

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

О. Ф. ТУЕВА и С. А. САМОЙЛОВА

**ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ФОСФАТНОГО И АЗОТНОГО ГОЛОДАНИЯ
НА РАСТЕНИЕ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 15 XI 1947)

Вопрос о поглощении питательных веществ растениями в течение их вегетации привлекает внимание физиологов очень давно. Предположение о возможной неравноценности состава питательных смесей в зависимости от стадии и характера развития растения явилось естественным следствием постепенно развивающихся исследований и представлений о развитии растения.

В довольно обширной литературе, освещающей эту сторону питания растения, установлены различия в реакции растений на отсутствие или снабжение их азотом или фосфором в разные сроки вегетации. Авторы исследований, проводившихся в указанном направлении, не касаются полученных результатов как возможного последствия голодания растения в отношении этих элементов (1-5). Между тем, временное исключение фосфора из питательных растворов быстро приводит к существенным изменениям в ходе процессов обмена, в результате чего последующее перенесение таких растений в растворы, содержащие фосфор, чревато существенными последствиями (6).

Результаты, полученные нами летом текущего года, позволяют привести здесь очень показательную величину, характеризующую деятельность корневых систем при различном режиме фосфатного питания.

Таблица 1
Вынос фосфора пасокой тыквы

Год и серия опыта	№№ растений	я питания	Вынос P в мг на 1 г сухого веса корней в 1 час		
			неоргани- ческого	органиче- ского	общего
1947, I	13—24	N + P все время	0,030	0	0,030
	37—48	N — P все время	0,003	0	0,003
	49—60	N — P → N + P	0,092	0,011	0,103
	127—138	N — P при усил. аэрации → → N + P	0,161	0,045	0,206
1947, II	31—36	Полн. питат. смесь с NH ₄ . .	0,025	0,012	0,037
	37—48	— P с NH ₄	0,003	0	0,003
	49—60	— P → + P с NH ₄	0,118	0,092	0,210
	109—120	Полн. питат. смесь с NO ₃ . .	0,030	0,020	0,050
	163—168	— P с NO ₃	0,005	0	0,005
	121—126	— P → + P с NO ₃	0,130	0,100	0,230

Все данные, приведенные в табл. 1, отнесены к единице сухого веса корневых систем растений; поэтому они являются вполне сравнимыми для различных вариантов питания. Обращает на себя внимание не только постоянное и очень большое различие между растениями, перенесшими фосфорное голодание, и растениями, все время получающими питательные смеси с фосфором, но также особенно высокая активность корневых систем растений, голодавших в отношении фосфора при усиленном продувании растворов, и затем перенесенных в питательные смеси, содержащие этот элемент.

Таблица 2

Вынос фосфора пасокой тыквы

Год и серия опыта	Условия питания	Вынос P в мг на 1 г сух. веса корней в 1 час		
		неорганич.	органич.	общего
1947, II	P → + P	0,009	0	0,009
	P → - P → + P	0,018	0,026	0,044

Все данные, приведенные нами ранее (6) и помещенные в табл. 1, относятся к растениям, испытывавшим фосфатное голодание с начала прорастания. Опыты, проведенные в текущем году, показали, что последствие фосфатного голодания носит такой же характер в том случае, когда растения развиваются в растворах без фосфора не сначала, а через 3—4 недели после начала прорастания. Результаты од-

ного из таких опытов, проведенных летом 1947 г. с тыквой Кентукской, приведены в табл. 2.

Внешний вид растений, получивших раствор по схеме: +P → -P → +P, свидетельствует о глубоких изменениях в обмене веществ таких растений. В зависимости от соотношения периодов питания растений фосфором и последующего периода фосфорного голодания, листья этих растений после перенесения их в растворы, содержащие фосфор, подвергаются или характерной интоксикации (6) или же менее губительному воздействию каких-то формативных веществ. В последнем случае у растений появляются листья с мелкими пластинками и образуются побеги с очень укороченными междоузлиями.

Исключительно высокое содержание органических соединений фосфора в пасоке растений, перенесенных в растворы, содержащие фосфор, после некоторого периода развития в растворах без этого элемента, естественно приводит к предположению о влиянии этих продуктов на характер обмена веществ в листьях.

В предыдущих исследованиях мы уже высказывали предположение о возможности существенных изменений в азотном обмене в результате последствия фосфорного голодания растений. Исследования текущего года показали, что в листьях таких растений накапливается значительное количество азота в аммиачной форме. В листьях растений, где имела место интоксикация, содержание аммиачного азота достигает 0,71—1,17% на сухой вес. В аналогичных листьях тех же растений, но без признаков интоксикации, содержание аммиачного азота составляет 0,41%. Не менее существенные различия в этом отношении дает сравнение данных для тыквы, голодавшей в отношении фосфора, и тыквы, перенесенной после 3-недельного голодания в растворы, содержащие фосфор. Определение аммиачного азота в листьях второго яруса растений первого варианта дало — 0,216% N, а второго 0,830% N. Эти последние листья в результате интоксикации засохли на растениях. Возможно, что источником аммиачного азота в этих условиях является дезамидирование амидов при значительном подкислении, всегда имеющем место в растениях, получивших фосфор после некоторого периода исключения его из питательного раствора.

Данное утверждение не является отрицанием возможности образования других формативных или ядовитых продуктов обмена в листьях растений при схеме питания: $-P \rightarrow +P$. Постановка опытов для решения этого вопроса представляет особенный интерес в связи с нашими данными о судьбе фосфора в листьях растений, получающих фосфор по вышеуказанной схеме питания. В табл. 3 приведены результаты одного из таких опытов.

Таблица 3

Содержание нуклеопротейдного фосфора в листьях тыквы

Год и серия опыта	№№ растений	Условия питания	Семядоли		Листья 1-го яруса		Листья 4-го яруса	
			в % на сух. вес	в γ на 1 лист	в % на сух. вес	в γ на 1 лист	в % на сух. вес	в γ на 1 лист
1946, IV	1—6 и 19—24	N и Ca	0,005	2,3	0,005	4,8	0,033	41,5
	7—8	N и Ca \rightarrow + P . . .	0,023	10,6	0,051	51,0	0,125	67,5

Данные других опытов, проводившихся нами, показывают аналогичную картину, позволяющую заключить, что способность к синтезу нуклеопroteидов даже в старых листьях голодавших в отношении фосфора растений не атрофируется, а возрастает в очень значительной мере.

В последствии азотного голодания для растения имеется много общих черт с последствием фосфорного голодания. Так же как и в случае последствия фосфорного голодания, корневые системы растений, подвергавшихся азотному голоданию, проявляют очень высокую активность при перенесении их в растворы, содержащие этот элемент. Это выражается в интенсивной гуттации и высоким содержанием азота в гуттационной жидкости. Следует отметить, что особенной высокой интенсивности указанные процессы достигают в том случае, когда азот голодавшим растениям дается в нитратной форме. Содержание азота в листьях растений, перенесших азотное голодание и затем получивших растворы, содержащие этот элемент, в течение первых же 4—6 дней достигает значительно более высоких величин, чем в листьях растений, все время развивающихся в полных питательных смесях. В наших опытах содержание азота даже в старых листьях тыквы достигало 6,40 и 7,13%. Первая цифра относится к растениям, получившим аммиачный азот после 2-недельного периода азотного голодания, а вторая — к таким же растениям, но получившим азот в нитратной форме.

Усвоение поглощенного азота голодавшими растениями происходит очень быстро. Бледные листья голодавших в отношении азота растений начинают зеленеть в течение первых же суток и быстро приобретают интенсивную темнозеленую окраску, характерную для растений высокого уровня азотного питания.

Все остальные данные свидетельствуют о различии в последствии азотного и фосфатного голодания. Как уже отмечалось нами, последствие фосфорного голодания приводит к разветвлению в листьях процессов обмена, вызывающих образование в них токсических или формативных продуктов. Внешний вид этих листьев является прекрасным показателем возникновения и прекращения специфических изменений в обмене веществ. У растений, голодавших в отношении азота, при перенесении в растворы, содержащие соли этого элемента,

интоксикация листьев не имеет места. Лишь в некоторых случаях удается наблюдать засыхание краев листьев в результате исключительно высокой концентрации азота в гуттационной жидкости. Засыхание тканей листа строго локализовано на указанных участках листа.

Таблица 4

Содержание нитратного азота в гуттационной жидкости тыквы
(опыт 14 августа 1947 г.)

№№ растений	Условия питания	Колич. гуттационной жидкости	Концентрация в мг/л
169—180	Водопроводная вода	Не гуттируют	—
193—204	То же → + N в нитратной форме	0,84	836
205—216	То же → + $\frac{1}{2}$ N в нитратной и $\frac{1}{2}$ N в аммиачной форме	0,46	608
217—228	Фосфаты	Не гуттируют	—
241—252	То же → + N в нитратной форме	1,32	908
253—264	То же → + $\frac{1}{2}$ N в нитратной и $\frac{1}{2}$ N в аммиачной форме	1,09	458
265—276	Сульфаты	Не гуттируют	—
277—288	То же → + $\frac{1}{2}$ N в нитратной и $\frac{1}{2}$ N в аммиачной форме	0,64	263

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы.

1. Ткани растений, перенесших как фосфатное, так и азотное голодание, обладают высокой способностью к поглощению и усвоению элементов, в отношении которых они голодали. При этом ткани корневых систем голодавших растений приобретают не только указанные свойства, но также и очень повышенную способность к десорбции этих соединений.

2. Специфические особенности в последствии фосфатного голодания, тесно связанные с азотным питанием растений, в значительной мере вызываются накоплением аммиачного азота в тканях листа. Однако вполне вероятно в таких условиях образование фосфор-органических соединений, вызывающих формативное или токсическое действие.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии Наук СССР

Поступило
15 XI 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ М. К. Домонтович, Тр. Научн. ин-та по удобрениям, в. 52 (1928). ² И. Д. Евсеев, Изв. АН СССР, сер. биол., № 1 (1935). ³ Е. Я. Ермолаева, Экспер. бот., № 3 (1938). ⁴ W. F. Gericke, Bot. Gaz. 79, 106 (1925). ⁵ W. E. Brenchley, App. Bot., 43, 89 (1929). ⁶ О. Ф. Туева, Тр. Ин-та физиол. раст. им. Тимирязева, 5, в. 2 (1947).