2000, 1999. 768 с.
- Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В.* Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. 194 с.
- Aerts R., Chapin F.S.* The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns // Adv. Ecol. Res. 1999. P. 1–67.
- Álvarez-Fernández A., Díaz-Benito P., Abadía A., López-Millán A.-F., Abadía J.* Metal species involved in long

- distance metal transport in plants // *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5. № 105.
- Andivia E., Fernández M., Vázquez-Piqué J., González-Pérez A., Tapias R. Nutrients return from leaves and litterfall in a mediterranean cork oak (*Quercus suber* L.) forest in southwestern Spain // *Eur. J. Forest Res.* 2009. V. 129. P. 5–12.
- Avila-Ospina L., Moison M., Yoshimoto K., Masclaux-Daubresse C. Autophagy, plant senescence, and nutrient recycling // *J. Experim. Botany.* 2014. V. 65. P. 3799–3811.
- Aznar J.-C., Richer-Lafleche M., Bégin C., Bégin Y. Lead exclusion and copper translocation in black spruce needles // *Water, Air, and Soil Pollution.* 2009. V. 203. P. 139–145.
- Burkhead J.L., Gogolin Reynolds K.A., Abdel-Ghany S.E., Co-hu C.M., Pilon M. Copper homeostasis // *New Phytologist.* 2009. V. 182. P. 799–816.
- Cakmak I., Welch R.M., Erenoglu B., Römheld V., Norvell W.A., Kochian L.V. Influence of varied zinc supply on retranslocation of cadmium (^{109}Cd) and rubidium (^{86}Rb) applied on mature leaf of durum wheat seedlings // *Plant and soil.* 2000. V. 219. P. 279–284.
- Carrión C., Martínez D., Costa M., Guimet J. Senescence-associated vacuoles, a specific lytic compartment for degradation of chloroplast proteins? // *Plants.* 2014. V. 3. P. 498–512.
- Cocozza C., Minnocci A., Tognetti R., Iori V., Zacchini M., Scarascia Mugnozza G. Distribution and concentration of cadmium in root tissue of *Populus alba* determined by scanning electron microscopy and energy-dispersive x-ray microanalysis // *iForest – Biogeosciences and Forestry.* 2008. V. 1. P. 96–103.
- Conn S., Gilliam M. Comparative physiology of elemental distributions in plants // *Ann. Botany.* 2010. V. 105. P. 1081–1102.
- Dawson J.O., Funk D.T. Seasonal change in foliar nitrogen concentration of *Alnus glutinosa* // *Forest Sci.* 1981. V. 27. P. 239–243.
- Delgado M., Valle S., Reyes-Díaz M., Barra P.J., Zúñiga-Fest A. Nutrient use efficiency of southern South America Proteaceae species. Are there general patterns in the Proteaceae family? // *Front. Plant Sci.* 2018. V. 9.
- Di Baccio D., Tognetti R., Minnocci A., Sebastiani L. Responses of the *Populus×euramericana* clone I-214 to excess zinc: carbon assimilation, structural modifications, metal distribution and cellular localization // *Environm. Experim. Botany.* 2009. V. 67. P. 153–163.
- Fernández-Moya J., Algeet-Abarquero N., Cabalceta G., Alvarado A., San Miguel-Ayanz A., Marchamalo-Sacristán M. Modifying harvesting time as a tool to reduce nutrient export by timber extraction: a case study in planted teak (*Tectona grandis* L.f.) forests in Costa Rica // *iForest - Biogeosciences and Forestry.* 2016. V. 9. P. 729–735.
- Fife D.N., Nambiar E.K.S., Saur E. Retranslocation of foliar nutrients in evergreen tree species planted in a Mediterranean environment // *Tree Physiology.* 2008. V. 28. P. 187–196.
- Freschet G.T., Cornelissen J.H.C., van Logtestijn R.S.P., Aerts R. Substantial nutrient resorption from leaves, stems and roots in a subarctic flora: what is the link with other re-source economics traits? // *New Phytologist.* 2010. V. 186. P. 879–889.
- Fromm J., Essiamah S., Eschrich W. Displacement of frequently occurring heavy metals in autumn leaves of beech (*Fagus sylvatica*) // *Trees.* 1987. V. 1. P. 164–171.
- Giertych M.J., Karolewski P., Temmerman L.O. Foliage age and pollution alter content of phenolic compounds and chemical elements in *Pinus nigra* needles // *Water, Air, and Soil Pollution.* 1999. V. 110. P. 363–377.
- Gjengedal E., Martinsen T., Steinnes E. Background levels of some major, trace, and rare earth elements in indigenous plant species growing in Norway and the influence of soil acidification, soil parent material, and seasonal variation on these levels // *Environmental Monitoring and Assessment.* 2015. V. 187. № 6. P. 386.
- Hagen-Thorn A., Varnagiryte I., Nihlgård B., Armolaitis K. Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species // *Forest Ecology and Management.* 2006. V. 228. P. 33–39.
- Hayes P., Turner B.L., Lambers H., Laliberté E., Bellingham P. Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient-acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence // *J. Ecology.* 2014. V. 102. P. 396–410.
- Hazama K., Nagata S., Fujimori T., Yanagisawa S., Yoeneyama T. Concentrations of metals and potential metal-binding compounds and speciation of Cd, Zn and Cu in phloem and xylem saps from castor bean plants (*Ricinus communis*) treated with four levels of cadmium // *Physiol. Plantarum.* 2015. V. 154. P. 243–255.
- Hörtensteiner S., Feller U. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence // *J. Experim. Botany.* 2002. V. 53. P. 927–93
- Killingbeck K.T. Autumnal resorption and accretion of trace metals in gallery forest trees // *Ecology.* 1985. V. 66. P. 283–286.
- Lim P.O., Kim H.J., Nam H.G. Leaf Senescence // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2007. V. 58. P. 115–136.
- Llinares E., Munoz-Mingarro D., Acero N., Probanza A. Temporal variation of the total nitrogen concentration in aereal organs of nitrogen fixing and non fixing riparian species // *Orsis.* 1992. V. 7. P. 125–130.
- Maillard A., Diquélou S., Billard V., Lainé Ph., Garnica M., Prudent M., et al. Leaf mineral nutrient remobilization during leaf senescence and modulation by nutrient deficiency // *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6.
- Manual on methodologies and criteria for modeling and mapping critical loads & levels and air pollution effects, risks and trends [Электронный ресурс] / UNECE Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution. 2004. — URL: <http://www.icpmapping.org/> (Дата обращения 25.09.2015).
- Marschner's mineral nutrition of higher plants. Ed. P. Marschner. L.: Academic Press, 2012. 672 p.
- Nieminen T., Helmisaari H.-S. Nutrient retranslocation in the foliage of *Pinus sylvestris* L. growing along a heavy metal pollution gradient // *Tree Physiology.* 1996. V. 16. P. 825–831.
- Niinemets U., Tamm U. Species differences in timing of leaf fall and foliage chemistry modify nutrient resorption efficiency in deciduous temperate forest stands // *Tree Physiology.* 2005. V. 25. P. 1001–1014.

- Oleksyn J., Zykowiak R., Reich P.B., Tjoelker M.G., Karolewski P.* Ontogenetic patterns of leaf CO₂ exchange, morphology and chemistry in *Betula pendula* trees // *Trees*. 2000. V. 14. P. 271–281.
- Parrotta L., Guerriero G., Sergeant K., Cai G., Hausman J.-F.* Target or barrier? The cell wall of early- and later-diverging plants vs cadmium toxicity: differences in the response mechanisms // *Front. Plant Sci*. 2015. V. 6. № 133.
- Shane M.W., Stigter K., Fedosejevs E. T., Plaxton W.C.* Senescence inducible cell wall and intracellular purple acid phosphatases: implications for phosphorus remobilization in *Hakea prostrata* (Proteaceae) and *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) // *J. Exper. Botany*. 2014. V. 65. P. 6097–6106.
- Sillanpää M.* Leaf senescence in silver birch (*Betula pendula* Roth). Academic dissertation. Helsinki, 2003. 60 p.
- Sinclair S.A., Kramer U.* The zinc homeostasis network of land plants // *Bioch. Bioph. Acta (BBA) – Mol. Cell Res.* 2012. V. 1823. P. 1553–1567.
- Singh S., Parihar P., Singh R., Singh V.P., Prasad S.M.* Heavy metal tolerance in plants: role of transcriptomics, proteomics, metabolomics, and ionomics // *Front. Plant Sci*. 2016. V. 6.
- Szymura T.H.* Concentration of elements in silver fir (*Abies alba* Mill.) needles as a function of needles' age // *Trees*. 2008. V. 23. P. 211–217.
- Tobratov S.A., Zheleznova O.S., Krivtsov V.A.* Critical loads-based ecological control of heavy metal deposition in natural and anthropogenic ecosystems: trial study // *Intern. J. Biol., Pharm. and Allied Sciences*. 2016. V. 5. P. 3013–3028.
- van Heerwaarden L.* From leaf to litter: nutrient resorption in a changing environment. PhD thesis. Amsterdam: Vrije Universiteit, 2004. 61 p.
- Vergutz L., Manzoni S., Porporato A., Ferreira Novais R., Jackson R.B.* Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants // *Ecol. Monographs*. 2012. V. 82. P. 205–220.
- Viers J., Prokushkin A.S., Pokrovsky O.S., Auda Y., Kirilyanov A.V., Beaulieu E., Zouiten C., Oliva P., Dupré B.* Seasonal and spatial variability of elemental concentrations in boreal forest larch foliage of Central Siberia on continuous permafrost // *Biogeochemistry*. 2012. V. 113. P. 435–449.
- Wytenbach A., Tobler L.* The concentrations of Fe, Zn and Co in successive needle age classes of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // *Trees*. 2000. V. 14. P. 198–205.
- Wytenbach A., Tobler L.* The seasonal variation of 20 elements in 1st and 2nd year needles of Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst // *Trees*. 1988. V. 2. № 1. P. 52–64.
- Yruela I.* Copper in plants: acquisition, transport and interactions // *Funct. Plant Biology*. 2009. V. 36. P. 409–430.
- Zhang L., Zhang Y., Rui Q., Ren Y., Xu L.* Effects of ATP and Zn²⁺ on degradation of the large subunit of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in wheat leaves // *Afric. J. Agricult. Res.* 2012. V. 7. P. 711–720.

Patterns of Autumn Retranslocation of Heavy Metals from the Leaves of Woody Plants in Forest Ecosystems

O. S. Zheleznova^{1, #} and S. A. Tobratov¹

¹Ryazan State University named after S.A. Yesenin, Svobody st. 46, Ryazan, 390000 Russia

[#]e-mail: zheleznova_rzn@mail.ru

Autumn retranslocation of heavy metals (HM) such as Cu, Zn, and Cd from photosynthetic organs of woody plants was studied. The study was conducted in the subtaiga ecosystems of the Southern Meshchera (Ryazan region of the Russian Federation). The influence of three factors on the retranslocation of HM from aging leaves was shown: 1) the specifics of the chemical element (the degree of its biophilicity; the mobility of the element in plant tissues, which depends, in particular on its ability to form complexes in plant transport systems; the geochemical similarity of elements with different clarks, determined by the similarity of the structure of the external electronic shells); 2) the specific plant features; 3) the content of the element in the soil solution in a bioavailable form. The relationship of the Cu and Zn retranslocation with the nitrogen catabolism of autumn leaves was considered. The most common trend was the outflow of Cu from aging leaves and the accumulation of Zn in them. The proportion of toxic Cd retranslocated from leaves varied widely between species. The multifactorial nature of the retranslocation process and the reasons for its variability in different environmental conditions are discussed.