

Ф. Д. САМУИЛОВ, Л. Х. ГОРДОН, В. Е. ПЕТРОВ, А. А. БИЧУРИНА

**ВЛИЯНИЕ ФОСФОРНОГО ПИТАНИЯ НА ЭНЕРГЕТИЧЕСКУЮ
ЭФФЕКТИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ
НЕДОСТАТОЧНОГО И ИЗБЫТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ**

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 13 VI 1969)

В ряде работ (¹⁻⁵) показано снижение энергетической эффективности дыхания растений под влиянием неблагоприятных условий среды.

При сильном нарушении условий водоснабжения — засухе и избыточном увлажнении (затоплении), так же как и при фосфорном голодании (⁵), резко снижаются скорость фосфорилирования и коэффициент Р/О. Известно также, что нарушение водоснабжения растений существенно подавляет поглощение корнями растений элементов минерального питания, в частности фосфора (^{6, 7}). Недостаточным использованием фосфора в метаболизме может объясняться и наблюдающаяся неспецифичность изменений в энергетическом состоянии растений при действии различных неблагоприятных факторов.

Это дало нам основание для предположения о том, что одним из путей нормализации энергетического обмена растения и повышения их устойчивости к неблагоприятным внешним воздействиям может быть создание повышенного уровня фосфорного питания растений, так как ортофосфат непосредственно участвует в процессах превращения энергии в клетке.

С целью проверки этого предположения нами были проведены опыты по изучению энергетики дыхания растений в условиях недостаточного и избыточного увлажнения на фоне различного уровня фосфорного питания. Растения кукурузы Стерлинг выращивались в гравийной культуре на питательном растворе Чеснокова и Базыриной (⁸) и подразделялись в дальнейшем на шесть вариантов (I—VI):

Методика. Часть растений выращивали при обычном уровне фосфорного питания; за 10 дней до опыта дозу фосфора уменьшали вдвое (условное обозначение NPK) и в фазе 7—8 листьев проростки подразделяли на три варианта: I — нормальное увлажнение и аэрация (контроль); II — недостаточное увлажнение — засуха (остаточный водный дефицит 23% против 5% в контроле); III — избыточное увлажнение — затопление корней до начала завядания листьев. Другую часть растений начиная с фазы 2—3 листьев дополнительно подкармливали фосфором в количестве половины первоначальной дозы (NPK + 1/2P). В фазе 7—8 листьев эти растения также подразделялись соответственно на три варианта: IV — нормальное увлажнение и аэрация, V — засуха и VI — затопление.

Скорость окисления (интенсивность дыхания) определяли в аппарате Варбурга при 25°. Для разобщения окисления с фосфорилированием использовали 2,4-динитрофенол (10^{-4} М ДНФ), долю гликолиза в дыхании выявляли блокированием фтористым натрием ($3 \cdot 10^{-2}$ М NaF). Растворы вводили в ткани листьев методом вакуум-инфильтрации (⁹). Общее количество энергии, выделяющейся при дыхании, находили как произведение калорического коэффициента кислорода для углеводов на интенсивность дыхания (¹). Критерием возможности применения такого расчета является близкая к единице величина дыхательного коэффициента, наблюдав-

шаяся в наших опытах. Определение скорости фосфорилирования и отношения Р/О проводили по описанной ранее методике (⁴). Полученный материал подвергали статистической обработке.

Результаты. Известно, что энергетическая эффективность дыхания растений при засухе изменяется двухфазно: при умеренном обезвоживании она повышается, а при сильном — снижается (^{2, 3}). Такая закономерность была обнаружена нами и под влиянием избыточного увлажнения (затопления) растений. В настоящей работе приводятся данные, полученные после продолжительного действия неблагоприятных условий увлажнения, приводящих к снижению энергетической эффективности дыхания, хотя интенсивность дыхания растений при этом еще оставалась высокой.

Таблица 1

Изменение интенсивности дыхания листьев кукурузы в зависимости от условий водообеспеченности и фосфорного питания*

Вариант опыта	O ₂ , рд/г·час	Стимуляция ДНФ, %	Подавление, NaF, %
I. NPK, нормальное увлажнение и аэрация (контроль)	191,6	33,6	34,1
II. NPK, засуха	218,7	22,0	11,2
III. NPK, затопление	302,0	23,5	14,5
IV. NPK + 1/2P, нормальное увлажнение и аэрация	206,2	25,3	42,8
V. NPK + 1/2P, засуха	211,8	16,2	19,8
VI. NPK + 1/2P, затопление	308,8	17,4	21,3

* Расчеты произведены на 1 г сырого веса листьев.

Таблица 2

Изменение энергетического обмена листьев кукурузы

Варианты опыта	Общ. кол-во выделенной энергии, кал/г·час	Скорость фосфорилир., рат/г·час	Скорость окисления, рат/г·час	Р/О
I. NPK, нормальное увлажнение и аэрация (контроль)	0,96	4,61	5,73	0,85
II. NPK, засуха	1,09	1,13	4,29	0,26
III. NPK, затопление	1,51	2,15	6,29	0,34
IV. NPK + 1/2P, нормальное увлажнение и аэрация	1,03	4,67	4,64	1,01
V. NPK + 1/2P, засуха	1,06	1,43	3,06	0,47
VI. NPK + 1/2P, затопление	1,54	2,41	4,78	0,50

Из табл. 1 и 2 видно, что наряду с повышением интенсивности дыхания растений и увеличением общего количества выделяющейся энергии при засухе и затоплении снижается эффективность использования этой энергии растениями, о чем свидетельствует резкое снижение скорости фосфорилирования (1,13 рат/г·час при засухе и 2,15 при затоплении против 4,61 в контроле) и коэффициента Р/О. У растений II и III вариантов значительно подавляется доля гликолитического пути дыхания (11,2% засухе и 14,5 при затоплении против 34,1 в контроле), что можно рассматривать как приспособление к действию неблагоприятных условий (¹⁰). Усиление пентозофосфатного пути дыхания может быть следствием недостаточного использования в метаболизме опытных растений неорганического фосфора в результате подавления процесса его поглощения (^{6, 7}).

Таким образом, изменения в дыхательном метаболизме растений при засухе и затоплении происходят в одном и том же направлении. Это мо-

жет быть связано с тем, что анаэробные условия при затоплении корней подавляют поглощение воды растениями, в результате чего, так же как при засухе, снижается оводненность тканей листьев и стеблей (11). В том и другом случае снижается фосфорилирующая способность митохондрий. Однако при засухе отмеченные выше изменения выражены более резко.

Повышение уровня фосфорного питания (IV вариант) при нормальном водном режиме приводит к возрастанию доли гликолиза и возрастанию коэффициента P/O. Повышение фосфора в питательной среде при засухе (V вариант) почти не влияет на интенсивность дыхания листьев кукурузы (211,8 μ л/г·час против 218,7 во II варианте). Однако эффективность дыхания растений, получивших повышенное фосфорное питание, увеличивается, о чем можно судить по увеличению скорости фосфорилирования и коэффициента P/O (0,47 против 0,26 у растений II варианта).

Таблица 3

Изменение энергетического баланса в листьях кукурузы

Вариант опыта	E _{дых.} , кал/г·час	Q	
		кал/г·час	% к E _{дых.}
I. NPK, нормальное увлажнение и аэрация (контроль)	2,40±0,09	1,34±0,07	55,8
II. NPK, засуха	2,52±0,13	2,20±0,09	87,5
III. NPK, затопление	3,05±0,12	2,32±0,10	76,1
IV. NPK + 1/2P, нормальное увлажнение и аэрация	2,62±0,12	1,30±0,09	49,6
V. NPK + 1/2P, засуха	2,47±0,10	1,51±0,12	61,2
VI. NPK + 1/2P, затопление	3,23±0,11	1,88±0,08	58,3

Аналогичные изменения наблюдаются у растений, получивших повышенное фосфорное питание, и в условиях затопления (VI вариант). Высокая интенсивность поглощения кислорода листьями при затоплении сохраняется и у растений с повышенным фосфорным питанием. Скорость фосфорилирования у таких растений и отношение P/O остаются выше, чем у растений с обычным фосфорным питанием (III вариант).

В условиях повышенного уровня фосфорного питания на фоне засухи и затопления происходит некоторое увеличение доли гликолиза и соответствующее снижение доли пентозофосфатного пути дыхания. По-видимому, как указывалось ранее (12, 5), это связано с прекращением превращения глюкозы в пентозофосфатного пути на гликолиз.

Под влиянием засухи и затопления наблюдается снижение стимулирующего действия на дыхание 2,4-ДНФ. Это связывают с разобщением окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи (9). В одной из наших работ (3) было показано, что при недостатке фосфора стимулирующий эффект 2,4-ДНФ резко возрастает. Последнее связывалось с накоплением промежуточных макроэргических продуктов, не «разряжающихся» в отсутствие ортофосфата. Данные, представленные в табл. 1, в какой-то мере подтверждают это предположение. Так, стимулирующий эффект 2,4-ДНФ в IV—VI вариантах снижен по сравнению с I—III вариантами. Это может свидетельствовать о том, что избыток неорганического фосфора оказывает благоприятное влияние на процесс окислительного фосфорилирования, т. е. накопление промежуточных «макроэргов» снижается.

В пользу этого говорит и некоторое повышение скорости фосфорилирования и коэффициента P/O .

С целью оценки энергетического состояния растений и эффективности их дыхания проводилось также измерение энергетического баланса растений при дыхании, т. е. соотношения между количеством энергии, освобождаемой в процессе дыхания ($E_{\text{дых}}$), и суммарной убылью энергии путем теплоотдачи в окружающую среду (Q), по описанной методике (13).

Для определения количества тепла, выделяемого тканями в окружающую среду, использовался четырехъчейковый микрокалориметр, относящийся к типу теплопроводящих калориметров Тиана-Кальве, сконструированной на кафедре биохимии Казанского университета.

В процессе проведения опыта измеряется тепловой поток, который, проходя через поверхность калориметрической камеры, действует на термомпары и вызывает ток термопары. Записываемые прибором величины представляют собой значения тепловой мощности dQ/dt . На их основании вычисляли количество выделенного тепла (1).

Полученные в этих опытах данные (табл. 3) показывают, что при засухе, наряду с некоторым повышением энергии дыхания ($E_{\text{дых}}$), наблюдается значительное увеличение теплопродукции, свидетельствующее о разобщении окисления с фосфорилированием (14). Это приводит к изменению энергетического баланса клеток: величина Q составляет 87,5% от $E_{\text{дых}}$.

Под влиянием затопления одновременно значительно увеличиваются $E_{\text{дых}}$ и Q , в результате чего доля Q от $E_{\text{дых}}$ изменяется в меньшей степени. По-видимому, в условиях затопления листья растений могут дольше сохранять свой энергетический баланс на определенном уровне.

Характерно, что при повышенном фосфорном питании растений в условиях засухи и затопления выделение тепла (Q) заметно уменьшается. При этом снижается также доля Q от $E_{\text{дых}}$, что свидетельствует о повышении эффективности дыхания и улучшении энергетического баланса клеток под влиянием повышенного фосфорного питания растений.

Таким образом, повышенное фосфорное питание может в определенной степени ослабить неблагоприятное влияние засухи и затопления на энергетическую эффективность дыхания, соотношение путей поставки НАДН₂ в дыхательную цепь и энергетический баланс растений.

Казанский сельскохозяйственный институт
им. М. Горького

Поступило
11 VI 1969

Казанский государственный университет
им. В. И. Ульянова-Ленина

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. Н. Жолкевич, Физiol. раст., 8, 4 (1961). ² В. Н. Жолкевич, Изв. АН СССР, сер биол., № 4, 562 (1963). ³ В. Н. Жолкевич, Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. Автореф. докторской диссертации, М., 1967. ⁴ Л. Х. Гордон, А. А. Бучурина, ДАН, 174, № 6, 1449 (1967). ⁵ Ф. Д. Самуилов, Л. Х. Гордон, ДАН, 179, № 1, 228 (1968). ⁶ Л. Ричардс, Ч. Вадлей, В кн. Физич. условия почвы и растение, ИЛ, 1955. ⁷ А. В. Веретенников, Влияние временного избыточного увлажнения на физиол. процессы древесных растений, «Наука», 1964. ⁸ В. А. Чесноков, Е. Н. Базырина, Вести. с.-х. науки, № 4, 124 (1957). ⁹ В. Н. Жолкевич, А. Я. Рогачева, Физiol. раст., 11, 4, 662 (1964). ¹⁰ Н. С. Петин, А. А. Аббаров, Физiol. раст., 13, 3, 479 (1966). ¹¹ Н. А. Гусев, Ф. Д. Самуилов, В сборн. Водный режим растений и их продуктивность, «Наука», 1968, стр. 90. ¹² Б. А. Рубин, М. Е. Ладыгина, Эвизмология и биол. дыхания раст., М., 1966. ¹³ Ф. Д. Самуилов, В. Е. Петров, ДАН, 184, № 1, 239 (1969). ¹⁴ В. П. Скулачев, Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхат. цепи, Изд. АН СССР, 1962.