

ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ. НЕКОТОРЫЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ ОПТИМИЗАЦИИ

(Обзор)

В процессе роста растения макроэлементное питание его осуществляется перманентно — в зависимости от интенсивности метаболических процессов — то с увеличением, то с уменьшением скорости усвоения элементов, тогда как микроэлементное питание является скорее всего дискретным процессом, в том смысле, что оно связано с последовательным включением в метаболизм различных ферментных систем, использующих микроэлементы в качестве простетических групп, активаторов или ингибиторов. Тонко регулируя подачу питательных элементов в растение, можно не только с минимальными материальными и энергетическими затратами вести онтогенез, но и добиваться максимального содержания в растительной клетке избирательно веществ как первичного, так и вторичного синтеза. Разрабатывается стратегия такого подхода к питанию растений.

Анализ литературных данных за последнее десятилетие позволяет вывинуть несколько положений, которые, на наш взгляд, могут способствовать лучшему пониманию некоторых важных моментов минерального питания растений.

Это прежде всего касается работ, в которых более или менее четко прослеживается изменение белкового состава (в общем случае — соотношение метаболитов, содержащих азот) в зависимости от соотношения в почве или питательном растворе источник азота/микроэлементы [3, 5, 8, 9, II, 20, 24]*. Наблюдаемая многими авторами затянувшаяся вегетация с бурным ростом и задержкой генерации происходит в тех случаях, когда обильное азотное питание не сопровождается достаточным микроэлементным (обычно достаточно бывает усиления одного или ослабления другого фактора, поскольку существенно изменение их соотношения).

* В работе [24] полевое участие сроков сева на содержание белка составило 77%, тогда как дозы азота — всего 23%. Такой большой вклад этого сложного фактора, по-видимому, должен включать также микроэлементную составляющую — через различную влажность, а следовательно, и подвижность микроэлементов в почве.

Обратная картина, когда при относительно бедном азотном и обильном микроэлементном питании задерживается вегетативный рост и происходит преждевременное цветение растений, также неоднократно наблюдалась. Если проследить в этих работах (там, где это возможно, ибо авторы в интересующем нас аспекте указанного соотношения специальных исследований, как правило, не проводили) за соотношением азотсодержащих метаболитов и белковым составом, то можно увидеть, что в первом случае мы имеем относительно бедный набор аминокислот и превалирование структурных белков над специфическими: клетка работала в упрощенном варианте и производила те метаболиты, для которых у нее было сырье. Диаметрально противоположным будет состояние с аномально высоким набором ферментных систем, синтез и активность которых индуцируются или обуславливаются наличием больших (хотя бы относительно) доз микроэлементов. И чем выше концентрация микроэлементов, тем меньше возможностей для синтеза структурных белков^к. Таким образом, можно постулировать в растительной клетке существование некоего набора равновесных состояний, пребывание в каждом из которых диктуется условиями минерального питания. Такой подход позволяет не только обоснованно ставить вопрос об оптимизации минерального питания, но и вплотную подойти к управлению метаболизмом, а в конечном счете - ростом растения.

Пол оптимизации питания, очевидно, можно подразумевать поиск сбалансированного соотношения структурных и специфических белков, обеспечиваемого необходимым для этого набором питательных элементов. Также очевидно, что такое соотношение не может быть благоприятным для растения в течение всего онтогенеза хотя бы потому, что вегетативная и генеративная фазы, как мы только что видели, обладают довольно отличающимся составом метаболитов. Если к сказанному добавить, что помимо этого (до этого) растение переживает физиологически совершенно уни-

^к В работе [7], в которой хотя и не ставилась цель выяснения соотношения растворимых и нерастворимых белков в зависимости от отношения источников азота/микроэлементы, тем не менее четко прослеживается уменьшение первых и увеличение вторых во все фазы созревания зерна риса при увеличении указанного соотношения /в работе увеличиваются дозы азота, знаменатель - микроэлементы - остается постоянным/.

кальное состояние – прорастание (или пробуждение у многолетних), станет ясно, что у растения есть, по крайней мере, несколько наборов метаболитов, и, поскольку они существенно отличаются друг от друга, следовательно, имеются также и промежуточные состояния. Таким образом, растение перманентно меняет состав своих метаболитов, и чтобы не перегружать его регулирующие системы, приводящие к образованию ненужных в норме продуктов и ненужному расходу энергии, короче, чтобы повысить его производительность, необходимо столь же перманентно и плавно вносить изменения в питательный раствор или среду обитания. То есть, как только мы пытаемся конкретизировать понятие оптимизации с целью составления программы действия, мы приходим к понятию управления растением.

Управление ростом растения, таким образом, будет включать программу оптимизации (подача питательных элементов обеспечивает наиболее благоприятное для растения соотношение метаболитов и максимальный урожай при минимальных затратах), а также программу – экстремум, когда содержание какого-либо метаболита, представляющего наибольший интерес, можно довести до максимума. В общем случае, думается, обе программы сводятся, на самом деле, к одной – к задаче одного максимума, или максимума одного качества (это может быть урожай или содержание имеющего большую ценность метаболита), при средних или минимальных значениях других показателей (в работах [4, 14] это показано для урожая зерна и содержания белка).

Каковы пути достижения максимума? Как и при решении любой достаточно сложной задачи – решение это комплексное. Следует выделить 3 уровня подхода к решению. Первый уровень – быстрые приближенные решения, такие как сбалансированный питательный раствор [2] или триангулярные диаграммы во всех своих разновидностях. Следующий уровень может быть представлен более точными методами, с большим числом учитываемых факторов. Таким, по-видимому, можно считать метод математического планирования эксперимента, который по сравнению с предыдущими дает возможность выхода на максимум параметра варьированием довольно большого числа факторов, и, таким образом, оптимизировать раствор также по составу и концентрациям микроэле-

Кроме определенных преимуществ и частных недостатков, имеется общий для обоих подходов существенный недостаток, вследствие чего сами по себе они становятся малоперспективными: в том и в другом случае растение для нас остается черным ящиком; в входе и выходе которого мы манипулируем — с переменным успехом — информацией.

Что происходит с питательным элементом после того, как он поступает в растение — остается при этом вне нашего внимания. Следует с удовлетворением отметить, что в последние годы стали появляться работы, в которых не только дифференцируются формы и состояния, в которых находится макроэлемент (правда, пока это касается только азота) в растительной клетке [6, 13, 16, 20], но и в прямую связываются соотношения этих форм с физиологическим состоянием клетки и ее метаболизмом [4, 8, 10, 18, 23]. Предполагаемое выше контролирование равновесных состояний, осуществляемое нужным в процессе онтогенеза соотношением азот/микроэлементы, позволит своевременно обеспечить растение необходимым набором конструктивных, ферментных, запасных белков, поддержать необходимый аминокислотный состав. В плане макроэлемента, по-видимому, достаточно будет регулировать подачу источника азота, руководствуясь такими параметрами, как соотношение белкового и небелкового азота в клетке, а также растворимых и структурных белков. Относительно микроэлементов вопрос сложнее и требует специального обсуждения. Основным параметром для микроэлементов также пока является количественный показатель. Однако и здесь уже имеются работы [4, 12, 17, 19], в которых прослеживается состояние микроэлемента после его поступления в растение. Наряду с корневой системой, представляющей, по-видимому, главный защитный механизм, комплексы с металлами, нежелательными в больших концентрациях для растительной клетки, образуются также в стеблях и листьях — в виде металлотионеинов или комплексов с цистеином. Таким образом, из метаболизма исключается зачастую значительная часть поглощенного растением микроэлемента.

* Для максимального выхода лизина в этиолированных проростках пшеницы мы использовали метод Бокс-Уильсона и получили, хотя и предварительные, но обнадеживающие результаты.

Вероятно, можно считать установленным, что в какие бы метаболические узлы не включались микроэлементы по мере поступления в растение - в составе ли металлопротеинов или в качестве факторов, участвующих в построении или поддержании надмолекулярных структур - в первую очередь обеспечиваются метаболические пути, по которым идет синтез жизненно важных компонентов клетки. Лишь после этого начинают функционировать ферментные системы, ответственные за синтез вторичных продуктов [15]. И только после того, как обе системы синтеза обеспечены микроэлементами, а их поступление в клетку не прекращается, растение, избегая интоксикации, начинает синтез металлотионеинов. Не следует, однако, забывать, что клетка представляет собой множество ферментных систем, сложно организованных не только в микропространстве, но и во времени. Таким образом, растение, которое непрерывно получает неизменный набор микроэлементов, поневоле оказывается в состоянии, когда к различным микроэлементам синтезируют одновременно апобелки ферментов, участвующих в первичном синтезе, во вторичном синтезе, а также апобелки металлотионеинов. Не вдаваясь в подробности, к каким метаболическим осложнениям это может привести, отметим, как минимум, нерациональное использование азота и энергии. Сказанное позволяет постулировать весьма важное, на наш взгляд, положение микроэлементного питания - необходимость ввода дополнительного параметра - времени подачи того или иного микроэлемента. Принципиальная работа Линхена [21], показавшего, что как интактные, так и убитые жидким азотом корни шестидневных проростков пшеницы совершенно одинаково поглощают ряд катионов, где преимущество в ряду определяется не потребностью растения в микроэlemente, а физической адсорбцией и гидролизующем катионов, оставляет мало надежд на избирательность поглощения.

С другой стороны, как показали Долкема с сотр. [22] на чувствительной и адаптированной к высоким концентрациям Ca популяции *Silene cucubalus*, максимум биомассы устойчивой популяции наблюдался при концентрации Ca в питательном растворе 40 мкМ, тогда как концентрация на порядок меньше угнетала рост неадаптированной популяции. Достигаемая только при больших концентрациях Ca высокая продуктивность устойчивой популяции свидетельствует, по-видимому, о том, что адаптивные механизмы приводят к одновременному (если не преждевременному)

с "полезными" ферментами синтезу металлопротеинов.

Все это еще раз свидетельствует о необходимости поиска в процессе онтогенеза изменяющегося по составу и концентрации питательного раствора, то есть выращивания растения по определенной, удобнее всего заложенной в ЭВМ программе питательного раствора. Это и следует считать, по-видимому, третьим уровнем подхода к решению задачи максимума.

Каковы пути поиска информации для такой программы?

Имеющиеся на сегодняшний день обзоры [1, 25] работ, в которых делается попытка выявить потребность растения в микроэлементах прослеживанием за ферментативной активностью соответствующих металлопротеинов, бесспорно представляют собой попытку подойти к проблеме именно на таком уровне. Однако диагностирование потребности растений таким путем имеет, по крайней мере, два существенных недостатка, которые, впрочем, кажутся нам устранимыми:

1. Определение ферментативной активности. Для того, чтобы оно имело смысл, следует определять удельную активность фермента. В противном случае не исключено, что при одной и той же ферментативной активности мы будем иметь разное количество фермента, а следовательно, и различную концентрацию микроэлемента. Помимо этого можно определять количество фермента на соответствующей электрофореграмме или же подходящим аналитическим методом определять микроэлемент в составе протеина. Это даст возможность расширить число объектов, способных дать информацию о том или ином микроэлементе, до пределов, ограниченных прочностью связи микроэлемент - белок.

2. Невозможность получения информации о микроэлементах, которые не входят в состав активных центров ферментов. Это микроэлементы, входящие в состав металлопротеинов, не обладающих ферментативной активностью (для них - см. п. I), а также микроэлементы, связанные с белками и клеточными структурами непрочной связью. По-видимому, для случая непрочной связи можно предложить косвенный способ диагностирования - образование соответствующего металлопротеина, который будет синтезировать клеткой в ответ на поступление избыточных, токсических количеств микроэлемента.

Таким образом, можно предложить единую систему слежения за микроэлементами, независимо от того, в каких процессах и в

какой форме - связанной или несвязанной - участвует микроэлемент. Для общего случая, когда он участвует как в первичном, так и во вторичном синтезе, достаточно идентифицировать металлопротеин в гелевом столбике или пластинке при диско-электрофорезе белков гомогената и следить за нарастанием его концентрации. Увеличивая концентрацию микроэлемента и следя за формами его существования в растительной клетке, можно контролировать физиологическое состояние растения и регулировать усиление или ослабление синтеза тех или иных продуктов в процессе онтогенеза. Независимо от того, какие процессы регулирует микроэлемент, и даже в том случае, когда нам неизвестно, исчерпывается ли роль микроэлемента участием в известных поселе процессах, появление соответствующего металлоиона, по-видимому, будет являться сигналом к прекращению подачи микроэлемента извне.

Выводы

1. Предложен механизм регуляции структурных и растворимых белков изменением соотношения N /микроэлементы в питательном растворе.
2. Постулируется существование важного параметра в питании растений - времени поступления микроэлемента.
3. Предлагается универсальный метод диагностирования потребности растения в том или ином микроэлементе.

4. 8. ՀԱՅԱՍՏԱՆ

Բույսերի սննդատույժ լույս: Օպտիմիզացիան որոշ կենսաքիմիական սկզբունքներ

Բույսի աման ընկալողում նրա սննդատույժ լույսն իրադրման է ըստ միկրոտարրերի՝ անընդհատ, այն դեպքում երբ միկրոտարրային սննդատույժ լույսը, հավանաբար, դիսկրետ բնույթ է կրում, այն իմաստով, որ պայմանավորված է սրտատեղի խմոր, խլիանի լներ և արգելափնչներ հանդիսացող միկրոտարրերի ներգրավումով տարրեր հեմոնտային համակարգերում մեխանիզմում նրանց հաջորդաբար հայտնիելով: Նրբորեն կարգավորելով սննդատարրերի մուտքը բույսի մեջ, կարելի է ոչ միայն նվազագույն նյութական և էներգետիկ ծախսերով վարել Օնոգենեզը, այլև բնարդաբար հասնել բուսական քլորոֆում առաջնային և երկրորդային սինթեզի նյութերի առավելագույն պարունակության:

PLANTS NUTRITION. SOME BIOCHEMICAL PRINCIPLES OF OPTIMIZATION

In the process of plant growth its nutrition with macroelements carries through permanently - in dependence of the intensity of metabolism - now with the increase now with the decrease of the rate of macroelements assimilation, while the nutrition with trace elements is rather discrete process in the sense of its connection with the successive inclusion into metabolism different enzymatic systems, which use trace elements as prosthetic groups, activators or inhibitors. To fine the regulation of nutrient elements feed into the plant it can be possible not only to lead onthogenesis with minimal material and energetical expenditures, but also to get electorally in plant cell maximum levels in contents of as primary as secondary synthesis products.

The strategy of such approach to plant nutrition is considered.

Л и т е р а т у р а

1. Анисимов А.А., Александрова И.Ф. Действие элементов минерального питания на ферментативную активность растения. - Физиол. и биох. культ. раст. 1981, 13, № 4, с.339-348.
2. Бильямс М.В., Цветкова И.В., Алехина Т.П., Иванова И.Е. Рост и поглощение минеральных элементов растениями свеклы и моркови в условиях сбалансированного питания. - Физиол. раст. 1982, 29, вып. I, с.38-43.
3. Власюк П.А. Биологическая роль меди в растениях и значение медных удобрений в растениеводстве. - Тез. докл. симп.

"Биологическая роль меди". Москва, 4-6 апр. 1967. М.: Наука, 1970, с.82-93.

4. Гармаш Н.Д. Тяжелые металлы и качество зерна пшеницы. - Химия в сельском хозяйстве. 1985, 23, № 6, с.48-49.

5. Гармашов В.Н., Яценко Г.К., Селиванов А.Н., Калус Ю.О. Удобрения и повышение урожайности, качества зерна озимой пшеницы. - В сб. сельскогоспод. науки. 1985, № 4, с.10-14.

6. Ермаков Л.М. Физиолого-биохимические изменения в зерне тритикале разных сроков уборки в процессе послеуборочного дозревания и хранения. - Там же. 1985, № 5, с.10-13.

7. Криденко В.П., Караматова Г.Х., Азимова М.К. Изменения состава белкового комплекса риса при различном уровне азотного питания. - Докл. ВАСХНИЛ, 1981, № 10, с.22-24.

8. Кузнецова Л.Г. Действие избытка азота на физиолого-биохимические процессы в растениях. - Тез. докл. Всесоюз. симп. "Связь метаболизма углерода и азота при фотосинтезе". Пушкино, 24-27 июня 1985г. Пушкино, 1985, с.15-16.

9. Ливдане Б.А., Озолина Г.Р. Активность аскорбатоксидазы и содержание аскорбиновой кислоты в листьях растений, различно обеспеченных медью. Регуляция роста и метаболизма растений. - Таллин, 1983, с.221-230.

10. Мельничук Д.П., Калинин Ф.Л., Соболев А.С. О едином механизме активации прорастания семян при обработке хлористым кадмием и красным светом. - Физиол. и биох. культ. раст. 1985, 17, № 5, с.463-466.

11. Озолина Г.Р., Ливдане Б.А., Лапина Л. Физиологические особенности использования меди ячменем. - Тез. докл. симп. "Биологическая роль меди". Москва, 4-6 апр. 1967. М.: Наука, 1970, с.39-46.

12. Сарич М.Р. Генетическая специфичность минерального питания растений. - Физиол. и биох. культ. раст. 1985, 17, № 5, с.419-431.

13. Селицкая И.В., Железкова Е.В., Усъяров О.Г. Многофакторный анализ продуктивности, нетто-ассимиляционной деятельности, накопления белка и лизина в зерне на примере яровой пшеницы сорта Siete Cerros. - Тез. докл. Всесоюзного симп. "Связь метаболизма углерода и азота при фотосинтезе". Пушкино, 24-27 июня 1985г. Пушкино, 1985, с.67.

14. Хохлов А.Н., Григорян Э.М. Варьирование доли урожая зерна пшеницы с различным уровнем белка в зависимости от средней белковой выборки. - Научно-технический бюллетень Всес. селекц.-генет. ин-та. 1984, № 4/54, с.36-41.

15. Школьник М.Я. Микроэлементы в жизни растений. Л.: Наука, 1974, 322 с.

16. Andonova P., Tyankova L., Kudrev T. Effect of nutrient concentration on protein yield and amino acid composition of the protein complex in grain of maize hybrids. - Kulturflanzen. 1984, 32, p.245-248.

17. Baszynski T., Krol M., Krupa Z., Ryszkowska M., Wojcicka U., Wolinska D. Photosynthetic apparatus of spinach exposed to excess copper. - Z.Pflanzenphysiol. 1982, 108, p.385-395.

18. Brooks S.L., Reisinger H.M. Plant nitrogen fractions as indicators of growth rate. - J.Plant Nutr. 1985, 8, №1, p.63-71.

19. Farago M.E. Metal ions and plants. - Rev.port, quim." 1985, 27, №1-2. II Int.Conf.on Bioinorg.Chem. Abstr. Algarve, Apr. 15-19, 1985, p.94-95.

20. Krause A., Domska D., Kotez M. Wplyw wysokiego nawożenia azotowego i mikroelementov na plon bialka w pszenicy oraz jego wartosc biologiczna. - Zesz.probl.nauk rol. 1983. N 238, p.109-120.

21. Linehan D.J. Micronutrient nation' sorption by roots and uptake by plants. - J.Exp.Bot. 1984, 35, N 160, p.1571-1574.

22. Lolkema P.C., Donker M.H., Kannevorff W.A. Physiological and biochemical aspects of Cu tolerance in *Silene cucubalus*. - Proc.Int.Conf."Heavy metals environ." Heidelberg, Sept. 1983, Edinburg: 1983, 1, p.451-454.

23. Mayfield S.P., Taylor W.C. The appearance of photosynthetic proteins in developing maize leaves. - Planta, 1984, 161, №6, p.481-486.

24. Reingardt W. Einflub der Stickstoffdungung und der Saatzeit der Wintergerste auf den Gehalt und die Sammlung des Eiwei suff. - Getreidewirtschaft, 1985, 19, N 3, p.58-59.

25. Luis R.A.D. Metalloenzyme as biological markers for the appraisal of micronutrient imbalances in higher plants. Life Chem.Repr. 1983, 2, N 1, p.1-34.