

З. Ф. СЫЧЕВА и З. А. БЫСТРОВА

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ НА СОДЕРЖАНИЕ ФОРМ ФОСФОРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В РАСТЕНИЯХ

Пониженная температура почвы снижает продуктивность сельскохозяйственных растений и удлиняет их вегетационный период. Одной из основных причин, уменьшающих продуктивность растений на холодных почвах, является снижение уровня минерального питания. Ряд исследователей отмечает, что на холодной почве снижается интенсивность поступления минеральных веществ и особенно фосфора (Дадыкин, 1952; Кетчесон, 1957; Пробстинг, 1957; Коровин, 1958; Штраусберг, 1960, и др.). Растения наиболее чувствительны к пониженной температуре почвы в начальные фазы развития. В этот же период пониженная температура наиболее сильно снижает поступление фосфора в растения (Сычева и Быстрова, 1960). Участие фосфорной кислоты в метаболизме растения связано с процессами превращения энергии. По данным В. Н. Жолкевича (1955), нарушение внутриклеточного энергетического обмена является одной из причин повреждения и гибели растений от холода. Исследования А. Л. Курсанова и В. И. Выскребенцовой (1960) показали, что включение фосфора в энергетический обмен растения начинается непосредственно в корнях в самый начальный период его поступления из почвы. В связи с этим теоретический и практический интерес представляет раскрытие особенностей фосфорного обмена растений в условиях недостатка тепла в почве при затруднении его поступления в растения. Особого внимания заслуживает изучение превращения фосфора у растений на холодной почве в корнях как органах, активных в метаболическом отношении и непосредственно подверженных влиянию пониженной температуры. Этот вопрос в литературе почти не освещен. Задачей настоящей работы было изучение влияния температуры почвы на распределение фосфора в растении по основным группам фосфорсодержащих соединений.

Объектами исследования были взяты картофель (сорт Берлихинген) и яровая пшеница (сорт Диамант). Одна часть опытных растений выращивалась в вегетационных сосудах при температуре почвы 10—12° (картофель) и 8—10° (пшеница), вторая — при температуре почвы 20—25°. Температура почвы поддерживалась на постоянном уровне в течение всего вегетационного периода путем помещения сосудов с опытными растениями в ванны с холодной проточной родниковой водой и в ванны с электронагревом и автоматической регуляцией температуры (Коровин, 1959).

Наземные части растений обоих вариантов находились при одинаковой температуре воздуха. Опыт проводился на супесчаной почве, удобренной аммиачной селитрой, хлористым калием и суперфосфатом из расчета 0.5 г действующего начала на сосуд (7 кг абсолютно сухой почвы). Путем полива поддерживалась постоянная влажность почвы (60% от полной влагоемкости).

Фосфорный обмен в растениях изучался у картофеля в фазы всходов, бутонизации и цветения; у пшеницы — в фазы трех листьев, шести листьев и цветения. В виду растянутости фаз развития у картофеля анализировались одновременно растения с теплой и холодной почвы. У пшеницы анализ растений с теплой и холодной почвы проводился в разные сроки по достижении соответствующих фаз развития.

На первых этапах работы мы ставили задачу выявить влияние температуры почвы на распределение фосфора по основным группам фосфорсодержащих соединений в отдельных органах растения.

В основу фракционирования фосфорных соединений была положена методика А. В. Соколова (1940), по которой были выделены следующие фракции: общий фосфор, фосфатиды (фосфор свободных и связанных фосфолипидов), органический кислоторастворимый фосфор (фосфорилированные сахара, нуклеотиды и фитин), нуклеопротеиды (фосфор нуклеиновых кислот и протеидов) и неорганический фосфор.

Пользуясь этой методикой, во фракции органического кислоторастворимого фосфора нельзя отделить интересные с точки зрения энергетического обмена вещества — нуклеотиды (АТФ, АДФ и др.) и сахарофосфаты — от запасного вещества — фитина. Во фракции нуклеопротеидов не отделяется также фосфор нуклеиновых кислот от фосфора протеинов. Однако эта методика дает возможность получить общую картину распределения фосфора в растении по этим основным группам фосфорсодержащих соединений, что было необходимо на первом этапе работы. Кроме того, данная методика отличается простотой и доступностью. В последующей работе для выделения в корнях нуклеотидов и сахарофосфатов была использована методика, описанная у Н. П. Мешковой и Н. В. Алексахиной (1954). Выделение нуклеиновых кислот является задачей дальнейшей работы.

Проведенные исследования показали (табл. 1,2), что при пониженной температуре почвы снижается поступление фосфора в растения. Содержание общего фосфора, за немногим исключением, во всех органах ниже у растений, выращенных на охлажденной почве.

Неорганический фосфор в листьях и корнях растений, выращенных как на теплой, так и на охлажденной почве, составляет от 50 до 80% от общего фосфора, т. е. больше половины всего фосфора в растении находится в неорганической форме. Особенно велико содержание неорганического фосфора в растениях в начальный период роста. К периоду цветения, как правило, относительное содержание неорганического фосфора уменьшается как у пшеницы, так и у картофеля. Исключением являются корни у картофеля, в которых относительное содержание неорганического фосфора с возрастом на теплой почве не уменьшается, а увеличивается, а на холодной почве на протяжении периода от всходов до цветения остается на одном уровне.

Однако несмотря на то что к периоду цветения у растений наблюдается тенденция к уменьшению относительного содержания неорганического фосфора и к увеличению органического, относительное содержание неорганического фосфора и в этот период продолжает оставаться высоким (не ниже 50%).

Такое же уменьшение относительного содержания неорганического фосфора и нарастание органического по мере развития растений отмечают в своих работах Р. К. Гусейнов (1950) у кукурузы, М. П. Баранова (1957) у озимой ржи и озимой пшеницы, П. С. Попов (1959) у подсолнечника, Бурдет (Bourdet et Herard, 1959) у пшеницы.

Содержание органического фосфора (в процентном отношении к общему) как у картофеля, так и у пшеницы чаще всего несколько выше в корнях, чем в листьях, т. е. доля участия фосфора в органических соединениях выше в корнях, чем в листьях.

Влияние температуры почвы на содержание форм фосфорных соединений у пшеницы
(в мг P_2O_5 на 1 г абсолютно сухого вещества)

Фаза развития и дата определения	Части растения	Общий фосфор		Неорганический фосфор		Органический фосфор						Органический фосфор (в % к общему)		Неорганический фосфор (в % к общему)	
						фосфатиды		нуклеопро-теиды		кислото-растворимый					
		20—25°	6—10°	20—25°	6—10°	20—25°	6—10°	20—25°	6—10°	20—25°	6—10°	20—25°	6—10°	20—25°	6—10°
3 листа; 13 VI — тепло, 25 VI — холод.	Листья	6.92	4.12	5.3	3.26	0.99	0.31	0.47	0.61	0.16	0.06	23.5	20.88	76.5	79.12
	Корни	5.5	5.0	4.0	3.96	0.52	0.34	1.08	0.8	0.0	0.0	27.3	20.8	72.7	79.2
6 листьев; 25 VI — тепло, 12 VII — холод.	Листья	6.34	3.94	5.06	2.88	0.87	0.38	0.41	0.54	0.0	0.14	20.2	26.9	79.8	73.1
	Стебли	6.9	4.14	3.34	2.38	1.23	0.57	1.89	1.03	0.44	0.16	51.6	42.52	48.4	57.48
	Корни	4.7	2.96	3.22	2.10	0.25	0.17	1.27	0.63	0.0	0.06	31.5	29.06	68.5	70.94
Цветение; 12 VII — тепло, 26 VII — холод.	Листья	5.96	4.42	3.08	2.26	0.74	0.6	1.9	1.18	0.24	0.38	48.3	48.87	51.7	51.13
	Стебли	3.62	4.14	3.04	2.38	0.37	0.57	0.23	1.03	0.0	0.16	16.03	42.52	83.97	57.48
	Корни	3.02	3.36	1.74	2.32	0.22	0.17	1.0	0.87	0.06	0.0	42.4	30.96	57.6	69.04

Примечание. Тепло — температура почвы 20—25°; холод — температура почвы 6—10°.

Таблица 2

Влияние температуры почвы на содержание форм фосфорных соединений у картофеля
(в мг P_2O_5 на 1 г абсолютно сухого вещества)

Фаза развития и дата определения	Части растения	Общий фосфор		Неорганический фосфор		Органический фосфор						Органический фосфор (в % к общему)		Неорганический фосфор (в % к общему)	
						фосфатиды		нуклеопро-теиды		кислото-растворимый					
		20—25°	10—14°	20—25°	10—14°	20—25°	10—14°	20—25°	10—14°	20—25°	10—14°	20—25°	10—14°	20—25°	10—14°
Всходы; 20 VI	Листья	7.96	5.24	5.0	3.7	1.22	0.82	1.14	0.72	0.6	0.00	37.2	29.4	62.8	70.6
	Корни	4.68	5.06	2.32	3.02	0.42	0.47	1.86	1.53	0.08	0.04	51.0	40.4	49.0	59.6
Бутонизация; 2 VII	Листья	6.46	5.26	4.66	3.2	1.23	1.0	0.41	0.72	0.16	0.34	27.9	39.2	72.1	60.8
	Корни	4.2	4.02	2.46	2.68	0.53	0.40	1.05	0.94	0.16	0.00	42.0	33.4	58.0	66.6
	Клубни	5.34	—	3.22	—	0.93	—	0.89	—	0.30	—	39.7	—	60.3	—
Цветение; 16 VII	Листья	5.24	4.14	2.74	2.5	1.3	1.0	0.96	0.58	0.24	0.06	48.0	40.0	52.0	60.0
	Стебли	2.3	—	1.8	—	0.22	—	0.28	—	0.00	—	22.0	—	78.0	—
	Корни	3.86	3.34	2.74	2.0	0.47	0.25	0.65	0.93	0.00	0.16	29.1	41.0	70.9	59.0
	Клубни	4.6	3.4	2.9	1.92	0.38	0.34	0.96	0.74	0.36	0.40	37.0	44.0	63.0	56.0

Примечание. 2 VII растения на теплой почве полностью перешли к бутонизации, растения на охлажденной почве несколько отстали в развитии, и бутонизация отмечена не у всех растений. 16 VII на теплой почве растения двели примерно на 50%, на охлажденной почве цветение не наступило; наблюдалось опадение имеющихся бутонов.

Такое же преобладание органического фосфора в корнях в сравнении с надземной частью отмечается в работах В. Б. Багаева (1954), В. Ф. Щегловой и Л. Л. Рачкова (1958).

В наших опытах особенно характерное преобладание относительного содержания органического фосфора в корнях в сравнении с надземной частью было в начальный период развития у растений на теплой почве. У картофеля на теплой почве в фазу всходов относительное содержание органического фосфора в корнях было 51%, а в листьях 37.2%, у пшеницы в фазу трех листьев в корнях 27.3%, в листьях 23.5%. У картофеля на охлажденной почве в фазу всходов относительное содержание органического фосфора в корнях — 40.4%, в листьях — 29.4%; у пшеницы на охлажденной почве процентное содержание органического фосфора в корнях и в листьях примерно одинаковое — 20.8. Таким образом, у растений на охлажденной почве разница в содержании органического фосфора между корнями и надземной частью менее выражена. Следует также отметить, что в корнях растений на охлажденной почве относительное содержание органического фосфора ниже, чем содержание его в корнях растений на теплой почве. Учитывая высокую синтетическую активность корней в отношении ряда органических веществ (аминокислоты и др.), а также опыты с P^{32} , подтверждающие синтез фосфорсодержащих органических веществ непосредственно в корнях (Колосов и Ухина, 1954; Курсанов и Выскребенцева, 1960), можно считать, что в наших опытах при пониженной температуре почвы в корнях растений тормозится процесс включения фосфора в органические соединения.

Возникает вопрос, за счет какой фракции происходит уменьшение содержания органического фосфора в корнях растений на охлажденной почве.

На ранних фазах развития органический фосфор в корнях растений на теплой почве представлен преимущественно фракцией нуклеопротеидов. Содержание фосфора фракции нуклеопротеидов в этот период в корнях выше, чем в листьях. По мере развития растений в корнях идет снижение содержания фосфора этой фракции, а в листьях количество нуклеопротеидов увеличивается. Перед цветением кривые, изображающие содержание фосфора нуклеопротеидов в корнях и в листьях, перекрещиваются. К периоду цветения наиболее высокое содержание нуклеопротеидов наблюдается уже в листьях (рис. 1). Подобный же характер кривых на более низком уровне отмечен и у растений на охлажденной почве.

Следовательно, у растений, выросших при пониженной температуре почвы, содержание фосфора фракции нуклеопротеидов ниже в сравнении с растениями, выросшими на теплой почве. На ранних фазах развития, когда в корнях растений на теплой почве накапливается значительное количество фосфора фракции нуклеопротеидов, у растений на охлажденной почве содержание этой фракции в корнях остается низким. На более поздних фазах (цветение), когда идет увеличение содержания нуклеопротеидов в листьях, пониженная температура почвы задерживает накопление нуклеопротеидов в этих органах.

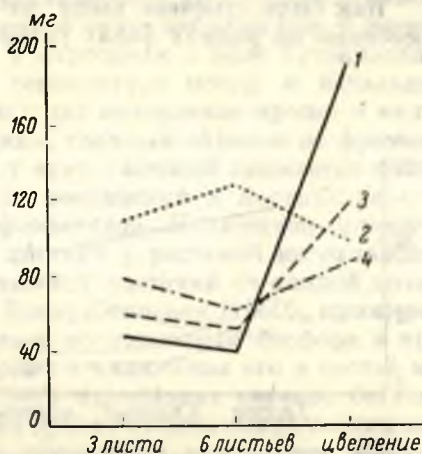


Рис. 1. Содержание фосфора фракции нуклеопротеидов в листьях и корнях пшеницы при различной температуре почвы (в мг P_2O_5 на 1 г сухого вещества).

1 — в листьях при 20—25°; 2 — в корнях при 20—25°; 3 — в листьях при 6—10°; 4 — в корнях при 6—10°.

Таким образом, полученные данные показывают, что снижение содержания органического фосфора в корнях растений, выращенных на охлажденной почве в начальный период развития, происходит главным образом за счет фосфора фракции нуклеопротеидов. Известно, что фосфатиды, нуклеопротеиды и нуклеиновые кислоты образуются непосредственно в корнях (Колосов и Ухина, 1954). Поэтому мы вправе считать, что на ранних фазах развития более низкое содержание фракции нуклеопротеидов в корнях растений на охлажденной почве, которое наблюдалось в наших опытах, вызвано замедленным синтезом этих соединений в самих корнях.

Как было отмечено выше, на охлажденной почве в листьях растений, особенно на ранних фазах развития, происходит значительное снижение

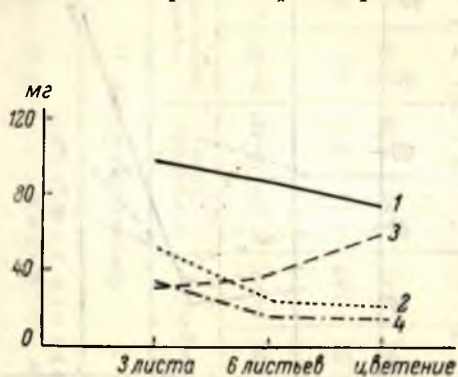


Рис. 2. Содержание фосфора фракции фосфатидов в листьях и корнях пшеницы при различной температуре почвы (в мг P_2O_5 на 1 г сухого вещества).

1 — в листьях при 20—25°; 2 — в корнях при 20—25°; 3 — в листьях при 6—10°; 4 — в корнях при 6—10°.

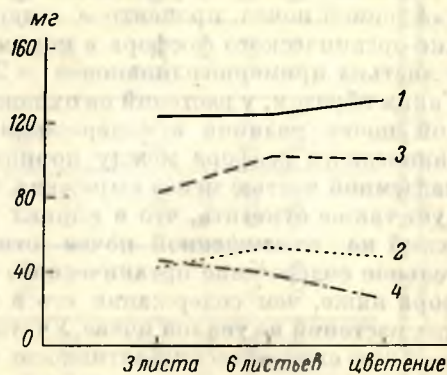


Рис. 3. Содержание фосфора фракции фосфатидов в листьях и корнях картофеля при различной температуре почвы (в мг P_2O_5 на 1 г сухого вещества).

1 — в листьях при 20—25°; 2 — в корнях при 20—25°; 3 — в листьях при 10—14°; 4 — в корнях при 10—14°.

содержания общего фосфора (табл. 2). У картофеля в фазе всходов разность в содержании общего фосфора в листьях растений теплового и холодного варианта на 1 г сухого вещества составляла 2.72 мг P_2O_5 (7.96 мг в сравнении с 5.24 мг); разность в содержании неорганического фосфора была 1.3 мг, органического фосфора — 1.42 мг. Таким образом, снижение содержания фосфора в листьях растений при пониженной температуре почвы на ранних фазах развития происходит в равной степени как за счет органического, так и за счет неорганического фосфора. Органические формы фосфора в листьях у растений как на охлажденной, так и на теплой почвах представлены преимущественно фракциями фосфатидов, нуклеопротеидов и сравнительно небольшой по количеству фракцией органического кислоторастворимого фосфора. К периоду цветения растений в листьях, как уже было отмечено выше, содержание фракции нуклеопротеидов чаще увеличивается; увеличивается также содержание органического кислоторастворимого фосфора, тогда как содержание фосфатидов несколько снижается (у пшеницы) или остается почти на том же уровне (у картофеля). Независимо от температуры почвы содержание фосфатидов на протяжении всего периода вегетации выше в листьях, чем в корнях. На охлажденной почве содержание фосфатидов у пшеницы и у картофеля во все сроки определения значительно ниже, особенно в листьях (рис. 2, 3).

Следовательно, при пониженной температуре почвы в листьях растений в начальный период развития снижается содержание как органического, так и неорганического фосфора в равной степени. Снижение содер-

жания органического фосфора в этот период происходит главным образом за счет фосфатидов и органического кислоторастворимого фосфора. Иногда в этот период имеет место незначительное увеличение содержания фосфора нуклеопротеидов в листьях растений на охлажденной почве (у пшеницы — в фазах всходов и 6 листьев). В фазе цветения снижение содержания общего фосфора в листьях растений на охлажденной почве происходит преимущественно за счет органического фосфора фракции нуклеопротеидов и фосфатидов. Содержание органического кислоторастворимого фосфора в листьях растений на охлажденной почве на некоторых фазах развития было выше, чем в листьях растений на теплой почве в эти же фазы развития. Так, более высокое содержание органического кислоторастворимого фосфора в листьях растений на охлажденной почве наблюдалось у пшеницы в фазах 6 листьев и цветения и у картофеля в фазе бутонизации.

Таким образом, при пониженной температуре почвы в начальные фазы развития в корнях растений происходит подавление процесса включения фосфора в органические соединения, главным образом во фракцию нуклеопротеидов. К периоду цветения у этих растений снижается содержание органических фосфорсодержащих соединений в листьях за счет фосфора фракции нуклеопротеидов и фосфатидов. Количество органического кислоторастворимого фосфора в листьях у растений на охлажденной почве в этот период выше, чем в листьях растений на теплой почве.

В опытах А. Л. Курсанова и Э. И. Выскребенцевой (1960), применявших сверхкраткие экспозиции, вовлечение поглощенного фосфора в процессы обмена веществ начинается в корнях с включения его в состав нуклеотидов (АТФ, АДФ и др.), после чего происходит перенос богатых энергией остатков фосфорной кислоты на другие органические соединения и прежде всего на сахара. Медленнее происходит накопление фосфора в фосфоропротеинах и в нуклеиновых кислотах.

Наши опыты проводились при постоянном охлаждении корневой системы на протяжении всей вегетации и отображали состояние фосфора в растении за довольно длительный период, когда первичные соединения фосфора перешли во вторичные соединения — нуклеиновые кислоты и фосфоропротеины.

Однако необходимо учесть следующие обстоятельства: во-первых, фракция «нуклеопротеиды» по примененной схеме фракционирования включает в себя, кроме фосфоропротеинов, еще и нуклеиновые кислоты, которые представляют собой полинуклеотиды, т. е. состоят из отдельных соединений между собой нуклеотидов; во-вторых, образование азотсодержащих соединений как более простых (аминокислоты и др.), так и более сложных (пептиды и нуклеиновые кислоты) происходит с наибольшей затратой энергии, освобождающейся при распаде АТФ (Курсанов, 1960). Эти обстоятельства дают основание предполагать, что причиной пониженного содержания органического фосфора фракции нуклеопротеидов в корнях на ранних фазах развития у растений на охлажденной почве является более низкое содержание нуклеотидов в этих органах.

Для проверки этого предположения были поставлены опыты, которые давали возможность учесть влияние более кратковременного воздействия температуры в зоне корней на содержание легкоподвижного кислоторастворимого органического фосфора.

Растения пшеницы выращивались в водной культуре на смеси Кюпа при температуре питательного раствора 15—18°. В возрасте 3—4 листьев у одной части растений температура питательного раствора была снижена до 8—10°, у второй — повышена до 20—25°. Температура воздуха в обоих вариантах опыта была одинаковая. Через 5 суток в растениях учитывался неорганический и органический легкоподвижный фосфор нуклеотидов и сахарофосфатов по прибавке минерального фосфора в трихлоруксусных

фильтратах после 7- и 15-минутного гидролиза (Мешкова и Алексахина, 1954). Такой же опыт в водной культуре был поставлен с картофелем сорта Приекульский. Перед наступлением бутонизации у одной части растений температура питательного раствора была снижена до 10—14° у другой повышена до 20—25°.

Как показали проведенные исследования (табл. 3), у растений при охлаждении корневой системы в течение 5 суток значительно снижается общее содержание легкоподвижного фосфора во всех органах. В корнях

Таблица 3

Влияние температуры в зоне корней на содержание легкоподвижного кислоторастворимого органического фосфора в растениях пшеницы и картофеля (в мг P_2O_5 на 1 г абсолютно сухого вещества)

Части растения	Температура питательного раствора (в °C)	Минеральный фосфор	Фосфор нуклеотидов (гидролиз 7 мин.)	Фосфор сахарофосфатов (гидролиз 15 мин.)	Сумма фосфора нуклеотидов и сахарофосфатов
Пшеница					
Листья.	20—25	5.71	1.54	0.13	1.67
	8—10	5.12	0.38	0.38	0.76
Стебли.	20—25	8.66	1.03	0.68	1.76
	8—10	7.33	0.43	0.16	0.59
Корни.	20—25	26.32	13.26	3.62	16.88
	8—10	16.20	1.3	2.15	3.28
Картофель					
Листья.	20—25	3.30	1.16	0.34	1.5
	10—14	3.13	0.11	1.07	1.18
Стебли.	20—25	7.12	2.08	2.2	4.28
	10—14	5.24	0.96	1.4	2.36
Корни.	20—25	10.2	24.4	14.4	38.8
	10—14	13.64	21.26	1.5	22.76

Примечание. Определения фосфора производились через 5 суток после начала воздействия низкой температурой.

и стеблях снижается содержание как нуклеотидов, так и сахарофосфатов. В листьях также наблюдалось снижение содержания нуклеотидов, однако содержание сахарофосфатов увеличилось в три раза.

Результаты данных опытов показывают, что при снижении температуры питательного раствора в корнях растений снижается содержание легкоподвижного фосфора нуклеотидов и сахарофосфатов. Исходя из данных А. Л. Курсанова и Э. И. Вискребенцевой (1960), это свидетельствует о торможении процесса первичного включения фосфора в органические соединения, а также о снижении уровня энергетического обмена в корнях, наиболее активными компонентами которого являются данные соединения. Последнее является причиной торможения процесса образования более сложных фосфорсодержащих соединений, как фосфоропротейны и нуклеиновые кислоты. Это является также причиной снижения содержания фосфора фракции нуклеопротеидов в корнях, которое наблюдалось в наших опытах у растений на охлажденной почве.

Учитывая ранее известные физиологические особенности, которые наблюдаются у растений под влиянием снижения температуры почвы, а также результаты вышеприведенных опытов, можно представить следующую картину жизнедеятельности корней в данных условиях.

В начальные фазы развития при пониженной температуре почвы в корнях растений происходит торможение процесса первичного включения фосфора в процессы обмена веществ, а именно, включение его в состав нуклеотидов и сахарофосфатов. Снижение интенсивности дыхания корней на охлажденной почве, которое наблюдали Кетчeson (1957), а также С. С. Андрейченко и З. Ф. Титова (1959) в опытах с кукурузой, дает основание предполагать, что при пониженной температуре почвы в корнях растений снижается окислительное фосфорилирование. В результате сниженной энергетической активности корней задерживается превращение продуктов фотосинтеза, притекающих из надземных органов, и последние не могут быть в полной мере использованы для образования органических кислот, а следовательно, и аминокислот — основных компонентов белковых веществ. В опытах В. П. Дадыкина и З. С. Игумновой (1956) отмечено более низкое содержание аминокислот в охлажденной пряди корней, чем в корнях этих же растений, находящихся в неохлажденном растворе. Однако Золдос (Zsoldos, 1959) наблюдал у проростков риса при охлаждении питательного раствора до 14° увеличение количества аминокислот в корнях главным образом за счет аспарагиновой, α-аминомасляной кислоты и аланина, что автор объясняет торможением процесса синтеза белковых веществ.

Возможно, оба вышеприведенные факта и не противоречат друг другу, если учесть, что при снижении температуры почвы в корнях растений уменьшается содержание белкового азота. В опытах с картофелем мы наблюдали снижение содержания белкового азота в корнях у растений на охлажденной почве. Например, содержание белкового азота в корнях картофеля при различной температуре почвы (в % на сухой вес) составило:

Фаза развития	20—25°	10—14°
Всходы	2.62	2.26
Бутонизация	2.16	1.93

Возможно, что первичный синтез аминокислот в корнях растений на охлажденной почве снижается, но количество их в корнях в некоторый период может быть и выше из-за снижения синтеза белковых веществ в самих корнях. Известно, что образование аминокислот в корнях и подача их в надземные органы происходят ритмично на протяжении суток. Для точного выяснения этого явления необходимо исследовать состав и количество аминокислот не только в корнях, но и в пасоке, выделяемой корневой системой в различные часы суток. В результате ослабленного дыхания корней и замедленного синтеза аминокислот сахара, притекающие в корни из надземных органов, мало расходуются на эти процессы и накапливаются в корнях. Более высокое содержание растворимых углеводов в корнях растений на охлажденной почве наблюдал А. И. Коровин (1959). Вследствие того что снижение температуры почвы вызывает торможение процесса первичного включения фосфора в состав богатых энергией соединений — нуклеотидов и сахарофосфатов, — в корнях этих растений тормозится и образование более сложных фосфорсодержащих веществ — фосфоропротеинов и нуклеиновых кислот. Прямым подтверждением последнего является факт более низкого содержания фосфора фракции нуклеопротеидов в корнях растений на охлажденной почве на ранних фазах развития, которое наблюдалось в наших опытах. Косвенным подтверждением этого обстоятельства может служить увеличение толщины

корней и уменьшение их ветвистости на охлажденной почве, причем утолщение корней происходит за счет сильного увеличения размеров клеток коры корня (Григорьева, 1949; Сычева, 1960). По данным Д. А. Сабина (1949), торможение процесса деления клеток происходит в результате замедленного синтеза нуклеиновых кислот. Очевидно, уменьшение ветвления корней и увеличение размера клеток коры в корнях растений на охлажденной почве объясняется замедленным синтезом нуклеиновых кислот.

Ввиду сниженного количества нуклеотидов и сахарофосфатов в корнях растений на охлажденной почве снижается и поглотительная деятельность корней, связанная с затратами энергии. В литературе известен ряд работ, свидетельствующих о снижении поступления минеральных веществ под влиянием пониженной температуры почвы.

Таким образом, корневая система у растений на охлажденной почве не может обеспечить надземные органы необходимым количеством аминокислот и других продуктов метаболизма корней. В результате этого и листьях задерживается образование жизненно важных веществ, в том числе и фосфорсодержащих. Как показали наши исследования, в листьях растений на охлажденной почве на ранних фазах развития снижается содержание нуклеопротеидов и фосфатидов.

ВЫВОДЫ

Пониженная температура почвы вызывает глубокие изменения во всех физиологических процессах растений. Одной из основных причин этих изменений являются нарушения в фосфорном обмене, которые сводятся к следующему.

1. Снижается поступление фосфора в растения. Содержание общего фосфора уменьшается почти во всех органах растения, особенно в начальные фазы развития.

2. Тормозится процесс включения фосфора в органические соединения.

а) В корнях на ранних фазах развития угнетается процесс первичного включения фосфора в органические соединения. Даже при непродолжительном воздействии пониженной температуры почвы (5 суток) в корнях растений снижается содержание нуклеотидов и сахарофосфатов.

б) В корнях в этот период значительно снижается также содержание фракции нуклеопротеидов.

в) В листьях на ранних фазах развития снижается содержание фосфатидов и в меньшей степени нуклеопротеидов и органического кислоторастворимого фосфора. В более поздний период (фаза цветения) значительно уменьшается содержание нуклеопротеидов и фосфатидов. Содержание органического кислоторастворимого фосфора в листьях в этот период увеличивается.

ЛИТЕРАТУРА

- А н д р е й ч е н к о С. С. и З. Ф. Т и т о в а. (1959). Влияние температуры в зоне корней кукурузы на интенсивность дыхания и активность ферментов. Научн. докл. высшей школы, 2.
- Б а г а е в В. Б. (1954). Изменение содержания фосфора в корневых системах в зависимости от возраста и условий питания. ДАН СССР, 44, 1.
- Б а р а н о в а М. П. (1957). Фосфорный обмен у озимой пшеницы и озимой ржи и система удобрений. Зап. Воронежск. с.-х. инст., 27, 2.
- Г р и г о р ь е в а В. Г. (1949). Об анатомическом строении первичных корней ячменя и овса, выращенных при низкой температуре. ДАН СССР, 67, 6.

- Гусейнов Р. К. (1950). Влияние фосфатного питания на содержание фосфора в растениях. Изв. АН АзССР, 9.
- Дадькин В. П. (1952). Особенности поведения растений на холодных почвах. М. Дадькин В. П. и З. С. Игумнова. (1956). О содержании свободных аминокислот в молодых растениях пшеницы при изолированном питании. Физиол. раст., 3, 5.
- Жолкевич В. Н. (1955). Причина гибели растений при низких положительных температурах. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 9.
- Кетчeson Д. (1957). Влияние температуры почвы на потребность молодых растений кукурузы в фосфоре. Сельск. хоз. за рубежом, 11.
- Колосов И. И. и С. Ф. Ухина. (1954). О роли корневой системы в усвоении минеральных веществ растениями. Физиол. раст., 1, 1.
- Коровин А. И. (1957). О влиянии пониженной температуры почвы на эффективность некоторых форм и доз минеральных удобрений. ДАН СССР, 115, 6.
- Коровин А. И. (1958). Особенности формирования урожая в условиях севера в связи с пониженными температурами. Тр. Соликамск. с.-х. опытн. станции, 2, Пермь.
- Коровин А. И. (1959). Влияние пониженной температуры почвы на растения в условиях Севера. Автореф. докт. дисс., М.—Петрозаводск.
- Курсанов А. Л. (1960). Взаимосвязь физиологических процессов в растениях. Тимирязевские чтения, 20.
- Курсанов А. Л. и Э. И. Выскребенцева. (1960). Первичное включение фосфата в метаболизм корней. Физиол. раст., 7, 3.
- Мешкова Н. П. и Н. В. Алексахина. (1954). Раздельное определение кислоторастворимых фосфорных соединений. Успехи биол. химии, 2.
- Попов П. С. (1959). Динамика накопления фосфорных соединений в подсолнечнике в процессе созревания. Докл. ВАСХНИЛ, 7.
- Пробстинг Э. (1957). Влияние температуры почвы на минеральное питание земляники. Сельск. хоз. за рубежом, 7.
- Сабинин Д. А. (1949). О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. М.
- Соколов А. В. (1940). Методика фракционного определения фосфоросодержащих соединений. Химизация соц. земледел. 10.
- Сычева З. Ф. (1960). Влияние пониженной температуры почвы на анатомическое строение всасывающих корней. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 28.
- Сычева З. Ф. и З. А. Быстрова. (1960). Влияние температуры почвы на усвоение растениями фосфора. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 28.
- Штраусберг Д. В. (1960). Питание растений при пониженных температурах среды. Автореф. канд. дисс., М.
- Щеглова В. Ф. и Л. Л. Рачков. (1958). Интенсивность поглощения фосфора и превращение его в различные органические формы при некорневом питании растений. В сб.: Физиол. раст., агрохимия, почвоведение (Тр. Всес. научн.-техн. конф. по прим. радиоакт. и стаб. изотопов и излуч. в народн. хоз. и в науке). М.
- Bourdet A. et J. Hergard. (1959). Évolution des constituants phosphorés du grain de blé au cours de la maturation-acides nucléiques et synthèse protéique. Ann. Inst. hat. rech. agronomy A-bis, 1, 1.
- Zsoldos F. (1959). Changes in the free aminoacids of rice seedlings induced by low temperature and H₂S. Current Sci., 38, 3.