

УДК 581.1

ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ДЕФИЦИТ ФОСФОРА

В.В. ШВАРТАУ, Б.И. ГУЛЯЕВ, А.Б. КАРЛОВА

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17*

Обзор посвящен изучению особенностей усвоения фосфора из почвы растениями и повышения эффективности использования поглощенного элемента в процессах метаболизма. Рассмотрены морфологические, физиологические, биохимические, молекулярные и генетические адаптационные изменения растений в ответ на дефицит фосфора. Определены перспективы развития диагностики фосфорного статуса посевов и создания новых сортов сельскохозяйственных растений с высоким индексом урожайности в условиях фосфорного дефицита.

Ключевые слова: фосфор, растения, адаптация, гомеостаз.

Дефицит фосфора: глобальная проблема. Фосфор, являясь компонентом ключевых молекул — нуклеиновых кислот, фосфолипидов, АТФ, связан со всеми системами преобразования энергии в живой клетке. Он принимает участие в контроле и регуляции главных ферментативных реакций и метаболических путей как на уровне растительных клеток, так и на организменном. Во многих типах почв фосфор находится в слабодоступных минеральной и органической формах [1, 3—9, 18, 39]. Его концентрация в почвенном растворе обычно низкая (от 2 до 10 мкМ) [4, 9, 39, 40], потому он является одним из наиболее труднодоступных почвенных макроэлементов, что часто ограничивает урожайность растений [56]. Таким образом, для получения высоких урожаев требуется внесение фосфорных удобрений. При интенсивной разработке месторождения фосфоритов могут истощиться приблизительно за 60—90 лет [44, 46]. Поэтому задача оптимизации фосфорного питания очень актуальна, ее решение видится как в увеличении доступности фосфора, так и в повышении эффективности его использования растениями, что связано с фундаментальными исследованиями физиолого-биохимических и генетических аспектов регуляции фосфорного питания [25].

Адаптация растений к извлечению и усвоению труднодоступного фосфора из почвы. В процессе эволюции у растений сформировался целый ряд адаптивных признаков и свойств, способствующих извлечению труднодоступного фосфора из почвы и повышающих эффективность использования поглощенного растением фосфора в процессах метаболизма клеток. За последние десятилетия появились обстоятельные обзорные статьи, посвященные различным аспектам реакции высших растений на недостаток фосфора: модификации корневой системы; формированию протеоидных корней; выделению корнями в ризосферу органических кислот; биохимическим изменениям в растениях при недостатке фосфора [18, 19, 23—27, 39—44, 47, 55, 59]. Освещены также вопросы экспрес-

сии генов при дефиците фосфора, подходы к генетическому анализу механизмов, определяющих эффективность усвоения фосфора и его гомеостаза в растении; механизмы поглощения неорганического фосфора (P_i) растениями, идентифицированы транспортеры (переносчики) P_i .

В ответ на дефицит фосфора на разных уровнях организации растительных организмов происходят многочисленные согласованные изменения, а именно:

- *морфологические*: увеличение соотношения корня/побег, изменение морфологии и архитектоники корней, повышение пролиферации корневых волосков и их удлинение, образование протеоидных корней, интенсификация развития микоризы и т.д.;

- *физиологические*: увеличение поглощения и уменьшение выделения фосфора корнями, мобилизация фосфора из вакуолей в цитоплазму, оптимизация распределения фосфора в донорно-акцепторной системе растения, выделение корнями органических кислот, ферментов — фосфатаз и РНКаз, изменения в процессах дыхания, фотосинтеза, фиксации азота и т.д.;

- *биохимические*: активация ферментов, связанных с фосфорным метаболизмом, усиление образования фосфатаз, РНКаз и органических кислот, изменения в фосфорилировании белков, усиление накопления антоцианов;

- *молекулярные*: активация генов РНКаз, фосфатаз, Са-АТФаз, запасных белков и т.д.;

- *генетические*: модификация экспрессии генов для повышения эффективности поглощения фосфора растениями; активируемые при дефиците фосфора гены могут быть отнесены к быстро реагирующим на дефицит фосфора и медленно реагирующим; последние определяют морфологию, физиологию и метаболизм растений при длительном дефиците фосфора.

Фосфор в почве. Главными источниками минерального фосфора для растений в нейтральных и щелочных почвах являются ионы фосфорной кислоты — гидро- и дигидрофосфаты (HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$), причем при pH почвы 7,2 они находятся в соотношении 1:1, при pH < 6 — только в форме $H_2PO_4^-$, при pH > 8 — лишь HPO_4^{2-} . Легче всего растения усваивают хорошо растворимые в воде соли одновалентного металла калия (K_3PO_4 , K_2HPO_4 , KH_2PO_4), а также двухзамещенную соль $CaHPO_4$. Однако в кислых почвах ионы ортофосфорной кислоты образуют нерастворимые, слабодоступные для растений соединения с катионами кальция (трехзамещенные соли $Ca_3(PO_4)_2$), железа и алюминия. Основное количество фосфатов находится в слое почвы 25 см [5, 9, 39].

Органические фосфаты в виде фитиновой кислоты, нуклеиновых кислот, фосфатидов, сахарофосфатов содержатся в основном в гумусе в количестве 1,78—2,45 % в лесостепных почвах, от 0,7 % в подзолистых и до 1,6 % в черноземах. Они слабодоступны для растений, так как при микробиологическом разложении этих соединений связываются микрофлорой, масса которой в гумусе колеблется от 1 до 3 %: этот пул фосфора при размножении микроорганизмов переходит к их новым колониям и лишь около 4 % общего его содержания высвобождается при отмирании микроорганизмов. Затрудняет усвоение фосфора растениями также очень низкая скорость его диффузии в почве — от 10^{-12} до 10^{-15} м/с, вследствие чего прикорневая зона растений быстро истощается [1, 3, 5, 9].

Фосфор в растении. Растения способны усваивать ортофосфат при его концентрации в почве всего 0,01—0,03 %, а при концентрации 5 мг/л возможно его выделение через корни. Большая часть поглощенного растениями фосфора попадает в ксилему в виде неорганического фосфора, который быстро переходит во флоэму. Установлено, что скорость поступления фосфора в растение в 100 раз превышает скорость его диффузии в воде. Показано, что после погружения корней растения в раствор с меченым фосфором метка ^{32}P уже через несколько минут появляется в верхних листьях, а через 3—5 мин до 70 % его количества обнаруживается в составе ДНК, РНК, фосфолипидов, органических кислот и фосфорных эфиров, которые составляют главные пулы фосфора в растении [40]. В зависимости от уровня фосфорного питания содержание этого элемента в тканях растений варьирует в пределах 2—40 мМ или 0,05—1 % в расчете на сухое вещество [5].

Среди фосфорсодержащих органических соединений в вегетативных и запасающих органах, а также в семенах основным запасным веществом является фитиновая кислота (ФК) — $\text{C}_6\text{H}_{18}\text{O}_{24}\text{P}_6$. ФК содержится и в почве в основном в виде Р-эфира. Содержание P_2O_5 в ФК составляет 21,5 %. С участием фермента фитазы ФК легко гидролизуется с высвобождением фосфорной кислоты [18].

Взаимосвязь поглощения азота и фосфора в питании растений. Существует взаимосвязь между содержанием азота и фосфора в органическом веществе вегетативных органов растений: соотношение Р/Н не бывает ниже 0,04 г/г и редко превышает 0,15 г/г. В белках и нуклеиновых кислотах оно составляет около 0,055 г/г. По этой причине механизмы, определяющие эффективность поглощения растениями азота и фосфора, взаимосвязаны: при плохой обеспеченности растений азотом поглощение фосфора сокращается, и наоборот [9, 23]. Ухудшение усвоения азота при недостатке фосфора связано с торможением синтеза органических кислот в растении, что приводит к снижению ассимиляции аммиачного азота в корнях. При недостатке азота потребность растений в фосфоре снижается из-за ослабления процессов синтеза фосфорсодержащих органических соединений в клетках. У бобовых растений при плохой обеспеченности фосфором происходит угнетение процессов фиксации молекулярного азота. Показано также, что фосфор играет важную роль в предотвращении токсичного действия на растения ионов алюминия в кислых почвах [29]. Дефицит фосфора в кислых почвах часто связан с токсичностью алюминия и марганца, особенно если $\text{pH} < 5,4$ [10, 39]. Ионы алюминия и железа, преобладающие в кислых почвах, взаимодействуют с фосфором, вследствие чего он становится недоступным для растений. Отметим, что кислые почвы распространены повсеместно и занимают в мире около 30 % сельскохозяйственных земель [39].

Модификация корневых систем. Основная часть фосфора поступает в растения из почвы через корневые волоски. При дефиците фосфора происходит активация генов, отвечающих за поглощение и транспорт фосфора в растении, возрастают количество и длина корневых волосков, что особенно характерно для бобовых растений, например люпина белого (*Lupinus albus* L.). Люпин белый имеет хорошо развитую корневую систему с избытком корневых волосков длиной 0,7 мм — до 50 штук на 1 мм² корня, что увеличивает поглощающую поверхность корневой сис-

темы в 100 раз. При этом последняя выделяет значительные количества органических кислот и кислых фосфатаз.

Важную роль в усилении поглощения фосфора корнями играет наблюдающийся у 80 % видов растений суши симбиоз с грибом (микориза). Различают арбускулярную, экто- и эрикоидную микоризы [7, 39, 51]. Гифы микоризного гриба извлекают фосфор из нерастворимых почвенных солей, причем их длина достигает 10—40 мм, они имеют большую площадь поверхности и пронизывают корень растения-симбионта от 1 до 20 раз на 1 мм². Для оценки вклада симбиоза в питание растений клонируют гены фосфорных транспортеров из микоризных грибов [39].

Выделение органических кислот и фосфатаз. Органические кислоты, секретлируемые корнями, являются важным средством, способствующим высвобождению фосфора из фосфатов кальция, железа и алюминия посредством хелатирования металлов. Они выделяются в зоне 1—2 см от кончика корня. Усиление их выделения коррелирует с повышением активностей ФЕП-карбоксилазы, цитратсинтазы и малатдегидрогеназы. Кроме секретирования органических кислот у люпина при дефиците фосфора в 20 раз возрастает образование фосфатаз, поэтому протеоидные корни обеспечивают адаптацию этих растений к условиям дефицита фосфора и отличаются большой специфичностью по отношению к поглощению труднодоступного фосфора [39]. По результатам проведенного в условиях вегетационного опыта первичного скрининга, среди 75 генотипов озимой пшеницы отечественной селекции выявлено 20 сортов с высокой способностью адаптироваться к дефициту фосфорного питания. Показано, что у растений этих сортов в условиях дефицита фосфора увеличиваются количество и длина боковых корней, а также содержание в корневых выделениях кислых фосфатаз и органических кислот [6].

Двудольные растения активнее, чем однодольные выделяют в ризосферу органические кислоты, повышая растворимость фосфора в почве при его недостатке. Такие растения, как капуста, белый люпин, голубиный горох очень эффективно мобилизуют фосфор из почвы. Высокой способностью извлечения фосфора из почвы обладают также картофель, сахарная свекла и клевер, относительно высокой — кукуруза, рожь, низкой — пшеница, овес, очень низкой — ячмень [39].

В условиях фосфорного дефицита в корневых выделениях содержится большое количество различных органических кислот. Известно, что в их состав входят яблочная и лимонная кислоты, в ризосфере находят и другие соединения с выраженными хелатирующими свойствами. Например, фенольные соединения, такие как *p*-гидроксibenзилтартаровая кислота и 2-(3,5-дигидроксибензил-1)-5,6-дигидроксибензофулон, которые способствуют высвобождению фосфора из соединений с железом и делают доступным его для растений [39]. Корневые выделения одно- и двудольных растений специфичны и отличаются по своему составу. Например, однодольные растения в условиях дефицита элементов питания выделяют в ризосферу фитосидерофоры класса мугеиновой кислоты и ее производных [24, 29, 33, 47]. Универсальную роль в повышении усвоения фосфора играют фосфатазы, катализирующие гидролиз эфиров и ангидридов фосфорной кислоты. Секреция гидролаз фосфомоноэфиров, фосфодиэфиров и трифосфомоноэфиров, ферментов, действующих на фосфорилсодержащие ангидриды и P—N-связи, зависит от наличия и доступности питательных элементов в ризосфере [9]. Так, при

дефиците фосфора в тканях их активность может возрасть в 20 раз [5, 9]. Следует отметить, что современные сорта озимой пшеницы (Смуглянка, Колумбия) характеризуются высокими уровнями фосфатазной активности корневой системы [12].

Перенос фосфата через плазмалемму и тонопласт. В оптимальных условиях происходит энергозависимый транспорт фосфора из почвы в растение через плазмалемму, необходимость которого обусловлена относительно высокой концентрацией фосфата в цитоплазме и характерным для растительных клеток отрицательным мембранным потенциалом. Эта энергозависимость выявлена с помощью ингибиторного анализа. Точный механизм мембранного транспорта фосфора до сих пор неизвестен, но наиболее вероятен его совместный транспорт с одним или большим количеством протонов. Это подтверждается тем, что добавление фосфата в среду корней, испытывающих дефицит фосфора, вызывает деполяризацию плазмалеммы и подкисление цитоплазмы [39, 56]. Деполяризация указывает, что фосфат проникает в клетки корня не просто в виде H_2PO_4^- или HPO_4^{2-} , поскольку обе эти формы вызывают гиперполяризацию мембраны. По-видимому, фосфат переносится совместно с катионами. Котранспорт при стехиометрии больше, чем $\text{K}^+/\text{H}_2\text{PO}_4^-$ или $2\text{K}^+/\text{HPO}_4^{2-}$ должен вызывать поглощение положительного заряда и приводить к наблюдающейся деполяризации мембраны. Подкисление цитоплазмы, связанное с транспортом фосфата, предполагает, что катионом является H^+ . Кроме того, наблюдается активация мембранной H^+ -АТФазы, которая поддерживает цитоплазматический рН и обеспечивает протондвижущую силу, управляя поглощением фосфатов [39].

Для поддержания фосфорного гомеостаза в клетке также необходимо учитывать роль вакуоли, которая является как донором, так и акцептором фосфора в растительной клетке. Поскольку мембранный потенциал вакуоли в нормальных условиях обычно положительный по отношению к цитоплазме, фосфор перемещается в вакуоль без энергозатрат. В растениях, адаптированных к высоким концентрациям фосфора, транспорт фосфата (P_i) прекращается из-за электрохимического равновесия тонопласта. Исследованы некоторые стадии тонопластного транспорта, в которых P_i поглощался вакуолями, изолированными из Р-достаточных листьев ячменя, где прослеживалась почти линейная концентрационная зависимость, возрастающая до 20 мМ и не зависящая от содержания АТФ [33].

Однако в вакуолях, изолированных из P_i -дефицитных клеток, скорость поглощения фосфатов обычно значительно выше и зависит от содержания АТФ, хотя P_i в вакуолях накапливается путем пассивного переноса. Это подтверждается подавлением или активизацией вторичных транспортеров в тонопласте в ответ на недостаток фосфора. Многочисленными исследованиями показано, что в плазмалемме и тонопласте функционируют различные переносчики неорганического фосфора [39].

Поддержание гомеостаза фосфора в растении. Поскольку фосфор — один из ключевых метаболитов, то наличие определенных минимальных его концентраций в цитозоле является критическим для нормального функционирования растительного метаболизма [30]. Несмотря на значительные колебания ионного состава почвы, растения поддерживают концентрацию ионов в цитоплазме на постоянном уровне. В поддержании фосфорного гомеостаза задействованы все уровни растительной организации. Растения имеют как минимум два различных сигнальных меха-

низма для его поддержания: один действует на клеточном уровне, другой — на организменном, начиная с корневых волосков и заканчивая побегом. На клеточном уровне первоочередным механизмом поддержания гомеостаза является регулирование вакуолярного содержимого, а также перемещение через плазматическую мембрану. В условиях достаточного обеспечения фосфором большинство клеточного фосфора (85—95 %) обычно находится в вакуолях, а в цитоплазме его концентрация поддерживается постоянной вследствие диффузии из вакуолей через тонопласт. При дефиците фосфора его концентрация в вакуолях может падать почти до нуля. Изменения вакуолярного и цитоплазматического уровней фосфора возможно служат сигналом, который активизируется фосфорным голоданием. Ответные реакции координируются на уровне целого растения и отличаются высокой комплексностью [39].

Так, при недостатке фосфора снижается интенсивность фотосинтеза и различных обменных реакций. Это, в свою очередь, косвенно сказывается на азотном обмене в растениях [4, 9]. При дефиците фосфора возникают альтернативные пути гликолиза и митохондриального электронного транспорта, обходящие пулы аденилатов и P_i [29]. В этих условиях также запускается цепь реакций, результатом которых является индукция выделения клетками корня кислых фосфатаз [10].

Распределение фосфора в растении при его дефиците как в донорно-акцепторной системе происходит в соответствии с приоритетностью распределения ассимилятов на рост отдельных тканей и органов. В период вегетативного роста по степени приоритетности первое место занимают меристематические ткани. Активно пролиферирующие меристематические ткани листьев и корней ассимилируют от 100 до 1000 раз больше фосфора, чем ткани, уже закончившие рост, которые с началом отмирания сами становятся источниками фосфора. После завершения процессов вегетативного роста и с началом отмирания вегетативных органов (у растений с детерминированным типом роста, к которым относятся некоторые однолетние виды) основными потребителями фосфора становятся репродуктивные и запасующие органы. В связи с этим однолетние виды основное количество фосфора из почвы усваивают в период роста вегетативных органов: кукуруза при формировании от 25 до 75 % конечной массы значительную часть необходимого ей фосфора усваивает до фазы выметывания метелки; сахарная свекла как двухлетний вид в первый год вегетации весь фосфор до середины сентября накапливает в ботве, а к середине октября около 55 % его количества перераспределяется в корнеплод. Содержание фосфора в семенах различных видов сельскохозяйственных культур значительно выше (в период полной спелости — в 4—10 раз), чем в соломе [5, 9].

В процессе созревания семян происходит синтез ФК. На начальных этапах развития растений запасы ФК служат источником фосфора до полноценной функциональной активности корневой системы [18].

Регулирующую роль в фосфорном метаболизме играют фитогормоны, они перераспределяют его в различные органы [33, 34].

Многочисленными исследованиями показано влияние недостатка фосфора на фотосинтетический метаболизм углерода в листьях растений и ростовые процессы. Результаты изучения влияния недостатка фосфора на фотосинтез листьев сахарной свеклы и фотосинтетический метаболизм углерода в них демонстрируют различное действие на эти процессы кратковременной и длительной экспозиции в условиях дефицита

фосфора [41—43]. В первом случае уменьшается экспорт триозофосфатов из хлоропластов в цитозоль, осуществляемый с помощью фосфорных переносчиков (транспортеров), что приводит к накоплению крахмала и снижению интенсивности фотосинтеза (ИФ). В случае длительного недостатка этого элемента вследствие адаптации растений к усвоению труднодоступного фосфора ИФ поддерживается на более высоком уровне. При этом усиливается синтез соединений, не содержащих фосфор (крахмала, сукцината, полисахаридов клеточных стенок), повышается активность фосфатаз, снижается содержание сахарофосфатов, аденилатов. В опытах *in vivo* показано, что снижение ИФ при недостатке фосфора связано в основном с уменьшением скорости регенерации РБФ, а не со снабжением цикла Кальвина АТФ и НАДФН. Распределение углерода при недостатке фосфора определяется относительным повышением активности ферментов, связанных с синтезом крахмала и сукцината.

В опытах с сахарной свеклой [26] изучено действие разных концентраций фосфора на процессы роста, фотосинтеза и распределения углерода. При повышении концентрации фосфора в субстрате от низкой до высокой (от 0,05 до 1,0 мМ) содержание фосфора в листьях за 72 ч возросло в 6 раз, интенсивность фотосинтеза повышалась до уровня контроля за 4—6 ч вследствие увеличения содержания в хлоропластах РБФ. При дефиците фосфора удельная масса листьев (УМЛ) была гораздо выше, чем в контроле (67 против 44 г/м²), а через 7 сут — ниже (45 против 51 г/м²). При малой начальной площади листьев растений, выросших в условиях дефицита фосфора, после снятия фосфорного стресса этот показатель даже спустя 10 сут оставался вдвое ниже, чем в контроле. Также более низкими оставались масса побегов, отношение массы побега к массе корней, массы листьев и черешков, масса корнеплода, прирост которого начинался лишь через 7 сут после снятия фосфорного стресса. Особенно сильное последствие недостаток фосфора оказывал на рост черешков: через 10 сут после повышения уровня фосфора соотношение масс сухого вещества черешков и листовых пластинок составляло в опыте всего 0,27, тогда как у контрольных растений — 0,55. Интенсивность фотосинтеза в контроле в период проведения опыта достигала 14,4 мкмоль/(м² · с), при дефиците фосфора до снятия фосфорного стресса — 10,8, через 6 сут после снятия стресса — 12 мкмоль/(м² · с). В этом опыте в начальный период в листьях было гораздо ниже содержание сахарофосфатов (РБФ, ФГК, триозофосфатов и т.д.), а также АТФ, НАДФ/НАДФН, но гораздо выше содержание крахмала.

В опытах с кукурузой [54], которую выращивали в питательном растворе, содержащем 0,001 и 0,5 мМ NH₄H₂PO₄, на 24-е сутки роста масса сырого вещества побегов при дефиците фосфора была на 40 % ниже, чем в контроле. Дефицит фосфора на 13—24-е сутки культивирования практически не повлиял на УМЛ и содержание в них растворимого белка, а содержание хлорофилла на 19-е сутки снизилось на 15 %. На 21-е сутки содержание фосфора в листьях уменьшилось на 77 %, а интенсивность фотосинтеза — на 68 %. Авторы пришли к выводу, что для поддержания интенсивности фотосинтеза на максимальном уровне минимальное содержание фосфора в листьях должно составлять 0,6 ммоль/м², поскольку ниже этого уровня интенсивность фотосинтеза резко падает. Показано также ослабление синтеза крахмала в листьях днем и его усиление ночью. При сравнении приведенных результатов с данными, полученными в опытах с растениями сахарной свеклы, выяв-

лены различия в реакции этих видов растений на дефицит фосфора: 1) у сахарной свеклы резко возрастает УМЛ, у кукурузы этот показатель практически не изменяется; 2) у сахарной свеклы в дневные часы синтез крахмала резко возрастает, у кукурузы — снижается. Это можно объяснить различиями в механизме усвоения CO_2 .

Изучали также роль устьичной и мезофилльной проводимости в снижении фотосинтеза листьев пшеницы, кукурузы и подсолнечника при фосфорном стрессе [18]. В этом опыте содержание PO_4^{3-} в питательной среде варьировало от 0,05 до 10 моль/м³. При дефиците фосфора фотосинтез лимитировался сопротивлением мезофилла. Показано, что при дефиците фосфора уменьшаются размеры клеток листьев. При этом содержание хлорофилла снижалось только в листьях подсолнечника и кукурузы, а общее содержание растворимых белков в листьях падало у всех трех видов растений. При дефиците фосфора у подсолнечника уменьшалась высота растений на 52 %, площадь листьев — на 95, масса сухого вещества надземной части — на 93 %. У кукурузы значения этих показателей составляли соответственно 57, 89 и 90 %, у пшеницы — 53, 91 и 93 %. Таким образом, по реакции показателей роста вегетативных органов растений на недостаток фосфора эти виды отличаются незначительно.

Пути повышения эффективности фосфорного питания растений. Можно выделить несколько различных подходов к решению вопроса оптимизации фосфорного питания растений. К классическим агрохимическим методам, основной целью которых является повышение концентрации доступного фосфора на уровне поглощающего органа, относятся:

- обработка семян доступными формами фосфора и соединениями, повышающими эффективность поглощения фосфора растениями (производные цикла синтеза никотинамида и др.);
- внекорневая обработка удобрениями, содержащими водорастворимый фосфор;
- локальное внесение фосфорных удобрений.

В настоящее время разрабатываются такие перспективные методы, как предпосевная обработка семян препаратами микоризных грибов, фосфатмобилизирующих бактерий, комплексными бактериальными препаратами.

Предпосевная обработка семян сахарной свеклы препаратом полимиксобактерин обеспечила повышение урожая корнеплодов на 6,0 т/га при урожае в контроле 47 т/га. Предпосевная обработка семян озимой пшеницы этим же препаратом на участке без внесения удобрений привела к повышению урожая зерна на 5,2 ц/га (в контроле — 35,3 ц/га), на участке с внесением удобрений в дозе $\text{N}_{75}\text{P}_{75}\text{K}_{75}$ прибавка урожая составила 9,5 ц/га (в контроле — 57,8 ц/га) [11].

Улучшению фосфорного режима почв может способствовать также выращивание сидератов из двудольных растений, прежде всего бобовых и крестоцветных, способных эффективно усваивать фосфор из почвы.

Особенности генетического контроля фосфорного питания растений. Системы генной регуляции, контролирующие физиолого-биохимические процессы, при недостатке фосфора вероятно являются общими в ответе растения на стрессовые воздействия. Изучена избирательная экспрессия генов в растениях в ответ на дефицит фосфора [2, 10, 13, 29, 56, 57]. Изменения экспрессии, по-видимому, определяются генами или их

регуляторными каскадами, координирующими факторы транскрипции. Отдельные из них идентифицированы. Они связываются с определенными *cis*-регуляторными элементами [25, 59—61], находящимися в промоторах генов, экспрессия которых меняется в ответ на недостаток фосфора.

В адаптации растений к недостатку фосфора принимает участие около 100 генов [39]. Активируемые при дефиците фосфора гены могут быть отнесены к «ранним» — быстро реагирующим на недостаток элемента, и к «поздним» — определяющим действие на морфологию, физиологию и метаболизм растений при длительном дефиците фосфора [25].

Координированные изменения концентрации продуктов генов, экспрессируемых при колебаниях концентрации фосфора, по-видимому, влияют на структуру корней при дефиците элемента и на экспрессию не связанных непосредственно с дефицитом генов [16, 22, 44, 46, 57, 59—61]. Увеличение размера корневых систем, позволяющее растениям охватывать большие объемы почвы, обусловлено экспрессией генов подсемейства *Pht 1*, кодирующих белки транспорта фосфора, выделения ферментов и органических кислот в ризосферу. Идентификация факторов транскрипции, регуляторных сигнальных каскадов и генов, участвующих в реакции растения на дефицит фосфора, может способствовать определению генотипов с более эффективным использованием фосфора. Однако, поскольку многие исследования экспрессии генов выполняются на растениях, произрастающих в лабораторных условиях, выводы этих исследований нуждаются в подтверждении в полевых условиях. Кроме того, многие генно-инженерные подходы к совершенствованию культур не всегда безупречны. Например, экспрессия конститутивных генов, усиливающих эффективность усвоения, может быть действенной при дефиците фосфора, но недостаточной в других условиях. Получение растений с улучшенной усвояемостью фосфора и молекулярная диагностика дефицита фосфора требуют дальнейших исследований, хотя последовательность генов для арабидопсиса и некоторых других видов в настоящее время установлена и может быть использована для формирования транскрипционного профайла реакции растений на недостаток фосфора как в контролируемых, так и в полевых условиях. Применение этих методов в конечном итоге может способствовать снижению вносимых доз фосфорных удобрений.

Различия в поглощении фосфора разными сортами риса оказались весьма значительными и колебались в пределах 0,6—12,6 мг Р/растение [59]. Селекцией получены сорта риса, содержащие гены, отвечающие за устойчивость к дефициту фосфора. Такие инбредные линии превосходили традиционный сорт *Nipponbare* по поглощению Р на 170 и по зерновой продуктивности — на 250 %. Вариации генотипов, устойчивых к дефициту фосфора, могут быть успешно использованы для создания улучшенных сортов риса. Благодаря сочетанию значительной поглощающей способности доноров сорта *Kasalath* с высоким индексом урожайности для современных сортов стало возможным более чем трехкратное увеличение зерновой продуктивности в условиях дефицита фосфора. Аналогичные исследования проводятся и с пшеницей [38].

В литературе подчеркивается необходимость создания высокопродуктивных сортов с наибольшей эффективностью использования фосфора (ЭИФ) на формирование урожая и наиболее точных методов про-

верки фосфорного статуса посевов [10, 38, 46]. Заинтересованность в улучшении ЭИФ посевов стимулировала исследования в области идентификации генов и сигнальных каскадов, обеспечивающих ответ растения на недостаток фосфора. В итоге стало возможным создание каталога генетических реакций растений на дефицит фосфора. Условно их можно разделить на две группы: первая — гены, экспрессия которых регулируется недостатком фосфора; они включают различные факторы транскрипции, предположительно координирующие ответ растений на дефицит фосфора; вторая — гены, вовлеченные в процесс потребления и экономии фосфора тканями. Некоторые *цис*-регуляторные элементы были идентифицированы в промоторах этих генов. Предполагается, что их экспрессия может быть скоординирована фосфорным статусом. Таким образом, существует возможность создания сортов с улучшенной ЭИФ, а также методов оценки содержания фосфора в почве с использованием соответствующих индикаторных растений с повышенной чувствительностью к недостатку фосфора в субстрате. Это будет способствовать уменьшению расходов на производство фосфорных удобрений, повышению эффективности их применения, снижению загрязнения окружающей среды.

Таким образом, фосфор ограничивает урожайность культурных растений и является невозобновляемым элементом, поэтому проблема повышения эффективности фосфорного питания актуальна. Как ключевой компонент различных биомолекул этот элемент принимает участие в контроле и регуляции главных ферментативных реакций и метаболических путей. У растений имеются различные адаптационные механизмы в ответ на недостаток фосфора на разных уровнях организации: изменения в морфологии, физиологические, биохимические, молекулярные и генетические изменения, задействованные в повышении эффективности усвоения фосфора. Наряду с агрохимическими, физиолого-биохимические и генетические исследования фосфорного метаболизма являются основой решения проблем фосфорного питания растений и обуславливают повышение урожайности сельскохозяйственных культур.

1. Барбер С.А. Биологическая доступность питательных веществ в почве. — М.: Агропромиздат, 1988. — 376 с.
2. Гамзикова О.И. Генетические аспекты эдафической адаптивности пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. — 1992. — 24, № 5. — 419 с.
3. Гинзбург К.Е. Фосфор основных типов почв СССР. — М.: Наука, 1981. — 244 с.
4. Гриффит Э., Битон А., Спенсер Дж., Митчелл Д. Фосфор в окружающей среде. — М.: Мир, 1977. — 218 с.
5. Гуляев Б.И., Патыка В.Ф. Фосфор как энергетическая основа процессов фотосинтеза, роста и развития растений // Агроекол. журн. — 2004. — № 2. — С. 3—9.
6. Давидова О.Є., Моргуєн В.В., Аксилєнко М.Д. та ін. Виявлення генотипів озимої пшениці з високою здатністю адаптування до дефіциту фосфорного живлення // Физиология и биохимия культ. растений. — 2006. — 38, № 6. — С. 474—482.
7. Муромцев Г.С., Маришунова Г.Н. Почвенная микрофлора и фосфорное питание // Успехи микробиологии. — 1985. — 28, № 4. — С. 174—198.
8. Оканенко А.С., Берштейн Б.Й. Калий, фотосинтез и фосфорный метаболизм у сахарной свеклы. — Киев: Наук. думка, 1969. — 211 с.
9. Петербургский А.В. Агрохимия и физиология питания растений. — М.: Россельхозиздат, 1981. — 198 с.
10. Применение физиологии в селекции пшеницы: Пер. с англ. / Под ред. М.П. Рейнолдса и др. — Киев: Логос, 2007. — 492 с.
11. Токмакова Л. Мікробні препарати на основі фосфатмобілізуєчих бактерій у землеробстві // Пропозиція. — 2006. — № 9. — С. 69—70.

12. Швартау В.В., Стахів М.П. Вплив ортофосфату на активність кислих фосфатаз коренів проростків озимої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. — 2007. — **39**, № 3. — 207 с.
13. Abadio J., Rao I.M. Changes in leaf status have only small effects on the photochemical apparatus of sugar beet leaves // Plant Sci. — 1987. — **50**. — P. 49–55.
14. Abel S., Tisconi C.C., Delstore C.A. Phosphate sensing in higher plants // Plant Physiol. — 2002. — **115**. — P. 2002.
15. Abelson H.H. A potential phosphate crisis // Science. — 1999. — **283**. — P. 2015.
16. Al-Ghazi Y., Muller B., Pinloche S. Temporal responses of *Arabidopsis* root architecture to phosphate starvation: evidence for the involvement of auxin signaling // Plant Cell Environ. — 2003. — **26**. — P. 1053–1066.
17. Batjes N.H. A world data set of derived soil properties by FAO-UNESCO soil unit for global modeling // Soil Use Manage. — 1997. — **13**. — P. 9–19.
18. Bielesky R.I. Phosphate pools, phosphate transport, and availability // Annu. Rev. Plant Physiol. — 1973. — **24**. — P. 225–252.
19. Cogliatti D.H., Clarkson D.T. Physiological changes in, and phosphate uptake by potato plants during development and recovery from phosphate deficiency // Physiol. Plant. — 1983. — **58**. — P. 287–294.
20. Dietz K.-J., Foyer C. The relationship between phosphate status and photosynthesis in leaves // Planta. — 1986. — **167**. — P. 376–381.
21. Forde B., Lorenzo H. The nutritional control of root development // Plant Soil. — 2001. — **232**. — P. 51–68.
22. Franco-Zorrilla J.M., Gonza'lez E., Bustos R. et al. The transcriptional control of plant responses to phosphate limitation // J. Exp. Bot. — 2004. — **55**. — P. 285–293.
23. Gorny A.G., Sodkiewicz T. Genetic analysis of the nitrogen and phosphorus utilization efficiencies in mature spring barley plants // Plant Breed. — 2001. — **120**. — P. 129–132.
24. Graham R.D., Stangoulis J.C.R. Trace element uptake and distribution in plants // J. nutrition. — 2003. — **133** — P. 1502–1505.
25. Hammond J.P., Broadley M.R., Whitel P.J. Genetic responses to phosphorus deficiency // Annals Bot. — 2004. — **94**, N 3. — P. 323–332.
26. Jacob J., Lawlor D.W. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants // J. Exp. Bot. — 1991. — **42**. — P. 1003–1011.
27. Jones G.P.D., Blair G.J., Jessop R.S. Phosphorus efficiency in wheat — a useful selection criterion? // Field Crops Res. — 1989. — **21**. — P. 257–264.
28. Kinnersley A.M. The role of phytochelates in plant growth and productivity // Plant Grow. Regul. — 1993. — **12**. — P. 207–218.
29. Kochian L.V., Hoekenga O.A., Pineros M.A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminium tolerance and phosphorous efficiency // Annu. Rev. Plant Biol. — 2004. — **55**. — P. 459–493.
30. Lauer M.J., Blevins D., Sierzputowska-Gracz H. ³¹P-Nuclear magnetic resonance determination of phosphate compartmentation in leaves of reproductive soybeans (*Glycine max* L.) as affected by phosphate nutrition // Plant Physiol. — 1989. — **89**. — P. 1331–1336.
31. Lee R.B., Ratcliffe R.G. Subcellular distribution of inorganic phosphate, and levels of nucleoside triphosphate, in mature maize roots at low external phosphate concentrations: measurements with ³¹P NMR // J. Exp. Bot. — 1993. — **44**. — P. 587–598.
32. Leggewie G., Wilmitzer L., Riesmeier J.W. Two cDNAs from potato are able to complement a phosphate uptake-deficient yeast mutant: identification of phosphate transporters from higher plants // Plant Cell. — 1997. — **9**. — P. 381–392.
33. Lopez-Ducio J., Herra-Estrella J. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system // Plant Physiol. — 2002. — **132**. — P. 244–256.
34. Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants. — London: Acad. Press., 1995. — 889 p.
35. McArthur D.J., Knowles N.R. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the response of potato to phosphorus deficiency // Plant Physiol. — 1993. — **101**, Issue 1. — P. 147–160.
36. Mimura T. Homeostasis and transport of inorganic phosphate in plants // Plant Cell Physiol. — 1995. — **36**. — P. 1–7.
37. Muhhal U.S., Pardo J.M., Raghothama K.G. Phosphate transporters from the higher plant *Arabidopsis thaliana* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1996. — **93**. — P. 10519–10523.
38. Osborne L.D., Rengel Z. Screening cereals for genotypic variation in efficiency of phosphorus uptake and utilization // Aust. J. Agr. Res. — 2002. — **53**, N 3. — P. 295–303.
39. Raghothama K.G. Phosphorus acquisition // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1999. — **50**. — P. 665–693.

40. *Ragothama K.G.* Phosphate transport and signaling // *Curr. Opin. Plant Biol.* — 2000. — **3**. — P. 182—187.
41. *Rao M., Arulantan R., Terry N.* Leaf phosphate status, photosynthesis and carbon partitioning in sugar beet // *Plant Physiol.* — 1989. — **90**, N 3. — P. 820—826.
42. *Rao M., Terry N.* Leaf phosphate status, photosynthesis and carbon partitioning in sugar beet. I. Changes in growth, gas exchange and Calvin cycle enzymes // *Ibid.* — P. 814—819.
43. *Rao M., Terry N.* Leaf phosphate status, photosynthesis and carbon partitioning in sugar beet. IV. Changes with time following increased supply of phosphate to low-phosphate plants // *Ibid.* — 1995. — **107**, N 4. — P. 1313—1321.
44. *Romer W.* Neuere Erkenntnisse zur Phosphataufnahme von Pflanzen — Literaturbefunde // *Arch. Agr. and Soil.* — 2006. — **52**, N 1. — P. 1—17.
45. *Romer W., Schenk H.* Influence of genotype on phosphate uptake and utilization efficiencies in spring barley // *Eur. J. Agr.* — 1998. — **8**. — P. 215—224.
46. *Runge-Metzger A.* 3 Closing the cycle: obstacles to efficient P management for improved global food // *Phosphorus in the global environment: transfers, cycles and management.* — Chichester: John Wiley and Sons, 1995. — P. 27—42.
47. *Schatman D.R., Reid R.J., Ayling S.M.* Phosphorus uptake by plants from soil to cell // *Plant Physiol.* — 1998. — **116**. — P. 447—453.
48. *Schulze J., Vance C.P.* Malate plays a central role in plant nutrition // *Plant Soil.* — 2002. — **247**. — P. 133—139.
49. *Sharkey T.D., Vanderveer P.J.* Stromal phosphate concentration is low during feedback limited photosynthesis // *Plant Physiol.* — 1989. — **91**. — P. 679—684.
50. *Smith F.W., Ealing P.M., Dong B., Delhaize E.* The cloning of two *Arabidopsis* genes belonging to a phosphate transporter family // *Plant J.* — 1997. — **11**. — P. 83—92.
51. *Souchie E.L.* Phosphate solubilization and synergism between P-solubilizing and arbuscular mycorrhizal fungi // *Pesq. agropec. bras.* — 2006. — **41**. — P. 1405—1411.
55. *Stephen M.G.D., Gautam S., Plaxton W.C.* The role of acid phosphatases in plant phosphorus metabolism // *Physiol. Plant.* — 1993. — **90**, N 4. — P. 791—800.
56. *Theodorou M.E., Flaxton W.C.* Metabolic adaptation of plant respiration to nutritional phosphate deprivation // *Plant Physiol.* — 1993. — **101**. — P. 339—344.
57. *Ullrich C., Novacky A.* Extra- and intracellular pH and membrane potential changes induced by K^+ , Cl^- , $H_2PO_4^-$ and NO_3^- uptake and fusicoccin in root hairs of *Limnobium stoloniferum* // *Ibid.* — 1990. — **94**. — P. 1561—1567.
58. *Usuda H., Shimogawara W.* Phosphate deficiency in maize. I Leaf phosphate status, growth, photosynthesis and carbon partitioning // *Plant Cell Physiol.* — 1991. — **32**. — P. 497—504.
59. *Vance C.P., Uhde-Stone C., Allan D.L.* Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource // *New Phytol.* — 2003. — **157**. — P. 423—447.
60. *Wasaki J., Yonetani R., Kuroda S. et al.* Transcriptomic analysis of metabolic changes by phosphorus stress in rice plant roots // *Plant Cell Environ.* — 2003. — **26**. — P. 1515—1523.
61. *Watt M., Evans J.* Proteoid roots, physiology and development // *Plant Physiol.* — 1999. — **121**. — P. 317—323.
62. *Wissuwa M., Ae N.* Genotypic variation for tolerance to phosphorus deficiency in rice and the potential for its exploitation in rice improvement // *Plant Breed.* — 2001. — **120**. — P. 43—48.
63. *Wissuwa M.* How do plants achieve tolerance to phosphorus deficiency? Small causes with big effects // *Plant Physiol.* — 2003. — **133**. — P. 1947—1958.
64. *Wu P., Ma L., Hou X. et al.* Phosphate starvation triggers distinct alterations of genome expression in *Arabidopsis* roots and leaves // *Ibid.* — **132**. — P. 1260—1271.

Получено 12.09.2007

ОСОБЛИВОСТІ РЕАКЦІЇ РОСЛИН НА ДЕФІЦИТ ФОСФОРУ

В.В. Швартау, Б.І. Гуляєв, Г.Б. Карлова

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

Огляд присвячено вивченню особливостей засвоєння фосфору з ґрунту рослинами та підвищення ефективності використання поглинутого елемента в процесах метаболізму. Розглянуто морфологічні, фізіологічні, біохімічні, молекулярні та генетичні адаптаційні зміни рослин у відповідь на дефіцит фосфору. Визначено перспективи розвитку діагностики фосфорного статусу посівів і створення нових сортів сільськогосподарських рослин із високим індексом урожайності за умов фосфорного дефіциту.

PECULIARITIES OF PLANTS REACTION ON PHOSPHORUS DEFICIENCY

V.V. Schwartau, B.I. Gulyaev, A.B. Karlova

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

Physiological-biochemical mechanisms of plant adaptation to assimilation of difficult access phosphorus from soil with increase of phosphorus use efficiency in processes of photosynthesis, cell metabolism, and in plant ontogenesis have been reviewed. Modification of root systems and increase of absorption and decrease of excretion of phosphorus by roots, mobilization from reserve pools in vacuole to cytoplasm, phosphorus homeostasis in plant in ontogenesis, excretion of organic acids, phosphatases and RNAses by roots, the role of proteoid roots and mycorrhizes in phosphorus assimilation in adaptation of plants to phosphorus stress are discussed. In conclusion the different pathways of solution of the problem of phosphorus nutrition have been considered.

Key words: phosphorus, plants, adaptation, homeostasis.