

УДК 633.854.78:581.11:58.035.2

ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ФОТОПЕРИОДА НА ТРАНСПОРТ НИТРАТ-ИОНА, АМИНОКИСЛОТ И АМИДОВ С ПАСОКОЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА

Е. Е. КРАСТИНА, М. Н. КОНДРАТЬЕВ, П. К. БЕХЕРА

(Кафедра физиологии растений)

В вегетационном опыте у 30-дневных растений подсолнечника выделение воды и нитрат-иона с пасокой в расчете на единицу сухой массы корней не зависело от длины предшествующего фотопериода (12, 16, 20 и 24 ч в течение 2 недель) в отличие от аминокислот и амидов, выделение которых было максимальным при фотопериоде 12 ч и минимальным при непрерывном освещении. Концентрации в пасоке, аспарагина, серина, валина, треонина, лейцина, изолейцина, лизина, пролина, глутаминовой кислоты, тирозина, гистидина и аргинина линейно уменьшались по мере удлинения предшествующего фотопериода. Предполагается, что усиление синтеза аминокислот и амидов в корнях при сокращенном фотопериоде компенсирует ослабление этого процесса в надземных органах подсолнечника.

Растение как саморегулирующаяся система обладает способностью компенсировать изменения физиологических функций отдельных частей. Например, в ряде случаев наблюдается обратная корреляция между изменениями площади листьев и интенсивности фотосинтеза [9—11, 21, 29], массы корневой системы и ее удельной поглощающей активности [8, 14]. Сокращение времени фотосинтеза в течение суток при коротком фотопериоде сопровождается повышением интенсивности ассимиляции CO_2 [10, 13, 19, 23]. При ослабленном освещении [22] и коротком фотопериоде [2, 26] падает доля корней в общей массе растения, что отражается на удельной поглощающей активности корней. Так, при сокращении фотопериода с 16 до 12 ч уменьшается доля корней в общей массе растений подсолнечника, но увеличивается удельная поглощающая активность этих органов [2].

Изменение длительности светового периода обуславливает и колебания содержания нитратов в растении. Например, в условиях короткого фотопериода концентрация нитрата повышается при внесении высоких доз азотных удобрений в большей степени, чем при длинном фотопериоде [17]. При коротком дне увеличивается содержание и свободных аминокислот [1, 20]. В предыдущих исследованиях с подсолнечником было выявлено, что затенение растений при загущении посева, уменьшение интенсивности естественного света в 2 раза или однократное удлинение ночного периода всего на несколько часов усиливают транспорт с пасокой аминокислот, амидов, а в некоторых случаях и нитрата [6, 7]. Тем не менее остается неисследованным вопрос о влиянии на количество и состав транспортируемых с пасокой соединений азота такого экологического фактора, как длина фотопериода. Поэтому целью нашего исследования было определение интенсивности транспорта нитрата, аминокислот и амидов с пасокой подсолнечника в зависимости от длины фотопериода.

Методика

Подсолнечник сорта Одесский 63 выращивали в водной культуре на еженедельно меняемой питательной смеси Кнопа. С помощью люминесцентных ламп ЛБЦ 30 обеспечивали трехстороннее облучение ра-

стений (ФАР—38—40 Вт/м²). Температуру воздуха около растений поддерживали на уровне 20 °С. Включение и выключение света в фотопериодических камерах проводилось автоматически.

Первые 16 сут растения выращивали при 16-часовом фотопериоде, после чего их распределяли по группам, которые в течение следующих 14 дней культивировали при различной длине дня — 12, 16 (контроль), 20 и 24 ч. По окончании экспозиции у растений проводили сбор пасоки во время светового периода суточного цикла — между 12 и 20 ч. Объем пасоки и массу корней, определяемую после сбора пасоки, регистрировали для каждого растения от-

дельно. Концентрацию нитратного азота в пасоке измеряли ионселективным электродом ЭМ•NO₃•01 на иономере ЭВ-74, концентрацию аминокислот и амидов — на аминокислотном анализаторе фирмы «Биотроник». В связи с тем, что к концу экспери- мента растения различались по массе, объем пасоки и содержание в ней соединений азота рассчитывали на 1 растение и на 1 г сухой массы корней. Опыты проводили в 5-кратной повторности.

Результаты

По истечении 2 недель роста подсолнечника при 12, 16, 20 и 24-часовом фотопериоде сухая масса одного растения составила соответственно 5,09, 5,85, 6,47 и 6,60 г. Масса корней и их доля в общей биомассе растений при удлинении фотопериода с 12 до 20 ч увеличивались (табл. 1).

Объем пасоки и количество транспортируемого с ней нитрата за 8 светлых часов суток возрастали пропорционально массе целого растения. При пересчете на 1 г сухой массы корней отмеченная закономерность нарушалась — существенные различия между разными вариантами при $P = 0,95$ отсутствовали. Отмечалась лишь тенденция к увеличению объема пасоки и количества выделенного с ней нитрата у растений непрерывного освещения (табл. 1).

Фотопериодические условия оказывали заметное влияние на количество выделяемых с пасокой свободных аминокислот и амидов. Растения, находившиеся в течение 2 недель при непрерывном освещении (фотопериод 24 ч), обладали, видимо, меньшей способностью синтезировать аминокислоты в корнях. Несмотря на больший объем пасоки у этих растений по сравнению с растениями других вариантов освещения, содержание аминокислот в ней в расчете как на 1 растение, так и на 1 г корней было меньше. Максимальное количество аминокислот в пасоке отмечено у растений варианта 12-часового дня (табл. 1). Коэффициент корреляции между длиной фотопериода и суммарным выделением аминокислот с пасокой, рассчитанным на 1 г корней, имеет отрицательное значение ($r = -0,96$).

Таблица 1

Влияние длины фотопериода на массу корней, объем пасоки и содержание в ней соединений азота у растений подсолнечника (числитель — на 1 растение, знаменатель — на 1 г корней)

Показатель	Фотопериод, ч			
	12	16	20	24
Сухая масса корней, г	1,50±0,08	1,88±0,12	2,31±0,12	2,01±0,11
Объем пасоки, мл	6,45±0,65	8,20±1,9	8,73±0,95	10,25±2,7
	4,30±0,65	4,36±1,4	3,78±0,48	5,10±1,2
Нитратный азот в пасоке, мкмоль	526±160	697±240	735±160	1036±270
	351±120	371±170	318±75	515±120
Сумма аминокислот и амидов в пасоке, мкмоль	14,8±1,1	10,1±1,5	14,0±2,8	7,4±1,7
	9,9±1,2	5,4±0,1	6,1±1,3	3,7±0,8
в т. ч.:				
аминокислот	6,7	5,0	5,6	2,8
	4,5	2,7	2,4	1,4
глутамина	6,1	4,3	7,3	4,33
	4,1	2,3	3,2	2,15
аспарагина	2,0	0,8	1,1	0,25
	1,3	0,4	0,5	0,12

Концентрация аминокислот и амидов (y) в пасоке подсолнечника при разной длине фотопериода (x) и коэффициенты регрессии

Аминокислоты и амиды	Концентрация, мкМ				Коэффициенты регрессии		
	12 ч	16 ч	20 ч	24 ч	a	b	c
Серин	119	103	90	54	187,3	—5,3	—
Валин	154	114	95	69	231,3	—6,8	—
Аланин	144	167	132	73	241,0	—6,2	—
Треонин	89	62	46	12	162,8	—6,1	—
Лизин	73	56	45	12	134,3	—4,9	—
Лейцин	78	51	33	9	144,7	—5,7	—
Изолейцин	73	50	34	10	135,2	—5,2	—
Пролин	63	45	26	9	117,7	—4,6	—
Глутамат	58	42	30	25	69,6	—1,7	—
Тирозин	53	28	22	3,5	96,1	—3,9	—
Гистидин	49	29	24	4,8	88,1	—3,4	—
Аргинин	38	19	14	2,4	68,5	—2,8	—
у-аминомасляная	25	18	21	8,9	39,3	—1,2	—
Фенилаланин	16	6,1	5,1	3,5	65,9	—5,8	+0,13
Глицин	4,0	2,3	3,4	1,1	—	—	—
Аспарат	2,9	2,4	3,3	1,1	—	—	—
Глутамин	950	672	821	417	1367	—36	—
Аспарагин	300	134	123	24	523	—21	—
Сумма аминокислот	1040	794	625	297	1769	—60	—

Основной транспортной формой органического азота в системе корень — побег являлись глутамин и аспарагин — их абсолютное содержание превышало содержание в пасоке 18 аминокислот. С удлинением фотопериода от 12 до 24 ч синтез глутамина в корнях подсолнечника сократился приблизительно в 2 раза, тогда как аспарагина — в 10 раз (табл. 1). Транспорт этих амидов с пасокой уменьшился соответственно в 1,5 и 8 раз. Аналогичное влияние оказывала длина фотопериода на синтез и транспорт других аминокислот, среди которых преобладали первичные аминокислоты аланин, серин, валин (концентрация в пасоке в среднем по всем вариантам составляла 91—129 мкМ) и вторичные — треонин, лизин, лейцин, изолейцин (концентрация в пасоке — 40—52 мкМ). В минимальном количестве в пасоке обнаруживались аспарагиновая кислота и глицин, а орнитин и α -аминомасляная кислота выявлялись в ней лишь при 12- и 20-часовом фотопериоде.

Сравнение содержания неорганических и органических форм азота в пасоке подсолнечника показало, что основной транспортной формой азота в системе корень — побег является нитрат. Это хорошо согласуется с данными других исследователей [16, 18].

Расчет коэффициентов a и b в уравнении линейной регрессии $y=a+bx$, отражающем изменение концентрации аминокислот (y) в пасоке подсолнечника в зависимости от изучаемого светового фактора (x), показал, что в интервале 12—24 ч длительность фотопериода оказала максимальное отрицательное влияние на концентрацию в пасоке аспарагина, валина, треонина, лейцина, изолейцина, серина, лизина и пролина. Концентрация в пасоке глутамина, аланина, тирозина, гистидина, аргинина и γ -аминомасляной кислоты существенно снижалась лишь у растений непрерывного света (фотопериод 24 ч). Концентрация фенилаланина резко падала при увеличении фотопериода с 12 до 16 ч, а при дальнейшем его увеличении до 24 ч она уменьшалась постепенно. В этом случае зависимость концентрации от длины фотопериода носила параболический характер и описывалась уравнением $y=a+bx+cx^2$ (табл. 2).

Обсуждение результатов

Таким образом, проведенное нами исследование влияния длины фотопериода на синтетическую и транспортную функции корневой си-

стемы подсолнечника сорта Одесский 63 показало, что сокращение фотопериода с 16 до 12 ч вызвало увеличение концентрации аминокислот и амидов в пасоке 30-дневных растений. Аналогичные результаты были получены у того же сорта подсолнечника при одноразовом удлинении темного периода суток на несколько часов, или снижении интенсивности естественного света в 2 раза в течение 3 дней, или при взаимном затенении растений при загущении посева [6, 7]. Наоборот, увеличение длины фотопериода до 20 и особенно 24 ч вызвало снижение концентрации аминокислот и амидов в пасоке подсолнечника.

Известно, что активность нитратредуктазы и глутаминсинтетазы в листьях растений снижается при ухудшении световых условий и сокращения продолжительности дня [4, 5, 15, 24, 27, 28]. Однако в настоящей работе показано увеличение в таких условиях освещения концентрации аминокислот и амидов в пасоке. Это может быть результатом активизации процессов восстановления и ассимиляции нитратов в корнях при сокращении светового периода с одновременным увеличением транспорта органических азотсодержащих соединений с ксилемным экссудатом в надземную часть. На этом основании можно заключить: депрессия процессов восстановления и ассимиляции минерального азота в надземных органах компенсируется повышением их активности в корневой системе растений. При достаточно длительном воздействии короткого фотопериода или затенении растений путем загущения изменяется соотношение массы побегов и корней в пользу первых, возрастает функциональная нагрузка на корневую систему, что также может увеличить пулы восстанавливаемого нитрата, аминокислот и амидов в корнях в расчете на единицу их массы.

Выделение аминокислот и амидов с пасокой подсолнечника имеет суточный ритм с большой амплитудой колебаний и максимумом в первую половину светового периода [3]. В нашем опыте растения трех вариантов (фотопериоды 12, 16 и 20 ч) благодаря смене световой и темновой фаз в суточном цикле имели отметку времени для поддержания указанного ритма. Время сбора пасоки у таких растений приходилось на период повышенного транспорта аминокислот и амидов с пасокой. Но у растений варианта с 24-часовым фотопериодом, т. е. находящихся в условиях непрерывного освещения в течение 2 недель, не было отметки времени для поддержания суточного ритма плача и выделения указанных соединений азота с пасокой. Поэтому можно предположить, что у таких растений изучаемые процессы находились на каком-то среднесуточном уровне во время сбора пасоки. Этим мы объясняем значительно более низкую по сравнению с растениями остальных вариантов концентрацию аминокислот и амидов в пасоке постоянно освещаемых растений. Например, выделение аспарагина с пасокой растений в вариантах с фотопериодами 12 и 24 ч различалось на целый порядок (1,3 и 0,12 мкмоль на 1 г корней соответственно), а суммарное выделение аминокислот — в 3 раза (табл. 1). Концентрация аминокислот в пасоке растений указанных вариантов имела еще более сильные различия (табл. 2).

Сокращение количества транспортируемых с пасокой растений аминокислот и амидов через 2 недели после увеличения длины фотопериода с 16 до 20 и 24 ч можно объяснить также повышением способности листьев восстанавливать нитрат и ассимилировать аммоний в связи с активирующим действием света на нитратредуктазу и глутаминсинтетазу [12, 25].

Полученные нами результаты дают возможность сделать вывод о наличии компенсаторных явлений в системе корень — побег при восстановлении и ассимиляции нитратного азота на уровне целого растения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабенко В.И., Инкина А.Г. содержание свободных аминокислот и аспарагина у культурных злаков. — Научно-

техн. бюлл. Всес. селекц.-генет. ин-та, 1968, вып. 9, с. 60—63. — 2. Бехера П. К., Кондратьев М. Н., Крастина Е. Е. Поглощающая активность корневой системы растений подсолнечника при разной длине фотопериода. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 5, с. 100—106. — 3. Гунар И.И., Крастина Е. Е., Брюшков А. К. А., Беликова Е. М. О суточной периодичности в синтетической деятельности корней. — Изв. ТСХА, 1960, вып. 5, с. 19—34. — 4. Желюк В. М., Овруцкая З. Г., Старченко Е. П., Молдован Н. И. Влияние затемнения растений на активность ферментов ассимиляции азота у сои. — РЖ «Физиол. и биохимия раст.», 1985, № 11, реферат 234. — 5. Измайлов С. Ф., Баскакова С. Ю., Асеева К. Б. и др. Распределение активности глутаминсукцинатазы и глутаматдегидрогеназы в органах различных растений. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1982, № 3, с. 321—332. — 6. Ильин А. Н., Кондратьев М. Н., Крастина Е. Е. Поглощение и транспорт азота с пасокой у подсолнечника в зависимости от густоты стояния растений. — Изв. ТСХА, 1988, вып. 1, с. 90—95. — 7. Ильин А. Н., Кондратьев М. Н., Крастина Е. Е. Транспорт соединений азота и ионов калия с пасокой подсолнечника в зависимости от световых условий в вред шестьющий период. — Изв. ТСХА, 1988, вып. 3, с. 89—95. — 8. Крастина Е. Е. Минеральное питание подсолнечника при ценотическом взаимодействии растений. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 5, с. 95—103. — 9. Мокроносов А. Т. Интеграция функций роста и фотосинтеза. — Физиол. растений, 1983, т. 30, вып. 5, с. 868—880. — 10. Мокроносов А. Т., Багаутдинова Р. И. Компенсаторные явления в регулировании фотосинтеза. — Зап. Свердл. отд. Всес. ботан. о-ва, 1970, вып. 5, с. 68—76. — 11. Протасова Н. Н. Светокультура как способ выявления потенциальной продуктивности растений. — Физиол. растений, 1987, т. 34, вып. 4, с. 812—822. —

12. Садунишвили Т. А. Нуцубидзе Н. Н., Гварлиани Н. З. Ассимиляция аммония в листьях фасоли на свету. — В сб.: Связь метаболизма углерода и азота при фотосинтезе. Пушино, 1985, с. 92—93. — 13. Цыбулько В. С. Фотосинтез и дыхание в связи с фотопериодической реакцией растений. — Тр. Харьковского СХИ, 1971, № 141, с. 12—24. — 14. Edwards J. H., Barber S. A. — *Agron J.*, 1976, vol. 68, N 3, p. 471—473. — 15. Hageman R. H., Flesher D. — *Plant Physiol.*, 1960, vol. 35, p. 700—708. — 16. Hocking P. J., Steer B. T. — *Ann. Bot.*, 1983, vol. 51, p. 787—799. — 17. Hopkins E. W. — *Soil Sci.*, 1935, vol. 39, N 4. — 18. Kaiser J. J., Lewis O. A. M. — *New Phytol.*, 1980, vol. 85, p. 235—241. — 19. Keating B. A., Wilson G. L., Evenson J. P. — *Austral. J. Plant Physiol.*, 1985, vol. 12, N 6, p. 621—630. — 20. Misra G., Mishra S. — *Bot. Gaz.*, 1971, vol. 132, N 3, p. 167—171. — 21. Mitra S., Ghildiyal M. C. — *Z. Acker- u. Pflanzenbau*, 1988, Bd. 160, H 5, S. 303—308. — 22. Shishido Y., Challa H., Krupa J. — *Exp. Bot.*, 1987, vol. 38, N 191, p. 1044—1054. — 23. Smith C. J. — *Ann. Bot.*, 1975, vol. 39, N 159, p. 101—111. — 24. Sri vastava R. C., Mathuk S. N. — *Indian J. Exp. Biol.*, 1980, vol. 18, N 3, p. 300—302. — 25. Stulen I., Bosgraaf A. — *Biochem. und Physiol. Pflanz.*, 1985, Bd. 180, H. 1, S. 15—24. — 26. Thomas T. H. — *Acta Univ., agr.*, 1985, O 33, N 3, p. 513—521. — 27. Vijayraghavan S. J., Sopory S. K., Guha-Mukherjee S. — *Plant and Cell Physiol.*, 1979, vol. 20, N 7, p. 1251—1261. — 28. Wallgrove R. M., Lea P. J. — *Photosynth. Mech and Environ.*, Amsterdam e. a., 1985, p. 389—418. — 29. Weber G., Patzold H., Burkert D. — *Beitr. trop. Landwirt. und Veterinarmed.*, 1986, Bd. 24, H. 2, S. 143—152.

Статья поступила 15 марта 1989 г.

SUMMARY

In 30-days old plants of sunflower, exudation of water and nitrate with bleeding sap per unit of root dry mass did not depend on the length of preceding photoperiod (12, 16, 20 and 24 hours during 2 weeks), while that of amino acids and amids was the highest with photoperiod of 12 hours and the lowest with continuous light. Concentration of asparagine, serine, valine, threonine, leucine, isoleucine, lizin, proline, glutamic acid, tyrosin, histidine and arginine linearly decreased with higher length of preceding photoperiod. It is supposed that intensification of amino acid and amid synthesis in roots with shorter photoperiod compensates attenuation of this process in aboveground organs of sunflower.