

В. О. КАЗАРЯН, Н. В. БАЛАГЕЗЯН

## ЗАВИСИМОСТЬ СИНТЕЗА БЕЛКОВ В ЛИСТЬЯХ ОТ МОЩНОСТИ И МЕТАБОЛИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ АКТИВНЫХ КОРНЕЙ

Одним из главных внутренних факторов, определяющих энергию роста растений, как известно, является синтез белков в листьях, растущих органах и тканях. Естественно, поэтому, наличие параллелизма между указанным процессом и интенсивностью роста растений [16, 17].

На активность синтеза белков, кроме целого ряда внешних условий — минеральное питание, качество фотосинтезирующей радиации [1, 3, 4, 21], температура корнеобитаемой среды [2], водный режим растений [13, 18, 22, 23], — существенное влияние оказывают и внутренние факторы — онтогенетическая продвинутость [6, 11, 14], возраст листа и растения в целом [11—12] и др. Эти же факторы являются не менее важными для активации фотосинтеза, образования хлорофилла, водообеспеченности листьев и др. процессов, уровень которых, как показывают исследования [14], определяется поглотительной и метаболической деятельностью корневой системы. На основании этого мы вправе полагать, что одной из основных внутренних причин усиления или ослабления синтеза белков в листьях должны быть мощность и функциональная деятельность активных корней. Задача настоящего сообщения заключается именно в экспериментальной иллюстрации данного положения.

**Объекты и методы исследований.** Объектом наших исследований, проведенных в вегетационных сезонах 1967 и 1968 гг. явились 10- и 40-летние деревья тополя пирамидального (*Populus gracilis*), одновозрастные индивиды ясеня американского (*Fraxinus pensilvanica*), подсолнечник (Гигант 509) и кукуруза (Картули круги).

В первом опыте применением обрезки ветвей опытных деревьев изменялось отношение массы активных корней и листьев в пользу первых, что привело к повышению корнеобеспеченности листьев и, следовательно, усилению вегетативного роста. Обрезка произведена ранней весной, удалением верхней половины всех скелетных ветвей.

Для второго опыта были взяты 10- и 40-летние деревья тополя, молодые экземпляры которых, имея более развитую корневую систему, отличались бурным ростом, тогда как старые отличались суховершинностью, следовательно, более слабой представленностью активных корней.

Определение активности синтеза белков проведено следующим образом: ниже и выше опытных листьев, находящихся на одноярусном побеге (рано утром), произведено кольцевание для предотвращения оттока синтезирующихся ассимилятов. Спустя 48 часов после кольцевания

листья удалялись, фиксировались жидким азотом и высушивались с помощью леофильной сушки. Контролем служили листья, расположенные рядом с опытными, которые были удалены с растений в момент кольцевания побегов. Об интенсивности синтеза белков в листьях судили по разнице в содержании белкового азота в контрольных и опытных листьях.

В опытах с вегетирующими растениями подсолнечника и кукурузы, проведенных с целью выяснения роли метаболической деятельности корней в процессах синтеза белков, растениям давалась питательная смесь в одном случае через листья (путем инфильтрации), в другом — через корни. В последнем случае листья, кроме минеральных элементов, обогащались разнообразными метаболитами, тогда как в первом случае листья получали только минеральные вещества. В качестве контроля были взяты две группы растений: I—растущие в условиях почвы; II—корни которых в течение 15 дней находились в условиях дистиллированной воды. Исследовали также влияние пасоки на образование белков в изолированных листьях, используя в качестве контроля смесь минеральных элементов, разработанную Институтом агрохимических проблем и гидропоники АН АрмССР [5].

**Результаты и обсуждение.** Для омоложения или восстановления прежнего уровня плодovitости растений с давних пор принято производить обрезку плодовых. Этот фитотехнический прием интенсифицирует рост и другие процессы жизнедеятельности [7, 8, 15, 20] в связи с тем, что изменяется масса корней и листьев в пользу первых, в силу чего существенно повышается общая корнеобеспеченность листьев. Для обеспечения высокого уровня процессов роста, разумеется, должен усиливаться и синтез белков. Определение содержания белкового азота в листьях опытных (обрезанных) и контрольных деревьев привело к установлению следующего положения (табл. 1).

Таблица 1

Влияние обрезки на синтез белков в листьях ясеня американского

| Варианты    | Дата<br>взятия<br>проб | Азот, мг на 1 г сухого<br>веса |          |       | Увеличение азота<br>за 48 час., % |          |       | Отношение<br>белкового<br>азота к об-<br>щему |
|-------------|------------------------|--------------------------------|----------|-------|-----------------------------------|----------|-------|-----------------------------------------------|
|             |                        | небелко-<br>вый                | белковый | общий | небелко-<br>вый                   | белковый | общий |                                               |
| Контрольный | 10.VII                 | 6,01                           | 10,09    | 16,10 | —                                 | —        | —     | 0,6                                           |
|             | 12.VII                 | 6,56                           | 10,41    | 16,97 | 9,1                               | 3,1      | 5,4   | 0,6                                           |
| Обрезанный  | 10.VII                 | 8,07                           | 16,60    | 24,67 | —                                 | —        | —     | 0,7                                           |
|             | 12.VII                 | 9,48                           | 18,17    | 27,65 | 17,6                              | 9,4      | 12,1  | 0,7                                           |

Как следует из приведенных цифр, у контрольных деревьев за два дня прирост белкового азота в листьях составляет лишь 3,1%, тогда как у обрезанных — в три раза больше — 9,4%. Этот фитотехнический прием вызывал также и усиление поглотительной деятельности корней, что проявилось в увеличении общего азота в листьях. Разница в поглотительной активности корней обрезанных и контрольных деревьев оказа-

лась в 2,2 раза. Однако прирост белкового и общего азота в листьях осуществлялся неравномерно. Это становится особенно наглядным, если иметь в виду, что поглощенный корнями азот, кроме расхода на синтез белков, использовался и для образования других азотсодержащих органических соединений, какими являются нуклеиновые кислоты, хлорофилл и др. Этим и следует объяснить увеличение отношения белкового азота к общему в листьях в течение опыта.

Характерные данные были получены и в отношении накопления углеводов за 48 час. в листьях контрольных и обрезанных деревьев (табл. 2). В листьях последнего варианта синтезировалось в два раза

Таблица 2

Влияние обрезки на синтез углеводов в листьях клена американского

| Варианты         | Дата<br>взятия<br>проб | Содержание углеводов, мг на 1 г сухого вещества |          |          |         |                    |        | Увеличение<br>количества<br>углеводов<br>за 48 час.,<br>% |
|------------------|------------------------|-------------------------------------------------|----------|----------|---------|--------------------|--------|-----------------------------------------------------------|
|                  |                        | глюкоза                                         | сахароза | мальтоза | крахмал | гемипеллю-<br>лоза | сумма  |                                                           |
| Контроль-<br>ный | 10.VII                 | 34,4                                            | 32,67    | 5,70     | 14,40   | 13,68              | 100,85 | —                                                         |
|                  | 12.VII                 | 41,6                                            | 20,83    | 17,00    | 17,28   | 15,12              | 111,83 | 10,8                                                      |
| Обрезан-<br>ный  | 10.VII                 | 46,00                                           | 19,95    | —        | 10,80   | 25,12              | 101,87 | —                                                         |
|                  | 12.VII                 | 68,8                                            | 20,14    | 53,20    | 29,52   | 46,80              | 218,46 | 114,4                                                     |

больше углеводов, свидетельствующее об активном ходе фотосинтеза, что установлено еще раньше [8, 15, 20 и др.]. Увеличение содержания углеводов у деревьев, подвергнутых обрезке, осуществляется главным образом за счет растворимых их форм и в первую очередь за счет мальтозы. Прирост же крахмала и гемипеллюлозы оказался меньше.

Энергичное накопление углеводов в листьях обрезанных растений за 48 час. свидетельствует об активном влиянии продуктов корневой деятельности на фотосинтез, т. к. листья растений, подвергнутых обрезке, снабжаются корневыми продуктами более обильно, в результате чего усиливается их жизнедеятельность, в том числе и фотосинтез [9—11], в ходе которого синтезируются белки.

Исходя из полученных результатов, мы полагали, что понижение общей жизнедеятельности растений с возрастом связано с ослаблением корневой деятельности в силу того, что у старых индивидов на каждый лист приходится меньше активных корней [11]. При таких обстоятельствах должен ослабляться и синтез белков в листьях, что иллюстрировано нами в опыте с разновозрастным тополем пирамидальным (табл. 3).

Полученные данные наглядно показывают, что способность листьев молодых деревьев к синтезу белков намного выше, чем листьев старых индивидов. В отношении белкового азота прирост его у листьев молодых растений за двое суток составлял более 9,9%, тогда как количество общего азота увеличивалось на 2,8%. Выражение этого прироста в мг на

1 г сухого вещества листа у 10-летних растений составит 2,35 мг, а у старых—0,59, т. е. у молодых в 3,9 раза больше.

По новейшей концепции, старение высших растений [11] начинается с необратимого уменьшения корнеобеспеченности листьев, т. е. с сокращения общей массы активных корней по сравнению с листовой поверхностью. Разница в общей жизнедеятельности разновозрастных деревьев объясняется неодинаковой обеспеченностью их листьев активными корнями, что явилось решающим фактором для активации синтеза белков в листьях.

Таблица 3

Активность синтеза белков в листьях разновозрастных тополей пирамидальных

| Варианты    | Возраст растений | Дата взятия проб | Азот, мг на 1 г сухого веса |          |       | Увеличение азота за 48 час., % |          |       | Отношение белкового азота к общему |
|-------------|------------------|------------------|-----------------------------|----------|-------|--------------------------------|----------|-------|------------------------------------|
|             |                  |                  | небелковый                  | белковый | общий | небелковый                     | белковый | общий |                                    |
| Контрольный | 10-летний        | 10.7             | 5,60                        | 15,40    | 21,00 | 116,4                          | 115,2    | 115,6 | 0,7                                |
| Опытный     |                  | 12.7             | 6,52                        | 17,75    | 24,27 |                                |          |       | 0,7                                |
| Контрольный | 38-летний        | 10.7             | 9,10                        | 11,20    | 20,30 | 120,4                          | 105,3    | 112,8 | 0,5                                |
| Опытный     |                  | 12.7             | 10,96                       | 11,79    | 22,75 |                                |          |       | 0,5                                |

Роль корневой системы в активации образования белков в листьях проявляется в снабжении последних разнообразными метаболитами, в образовании которых участвуют элементы минерального питания. Активация синтеза белков должна быть гораздо заметнее при большем поглощении указанных элементов корнями, чем листовой поверхностью. Для подтверждения этого предположения нами проведены опыты с двухлетними сеянцами клена американского.

Тщательно выкопанные из почвы и промытые корни были разделены на 6 групп, из которых одна служила контролем и непосредственно фиксировалась для определения общей и белковой форм азота в листьях и корнях. Сеянцы другой группы корнями погружались в дистиллированную воду на 15 дней, после чего проводились те же определения в указанных органах. Остальные растения разделялись на 4 группы. В листья двух групп инфильтрировали в течение 2 часов в одном случае раствор азотнокислого аммония (0,24 г на 1 л воды), в другом — питательную смесь. Остальным двум группам азот и ту же смесь давали через корни в течение 2-х часов. После этого корни и листья фиксировались для анализов, результаты которых приводятся в табл. 4.

Приведенные в табл. данные с большой наглядностью показывают, что во всех случаях содержание белкового азота в листьях больше в вариантах, когда минеральные вещества или раствор азотнокислого аммония давались через корни. Азот, поступивший через корни, вовлекался в состав разнообразных метаболитов и, переходя в листья, активизировал синтез белков, а листья, которые подвергались

инфильтрации азотом, показали менее активный синтез белков, т. к. инфильтрированный азот передавался корням, где более или менее заметно усиливалось образование белков. Если сравнить общее содержание белкового азота в корнях этих растений с таковой в корнях, находящихся

Таблица 4  
Синтез белков в листьях и корнях при корневом и внекорневом питании клена американского

| Варианты                                                                                         | Объекты анализа | Азот, мг на 1 г сухого вещества |          |            |                   |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------|---------------------------------|----------|------------|-------------------|
|                                                                                                  |                 | общий                           | белковый | небелковый | белковый к общему |
| Контроль I, растения в условиях почвы                                                            | листья          | 24,84                           | 21,76    | 3,08       | 0,87              |
|                                                                                                  | корни           | 12,60                           | 8,68     | 3,92       | 0,68              |
| Контроль II, находящиеся в течение 15 дней в дистиллированной воде                               | листья          | 24,84                           | 14,76    | 10,08      | 0,59              |
|                                                                                                  | корни           | 10,70                           | 7,90     | 2,80       | 0,73              |
| Корни 15 дней в дистиллированной воде + 2 часа инфильтр. листьев раствором азотнокислого аммония | листья          | 24,50                           | 15,76    | 7,72       | 0,68              |
|                                                                                                  | корни           | 14,10                           | 8,82     | 8,28       | 0,62              |
| Корни 15 дней в дистиллированной воде + 2 часа инфильтр. листья питательной смесью               | листья          | 21,70                           | 17,97    | 3,73       | 0,82              |
|                                                                                                  | корни           | 14,70                           | 10,90    | 3,80       | 0,72              |
| Корни 15 дней в дистиллированной воде + 2 часа в растворе азотнокислого аммония                  | листья          | 25,05                           | 18,05    | 7,00       | 0,72              |
|                                                                                                  | корни           | 15,30                           | 10,70    | 4,60       | 0,66              |
| Корни 15 дней в дистиллированной воде + 2 часа в питательной смеси                               | листья          | 29,40                           | 19,16    | 10,24      | 0,65              |
|                                                                                                  | корни           | 15,05                           | 11,15    | 3,90       | 0,74              |

ся в течение 15 дней в дистиллированной воде, то разница окажется 11,6%. Таким образом, метаболическая переработка минеральных веществ более энергично осуществляется в корнях, чем в листьях. К такому выводу пришли и Горский и Сокот [19] в опытах с подкормкой листьев радиоактивным фосфором. Выяснилось, что последний сначала передвигался к корням, затем к листьям, как это наблюдалось и в опытах других исследователей [24—26].

Приведенные в табл. 4 данные одновременно проливают свет и на другое обстоятельство: синтез белков в листьях и корнях осуществляется энергичнее, когда азотная соль дается вместе с минеральной смесью, так как в синтезе данного органического полимера принимают участие и другие элементы минерального питания, как фосфор, сера и др.

Был проведен опыт с подсолнечником и кукурузой, подтверждающий, что роль корней в активации синтеза белков в листьях связана с их метаболической деятельностью.

Корни указанных растений сначала погружались в дистиллированную воду на 13 дней с тем, чтобы в них существенно ослаблялся и даже прекратился синтез белков, уменьшилось их количество во всех органах и тем самым существенно повысилась их чувствительность к питательным элементам и синтезу белков. После этого листья соответствующих ярусов срезывались и черешками на 48 часов погружались в одном слу-

чае в питательную смесь, в другом — пасоку, собранную за первые 4 часа после срезки стебля данного растения, растущего в нормальных для роста условиях. Затем листья фиксировались и подвергались анализу (табл. 5).

Таблица 5  
Синтез белков в листьях, получивших питательный раствор или пасоку

| Растения     | Варианты                                                           | Азот, мг на 1 г сухого вещества |          |            |                                               |
|--------------|--------------------------------------------------------------------|---------------------------------|----------|------------|-----------------------------------------------|
|              |                                                                    | общий                           | белковый | небелковый | соотноше-<br>ние белко-<br>вого к об-<br>щему |
| Подсолнечник | Контроль I — до погружения в дистиллированную воду                 | 44,10                           | 34,60    | 9,50       | 0,78                                          |
|              | Контроль II — после 15-дневного пребывания в дистиллированной воде | 40,28                           | 30,23    | 10,05      | 0,75                                          |
|              | 13 дней в дистиллированной воде + 2 дня в питательной смеси        | 46,55                           | 29,27    | 17,28      | 0,62                                          |
|              | 13 дней в дистиллированной воде + 2 дня в пасоке                   | 44,10                           | 35,14    | 8,96       | 0,79                                          |
| Кукуруза     | Контроль I — до погружения в дистиллированную воду                 | 20,45                           | 14,57    | 5,88       | 0,71                                          |
|              | Контроль II — 15 дней в дистиллированной воде                      | 15,55                           | 10,31    | 5,24       | 0,66                                          |
|              | 13 дней в дистиллированной воде + 2 дня в питательной смеси        | 18,35                           | 9,35     | 8,40       | 0,51                                          |
|              | 13 дней в дистиллированной воде + 2 дня в пасоке                   | 19,45                           | 13,51    | 5,84       | 0,69                                          |

Из данных приведенной таблицы мы видим, что положительное влияние пасоки растений на синтез белков в листьях оказалось гораздо эффективнее, чем действие питательного раствора. Разница в содержании белкового азота в листьях подсолнечника и кукурузы последних двух групп составляет соответственно 5,87 и 4,26 мг, что видно также из величины соотношения белкового азота к общему. Если у III группы подопытных растений подсолнечника из общего азота 62,8% использовалось для синтеза белков, то у последней группы на образование белков израсходовалось 79,7% общего азота. У кукурузы эти цифры соответственно составляют 50,9 и 69,9%.

Активное влияние пасоки растений на синтез белков в листьях свидетельствует об усиленном участии в этих процессах тех разнообразных метаболитов, которые синтезируются в корнях и вместе с пасокой переходят в листья. В связи с этим листья, получившие больше корневых метаболитов, отличались и повышенной физиологической активностью.

Таким образом, обрезка части надземных метамеров, приводящая к изменению отношения массы активных корней к листовой поверхности

в пользу первых, способствует синтезу белков в листьях. По мере возрастного старения деревьев и уменьшения массы активных корней, проходящих на единицу площади листьев, ослабляется синтез белков в первых.

Синтез белков в растениях, получивших питательный раствор через корневую систему, протекает гораздо энергичнее, чем когда он дается через листовую поверхность.

Положительное влияние высокой корнеобеспеченности листьев на синтез белков в них связано с метаболической деятельностью корней, что подтверждается весьма активным влиянием пасоки (по сравнению с питательным раствором) на синтез белков в листьях (табл. 5).

Институт ботаники  
АН АрмССР

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Ն. Վ. ԲԱԼԱՅԱՆՈՉՅԱՆ

ՏԵՐԵՎՆԵՐՈՒՄ ՍՊԻՏԱԿՈՒՅՆԵՐԻ ՍԻՆԹԵԶԻ ԿԱՆՈՒՄԸ ԱԿՏԻՎ ԱՐՄԱՏՆԵՐԻ  
ՀՉՈՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԵՎ ՆՅՈՒԹԱՓՈԽԱՆԱԿԱՅԻՆ ԳՈՐԾՈՒՆԵՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Բացի արտաքին պայմաններից, տերևներում սպիտակուցների սինթեզի ակտիվությունը մեծ չափով կախված է նաև մի շարք ներքին գործոններից՝ բույսի շնորհիվ հասնող և ալյուրոսի շնորհիվ հասնող ազդեցությունից, տերևի հասակից և այլն։ Սակայն, նկատի ունենալով, որ տերևներում ընթացող ֆիզիոլոգիական պրոցեսների վրա նույնքան դրական ազդեցություն են թողնում նաև ակտիվ արմատների հոսքերը, նրա կլանող և նյութափոխանակային ակտիվությունը, մենք ենթադրել ենք, որ այդ հանգամանքը պետք է, որ մեծ չափով ազդի նաև սպիտակուցների սինթեզի վրա։

Այս ուղղությամբ կատարված փորձերը հեղինակներին բերել են հետևյալ հիմնական եզրակացությունների.

Բույսերի վերերկրյա օրգանների մի մասի կտրումը, որի հետևանքով փոխվում է տերևների և ակտիվ արմատների մասսաների հարաբերությունը և օգուտ վերջիններիս, նպաստում է տերևներում սպիտակուցների սինթեզին։ Ծառերի ծերացման և յուրաքանչյուր տերևին ընկնող ակտիվ արմատների մասսայի փոքրացման դուրսհանումը թուլանում է սպիտակուցների սինթեզը։

Բույսերի մեջ սպիտակուցների սինթեզն ընթանում է ավելի պասիվ այն ժամանակ, երբ սննդանյութերը տրվում են ոչ թե արմատներով, այլ տեղակային մակերեսով։

Տերևների բարձր արմատաապահովվածության դեպքում սպիտակուցների ակտիվ սինթեզը պայմանավորվում է արմատների բարձր կլանող և նյութափոխանակային գործունեությամբ։ Դրա լավագույն ապացույց կարող է հանդիսանալ այն փաստը, որ մեկուսացված տերևներն կոթուններով արմատահյուսքի մեջ խորասուզելու դեպքում ավելի շատ սպիտակուց են սինթեզում, քան սննդարար լուծույթի մեջ։

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Андреева Т. Ф. Сб. Физиол. питан. роста и устойчивости растений в Сибири и Д. Востока. Изд. АН СССР, 1963.
2. Винокур Р. Л. Физиол. раст., т. 10, вып. 3, 1963.
3. Воскресенская Н. П. и Гришина Г. С. Физиол. растений, т. 5, вып. 2, 1958.
4. Воскресенская Н. П. и Гришина Г. С. ДАН СССР, т. 124, 2, 1959.
5. Давтян Г. С. Картофель и овощи, 4, 1964.
6. Казарян В. О. Стадийность развития и старения однолетних растений, Ереван, 1959.
7. Казарян В. О. и Есаян Г. С. Изв. АН АрмССР, биол. науки, 14, 2, 1961.
8. Казарян В. О. и Карапетян К. А. Изв. АН АрмССР, биол. науки, 17, 10, 1964.
9. Казарян В. О. и Давтян В. А. Биол. журнал Армении, 19, 1, 1966.
10. Казарян В. О. и Давтян В. А. Биол. журнал Армении, 20, 11, 1967.
11. Казарян В. О. Старение высших растений. Изд. Наука, 1969.
12. Кляшко Н. Л. Физиол. раст., т. 15, в. 4, 1968.
13. Петин Н. С. и Колодязная О. О. Тр. комиссии по ирриг., вып. 3, 1934.
14. Петин Н. С. Физиология орошаемой пшеницы. Изд. АН СССР, 1959.
15. Стоев К. Д. и Лилев В. И. Физиол. раст., 3, 2, 1956.
16. Сытник К. М., Мусатенко Л. Укр. Бот. журнал, 20, 3, 1963.
17. Сытник К. М., Мусатенко Л. Доповіді АН УРСР, 9, 1965.
18. Трубецкова О. М. и Семенова О. С. Ученые записки МГУ, вып. 36, Ботаника, 1940.
19. Gorski M., Sokot W., Rosin W. Glebornawczl, 12, 1962.
20. Kazarjan V. O. Biol. Plantarum, 4 (2), 1962.
21. Michell J. W. Bot. Gaz., 99, 2, 1937.
22. Mothes K. Planta, Bd. 28, H-4, 1938.
23. Mothes K. Planta, Bd. 30, H-5, 1940.
24. Nelson C. D. and Gorham P. R. Canad. Journ. Bot., 37, 3, 1959.
25. Nelson C. D. and Gorham P. R. Canad. Journ. Bot., 37, 3, 1959.
26. Nelson C. D., Clauss H., Mortimer D. and Gorham P. R. Plant and Soil, 36, 5, 1961.