

ДИНАМИКА ПРОТЕОЛИТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ У ДВУХ ЭКОТИПОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФОТОПЕРИОДА

С. О. ЛЕБЕДИНСКАЯ, М. Н. КОНДРАТЬЕВ

(Кафедра физиологии растений)

В серии вегетационных опытов при различных режимах азотного питания и фотопериодах изучали динамику активности кислых и нейтральных протеаз в процессе онтогенетического старения у сортов яровой пшеницы, относящихся к различным экотипам.

Установлено, что активность исследованных ферментов стабилизировалась или усиливалась в период интенсивного налива зерновок. Это было связано с активизацией «протеаз старения». Вместе с тем получены данные, свидетельствующие о сохранении достаточно высокой активности протеаз общего обмена белков в постфлоральный период. Определен вклад каждого органа в общую протеолитическую активность растения. В ходе экспериментов не было обнаружено устойчивых сортовых различий по данному показателю.

Процесс формирования белкового комплекса зерна у злаковых культур может осуществляться за счет азота, поглощаемого корневой системой в генеративный период или накопленного в вегетативных органах до цветения [5]. Поскольку с переходом растений к генеративной фазе процессы поглощения и ассимиляции экзогенного азота

резко замедляются [10], ремобилизация и перераспределение азотистых веществ вегетативных органов становятся основной чертой азотного обмена, а эндогенный азот — главным или единственным источником азота для формирующихся зерновок.

Важнейшим фактором, определяющим интенсивность поступления ре-

утилизируемых азотистых веществ в зерновки, является рост активности протеолитических ферментов, названных «протеазами старения», осуществляющих гидролиз белков вегетативных органов [3, 12]. Большинство исследователей отмечают наличие положительной корреляции между уровнем протеолитической активности (ПА) в период интенсивного налива зерновок и содержания белка в зерне [3, 4, 11, 12]. В связи с этим неоднократно предпринимались попытки использовать величину ПА в качестве физиолого-биохимического критерия при создании высокобелковых генотипов. Особый интерес, на наш взгляд, представляют сведения о высоком уровне ПА в листьях сорта яровой пшеницы, относящегося к степному экотипу [7]. Это позволило предположить, что уровень ПА является генетически predetermined признаком, характеризующим способность генотипа формировать высокобелковое зерно за счет эндогенного азота. Слабым местом данной работы явилось то, что указанные взаимосвязи изучались на органном, но не организменном уровне.

С учетом сказанного представляется необходимым:

1) изучить динамику ПА не только на органном уровне, но и в целом растении в процессе онтогенетического старения;

2) изучить влияние факторов, ускоряющих или задерживающих естественное старение растений, на функционирование исследуемых ферментов;

3) сопоставить динамику активности изучаемых ферментов с формированием азотного статуса растений;

4) оценить роль генотипического фактора и фактора среды в формировании уровня ПА растений.

Объектом исследований явились сорта яровой пшеницы Саратовская 29 (степной экотип) и Ленинградка (северорусский экотип). В качестве фактора, ускоряющего естественное старение растений, использовали 24-часовой световой период. Фактором, задерживающим старение, служили поздние корневые подкормки азотом.

Динамику активности протеолитических ферментов изучали в серии экспериментов в 1990 и 1992 гг. В 1990 г. растения выращивали в тепличном отсеке лаборатории растениеводства в песчаной культуре при температуре $25 \pm 2^\circ \text{C}$ днем и $19 \pm 1^\circ \text{C}$ ночью, 16-часовом дне и влажности субстрата 70% ПВ. При набивке сосудов вносили питательную смесь Кнопа и микроэлементы в дозе 0,1 нормы. После появления первого листа растения каждые три дня поливали раствором, содержащим смесь Кнопа и микроэлементы — 0,05—0,1 нормы. За две недели до цветения часть растений (контрольные варианты) начинали поливать раствором смеси Кнопа, в котором $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ и KNO_3 были заменены CaCl_2 и K_2SO_4 . Остальные растения (опытные варианты) продолжали поливать раствором смеси Кнопа, содержащим нитраты К и Са. Подкормки прекращали в фазу молочной спелости зерна. Всего за вегетацию внесли в контроле 1 норму азота, в опытных вариантах — 2 нормы.

В 1992 г. растения выращивали в фитокамерах лаборатории «Фитотрон» в песчаной культуре при 16-часовой длине дня и температуре $23 \pm 1^\circ \text{C}$ днем и $17 \pm 1^\circ \text{C}$ ночью. При набивке сосудов вносили питательную смесь Кнопа и микроэлементы — 0,5 нормы. Подкормки (0,5 нормы смеси Кнопа и 0,25 нормы микроэлементов) проводили на 14-й и 16-й день после посева.

Влажность субстрата поддерживали на уровне 70% ПВ. С фазы цветения часть растений выращивали при 24-часовой длине дня.

В обоих экспериментах исследования проводили на главном побеге. Боковые побеги удаляли по мере их появления из листовых влагалищ.

Пробы отбирали в 1990 г. в фазу цветения и на 5, 12, 19, 32-й день после цветения, в 1992 г. — в фазу цветения и на 5, 12, 16, 21, 29-й день после цветения. Протеолитическую активность в кислой и нейтральной областях pH определяли в листьях верхнего яруса, стебле, корнях и вегетативных элементах колоса по методике Ансона в модификации, предложенной на кафедре физиологии растений Тимирязевской академии [3]. Общую ПА рассчитывали умножением удельной ПА на сырую массу органа. Содержание общего и восстановленного азота небелковой фракции в органах растений определяли фотоколориметрическим методом с использованием реакции индофенольной зелени [6], содержание нитратного азота — по методике Катальдо [8], осаждение белков проводили по мето-

дике Барнштейна-Штутцера [1]. Полученные данные обработаны методом дисперсионного анализа [2].

Результаты и их обсуждение

Накопление и перераспределение ассимилятов и азотистых веществ являются важными интегральными характеристиками общего состояния растений. Поэтому представляется целесообразным начать анализ закономерностей азотного метаболизма растений с рассмотрения этих показателей.

Исследованные сорта практически не различались между собой по динамике сухой массы как вегетативных органов, так и зерновок. Накопление сухой массы у них замедлялось с переходом к генеративной фазе развития. При этом масса целого растения росла за счет зерновок, а масса вегетативных органов уменьшалась или оставалась на неизменном уровне. В 1992 г. ассимиляты, оттекающие из вегетативных органов, частично поступали в зерновки, а частично выделялись в среду через листья и колосковые чешуи (табл. 1).

Таблица 1

Динамика накопления сухой массы растений (г/раст) при 16-часовом (числитель) и 24-часовом (знаменатель) дне в генеративный период

Орган	Цветение	Дни после цветения					НСР ₀₅
		5	12	16	21	29	
1	2	3	4	5	6	7	8
Саратовская 29							
Целое растение	3,3	4,0	4,1	5,6	4,1	4,4	0,9
		4,1	5,4	4,9	5,1	—	
Зерновки		0,1	0,5	1,1	1,0	1,4	0,2
		0,1	0,9	1,1	1,1	—	
Вегетативные органы	3,3	3,9	3,6	4,5	3,1	2,9	0,8
		4,0	4,5	3,8	4,0	—	
Листья ярусов: нижнего	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,0
		0,2	0,2	0,2	0,2	—	

1	2	3	4	5	6	7	8
среднего	0,3	0,3	0,3	0,3	0,2	0,3	0,1
		0,3	0,3	0,3	0,3	—	
верхнего	0,7	0,7	0,7	0,8	0,6	0,6	0,1
		0,8	0,8	0,7	0,7	—	
Стебель	1,1	1,4	1,4	2,0	1,3	1,1	0,4
		1,5	2,1	1,6	1,7	—	
Колос	0,5	0,7	0,6	0,7	0,5	0,5	0,2
		0,7	0,7	0,6	0,7	—	
Корни	0,6	0,6	0,4	0,7	0,3	0,3	0,2
		0,5	0,5	0,5	0,4	—	
Ленинградка							
Целое растение	3,5	4,0	4,1	4,7	4,3	4,2	0,9
		4,9	4,5	5,7	5,0	—	
Зерновки		0,1	0,8	1,2	1,4	1,5	0,2
		0,1	0,9	1,5	1,6	—	
Вегетативные органы	3,5	3,9	3,3	3,5	2,9	2,7	0,8
		4,8	3,7	4,2	3,4	—	
Листья ярусов:							
нижнего	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,0
		0,2	0,2	0,2	0,2	—	
среднего	0,3	0,2	0,3	0,3	0,3	0,3	0,1
		0,3	0,3	0,3	0,2	—	
верхнего	0,8	0,8	0,7	0,7	0,6	0,6	0,1
		0,9	0,7	0,7	0,6	—	
Стебель	1,0	1,3	1,1	1,2	0,9	0,8	0,4
		1,7	1,3	1,6	1,2	—	
Колос	0,7	0,8	0,7	0,7	0,6	0,6	0,2
		0,9	0,8	0,9	0,8	—	
Корни	0,7	0,7	0,4	0,5	0,5	0,3	0,2
		0,9	0,4	0,5	0,5	—	

Внесение экзогенного азота в постфлоральный период не влияло на динамику сухой массы целого растения и его отдельных органов у обоих сортов. При 24-часовом дне в генеративный период ускорялось начало оттока ассимилятов из вегетативных органов у Саратовской 29, а у Ленинградки наблюдалось двухэтапное уменьше-

ние сухой массы вегетативных органов и целого растения: с 5-го по 12-й и с 16-го по 21-й день после цветения (табл. 1).

Зерновая продуктивность не зависела от обеспеченности растений азотом и длины дня в генеративный период, но в условиях 24-часового дня поступление ассимилятов в зерновки про-

Таблица 2

Динамика влажности зерновок (%) при 16-часовом (числитель)
и 24-часовом (знаменатель) дне в генеративный период

Сорт	Дни после цветения			
	12	16	21	29
Саратовская 29	$\frac{69}{63}$	$\frac{59}{56}$	$\frac{50}{47}$	$\frac{42}{—}$
	$\frac{73}{65}$	$\frac{57}{53}$	$\frac{46}{45}$	$\frac{23}{—}$

ходило более интенсивно и заканчивалось раньше. Вместе с тем изменение длины дня не повлияло на динамику влажности зерновок (табл. 2). Это поз-

воляет предположить, что непрерывное освещение, ускоряющее онтогенетическое старение материнского растения, не влияет на их развитие.

Таблица 3

Динамика общего азота в растениях (мг/раст) при 16-часовом (числитель)
и 24-часовом (знаменатель) дне в генеративный период в 1992 г.

Орган растения	Цветение	Дни после цветения					НСР ₀₅
		5	12	16	21	29	
1	2	3	4	5	6	7	8

Саратовская 29

Целое растение	59,7	$\frac{59,7}{57,6}$	$\frac{61,9}{65,7}$	$\frac{77,5}{68,1}$	$\frac{60,2}{73,2}$	$\frac{64,1}{—}$	9,8
		$\frac{1,8}{2,7}$	$\frac{12,2}{25,7}$	$\frac{28,5}{36,6}$	$\frac{25,5}{42,7}$	$\frac{39,1}{—}$	
Зерновки	59,7	$\frac{57,9}{54,9}$	$\frac{49,7}{40,0}$	$\frac{49,0}{31,5}$	$\frac{34,7}{30,5}$	$\frac{25,0}{—}$	6,3
		Листья ярусов:	3,0	$\frac{2,4}{2,1}$	$\frac{2,4}{2,0}$	$\frac{2,4}{2,5}$	
нижнего	9,1			$\frac{4,3}{4,2}$	$\frac{4,3}{3,0}$	$\frac{2,7}{2,7}$	$\frac{2,5}{2,2}$
		среднего	18,7	$\frac{17,8}{15,5}$	$\frac{15,6}{9,9}$	$\frac{13,0}{6,8}$	$\frac{8,4}{4,6}$
верхнего	12,3			$\frac{13,8}{15,4}$	$\frac{13,3}{11,1}$	$\frac{14,3}{7,6}$	$\frac{9,8}{8,3}$
		Стебель	10,4	$\frac{14,0}{12,8}$	$\frac{8,9}{8,5}$	$\frac{9,7}{6,6}$	$\frac{7,3}{8,9}$
Колос	6,2			$\frac{5,6}{4,9}$	$\frac{5,2}{5,5}$	$\frac{6,9}{5,3}$	$\frac{4,0}{4,3}$
		Корни					

Ленинградка

Целое растение	57,3	$\frac{59,3}{60,3}$	$\frac{64,4}{66,2}$	$\frac{68,0}{73,0}$	$\frac{63,1}{62,2}$	$\frac{56,1}{—}$	9,8

1	2	3	4	5	6	7	8
Зерновки		2,9	24,4	32,6	39,1	35,0	8,1
		2,3	28,5	41,0	39,0	—	
Вегетативные органы	57,3	56,4	40,0	35,4	24,0	21,1	6,3
		58,0	37,7	32,0	23,2	—	
Листья ярусов: нижнего	1,9	1,7	1,9	1,9	1,2	1,7	1,0
		1,7	2,0	2,3	1,5	—	
среднего	6,0	3,0	2,5	2,8	1,8	1,9	1,5
		3,7	2,6	1,9	1,6	—	
верхнего	19,4	18,1	13,4	10,6	5,5	3,9	2,5
		17,3	11,2	7,3	3,8	—	
Стебель	11,0	12,5	8,9	6,9	5,3	5,1	3,5
		13,3	9,5	8,2	5,7	—	
Колос	12,3	14,5	8,0	8,9	5,8	4,9	2,5
		14,6	7,8	7,1	5,5	—	
Корни	6,7	6,6	5,3	4,3	4,4	3,6	1,7
		7,4	4,6	5,2	5,1	—	

Динамика азотистых соединений в растениях обоих сортов также была идентичной. Накопление азотистых соединений замедлялось после фазы цветения, а после завершения фазы полного формирования зерна (ПФЗ) азот не поглощался растениями и даже выделялся во внешнюю среду, причем нетто-потери азотистых веществ могли быть существенными (табл. 3). Внесение азота в среду в постфлоральный период привело лишь к незначительному увеличению его содержания в растениях. При этом поступление азота в зерновки практически не зависело от варьирования внешних условий.

Анализ содержания отдельных фракций азота показал, что динамика общего азота в вегетативных органах определяется динамикой белкового азота. Отмечена тенденция к замедлению нетто-гидролиза белковой фракции азота при внесении его в среду после цветения, но различия между растениями контрольных и опытных вариантов несущественны.

Абсолютное содержание нитратного азота в растениях обоих сортов быстро снижалось после фазы цветения. Абсолютное содержание восстановленного азота небелковой фракции, характеризующее пул мобильного азота, как правило, было максимальным в первые 5 дней после цветения и быстро снижалось по мере развития зерновок.

Корневые подкормки азотом в постфлоральный период приводили к существенному повышению содержания небелкового азота у обоих сортов до фазы ПФЗ, в дальнейшем различия между вариантами исчезали. Напротив, содержание нитратного азота в надземных вегетативных органах существенно возрастало после фазы ПФЗ до конца вегетации.

Таким образом, в генеративный период развития наблюдается как замедление поглощения нитрата, так и резкое ингибирование процессов его восстановления. Можно заключить, что в это время экзогенный азот играет не-

значительную роль в азотном метаболизме, в частности, в формировании белкового комплекса зерновок.

Направление тока азотистых веществ и ассимилятов определяется органом-акцептором: когда акцепторная емкость зерновок исчерпана, метаболиты выделяются в среду, если нет альтернативного акцептора.

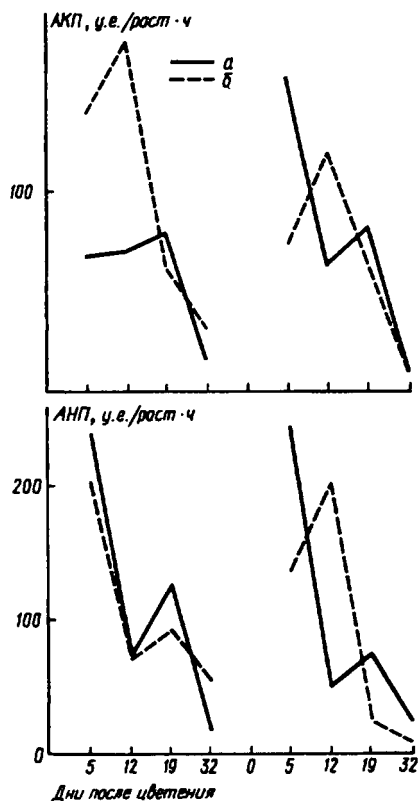


Рис. 1. Динамика АКП (сверху) и АНП (снизу) целого растения у сортов яровой пшеницы Саратовская 29 (слева) и Ленинградка при корневой подкормке азотом из расчета 1 норма (а) и 2 нормы (б) в генеративный период.

Активность кислых (АКП) и нейтральных протеаз (АНП) в растениях исследованных сортов, как правило, быстро снижалась в период между фазами цветения и ПФЗ, после чего начинался рост ПА или прекращалось дальнейшее ее снижение (рис. 1, 2). Второй этап снижения ПА приходился на фазу молочной спелости зерна и

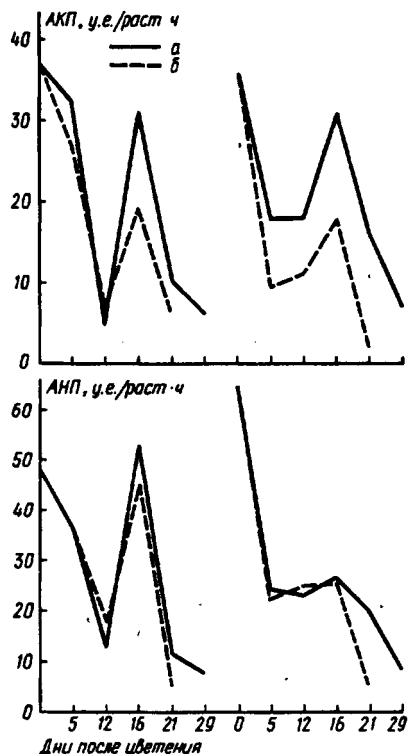


Рис. 2. Динамика АКП (сверху) и АНП (снизу) целого растения у сортов яровой пшеницы Саратовская 29 (слева) и Ленинградка при 16-часовом (а) и 24-часовом (б) дне в генеративный период.

обычно совпадал с замедлением поступления азотистых веществ в зерновки. Рост или стабилизация ПА растений в период интенсивного налива зерновок, по-видимому, были вызваны активизацией «протеаз старения», ответственных за создание транспортного пула азота. Эти данные хорошо согласуются с результатами анализа содержания мобильного азота в вегетативных органах. Так, из табл. 4 видно,

что запасы мобильного азота, содержащегося в вегетативных органах в фазу цветения и в начале генеративного периода, могут удовлетворить потребности развивающихся зерновок в течение 10—12 дней после цветения, т. е. до фазы ПФЗ. После прохождения данной фазы необходим гидролиз белков вегетативных органов, следовательно, необходима активизация «протеаз старения».

Таблица 4

Динамика мобильного азота (мг/раст) в вегетативных органах и накопление азота зерновками в 1990 г.

Орган растения	Дни после цветения			
	5	12	19	32
Саратовская 29				
Вегетативные органы	7,3	5,7	5,1	6,4
Зерновки	2,4	6,4	12,6	24,6
Ленинградка				
Вегетативные органы	6,9	5,1	3,7	6,9
Зерновки	2,4	7,5	19,3	29,2

В отдельные фазы развития наблюдались сортовые различия в уровнях АКП и АНП (рис. 1, 2). Однако они носили случайный характер, не сохранялись в онтогенезе и в экспериментах разных лет, что не дает основания судить о генотипической предрасположенности уровня ПА.

Подкормки азотом привели к повышению в фазу ПФЗ активности кислых протеаз у Саратовской 29 и нейтральных — у Ленинградки (рис. 1). Однако это усиление ПА не могло быть вызвано активизацией «протеаз старения», поскольку такие подкормки приводили в начале генеративного периода к увеличению пула мобильного азота, а в период интенсивного налива зерновок блокировали нетто-гидролиз белков вегетативных органов. Повыше-

ние ПА в данном случае вызвано, по-видимому, активизацией протеаз общего обмена белков, осуществляющих непрерывное обновление белковых молекул [9]. Для полного выяснения роли «протеаз старения» в процессе формирования белкового комплекса зерна необходимы более тонкие биохимические методы, позволяющие разделить «протеазы старения», связанные с развитием репродуктивных органов, и протеазы общего обмена белков, связанные с развитием материнского растения.

Выращивание растений в условиях непрерывного освещения несколько усиливало интенсивность оттока азотистых веществ из вегетативных органов и накопление их в зерновках, но в целом существенно не отразилось на

перераспределении азота в растениях. Соответственно и динамика ПА в контрольных и опытных вариантах была идентичной (рис. 1, 2). Эти данные свидетельствуют, что активность «протеаз старения» не зависит от характера старения материнского растения, а определяется потребностями развивающихся зерновок в азотистых веществах.

Динамика ПА в отдельных органах

обычно не совпадала с динамикой ПА целого растения. Так, в листьях верхнего яруса она, как правило, имела вид одно- или двухвершинной кривой, причем пик ПА наиболее отчетливым был в период интенсивного налива зерновок (табл. 5—8). В стеблях контрольных растений АКП более или менее постепенно снижалась в период между фазами цветения и полной спе-

Таблица 5

Динамика АКП (у. е/раст · ч) в растениях при подкормках азотом из расчета 1 норма (числитель) и 2 нормы (знаменатель) в генеративный период 1990 г.

Орган растения	Дни после цветения				S ₁
	5	12	19	32	
Саратовская 29					
Вегетативные органы	$\frac{67,9}{138,3}$	$\frac{70,6}{174,5}$	$\frac{79,7}{62,0}$	$\frac{16,4}{31,8}$	41,6
Листья ярусов:					
среднего	$\frac{1,5}{3,2}$	$\frac{2,9}{11,5}$	$\frac{8,0}{3,4}$	$\frac{0,0}{0,0}$	9,3
верхнего	$\frac{16,0}{43,3}$	$\frac{23,9}{11,1}$	$\frac{57,5}{9,6}$	$\frac{6,1}{2,5}$	7,6
Стебель	$\frac{26,7}{65,6}$	$\frac{14,6}{122,4}$	$\frac{0,0}{28,4}$	$\frac{4,4}{21,7}$	34,5
Колос	$\frac{17,9}{17,1}$	$\frac{24,7}{24,7}$	$\frac{6,2}{13,5}$	$\frac{4,3}{4,0}$	10,2
Корни	$\frac{5,8}{9,1}$	$\frac{4,5}{4,7}$	$\frac{7,9}{7,2}$	$\frac{1,6}{3,7}$	4,4
Ленинградка					
Вегетативные органы	$\frac{155,8}{74,4}$	$\frac{63,9}{120,1}$	$\frac{82,6}{64,8}$	$\frac{10,8}{11,4}$	41,6
Листья ярусов:					
среднего	$\frac{22,7}{28,7}$	$\frac{12,6}{4,0}$	$\frac{12,6}{13,0}$	$\frac{0,0}{0,0}$	9,3
верхнего	$\frac{11,9}{9,5}$	$\frac{11,9}{4,8}$	$\frac{20,8}{5,3}$	$\frac{0,2}{0,7}$	7,6
Стебель	$\frac{109,4}{0,0}$	$\frac{24,3}{54,6}$	$\frac{32,3}{34,0}$	$\frac{4,7}{0,5}$	34,5
Колос	$\frac{7,1}{14,4}$	$\frac{7,0}{46,4}$	$\frac{13,7}{3,3}$	$\frac{1,0}{4,8}$	10,2
Корни	$\frac{4,7}{21,9}$	$\frac{8,2}{8,2}$	$\frac{3,2}{3,2}$	$\frac{5,0}{6,5}$	4,4

Таблица 6

Динамика АКП (у. е/раст · ч) в растениях при 16-часовом (числитель) и 24-часовом (знаменатель) дне в генеративный период 1992 г.

Орган растения	Цветение	Дни после цветения					S _t
		5	12	16	21	29	
Саратовская 29							
Вегетативные органы	48,3	36,5	13,0	52,8	11,5	7,7	9,5
		36,6	17,8	45,1	4,4	—	
Листья верхнего яруса	0,0	3,7	0,0	19,1	0,8	0,0	5,1
		5,5	2,6	10,8	0,0	—	
Стебель	19,4	13,6	6,7	10,4	7,1	0,0	5,8
		11,0	11,0	19,8	0,0	—	
Колос	9,5	9,1	1,4	9,0	0,6	5,4	2,9
		3,8	3,5	6,2	1,3	—	
Корни	19,4	10,1	4,9	14,3	3,0	2,3	3,3
		12,3	0,7	8,3	3,1	—	
Ленинградка							
Вегетативные органы	64,8	24,4	23,2	26,9	20,4	8,5	9,5
		22,3	25,0	25,6	5,5	—	
Листья верхнего яруса	1,6	7,5	0,6	14,0	4,8	0,0	5,1
		1,2	5,3	2,9	0,0	—	
Стебель	11,6	9,1	11,2	6,6	9,3	6,5	5,8
		6,0	13,3	15,9	2,7	—	
Колос	15,5	4,6	4,9	1,7	4,2	0,0	2,9
		2,9	4,4	5,7	0,0	—	
Корни	36,1	3,2	6,5	4,6	2,1	2,0	3,3
		12,2	2,0	1,1	2,8	—	

Таблица 7

Динамика АНП (у. е/раст · ч) в растениях при подкормках азотом из расчета 1 норма (числитель) и 2 нормы (знаменатель) в генеративный период 1990 г.

Орган растения	Дни после цветения				S _t
	5	12	19	32	
1	2	3	4	5	6
Саратовская 29					
Вегетативные органы	240,0	74,2	127,4	17,2	54,9
	203,7	70,1	93,2	55,1	
Листья ярусов:					
	45,3	9,1	1,2	0,0	17,3
среднего	21,0	2,6	20,5	3,0	
верхнего	48,1	26,6	32,0	5,8	18,5
	40,8	12,8	28,2	15,8	

1	2	3	4	5	6
Стебель	81,1	14,6	86,6	3,6	29,6
	35,3	22,6	17,4	16,7	
Колос	57,3	15,3	4,6	5,8	10,7
	87,0	32,2	24,0	15,4	
Корни	7,4	8,6	3,0	1,9	6,5
	19,6	0,0	3,2	4,2	
Ленинградка					
Вегетативные органы	245,5	50,5	75,4	25,9	54,9
	135,9	203,6	25,3	9,5	
Листья ярусов: среднего	52,0	14,9	14,9	0,0	17,3
	35,6	28,0	7,5	0,0	
верхнего	10,4	14,7	50,6	0,0	18,5
	35,8	118,5	4,0	1,4	
Стебель	110,3	17,9	2,0	11,6	29,6
	41,3	19,4	4,8	1,4	
Колос	29,8	2,9	3,3	9,8	10,7
	10,2	37,7	5,4	5,3	
Корни	43,0	0,3	4,6	4,4	6,5
	13,0	0,0	3,7	1,5	

Таблица 8

Динамика АНП (у. е/раст □) в растениях при 16-часовом (числитель) и 24-часовом (знаменатель) дне в генеративный период 1992 г.

1	2	Дни после цветения					8
		5	12	16	21	29	
1	2	3	4	5	6	7	8
Саратовская 29							
Вегетативные органы	37,3	32,1	5,0	30,9	10,4	6,3	7,9
		37,1	6,8	19,5	6,2	—	
Листья верхнего яруса	3,9	7,9	0,6	14,2	0,0	0,0	3,3
		2,1	2,6	2,9	0,0	—	
Стебель	11,1	8,5	1,5	4,5	9,2	0,0	2,8
		7,4	0,0	8,2	1,8	—	
Колос	6,6	6,7	1,3	0,0	0,9	4,0	2,1
		1,6	3,1	3,5	1,4	—	
Корни	15,7	9,0	1,6	12,9	0,3	2,3	4,3
		16,0	1,1	4,9	3,0	—	
Ленинградка							
Вегетативные органы	36,0	18,0	18,1	30,9	16,2	7,1	7,9
		9,4	11,3	18,0	2,1	—	
Листья верхнего яруса	0,0	10,6	8,3	10,9	11,4	0,0	3,3
		0,0	3,9	3,9	0,0	—	

1	2	3	4	5	6	7	8
Стебель	7,9	1,0	2,7	5,6	1,0	3,0	2,8
		0,1	2,5	4,2	0,0	—	
Колос	6,4	5,6	4,8	8,9	2,3	0,0	2,1
		2,0	1,3	9,9	1,5	—	
Корни	21,7	0,8	2,3	5,5	1,5	4,1	4,3
		7,4	3,6	0,0	0,6	—	

лости зерна, а АНП, как правило, имела хорошо выраженный максимум в середине генеративного периода. Динамика ПА в колосьях и корнях имела различный характер, но в большинстве случаев и в этих органах наблюдался некоторый рост ПА в период интенсивного налива зерновок. Характер и сила ответной реакции на варьирование внешних условий в отдельных органах растения также были неодинаковы. Это может быть обусловлено различным соотношением протеаз общего обмена белков и «протеаз старения» в органах растений в конкретный этап онтогенеза.

Выводы

1. Растения сортов степного и северорусского экотипов яровой пшеницы накапливали сухую массу и азотистые соединения в экспериментальных условиях приблизительно с одинаковой интенсивностью. Распределение и перераспределение азотистых веществ и фотоассимилятов находились под контролем органов-акцепторов. Когда акцепторная емкость зерновок была исчерпана, метаболиты выделялись в среду. Варьирование внешних условий в большей мере влияло на интенсивность оттока ассимилятов и азотистых веществ из вегетативных органов, чем на накопление их в репродуктивных.

2. Активность кислых и нейтраль-

ных протеаз в растениях исследованных сортов стабилизировалась или усиливалась в середине генеративного периода, что связано с активизацией «протеаз старения».

3. Соотношение протеаз общего обмена белков и «протеаз старения» неодинаково в различных органах растения и зависит от условий выращивания. Следствием этого является несоответствие динамики активности как кислых, так и нейтральных протеаз в отдельных органах, а также различная ответная реакция протеолитической активности в различных органах растения.

4. Не выявлено четкой зависимости между уровнем протеолитической активности и генотипическими особенностями сорта. Изменение активности протеаз общего обмена белков, вероятно, отражает темпы старения материнского растения. Активность «протеаз старения» контролируется, по-видимому, развивающимися зерновками и зависит от напряженности донорно-акцепторных отношений, сложившихся в конкретных условиях выращивания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М.: Сов. наука, 1959. — 2. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М.: Агрпроиздат, 1985. — 3. Кондратьев М. Н., Самойленко Т. Н., Третьяков Н. Н. Реутилиза-

ция азота листьями припочатковой зоны в репродуктивный период развития растений кукурузы. — Изв. ТСХА, 1986, вып. 1, с. 71—73. — 4. *Кондратьев М. Н., Танцова О. И.* Нитратредуктазная и протеолитическая активность листьев пшеницы в репродуктивный период. — Изв. ТСХА, 1986, вып. 6, с. 104—110. — 5. *Павлов А. Н.* Минеральное питание и формирование урожая и его качества у злаковых культур. — В сб.: Основные условия эффективности применения удобрений, М.: Колос, 1983, с. 127—143. — 6. *Самохвалов С. Г., Прижухова В. Г., Кондратьев М. Н.* Определение азота в растениях с использованием индофенольной зелени. — Химия в сельск. хоз-ве, 1976, № 7, с. 71—73. — 7. *Танцова О. И.* Нитратредуктазная и протеолитическая ак-

тивность листьев в ходе старения растений кукурузы и пшеницы в репродуктивный период развития. — Автореф. канд. дис. М., 1987. — 8. *Cataldo D. A., Haroon M., Schrader L. E., Youngs V. L.* — Commun. Soil Sci. Plant Anal., 1975, vol. 6, № 1, p. 71—80. — 9. *Dalling M. J.* Plant proteolytic enzymes. — Boca Raton., Fla., 1986, vol. 1—2. — 10. *Jackson W. A.* — Nitrogen in the environment. N.Y., ect: Acad. press, 1978, vol. 2, p. 45—88. — 11. *Peres C. M., Cagampang Y. B., Esmama B. V.* — Plant Physiol., 1973, vol. 51, № 3, p. 537—542. — 12. *Rao S. C., Croy L. S.* — J. Agron. Zood Chem., 1972, vol. 20, № 6, p. 1138—1141.

Статья поступила 11 октября 1993 г.