

# Изменение окраски растений при недостатке фосфора

Т. Бруулсема

*Красновато-фиолетовая или красная окраска у некоторых видов растений иногда свидетельствует о недостатке фосфора. Однако изменение окраски краев листьев может быть результатом протекания широкого ряда защитных реакций, которые позволяют растениям адаптироваться к стрессам, вызванным неблагоприятными условиями окружающей среды. Изучение физиологических и биохимических процессов, связанных с образованием пигментов, помогает объяснить ряд изменений в окраске растений. При этом следует особо отметить важную роль фосфора в переносе энергии в процессе фотосинтеза, что крайне важно для создания высокопродуктивных систем земледелия.*

*«Не все растения, окрашенные в красновато-фиолетовый цвет, испытывают недостаток фосфора, и не все растения при недостатке фосфора приобретают красновато-фиолетовую окраску.»*

У некоторых видов растений окрашивание краев листьев в красный или красновато-фиолетовый цвет указывает на то, что растения испытывают какой-либо стресс, например, связанный с недостатком фосфора или отрицательными температурами. У других видов растений данная окраска присутствует всегда, а у каких-то видов вообще никогда не появляется. В большинстве случаев она обусловлена пигментом антоцианом (или предположительно связана с данным пигментом). В недавнем обзоре потенциальных экологических и физиологических функций, связанных с окрашиванием краев листьев растений в красный или красновато-фиолетовый цвет (Hughes и Lev-Yadun, 2015), представлено много интересных данных о подобных пигментах и о существующих взаимосвязях с недостатком фосфора.

Антоцианы имеют широкую цветовую гамму. С этими соединениями связана окраска цветков растений. Антоцианы, образующиеся при недостатке фосфора, обычно имеют красный или красновато-фиолетовый цвет. У некоторых видов растений, включая кукурузу, яблоню, грушу и землянику, признаки недостатка фосфора наиболее выражены по краям листьев (табл. 1). Как показали опыты с яблоней, при устранении недостатка фосфора красная (красновато-фиолетовая) окраска краев листьев ослабляется. У других видов растений, например, у томата, красновато-фиолетовое окрашивание наблюдается с нижней стороны листьев между жилками. У остальных видов растений, таких как сахарная свекла, рис, картофель



**Недостаток фосфора** у растений кукурузы лимитирует фотосинтетическую активность листьев.

и лук, цвет вообще не меняется, но с угнетением роста растений возможно потемнение зеленой окраски. Хлорофилл не содержит фосфора, поэтому при недостатке данного элемента питания у растений содержание хлорофилла может превышать содержание фосфорсодержащих соединений (Marschner, 1995).

Биологов давно интересует вопрос о том, почему растения окрашиваются в красный и красновато-фиолетовый цвет. Среди возможных причин – уменьшение маскировки насекомых-вредителей, то есть повышение их заметности для врагов. Апосематизм – другой защитный механизм, позволяющий органам растения выглядеть несъедобными или опасными для листогрызущих вредителей. Насекомые различают цвета, и при этом красный или красновато-фиолетовый цвет может означать для них, что лист либо хорошо защищен от поедания, либо обладает низкой питательной ценностью. Листья, окрашенные в красный цвет, в целом, имеют более низкое содержание азота и фосфора, а, следовательно, и менее питательны. Такие листья отличаются более высоким содержанием фенольных соединений, а антоцианы сами по себе могут быть антипитательными компонентами для насекомых и травоядных животных. У одного вида кустарника, произрастающего в Новой Зеландии, ширина окрашенной в красный цвет зоны по краям листьев прямо коррелирует с содержанием в них полигодиала – соединения, защищающего растения от поедания насекомыми-вредителями.

Птицы – наиболее часто встречающиеся враги листогрызущих насекомых, и птицы тоже различают цвета. Таким образом, отличная от зеленой окраска краев листьев может помогать им находить и уничто-

**Таблица 1.** Группировка видов растений по признакам недостатка фосфора.

Красные (красновато-фиолетовые) края листьев	Красные (красновато-фиолетовые) другие части листьев	Листья без изменения окраски либо темно-синие-зеленые
Яблоня	Белокочанная капуста	Лук
Рапс	Эвкалипт	Картофель
Кукуруза	Клен сахарный	Соя
Чечевица	Томат	Сахарная свекла
Виноград		Рис
Гуава		
Груша		
Земляника		
Батат		



**Пример интенсивного красновато-фиолетового окрашивания** нижней стороны листа у растения томата.

жать травоядных насекомых, имеющих зеленую маскирующую окраску. Птицы – довольно умные существа, чтобы понять, что край листа, поврежденный насекомыми, свидетельствует о высокой вероятности нахождения гусениц. Данные повреждения лучше заметны у растения с измененной окраской краев листьев.

Роль пигментов может также заключаться в том, чтобы помочь растениям противостоять избыточному поступлению ряда редкоземельных элементов.

В избыточных количествах в растения могут поступать такие элементы, как бор (В), кобальт (Сo), железо (Fe), марганец (Mn), молибден (Mo), никель (Ni) и цинк (Zn), а также и другие элементы, относящиеся к металлам, – алюминий (Al), кадмий (Cd), свинец (Pb) и серебро (Ag). Ряд антоцианов может хелатировать ионы двух и трехвалентных металлов. Редкоземельные элементы обычно больше всего накапливаются по краям листьев, чем в других частях растения.

Антоциановые пигменты могут помогать растениям противостоять стрессам, вызванным неблагоприятными внешними факторами. Это происходит за счет блокировки излучения в видимой и ультрафиолетовой областях. Данные соединения выполняют также функции антиоксидантов. С указанными механизмами связана фотопротекторная роль антоциановых пигментов – защита фотосинтетического аппарата растений от избыточного освещения.

Внутри растительных клеток в хлоропластах в ходе циклического процесса, называемого циклом

Кальвина-Бенсона, за счет энергии солнечного света из поглощаемого из атмосферы диоксида углерода образуется триозофосфат – трехуглеродный сахар с присоединенной к нему фосфатной группой. При образовании сахарофосфатов энергия частично запасается в фосфатных связях. Однако для перемещения данных соединений за пределы хлоропласта поступление фосфатов должно быть возобновлено. Если поступление фосфатов в хлоропласты сокращается, происходит замедление процесса фотосинтеза. Одна из причин – недостаточное количество фосфатов, которые могут использоваться для образования новых сахарофосфатов. Вторая причина заключается в том, что в хлоропластах накапливается крахмал, а его чрезмерное накопление ингибирует процесс фотосинтеза. При этом количество световой энергии, поступающей



**Недостаток фосфора** у рапса.



**Даже в случае сильного дефицита фосфора** листья картофеля не окрашиваются в красный или красновато-фиолетовый цвет, но могут стать полностью темно-голубовато-зелеными.



**Испытывающие недостаток фосфора растения сои** (справа) без признаков красной или красновато-фиолетовой окраски



**Недостаток фосфора** у гуавы.

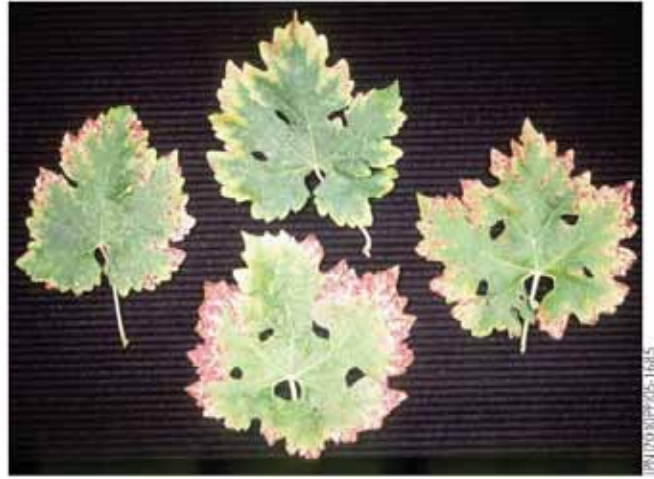
в хлоропласты, остается неизменным, и в результате взаимодействия данной световой энергии с хлорофиллом и другими светопоглощающими пигментами могут образовываться свободные кислородные радикалы, а также другие окислители, обладающие повреждающим действием. Когда для защиты хлоропластов от окислительного повреждения в результате ответной реакции растений синтезируются антоцианы, эти пигменты, имеющие отличный от зеленого цвет, обеспечивают максимальную эффективность фотосинтеза.

К неблагоприятным факторам внешней среды, вызывающим стресс у растений, относятся низкие температуры, недостаток воды, низкое содержание азота и фосфора в листьях и избыточное освещение в светочувствительные фазы развития листьев.

Края листьев могут быть особенно чувствительны к вышеуказанным стрессам, поэтому они в первую очередь изменяют окраску по сравнению с другими частями листьев (за исключением азотного дефицита, признаки ко-



**Недостаток фосфора у растений чечевицы** – изменение окраски нижних листьев на красновато-фиолетовую.



**Листья винограда (сорт Каберне-Совиньон)** с красновато-фиолетовыми краями.

торого в большинстве случаев сначала появляются в центральной части листьев). Края подвергаются подсыханию и охлаждению чаще, чем другие части листьев. Со временем края листьев перестают участвовать в ксилемном и флоэмном транспорте элементов питания и поэтому получают их в последнюю очередь. Во всяком случае у ряда видов растений ткани листа состоят из достаточно плотно сложенных клеток, и вблизи краев листовая поверхность имеет меньше устьичных щелей, поэтому внутреннее содержание диоксида углерода может быть сравнительно ниже из-за его ограниченной диффузии. Более низкое содержание диоксида углерода означает потенциально более высокий риск окислительного повреждения.

Появление красной (красновато-фиолетовой) окраски также часто ассоциируется с дисбалансом между поступлением и оттоком соединений в клетках растений. Фосфор играет ключевую роль в установлении баланса между поступлением и оттоком соединений в клетках растительных тканей, имеющих зеленую окраску, поскольку участвует в процессах



**Недостаток фосфора** у батата.

превращения диоксида углерода в различные виды сахаров и крахмал, а также в транспорте сахаров.

Итак, какое же все это имеет значение для управления фосфорным питанием растений? Во-первых, внешние признаки недостатка фосфора у растений не возникают сами по себе и требуют подтверждения – проведения анализа почвы и растений, а также сопоставления темпов роста растений. Во-вторых, в любой высокопродуктивной системе возделывания сельскохозяйственных культур фосфор, согласно биохимическим исследованиям, участвует в функционировании фотосинтетического аппарата растений – важнейшего процесса, в ходе которого происходит трансформирование световой энергии в химическую энергию сахаров, а затем и огромного количества уникальных соединений, которыми нас обеспечивают растения. Таким образом, при разработке систем выращивания растений с более высокими уровнями продуктивности и устойчивости для ежедневного обеспечения оптимального питания фосфором всех культур в севообороте в течение их жизненного цикла необходимо дальнейшее совершенствование методов диагностики условий минерального питания растений.

Д-р Бруулсема – директор Программы по фосфору Международного института питания растений, г. Гуэльф, провинция Онтарио, Канада. E-mail: tombruulsema@ipni.net



При недостатке фосфора у растений белокочанной капусты листья становятся полностью красными (красновато-фиолетовыми).

## Литература

Hughes, N.M. and S. Lev-Yadun. 2015. *Environ. Experimental Bot* 119:27–39.

Marschner, H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants. Second edition.* Academic Press.

Перевод с английского: В.В. Носов.

# Эффективность использования жидких комплексных удобрений, содержащих полифосфаты аммония

Носов В.В.

В данном обзоре рассматривается эффективность использования жидких комплексных удобрений на основе полифосфатов аммония в сравнении с твердыми фосфорными удобрениями. Согласно результатам многочисленных исследований, при применении на большинстве типов почв жидкие полифосфаты аммония обладают такой же агрономической эффективностью, как и твердые фосфорные удобрения. Тем не менее, результаты ряда исследований свидетельствуют о том, что в некоторых почвенно-климатических условиях (на карбонатных почвах) жидкие фосфорные удобрения могут иметь определенные преимущества.

Полифосфаты аммония – жидкие комплексные удобрения (ЖКУ), используемые в сельском хозяйстве ряда стран (наиболее широко – в США и Австралии). Исходными соединениями при получении жидких полифосфатов аммония служат фосфорная кислота и аммиак. Полифосфаты образуются при объединении мономерных ортофосфатов в полимерную цепь (рис. 1). Термин «полифосфаты» используется для обозначения полимерных соединений с разной длиной цепи. Промышленностью минеральных удобрений в мире в основном выпускаются полифосфаты аммония следующего состава: 10-34-0 и 11-37-0. Данные удобрения имеют высокое содержание фосфора и представляют собой прозрачный зеленый или бесцветный раствор с большим сроком хранения (до 12-ти месяцев без перемешивания) при достаточно широком диапазоне температур. Растворы

полифосфата аммония отличаются высокой стабильностью при близкой к нейтральной величине pH (6.4) и температуре до 25°C (McBeath и др., 2007). Физико-химические свойства полифосфата аммония состава 11-37-0 представлены в табл. 1.

От 1/2 до 3/4 фосфора в полифосфатных удобрениях входит в состав полимерных цепей, а остальная часть представлена неполимеризованными ортофосфатами (Nutrient Source Specifics, 2010). В процессе гидролиза полифосфатные цепи в конечном итоге разрушаются до мономеров – ортофосфатов. Ферментативная активность почв, а также интенсивность адсорбции полифосфат-ионов почвой (и образования труднорастворимых соединений) – основные факторы, определяющие скорость гидролиза полифосфата аммония в почвах (Torres-Dorante и др., 2005). Например, при низкой температуре почвы пирофосфат