

УДК 577.156 + 581.142.1

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Э. Е. ХАВКИН, А. А. ПЕШКОВА,
член-корреспондент АН СССР Ф. Э. РЕЙМЕРС

**МОБИЛИЗАЦИЯ ЗАПАСОВ АЗОТА И АКТИВНОСТЬ
ПРОТЕОЛИТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ В ЭНДОСПЕРМЕ
ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ ПРИ СТИМУЛЯЦИИ РОСТА КОРНЯ
ЭКЗОГЕННЫМ МИНЕРАЛЬНЫМ АЗОТОМ**

Роль осевой части проростка в активации гидролитических процессов в запасующих семядолях или эндосперме прорастающих семян рассматривают обычно в связи с индуцирующим действием гиббереллинов, кининов и других «осевых факторов» на синтез гидролаз в запасующих органах семени от скорости роста осевой части проростка. Содержание свободных аминокислот в растущих клетках корня и стебля проростка обеспечивает запас субстратов всего на несколько часов синтеза белка, так что темпы роста оси во многом определяются скоростью распада запасных белков и транспорта аминокислот из семени по закончившимся рост участкам корня и стебля. В то же время происходящие в растущих клетках процессы синтеза белка регулируют превращение аминокислот и их транспорт в корне и стебле, оказывая, по-видимому, влияние и на скорость мобилизации запасов азота в семени (^{3, 4}).

Для изучения связи между ростом осевой части проростка кукурузы и мобилизацией азотистых и углеводных запасов эндосперма мы искусственно тормозили или стимулировали рост корня. Торможение роста корня при механическом удалении меристемы или при обработке корня альфа-нафтилуксусной кислотой замедляло рост надземной части проростка и мобилизацию запасов семени (⁵), а также тормозило увеличение активности кислых и нейтральных протеаз в первые 4 дня прорастания (⁶). Для ускорения роста корня проростки переносили на слабые растворы минеральных солей азота. Усвоение экзогенного минерального азота сопровождалось увеличением активности нитратредуктазы и глутаматдегидрогеназы, накоплением свободных аминокислот и усилением роста корня и надземной части проростка. Можно было ожидать, что введение экзогенного азота и его интенсивная ассимиляция уменьшат потребность растущей и осевой части в азотистых соединениях, поступающих из семени. Вопреки ожиданиям, стимуляция роста корня под действием солей азота сопровождалась увеличением активности протеолитических ферментов и скорости мобилизации запасов эндосперма. Синтез аминокислот в корне за счет поступивших извне нитратов и аммония должен существенно влиять на скорость синтеза белка в корне, скорость транспорта аминокислот из семени и темпы протеолиза в эндосперме. Это значит, что уже в гетеротрофной фазе развития проростка усвоение экзогенного азота может заметно изменять параметры саморегулирующейся системы: распад белка в семени — транспорт аминокислот по корню — синтез белка в кончике корня (⁴). В настоящем сообщении обсуждается лишь часть затронутых выше вопросов — связь между ростом осевой части, мобилизацией запасов семени и активностью кислых (рН 5,5) и нейтральных (рН 7,4) протеаз в эндосперме проростков кукурузы в первые дни их развития.

Двухдневные проростки кукурузы (гибрид Буковинский 3) переносили в чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную водой (конт-

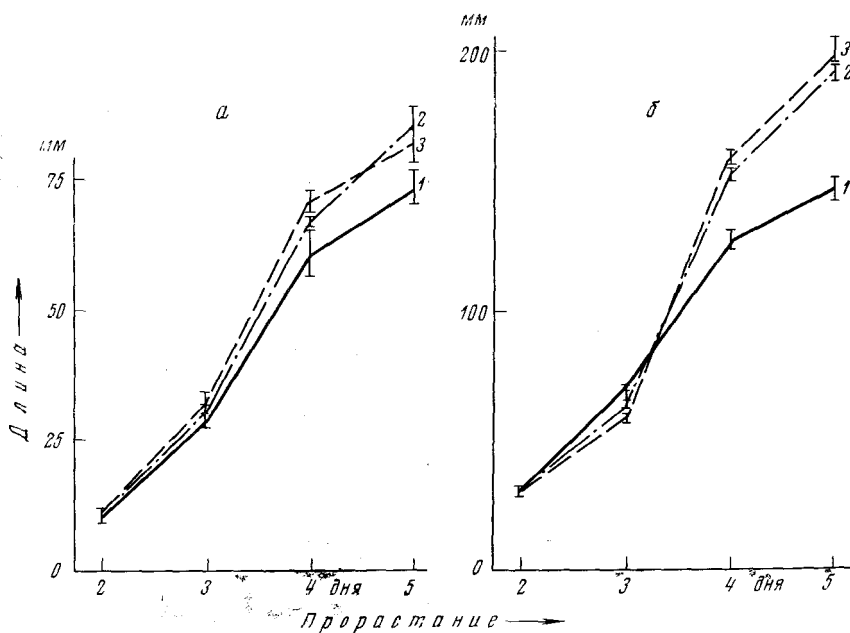


Рис. 1. Изменение длины надземной части (а) и корня (б) при прорастании семян в присутствии экзогенного азота. 1 — контроль, 2 — $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$, 3 — KNO_3 .

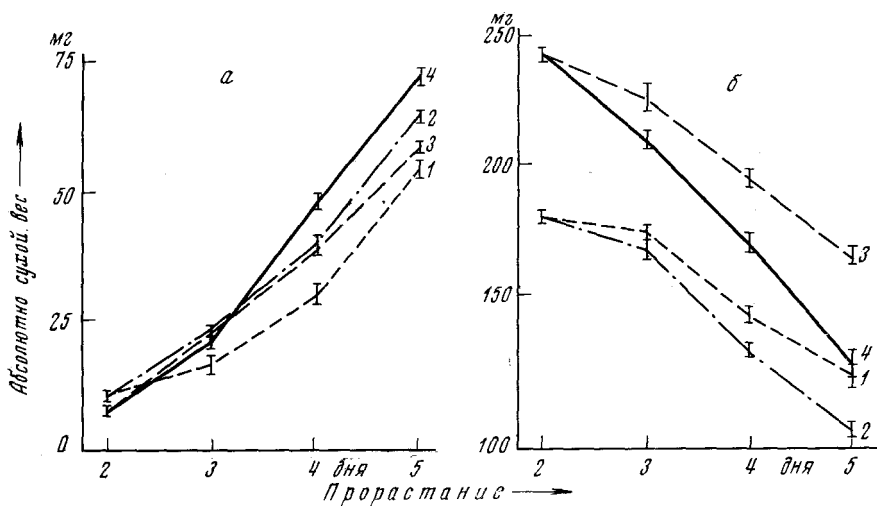


Рис. 2. Абсолютно сухой вес осевой части (а) и эндосперма (б) проростков в присутствии экзогенного азота. Первая серия: 1 — контроль, 2 — $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$, вторая серия: 3 — контроль, 4 — KNO_3 .

роль) или растворами $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ (160 мг/л) либо KNO_3 (244 мг/л), что соответствует 0,2 нормы азота в питательной смеси Кюппа. В течение трех дней ежедневно измеряли длину корня и надземной части проростка, сухой вес и общее содержание азота в эндосперме и осевой части и активность протеаз в эндосперме, используя описанные ранее методы (⁵, ⁶). Независимо от использованной формы минеральные соли азота ускоряли рост корня и в меньшей степени — надземной части проростка (рис. 1). В контрольных опытах было показано, что ускорение роста не связано с присутствием калия или фосфора, а обусловлено действием азота (табл. 1).

Многими исследователями отмечено тормозящее действие минерального азота на рост корня ⁽⁷⁾. Мы провели специальные опыты для сравнения действия солей азота в водных культурах с разной степенью аэрации и в чашках Петри и также наблюдали торможение роста корня солями азота при выращивании проростков в хорошо аэрируемой водной культуре. По всей видимости, в последнем случае аэробный метаболизм корня все-таки угнетен по сравнению с корнями, растущими во влажной атмосфере закрытой чашки Петри, и торможение роста корня обусловлено токсическим действием накапливающегося аммония ⁽⁸⁾, быстрая ассимиляция которого затруднена недостатком субстратов цикла трикарбоновых кислот.

Увеличение скорости роста осевой части проростка приводило к статистическому значимому ускорению мобилизации углеводных и азотистых запасов семени. На растворах солей азота наблюдалось более быстрое уменьшение веса эндосперма и увеличение веса осевой части (рис. 2). Различия в абсолютно сухом весе эндосперма у исходных двухдневных проростков между сериями с аммонийным и нитратным питанием объясняются тем, что семена, используемые в этих сериях, были из разных партий. В последующих опытах использовали семена из одной партии и определение активности протеолитических ферментов проводили одновременно для обеих форм азота.

Транспортируемый из эндосперма азот практически полностью накапливался в осевой части проростка (табл. 2). При дополнительном экзогенном питании азот семени мобилизовался быстрее по сравнению с контролем.

Таблица 1

Влияние калия, фосфора и азота на рост корня (указана квадратичная ошибка среднего)

Варианты	Содержание, мг/л			Прирост за 72 часа, мм		Варианты	Содержание, мг/л			Прирост за 72 часа, мм
	К	Р	Н				К	Р	Н	
H ₂ O	—	—	—	172±12		K ₂ HPO ₄	88	37	—	175±12
K ₂ SO ₄	88	—	—	175±13		KNO ₃	88	—	34	199±13
NaH ₂ PO ₄	—	37	—	176±12		(NH ₄) ₂ HPO ₄	—	37	34	205±11

Таблица 2

Изменение в содержании азота (мг) в эндосперме и осевой части проростков * кукурузы

Варианты	Дни прорастания			
	2	3	4	5
Контроль	3,15±0,04	2,39±0,02	1,48±0,02	1,14±0,09
	0,92±0,02	1,03±0,02	0,62±0,06	2,14±0,08
(NH ₄) ₂ HPO ₄	—	2,12±0,2	1,09±0,06 **	0,69±0,03 **
	—	1,16±0,1	1,98±0,07 **	2,57±0,09 **
Контроль	3,85±0,44	3,19±0,06	2,81±0,1	1,76±0,03
	0,70±0,04	0,95±0,1	1,76±0,1	2,92±0,1
KNO ₃	—	2,80±0,1	1,62±0,04 **	1,24±0,04 **
	—	1,54±0,07 **	2,4±0,05 **	3,23±0,09

* Числа над чертой — данные по содержанию азота в 1 эндосперм, под чертой — на 1 осевую часть.

** Значимо отличается от контроля при P = 0,95.

Удельная активность протеолитических ферментов * в эндосперме

Дни прорастания	рН 7,1			- рН 5,5		
	контроль	(NH ₄) ₂ HPO ₄	KNO ₃	контроль	(NH ₄) ₂ HPO ₄	KNO ₃
2	3,9±0,7	—	—	7,5±1,1	—	—
3	5,2±0,5	6,6±0,9	8,3±0,8 **	15,5±1,7	17,7±1,2	12,4±1,5
4	14,1±0,8	18,3±0,9 **	17,2±1,6 **	23,9±2,0	27,6±0,5 **	27,6±3,8
5	5,5±0,2	6,4±0,3 **	10,0±0,7 **	12,0±1,0	25,2±1,4 **	15,6±0,4 **

* ΔE_{280} надосадочной жидкости после инкубации ферментного экстракта с казеином в течение 50 мин. при 37° в расчете на 1 мг белка в 1 мин.

** Значимо отличается от контроля при $P = 0,95$.

Одновременно с ускорением роста осевой части и усилением оттока азотистых веществ из эндосперма в последнем увеличивалась удельная активность кислых и нейтральных протеолитических ферментов (табл. 3), а снижение активности протеаз после четвертого дня прорастания в вариантах с минеральным азотом происходило медленнее, чем в контроле. Форма азота не оказывала существенного влияния на динамику протеолитической активности в эндосперме. По всей видимости, стимулирующее влияние минерального азота на синтез протеаз является лишь косвенным следствием ускорения роста корня. Напротив, в проростках фасоли, гороха и кукурузы, обработанных глутарелловой кислотой, увеличение активности гидролаз ⁽⁹⁾ связано скорее с действием гормона непосредственно на клетки семядолей или эндосперма, чем с ускорением роста корня под влиянием гормона.

Полученные нами данные свидетельствуют об усилении мобилизации запасов семени при ускорении роста корня. Как и при угнетении роста корня ⁽⁶⁾, скорость распада белка в ходе прорастания коррелирует с активностью кислых и нейтральных протеолитических ферментов. Приведенные экспериментальные данные свидетельствуют лишь об одновременном усилении трех групп физиологических процессов: роста осевой части проростка, процессов гидролиза и оттока в семени и накопления протеолитических ферментов в эндосперме, но ничего не говорят о причинно-следственных связях между этими процессами. Неясно, например, в какой степени скорость протеолиза в алейроновом слое семян кукурузы зависит от уровня протеолитических ферментов в эндосперме. Не исключено, что контролирующее влияние осевой части проростка на уровень протеолитических ферментов может происходить независимо от регуляции процессов мобилизации ⁽¹⁰⁾. Гормональная природа обратной связи между ростом осевых органов и процессами, происходящими в эндосперме проростка, также вполне очевидна и заслуживает, на наш взгляд, более детального исследования.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений
Сибирского отделения Академии наук СССР
Иркутск

Поступило
2 II 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Э. Е. Хавкин, Индуцированный синтез ферментов в процессах роста и морфогенеза растений, «Наука», 1969. ² P. Filner et al., Science, **165**, 358 (1969). ³ A. Oaks, Plant Physiol., **41**, 173 (1966). ⁴ E. E. Khavkin, Symp. on the Mechanism of Fruiting, Translocation and Accumulation of Nutrients in Plant Organisms, Warszawa — Skierniewice, Contr. 2, 1969. ⁵ А. А. Пешкова и др., ДАН, **200**, 1476 (1971). ⁶ А. А. Пешкова, Ф. Э. Реймерс, Э. Е. Хавкин, ДАН, **203**, № 5, (1972). ⁷ Н. С. Данилова, Агрохимия, № 5, 30 (1967). ⁸ Д. Н. Прянишников, Азот в жизни растений и земледелии, Избр. соч., **3**, 1953, стр. 9. ⁹ M. Katsumi, M. Fukushima, Physiol. plantarum, **22**, 368 (1969). ¹⁰ J. L. Guardiola, J. F. Sutcliffe, Ann. Bot., **35**, 791 (1971).