ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 10, 1975

УДК 581.12

В. О. КАЗАРЯН, В. А. ДАВТЯН, И. А. ГЕВОРКЯН

РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ НА ИСКЛЮЧЕНИЕ И ДОПОЛНИТЕЛЬНУЮ ПОДКОРМКУ ЖЕЛЕЗОМ КОРНЕЙ И ЛИСТЬЕВ

При определении содержания хлорофилла, прочности его связи с липопротеидным комплексом листа, интенсивности фотосинтеза, синтеза белков и нуклеиновых кислот в корнях и листьях при дополнительной подкормке железом указанных органов в отдельности установлено, что внекорневая подкормка приводит к более интенсивному образованию хлорофилла, чем корневая, однако в последнем случае ослабляется его связь с липопротеидным комплексом листа. Синтез же белков усиливается в листьях при корневом, а в корнях—при внекорневом дополнительном питании железом. В отношении нуклеиновых кислот обнаруживается усиленный синтез в корнях и листьях при корневой подкормке.

Железо имеет исключительно важное значение для общей жизнедеятельности растений, несмотря на весьма малое (примерно 0,02 %) его содержание в последних [2, 3]. Оно входит в состав органо-минеральных компонентов [16, 21], в первую очередь в структуру целого ряда ферментов [20, 28]. Существенным является также его участие в синтезе зеленых пигментов [4], формировании листового аппарата [12, 17] и др. Исключение железа из питательной смеси весьма отрицательно отражается на обмене веществ растений: понижается активность железосодержащих ферментов [20], увеличивается содержание органических кислот [22, 26], нарушается соотношение аминокислот [23], ослабляется накопление сухой массы [5]. Большое значение имеет этот элемент и для предотвращения хлороза [4, 9]. Наряду с этим мы располагаем данными об активном участии корневой системы в образовании зеленых пигментов через синтез Fe-порфиринов [13, 14 и др.].

Эти факты, хотя и расширяют наши знания о многогранности роли железа в жизни растений и о его доступности корням и листьям, тем не менее не дают основания заключить о преимуществе одного из применяемых способов питания (корневого и внекорневого) железом для жизнедеятельности растений. Если учесть высокую способность корней энергично вовлекать в метаболизм поглощенные ими минеральные элементы, в том числе и железо, можно допустить, что многие процессы жизнедеятельности (синтез хлорофилла, белков, нуклеиновых кислот и др.) должны протекать более активно при подаче железа корням. Для установления преимущества того или иного способа подкормки растений железом требуются специальные исследования. При корневой подкормке питательные вещества, поступающие непосредственно в корни, подвергаются обмену с образованием разнообразных метаболитов, необходимых

для роста и нормального функционирования надземных метамеров и самих корней. При внекорневой подкормке листьев существенно затягивается или же исключается подобный корневой метаболизм для отдельных элементов минерального питания, принимающих участие в синтезе жизненно важных структурных элементов живой клетки. Исходя из этого, мы попытались выяснить роль отдельных элементов минерального питания в синтезе хлорофилла, нуклеиновых кислот при их поступлении в растение как через корни, так и листья.

Материал и методика. Объектом исследования служили растения подсолнечника сорта Гигант-549, выращенные в пятилитровых глиняных вазонах с садовой почвой (чернозем, речной песок и перепревший навоз в соотношении 3:1:1).

В фазе вегетации (5—6 пар листьев) растения разделили на три группы (в каждой по 8 растений). Первая—получила одновременно корневую, внекорневую подкормку, вторая—корневую, а третья—внекорневую. Корневую подкормку растения получали поливом 500 мл однонормальной питательной смесью, используемой при гидропонном выращивании растений. Внекорневую—опрыскиванием листьев растений 50 мл 0,25—нормального того же раствора. Каждую из этих групп соответственно разделили на 2 варианта, первый из которых получил полную питательную смесь (ППС); второй—тот же раствор, но без железа.

Для опытных растений внекорневое или корневое питание служило по сути дела дополнительной подкормкой и исключение при этом из питательной смеси железа, разумеется, не могло привести к возникновению хлороза. После пятидневной дополнительной подкормки растений были определены содержание хлорофилла, прочность его связи с липопротеидным комплексом листа, содержание белков и нуклеиновых кислот в корнях и листьях, а также интенсивность фотосинтеза.

Фотосинтез был определен с помощью прибора Чатского и Славика [19] в условиях 6000 люкс освещенности и 25—27° температуры; содержание разных форм хлорофилла—по Осиповой [11], с дальнейшим спектрофотометрированием—по Маккинни [27]; различные формы азота—по Кьельдалю [1]. Фиксация материала для определения нуклеиновых кислот была проведена в холоде. Обработка—по Шмидту и Тангаузеру [30], определение их содержания—по Цаневу и Маркову [18]. Повторность определений трехкратная, полученные данные статистически обработаны.

Результаты и обсуждения. Результаты анализов по определению содержания хлорофилла в листьях опытных растений (табл. 1) наглядно показывают, что наиболее интенсивный синтез зеленых пигментов происходит у растений, получивших одновременно корневое и внекорневое питание. Однако более или менее неожиданным оказалось сравнительно активное образование хлорофилла при внекорневой подкормке, нежели корневой. Это обстоятельство дает основание думать, что внекорневая подкормка способствует непосредственному поступлению железа в листья, и столь же интенсивному включению его в процесс образования хлорофилла, о чем свидетельствуют и другие опыты [11].

Своеобразными оказались данные относительно прочности связи хлорофилла с липопротеидным комплексом у опытных групп растений. Более прочная связь обнаружена при подаче минеральных элементов одновременно через корни и листья. У растений же, получивших ППС через листья, величина этого показателя меньше. Отсюда следует, что внекорневая подкормка способствует как усиленному синтезу хлорофил-

ла, так и упрочению его связи с липопротеидным комплексом. В случаях исключения из раствора железа подавляется не только синтез хлорофилла, но и ослабляется его прочность с липопротеидным комплексом.

Таблица 1

Содержание хлорофилла в листьях подсолнечника в зависимости от способов подкормки питательной смесью и исключения железа

Способ подкормки	Варианты	Хлорофилл, мг на 1 г сухого вещества		Сумма	% слабосвязанного от общего
		прочносвязанный	слабосвязанный		
		M±m			
Корневая + внекорневая	ППС	10,13±0,81	4,46±0,22	14,59±0,87	30,5
	—Fe	5,25±0,27	4,16±0,18	9,41±0,32	44,2
Корневая	ППС	5,87±0,30	4,15±0,18	10,02±0,15	41,4
	—Fe	4,10±0,14	5,42±0,22	9,52±0,26	56,9
Внекорневая	ППС	8,50±0,33	4,46±0,16	12,96±0,36	34,3
	—Fe	5,45±0,26	4,47±0,19	9,92±0,32	45,0

Казалось бы уменьшение содержания железа, а, следовательно, и хлорофилла должно привести к упрочению связи последнего с белком. Однако, если слабая прочность связи зеленых пигментов с липопротеидным комплексом является показателем энергичного обновления как хлорофилла, так и белков [6], то мы вправе объяснить этот факт именно неудовлетворительной активностью образования хлорофилла и белков. Действительно, недостаток железа, как известно, приводит к ослаблению синтеза Fe-порфириновых соединений и понижению активности гемсодержащих ферментов, участвующих в образовании хлорофилла.

В зависимости от способа подкормки растений или исключения из питательной смеси железа опытные растения существенно различались по интенсивности фотосинтеза (рис.1). Максимальный уровень этого процесса, как мы видим, обнаружен у растений, получивших одновременно корневое и внекорневое питание; минимальный — при исключении железа из питательной смеси. Железо, по данным Чернявиной [20], входит в каталитическую систему фотосинтеза. Подобные ферменты геминовой природы ускоряют реакции фотосинтеза [26], поэтому при исключении железа из питательной смеси существенно ослабляется ассимиляция поглощенного углерода.

Приведенные данные иллюстрируют преимущество корневого питания при активации фотосинтеза. Поглощенные корнями многие из минеральных элементов непосредственно включаются в метаболизм, способствуя синтезу разнообразных ферментов, которые, поступая в листья, стимулируют фотосинтез [7].

Имеются данные и о том, что при недостатке железа ослабляется поглощение и накопление азота в растениях [24, 25], синтез белков [27], уменьшается процентное содержание белкового азота [32] и др. Однако

для выявления разницы в азотном обмене корней и листьев в зависимости от способов подкормки (питания) растений минеральными элемен-

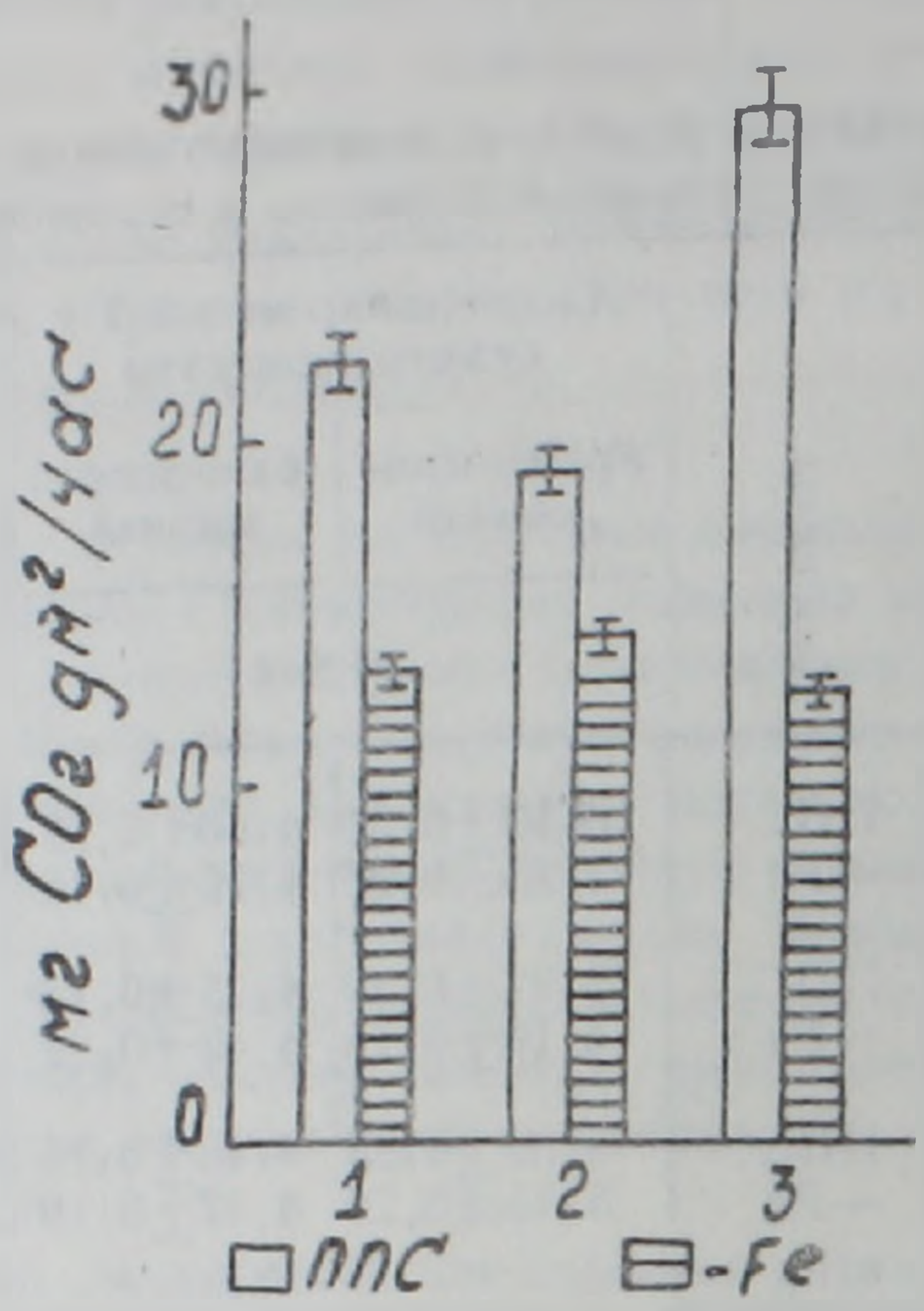

Рис. Фотосинтетическая активность листьев подсолнечника при исключении или даче питательной подкормки железом. 1—корневая; 2—внекорневая; 3—корневая+внекорневая подкормка.

тами, в частности железом, требовались специальные опыты, результаты которых приведены в табл. 2.

Таблица 2

Содержание азота в корнях подсолнечника при разных способах подкормки питательной смесью и исключении железа, мг/г сухого вещества

Способ подкормки	Варианты	Общий	Белковый	Небелковый	% белкового азота от общего
		M±			
Корневая + внекорневая	ППС	36,2±1,24	34,3±1,18	1,9±0,05	94,7
	—Fe	33,8±0,80	28.9±0,26	4,9±0,22	85,5
Корневая	ППС	32,4±0,81	28,0±0,61	4,4±0,19	86,4
	—Fe	28,8±0.92	21,8±0,73	7,0±0,09	75.6
Внекорневая	ППС	35,9±0,90	32,6±0,38	3,3±0,15	90,6
	—Fe	30,2±0,87	24,4±0,76	5,8±0,11	80,7

По этим данным более заметная разница в отношении содержания белкового азота в зависимости от способов подкормки питательной смесью, а также наличия или отсутствия в ней железа обнаружена в корнях. При этом, если максимальное содержание белкового азота в корнях растений I группы вполне закономерно, то довольно трудно объяснить количественное преобладание указанного азота в корнях растений III группы. Обычно растения при корневом питании получают больше азота, чем при внекорневом, но, видимо, поглощенный листьями азот обеспечивает син-

тез белков, требуемых для жизнедеятельности надземных органов. В результате ослабляется перемещение азотистых соединений из корней и усиливается синтез белков в корневой системе, о чем свидетельствует и больший процент белкового азота от общего (90,6%).

По данному показателю корни растений указанной группы уступают лишь растениям I группы. Таким образом, независимо от способа подкормки растений железом синтез белков в корнях активируется.

Аналогичная картина обнаружена и в отношении синтеза белков в листьях (табл. 3). Однако в этом случае констатировано более сущест-

Таблица 3

Содержание азота в листьях подсолнечника при различных способах подкормки питательной смесью и исключении железа, мг/г сухого вещества

Способ подкормки	Варианты	Общий	Белковый	Небелковый	% белкового азота от общего
		M±m			
Корневая + внекорневая	ППС	64,7±2,12	60,9±2,03	3,8±0,12	91,3
	—Fe	46,5±1,64	40,0±1,56	5,5±0,01	86,2
Корневая	ППС	71,1±2,25	60,7±1,87	10,4±0,50	85,3
	—Fe	53,9±1,00	44,0±0,73	9,9±0,39	81,4
Внекорневая	ППС	59,6±1,50	55,2±1,89	4,4±0,19	92,6
	—Fe	53,8±1,50	48,5±1,45	5,3±0,01	90,1

венное расхождение в содержании общего азота в листьях опытных растений.

Наибольшее количество общего азота, как и ожидалось, обнаружено в листьях растений I и II групп. Но процентное соотношение белкового и общего оказалось меньше у растений II группы. Если этот вариант принять за контроль, то растения I варианта оказываются менее активными в отношении поглощения азота, осуществляемого как через корни, так и листья.

Видимо, азот, поступающий через листья, способствует непосредственному синтезу в листьях белков, коррелятивно подавляя дальнейшее поглощение корнями почвенного азота.

Отсутствие железа в питательной смеси всегда приводило к уменьшению содержания общего и белкового азота в листьях, что свидетельствует об участии данного элемента в азотном обмене растений. Этот факт косвенно указывает на роль азота в синтезе нуклеиновых кислот. В этом аспекте мы располагаем данными о том, что Fe участвует в сохранении конфигурации молекул РНК и стабилизации структуры с помощью присоединения их азотных оснований ковалентными связями [20].

Для выявления зависимости синтеза нуклеиновых кислот от подкормки растений железом нами определено их содержание в корнях (табл. 4) и листьях (табл. 5).

Таблица 4

Содержание нуклеиновых кислот в корнях подсолнечника при различных способах подкормки питательной смесью и исключении железа, мг/г сухого вещества

Способ подкормки	Варианты	РНК	ДНК	Общая сумма	% от полной питательной смеси
		M±m			
Корневая + внекорневая	ППС	26,5±0,86	4,7±0,18	31,2±0,77	100,0
	—Fe	22,9±0,40	4,4±0,21	27,3±0,55	87,5
Корневая	ППС	19,7±0,67	4,3±0,14	24,0±0,53	100,0
	—Fe	17,5±0,27	3,4±0,13	20,0±0,46	87,0
Внекорневая	ППС	18,7±0,68	4,5±0,17	23,2±0,80	100,0
	—Fe	16,4±0,38	3,3±0,15	19,7±0,18	84,9

Таблица 5

Содержание нуклеиновых кислот в листьях подсолнечника при различных способах подкормки питательной смесью и исключении железа, мг/г сухого вещества

Способ подкормки	Варианты	РНК	ДНК	Общая сумма НК	% от полной питательной смеси
		M±m			
Корневая + внекорневая	ППС	34,9±1,53	8,8±0,29	43,7±1,39	100,0
	—Fe	29,6±0,61	8,6±0,23	38,2±0,65	87,2
Корневая	ППС	29,8±0,72	8,4±0,30	38,2±0,45	100,0
	—Fe	24,4±0,72	7,6±0,20	32,0±0,50	59,9
Внекорневая	ППС	21,6±0,58	7,8±0,39	29,4±0,30	100,5
	—Fe	19,3±0,50	6,0±0,26	25,3±0,29	86,3

Из приведенных данных следует, что роль железа в синтезе дезоксирибонуклеиновой кислоты оказалась гораздо слабее, чем в образовании рибонуклеиновой кислоты. Объясняется этот факт, по всей вероятности, связью синтеза РНК с белковым обменом [8, 15], который, как мы убедились из предыдущих данных, в значительной степени зависит от содержания железа в растениях.

Далее выясняется, что поглощенное листьями железо оказывает определенное действие на процесс синтеза нуклеиновых кислот в корнях. Конечно, трудно допустить, что подобное влияние осуществляется перемещением из листьев железа или Fe-содержащих органических соединений в корни. Вероятнее всего участие железа в синтезе РНК в корнях зависит от мощности листового аппарата, в связи с чем ослабляется поглощение Fe из почвы и подавляется синтез РНК в корнях.

Аналогичная картина выявлена и в отношении содержания нуклеиновых кислот в листьях (табл. 5), с той лишь разницей, что в опытных вариантах расхождение в содержании РНК более существенно.

Наибольшее количество РНК обнаруживается в листьях растений, получавших корневое и внекорневое питание, тогда как при внекорневом—наблюдалось заметное уменьшение ее (на 38,1%).

Таким образом, хотя в процессе эволюции основная функция поглощения минеральных элементов перешла к корневой системе, приобретшей метаболическую функцию, тем не менее это свойство сохранилось и у листьев, притом, более сильно в отношении железа, с чем и связано более усиленное образование хлорофилла при внекорневом питании растений железом, нежели при корневом. Для интенсификации же фотосинтеза (рис. 1), синтеза белков (табл. 3) и нуклеиновых кислот (табл. 5) роль железа, поглощенного корнями, оказалась более значительной. Активное участие Fe в указанных процессах, несомненно, осуществляется через те порфириновые соединения, многие из которых имеют ферментативную природу.

Результаты изложенных опытов интересны также тем, что выявляется существенное изменение метаболической деятельности корней в отношении синтеза белков и нуклеиновых кислот при внекорневом обогащении листьев железом. Этот факт свидетельствует о коррелятивном влиянии листового метаболизма указанных важнейших для жизнедеятельности клеток структурных соединений на аналогичные процессы, осуществляющиеся в корнях.

Институт ботаники АН АрмССР

Поступило 27.VII 1975 г.

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Վ. Ա. ԴԱՎԹՅԱՆ, Ի. Ա. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ

ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՌԵԱԿՑԻԱՆ ԵՐԿԱԹԻ ԱՂԵՐՈՎ ԱՐՄԱՏՆԵՐԸ ԵՎ ՏԵՐԵՎՆԵՐԸ ՀԱՎԵԼՅԱԼ ՍՆՈՒՑՄԱՆ ՀԱՆԴԵՊ

Ամփոփում

Արմատները կլանելով հանքային նյութերը ենթարկում են նյութափոխանակության և վերերկրյա օրգաններն են ուղարկում տարբեր ֆիզիոլոգիական ակտիվ նյութեր, որոնք նպաստում են սպիտակուցների, նուկլեինային թթուների, քլորոֆիլի սինթեզին, ինչպես և տերևների կենսագործունեության բոլոր պրոցեսներին։ Այս է պատճառը, որ արմատային սննդառությունը ավելի մեծ չափով է նպաստում բույսի կենսագործունեությանը, քան արտաարմատային սննդառությունը։ Չնայած դրան, երկաթի աղերով արտաարմատային սնուցման ուղղությամբ կատարած մեր փորձերը ցույց են տվել, որ այս դեպքում ավելի է ուժեղանում ֆոտոսինթեզը և քլորոֆիլի առաջացումը։

Մյուս կողմից՝ պարզվել է, որ սպիտակուցների սինթեզը տերևներում ուժեղանում է արմատային, իսկ արմատներում՝ արտաարմատային սնուցման դեպքում։ Նուկլեինային թթուների առաջացումը ինչպես տերևներում, այնպես էլ արմատներում ակտիվանում է, երբ երկաթի աղերը տրվում են վերերկրյա օրգաններով։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Белозерский А. Н., Проскурякова Н. И.* Практическое руководство по биохимии растений, М., 1951.

2. *Виноградов А. П.* Труды биохимической лаборатории АН СССР, 3, 1935.
3. *Виноградов А. П.* ДАН СССР, 17, 45, 1938.
4. *Власюк П. А.* Биологические элементы в жизнедеятельности растений, Киев, 1969.
5. *Володарский Н. И.* В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений, 11, М., 1971.
6. *Казарян В. О.* Старение высших растений, М., 1969.
7. *Казарян В. О., Акопова Ж. М.* Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 28, 1972.
8. *Конарев В. Г.* Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений, М., 1959.
9. *Макарова Г. М.* Химия в сельском хозяйстве, 10, 9 (107), 1972.
10. *Моцков Ф. Ф.* Внекорневая подкормка растений, Киев, 1957.
11. *Осипова О. П.* ДАН СССР, т. 57, вып. 8, 1947.
12. *Прянишников Д. Н.* Избранные сочинения, 3, 1952
13. *Рубин Б. А., Гермаманова-Гавриленко В.* ДАН СССР, 135, 2, 1960.
14. *Рубин Б. А.* Вестник с/х наук, 6, 1963.
15. *Столетов В. Н., Кокшарова Т. А., Агамалова С. Р., Никитина Е. И., Будницкая Е. Б.* Известия АН СССР, сер. биол. № 2, 1970.
16. *Троцкий Е. П.* Вестник МГУ, 5, 1960.
17. *Украдыга Ф. Я.* Свекловодство, Киев, 1940.
18. *Цанев Р. Г., Марков Г. Г.* Биохимия, 21, 1, 1960.
19. *Чатский И., Славик Б.* Biologia plantarum, 51, 1, 1958.
20. *Чернявина И. А.* Физиология и биохимия элементов. М., 1970.
21. *Школьник М. Я.* Физиология с/х растений, 2, 1967.
22. *Decock P. C., Morrison R. J.* Biochem J. 70, 272, 1958.
23. *Decock P. C., Morrison R. J.* Biochem J. 70, 266, 1958.
24. *Hjin W. S.* Planta Soil., 3, 239, 1951.
25. *Hjin W. S.* Planta Soil., 4, 11, 1952.
26. *Jacson W. A., Coleman N. I.* Planta a. Soil., 11, 1, 1959.
27. *Mackinney G.* Journ. Biol. Chem., 140, 1, 1941.
28. *Nicholas D. J. D.* Ann. Bot., 21, 84, 1957.
29. *Perur N. G., Smith J., Wiebe H. H.* Plant Physiol., 36, 6, 1961.
30. *Schmidt G., Thannhauser S. J.* Biol. Chem., 161, 1, 1945.
31. *Wallace A.* Soil Sci., 80, 101, 1955.
32. *Yacobsen J.* Plant Physiol., 26, 2, 1945.