

УДК 581.1: 633.11

## ПОГЛИНАННЯ І МЕТАБОЛІЗМ $^{32}\text{P}$ У РОСЛИНАХ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ПІСЛЯ ДІЇ ПОСУХИ І НАДМІРНОГО ЗВОЛОЖЕННЯ ЗА РІЗНОГО РІВНЯ МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ

Вайда П. В.

*Поглинання і метаболізм  $^{32}\text{P}$  у рослинах озимої пшениці після дії посухи і надмірного зволоження за різного рівня мінерального живлення. — П. В. Вайда. — У статті наведено результати досліджень поглинання й утилізації  $^{32}\text{P}$  у рослинах озимої пшениці різних екотипів за післядії посухи і перезволоження на різному фоні мінерального живлення. Показано, що післядія посухи зумовлювала значніші зміни метаболізму  $^{32}\text{P}$  у рослинах пшениці, ніж післядія перезволоження, причому більшою мірою у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177. Посухостійкий сорт пшениці Одеська 66 за умов водного дефіциту більш чутливо реагував на підвищення рівня мінерального живлення, ніж менш посухостійкий Білоцерківська 177, що супроводжувалося суттєвішою зміною динаміки неорганічного і органічного фосфору у рослинах цього сорту пшениці (Одеська 66) після дії зневоднення.*

**Ключові слова:** озима пшениця, водний дефіцит, посуха, надмірне зволоження, мінеральне живлення.

**Адреса:** Ужгородський національний університет, кафедра генетики, фізіології рослин і мікробіології, вул. Волошина, 32, Ужгород, 88000, Україна.

*The drought and water excess effects on absorption and  $^{32}\text{P}$  metabolism in wheat plants at different levels of mineral nutrition. — P. Vayda. — The results of studies of cultivar-related particularities of  $^{32}\text{P}$  consumption and metabolic utilization in winter wheat after their exposition to draught and water excess conditions at different levels of mineral nutrition are presented for plants from different ecological types. The data obtained in these studies showed that draught effects onto metabolic utilization of  $^{32}\text{P}$  in winter wheat plants were more severe in 'Bilotserkivska 177', the cultivar less tolerant to draught, and were mild in draught resistant cultivar 'Odessa 66'. The effects of draught were stronger than effects of excessive water supply and this was manifested profoundly in 'Bilotserkivska 177', the cultivar less tolerant to draught.*

**Key words:** winter wheat cultivars,  $^{32}\text{P}$  consumption, metabolism, draught, water excess, mineral nutrition.

**Address:** Uzhgorod National University, Department of Genetics, Plant Physiology and Microbiology, Voloshin str. 32, Uzhgorod, 88000, Ukraine

### Вступ

Фосфор відіграє важливу роль в процесах життєдіяльності [12] та підтриманні енергетичного статусу рослин [9, 10, 13, 19]. Встановлено, що він приймає участь в утворенні щавелевої,  $\alpha$ -кетоглутарової та інших кетокислот у циклі Кребса, які є основними акцепторами амонійного азоту [11] і вихідним матеріалом для утворення нуклеїнових кислот [8]. Виявлена важлива роль неорганічних поліфосфатів у підтриманні життєдіяльності клітин.

Фосфор оптимізує співвідношення фотосинтезу і азотного обміну з ростовими процесами, спрямовуючи потік вуглецю на синтез сахарози або крохмалю [7, 15, 20]. З'ясовано, що за тривалого фосфорного голодування посилюється накопичення крохмалю у продуктах фотосинтезу, зменшується вміст тріоз, які необхідні для синтезу сахарози, відновлення нітратів і регенерації акцептора  $\text{CO}_2$ -РБФ [2, 14, 16]. Нестача фосфору зумовлює зниження активності нітратредуктази та інтенсивності синтезу білка, що супроводжується накопиченням вільних амінокислот у листках, особливо проліну і аргініну [1, 3]. За наростаючого дефіциту фосфору порушуються регуляторні механізми і корелятивні зв'язки рослин, які контролюються

гормональною системою. Відмічено, що за лімітуючих значень фосфору, зростає водний дефіцит, який гальмує поділ і розтягнення клітин, ріст листків та кореня [6, 17] та змінює баланс/співвідношення АБК/цитокініни [4, 18].

Не зважаючи на значну кількість публікацій з даного питання, у літературі недостатньо висвітлені сортові особливості надходження й утилізації фосфору в рослинах озимої пшениці за післядії посухи та перезволоження.

Враховуючи сказане, ми вивчали процеси поглинання і метаболізації  $^{32}\text{P}$  у рослинах озимої пшениці після дії водного дефіциту і надмірного зволоження за різного рівня мінерального живлення.

### Матеріали та методи досліджень.

Поглинання та метаболізацію  $^{32}\text{P}$  вивчали у модельних дослідах у лабораторних умовах у пшаний культурі. Об'єктами досліджень були рослини озимої пшениці різних екотипів – посухостійкий сорт Одеська 66 і слабо посухостійкий Білоцерківська 177. Рослини вирощували в посудинах місткістю 3 кг за оптимальної (60% від ПВ) вологості піску. У семидобовому віці частину проростків переводили в умо-

ви недостатнього водозабезпечення (30% від ПВ), а іншу частину – заливали (120% від ПВ) і в такому режимі витримували їх протягом 5 діб. Контрольні рослини продовжували вирощувати за оптимального водозабезпечення (60% від ПВ).

По закінченні експозиції рослини виймали з піску, акуратно відмивали корені і поміщали на 12 годин у розчин  $\text{KN}_2^{32}\text{PO}_4$ . Після цього, корені, стебла і листки фіксували у 10% трихлороцтовій кислоті (ТХО). До одержаного екстракту добавляли ізобутиловий спирт і отримували двошарову емульсію, верхній (спиртовий) шар якої містив органічні, а нижній (водний розчин ТХО) – неорганічні фосфати. Радіоактивність їх визначили на рідинному сцинтиляційному лічильнику Бета-2 чи LKB – 1211 Rackbeta.

Результати досліджень оброблені статистично [5].

### Результати досліджень та їх обговорення.

Фосфорне живлення значною мірою визначає ріст і розвиток рослин, впливає на вміст білка, водний режим та нагромадження органічної речовини в їх тканинах. Поглинання, засвоєння і використання фосфору в процесі утворення вегетативної маси і формування генеративних органів пов'язане з спрямованістю азотного обміну у кореневій системі, сортовими особливостями тощо і значною мірою залежить від несприятливих факторів середовища. Тому ми дослі-

джували процеси поглинання і включення  $^{32}\text{P}$  у органічні фосфати у коренях, стеблах і листках рослин сортів озимої пшениці за післядії посухи та перезволоження залежно від рівня мінерального живлення. Встановлено, що на мінеральному фоні  $\text{N}_{90}\text{P}_{60}\text{K}_{60}$  післядії посухи зумовлювала накопичення відносно контролю  $^{32}\text{P}$ -неорганічного у коренях посухостійкого сорту Одеська 66 в 1,7 рази, у менш посухостійкого Білоцерківська 177 – в 1,3 рази (табл. 1).

При цьому, у коренях посухостійкого сорту пшениці (Одеська 66) відмічено інтенсивніше порівняно з менш посухостійким сортом (Білоцерківська 177) включення  $^{32}\text{P}$  у органічні фосфати, яке у коренях посухостійкого сорту пшениці за післядії зневоднення у двічі перевищувало показники контролю (оптимального водозабезпечення), тоді як у менш посухостійкого сорту аналогічний процес за післядії водного дефіциту відбувався у 1,2 рази повільніше, ніж за умов достатнього водозабезпечення (табл. 2).

За післядії зневоднення на мінеральному фоні  $\text{N}_{90}\text{P}_{60}\text{K}_{60}$  у сорту пшениці Одеська 66 зафіксовано інтенсивніше, ніж у сорту Білоцерківська 177, надходження  $^{32}\text{P}$  з коренів у стебла. При цьому транспорт  $^{32}\text{P}$  у стебла посухостійкого сорту посилювався відносно контролю, водночас у менш посухостійкого – уповільнювався (табл. 1).

**Таблиця 1.** Радіоактивність  $^{32}\text{P}$ -неорганічного у рослинах озимої пшениці за післядії водного дефіциту та перезволоження на фоні  $\text{N}_{90}\text{P}_{60}\text{K}_{60}$

Сорт	% ПВ	Тис. імп/100 с/г маси сирової речовини		
		Корінь	Стебло	Листок
Одеська 66	60	357,4±1,0	139,8±1,0	206,2±1,6
	30	622,5±1,5	182,6±3,8	243,0±1,3
	120	528,4±1,0	156,3±1,5	150,4±0,3
Білоцерківська 177	60	342,4±1,1	125,6±3,4	304,7±9,0
	30	445,8±3,8	89,6±2,5	129,6±1,6
	120	450,2±7,4	210,1±0,5	299,0±2,1

**Таблиця 2.** Радіоактивність  $^{32}\text{P}$ -органічного у рослинах озимої пшениці за післядії водного дефіциту та перезволоження на фоні  $\text{N}_{90}\text{P}_{60}\text{K}_{60}$

Сорт	% ПВ	Тис. імп/100 с/г маси сирової речовини		
		Корінь	Стебло	Листок
Одеська 66	60	12,0±0,6	15,6±0,9	11,0±1,9
	30	25,0±0,6	22,2±1,8	23,8±0,2
	120	48,8±1,5	19,0±1,5	12,0±1,0
Білоцерківська 177	60	25,4±1,4	14,6±1,7	14,8±0,8
	30	20,6±1,0	12,3±0,2	11,3±0,8
	120	42,4±0,9	20,5±1,5	13,2±0,1

За даних умов дослід (післядії водного дефіциту на фоні  $\text{N}_{90}\text{P}_{60}\text{K}_{60}$ ) у стеблах посухостійкого сорту Одеська 66 виявлено у 1,8 разів інтенсивніше включення  $^{32}\text{P}$  в органічні фосфати, ніж у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177. Характерно, що утворення мічених органічних фосфатів у стеблах посухостійкого сорту за післядії зневоднення відбувалося швидше, ніж за умов оптимального водозабезпечення, тоді як у стеблах менш посухостійкого сорту післядії водного дефіциту на фоні  $\text{N}_{90}\text{P}_{60}\text{K}_{60}$  зумовлювала уповільнення синтезу  $^{32}\text{P}$ -органічного.

Подібна динаміка метаболізації фосфору спостерігалася і в листках сортів пшениці. Зокрема, за післядії водного дефіциту у листках рослин сорту Одеська 66 зафіксовано в 1,88 разів вищу радіоактивність  $^{32}\text{P}$ -неорганічного та у 2,1 рази  $^{32}\text{P}$ -органічного порівняно з сортом Білоцерківська 177. Разом з тим у листках посухостійкого сорту пшениці за післядії зневоднення відмічено дворазове підвищення інтенсивності утворення радіоактивних органічних фосфатів порівняно до контролю, тоді як у листках менш посухостійкого сорту аналогічний процес був загальмований в 1,3 рази відносно контролю (табл. 2).

За вищого рівня мінерального живлення ( $N_{180}P_{120}K_{120}$ ) післядії водного дефіциту (30% ПВ) спричиняла зростання, відносно контролю (60% ПВ) радіоактивності неорганічних фосфатів у коренях посухостійкого сорту у 1,88 рази, а в менш посухостійкого –

у 1,57 рази. Порівняно з рівнем живлення  $N_{90}P_{60}K_{60}$  показник радіоактивності  $^{32}P$ -неорганічного у коренях після дії зневоднення на фоні  $N_{180}P_{120}K_{120}$  незначно зростає сорту пшениці Білоцерківська 177 і знижувався в 1,27 разів у сорту Одеська 66 (табл. 3).

**Таблиця 3.** Радіоактивність  $^{32}P$ -неорганічного у рослинах озимої пшениці за післядії водного дефіциту та перезволоження на фоні  $N_{180}P_{120}K_{120}$

Сорт	% ПВ	Тис. імп/100 с/г маси сирової речовини		
		Корінь	Стебло	Листок
Одеська 66	60	260,6±1,8	124,7±0,7	282,6±0,8
	30	491,0±5,4	88,2±0,3	165,6±0,2
	120	449,7±3,2	160,5±3,7	233,6±4,0
Білоцерківська 177	60	306,2±1,6	99,6±1,2	276,8±1,5
	30	482,2±4,2	90,8±0,4	165,6±0,7
	120	539,8±3,7	114,8±0,8	187,3±3,6

**Таблиця 4.** Радіоактивність  $^{32}P$ -органічного у рослинах озимої пшениці за післядії водного дефіциту та перезволоження на фоні  $N_{180}P_{120}K_{120}$

Сорт	% ПВ	Тис. імп/100 с/г маси сирової речовини		
		Корінь	Стебло	Листок
Одеська 66	60	12,8±0,4	12,6±0,2	9,9±0,3
	30	50,3±1,1	9,2±0,1	8,6±0,1
	120	27,6±1,0	17,4±0,1	12,2±0,1
Білоцерківська 177	60	15,4±0,8	11,8±0,5	10,8±0,4
	30	22,0±2,7	12,0±1,6	8,8±0,3
	120	41,4±1,3	13,4±0,2	11,3±1,3

За післядії водного дефіциту на високому мінеральному фоні ( $N_{180}P_{120}K_{120}$ ) у коренях посухостійкого сорту пшениці відмічено дворазове відносно  $N_{90}P_{60}K_{60}$  посилення інтенсивності включення  $^{32}P$  у органічні фосфати, водночас у менш посухостійкого сорту різниця в радіоактивності  $^{32}P$ -органічного за аналогічних умов була в межах похибки досліду (табл. 4). Слід зазначити, що інтенсивність утворення мічених органічних фосфатів у коренях посухостійкого сорту Одеська 66 на фоні  $N_{180}P_{120}K_{120}$  за післядії зневоднення у 3,93 рази перевищувала рівень контролю (оптимального водозабезпечення). Подібна тенденція відмічена і у коренях менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177, однак різниця між контролем і дослідом у даному випадку становила лише 1,43 рази.

Інтенсивність надходження  $^{32}P$  з коренів у надземну частину рослин, а також утворення мічених органічних фосфатів у стеблах та листках за післядії водного дефіциту на фоні високої дози NPK у сортів пшениці суттєво не відрізнялися. Однак слід зазначити, що у посухостійкого сорту Одеська 66 за післядії зневоднення на фоні  $N_{180}P_{120}K_{120}$  динаміка неорганічного і органічного фосфору порівняно з фоном  $N_{90}P_{60}K_{60}$  змінювалася більшою мірою, ніж у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177.

Післядії перезволоження (120% ПВ) на фоні  $N_{90}P_{60}K_{60}$ , як і післядії посухи, зумовлювала накопичення, порівняно до контролю,  $^{32}P$ -неорганічного у коренях пшениці, але більш суттєве у посухостійкого сорту Одеська 66, ніж у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 (табл. 1). Однак, якщо у коренях посухостійкого сорту пшениці за післядії недостатнього і надмірного зволоження виявлено

різну кінетику  $^{32}P$ -неорганічного то у коренях, у менш посухостійкого цього не зафіксовано. Так, якщо радіоактивність  $^{32}P$ -неорганічного у коренях посухостійкого сорту Одеська 66 за післядії водного дефіциту на фоні  $N_{90}P_{60}K_{60}$  становила 622,5 тис. імп/100 с, а за післядії перезволоження 528,4 тис. імп/100 с, то у коренях менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 аналогічні показники дорівнювали відповідно 445,8 і 450,2 тис. імп/100 с. Зазначимо, що інтенсивність утворення міченого органічного фосфору у коренях пшениці за перезволоження на фоні  $N_{90}P_{60}K_{60}$  у двічі перевищувала рівень, відмічений за післядії посухи, причому і в даному випадку перевагу мав сорт Одеська 66, приблизно таку ж як за післядії водного дефіциту.

У менш посухостійкого сорту пшениці Білоцерківська 177 за післядії перезволоження на фоні дози добрив  $N_{90}P_{60}K_{60}$  відбувалося значне посилення відносно контролю транспорту  $^{32}P$ -неорганічного з коренів у надземну частину рослин, зокрема у стебла, тоді як у посухостійкого сорту Одеська 66 зафіксовано помітне пригнічення процесу надходження  $^{32}P$  у листки. Характерно, що за післядії надмірного зволоження на фоні  $N_{90}P_{60}K_{60}$  транспорт  $^{32}P$ -неорганічного у листки посухостійкого сорту пшениці гальмувався більшою мірою, ніж за післядії водного дефіциту.

Включення  $^{32}P$  в органічні фосфати за післядії перезволоження на фоні  $N_{90}P_{60}K_{60}$  порівняно з післядією посухи у стеблах і листках рослин посухостійкого сорту Одеська 66 уповільнювалося, особливо в листках, водночас у менш посухостійкого Білоцерківська 177, посилювалося у стеблах.

З підвищенням рівня мінерального живлення до  $N_{180}P_{120}K_{120}$  за післядії надмірного зволоження більшу кількість  $^{32}P$ -неорганічного зафіксовано у коренях менш посухостійкого сорту пшениці Білоцерківська 177, хоч відносно контролю радіоактивність  $^{32}P$ -неорганічного у коренях сортів пшениці відрізнялася незначно.

Зауважмо, що за післядії перезволоження на фоні  $N_{180}P_{120}K_{120}$  радіоактивність  $^{32}P$ -неорганічного у коренях рослин пшениці сорту Білоцерківська 177 порівняно з фоном  $N_{90}P_{60}K_{60}$  зростала (в 1,2 рази), а у сорту Одеська 66 знижувалася (в 1,2 рази). На високому мінеральному фоні ( $N_{180}P_{120}K_{120}$ ) у коренях посухостійкого сорту пшениці Одеська 66 за післядії надмірного зволоження зафіксовано зниження в 1,8 рази порівняно з фоном  $N_{90}P_{60}K_{60}$  інтенсивності включення  $^{32}P$  в органічні фосфати, водночас у сорту Білоцерківська 177 достовірної різниці між варіантами не встановлено (табл. 4).

Післядії перезволоження на високому рівні живлення ( $N_{180}P_{120}K_{120}$ ) індукувала гальмування порівняно з рівнем  $N_{90}P_{60}K_{60}$  транспорту  $^{32}P$ -неорганічного з коренів у стебла у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 і фактично не впливала на аналогічний процес у посухостійкого сорту Одеська 66.

Після дії надмірного зволоження на фоні  $N_{180}P_{120}K_{120}$  спостерігалася уповільнення інтенсивності включення  $^{32}P$  в органічні фосфати порівняно з фоном  $N_{90}P_{60}K_{60}$  у стеблах пшениці, більшою мірою у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 (табл. 2, 4). За післядії надмірного зволоження на високому мінеральному фоні  $N_{180}P_{120}K_{120}$  порівняно з фоном  $N_{90}P_{60}K_{60}$  зафіксовано посилення інтенсивності транспорту  $^{32}P$  з коренів у листки посухостійкого сорту пшениці Одеська 66 і значне його гальмування у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177. Разом з тим, на фоні  $N_{180}P_{120}K_{120}$  у листках сортів пшениці відмічено незначне підвищення відносно контролю та порівняно за післядією посухи інтенсивності включення  $^{32}P$  у органічні фосфати.

## Висновки

Таким чином, встановлено, що в цілому, післядії посухи спричиняла більший негативний вплив на метаболізм  $^{32}P$  в рослинах пшениці, ніж післядії перезволоження. Більшою мірою це проявлялося у менш посухостійкого сорту пшениці Білоцерківська 177.

У посухостійкого сорту Одеська 66, за післядії водного дефіциту, на мінеральному фоні  $N_{180}P_{120}K_{120}$  динаміка неорганічного і органічного фосфору порівняно с фоном  $N_{90}P_{60}K_{60}$  змінювалася більшою мірою, ніж у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177.

1. Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. – М.: Мир, 1978. – 304 с.
2. Дмитриев Л. Ф. Механизмы энергетических превращений при дыхании и фотосинтезе: роль фосфолипидной мембраны // Биофизика. – 1995. – 40, № 1. – С. 74–85.
3. Жолкевич В. Н. О соответствии между интенсивностью дыхания и содержанием фосфорилированных соединений при засухе // Докл. АН СССР. – 1958. – 121, № 6. – С. 1093–1096.
4. Кефели В. И., Коф Э. М., Власов П. В., Кислин Е. Н. Природный ингибитор роста – абсцизовая кислота. – М.: Наука, 1989. – 182 с.
5. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высш.шк., 1991. – 343 с.
6. Мордкович С. С. Тепловые нарушения фосфорного обмена влагообеспеченной пшеницы // Физиология адаптации растений к температурным условиям. – Новосибирск: Наука, 1982. – С. 6–48.
7. Самуилов Ф. Д. Фосфорное питание, энергетический обмен и устойчивость растений к неблагоприятным факторам. // Водный режим растений в связи с экологическими условиями. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. – С. 217–225.
8. Северин Е. С., Кочеткова М. Н. Роль фосфорилирования в регуляции клеточной активности. – М.: Наука, 1985. – 287 с.
9. Семихатова О. А. Вопросы энергетических связей хлоропластов и митохондрий в темноте // Физиология растений. – 1992. – 43, № 3. – С. 606–612.
10. Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений при повышенной температуре. – Л.: Наука, 1974. – 112 с.
11. Семихатова О. А., Калиущенко С. Р. – Изучение сравнительной теплоустойчивости пепнозофосфатного пути дыхания и

цикла Кребса // Физиология и биохимия культ. растений. – 1988. – 20, № 2. – С. 117–123.

12. Тьева О. Ф. Фосфор в питании растений. М.: Наука, 1966. – 294 с.
13. Удовенко Г. В., Волкова А. М. О метаболизме фосфорных соединений в развивающемся колосе пшеницы в условиях теплового стресса // С.-х. биология. – 1988. – № 3. – С. 82–84.
14. Clarkson D. T., Scattergood C. B. Groth and phosphate transport in Barley and Tomato plants during the development of, and recovery from phosphate – stress // J. Exptl Bot. – 1982. – 33, № 136. – P. 865.
15. Fredeen A. L., Madhusudana R. J., Terry N. Influence of phosphorus nutrition of growth and carbon partitioning in Glycine max. // Plant Physiol. – 1989. – 89, N 1. – P. 225–233.
16. Frenkel A. W. Photosynthetic phosphorylation // Photosynth. Res. – 1995. – 46, № 1–2. P. 73–77.
17. Komatsu-Takaki M. Energy-depended changes in the conformation of the chloroplast ATP synthase and its catalytic activity // Euyrop. J. Biochem. – 1993. – 214, № 2. – P. 587–591.
18. Marschner H. Mineral nutrition in higher plant. L. etc. // Acad. Press, 1986. – 674 p.
19. Pradet A., Raymond P. Adenie nucleotide ration and adenylate energy charge in metabolism // Annu. Rev. Plant Physiol. – 1983. – 34. – P. 199–224.
20. Sicher R. C., Kremer D. F. Effects of Phosphate deficiency on assimilate partitioning in Barley seedlings // Plant Science. – 1988. – 57, N 1. – P. 9–18.

Отримано: 11 червня 2010 р.

Прийнято до друку: 24 червня 2010 р.