

**Метаболические и морфологические адаптации**

УДК 633/635:581.133.1:577.15

**ВОССТАНОВЛЕНИЕ НИТРАТОВ В ОРГАНАХ РАСТЕНИЙ У  
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ КАПУСТНЫЕ, МЯТЛИКОВЫЕ  
И БОБОВЫЕ**Е.В. БОЯРКИН<sup>1</sup>, Н.В. ДОРОФЕЕВ<sup>2</sup>, А.А. ПЕШКОВА<sup>2</sup>

По способности усваивать нитраты растения делят на три группы. У представителей первой корни характеризуются высокой активностью нитратредуктазы, у растений из второй наблюдается низкая скорость восстановления нитратов в этом органе. У растений из третьей группы корни и листья принимают приблизительно одинаковое участие в редукции нитратов. Мы изучили усвоение нитратов разными органами у представителей семейств Капустные (*Brassicaceae*) (редька масличная *Raphanus sativus* L., convar. *oleiferus* (L.) Sazonova & Stank., редька китайская *R. sativus* L., редька овощная *R. sativus* L. var. *niger* Sinsk., редис *R. sativus* L. var. *rubescens* Sinsk. сортов Жара, Сакса, Ледяная сосулька), Мятликовые (*Poaceae*) (яровая и озимая пшеница *Triticum aestivum* L., ячмень *Hordeum sativum* L., кукуруза *Zea mays* L.) и Бобовые (*Fabaceae*) (горох посевной *Pisum sativum* L., соя *Glycine hispida* L., многолетний люпин *Lupinus poliphyllus* Lindl., нут *Cicer arietinum* L.) в контролируемых условиях. Активность нитратредуктазы, содержание нитратов в органах, а также массу сырого вещества определяли у 15-суточных растений. У редьки масличной по сравнению с другими культурами выявлена наибольшая активность нитратредуктазы во всех органах. Почти у всех объектов она была наиболее высокой в листьях, которые выполняли основную роль в восстановлении нитратов. Разделение растений по способности органов редуцировать нитраты не имело четких границ. Даже в пределах одного семейства виды сильно различались по этому показателю.

Ключевые слова: нитратредуктаза, нитраты, листья, стебли, корни, семейства.

Keywords: nitrate reductase, nitrates, leaves, stems, roots, families.

Способность органов растений редуцировать нитраты обусловлена активностью нитратредуктазы — первого фермента в цепи их восстановления, которая зависит от видовой принадлежности растений и определяется наличием субстрата. Растения разделяют на три группы в зависимости от того, какой орган главенствует в процессе усвоения нитратов. Корни растений первой группы характеризуются высокой активностью нитратредуктазы. Вторая группа обладает низкой скоростью восстановления нитратов в корнях. У растений из третьей группы в редукции нитратов приблизительно одинаковое участие принимают корни и листья (1, 2). Однозначного мнения о принадлежности некоторых растений к определенной группе не существует. Например, С.М. Брей включает горох в третью группу, С.Ф. Измайлов — в первую, В.В. Полевой относит все бобовые к третьей группе (3).

Ранее в условиях лабораторного и полевого экспериментов мы показали, что у редьки масличной (род *Raphanus* L.) основную роль в процессе усвоения нитратов выполняют надземные органы. Скорость восстановления нитратов наиболее высока в листьях, меньше — в стеблевой части и незначительна в стручках в период их активного образования (4, 5).

Выращивание растений в водной культуре дает возможность выравнивать условия минерального питания, поэтому сравнение представителей различных семейств при одинаковом режиме питания, освещенности и температуры позволяет оценить их видовые особенности в усвоении нитратного азота.

Целью настоящей работы стало изучение активности нитратредуктазы в листьях, корнях и стеблях у представителей семейств Капустные, Мятликовые, Бобовые.

**Методика.** В экспериментах использовали следующие растения: из семейства Капустные (*Brassicaceae*) — редьку масличную *Raphanus sativus* L., convar. *oleiferus* (L.) Sazonova & Stank., редьку китайскую *R. sativus* L., редьку овощную *R. sativus* L. var. *niger* Sinsk., редис *R. sativus* L. var. *rubescens* Sinsk. сортов Жара, Сакса, Ледяная сосулька; из семейства Мятликовые (*Poaceae*) — яровую и озимую пшеницу *Triticum aestivum* L., ячмень *Hordeum sativum* L., кукурузу *Zea mays* L.; из семейства Бобовые (*Fabaceae*) — горох посевной *Pisum sativum* L., сою *Glycine hispida* L., многолетний люпин *Lupinus poliphyllus* Lindl., нут *Cicer arietinum* L. Семена обрабатывали раствором 1 %  $\text{KMnO}_4$  в течение 10-15 мин, раскладывали в кюветы на влажную фильтровальную бумагу и проращивали при 25 °С в термостате. Двухсуточные проростки высаживали на смесь Кнопа с половинной нормой питательных элементов, а через 3 сут — на полную смесь Кнопа и выращивали при интенсивности освещения 4500 лк. Продолжительность светового периода составляла 12 ч, температура днем —  $23 \pm 1$ , ночью —  $18 \pm 1$  °С. Пятнадцатисуточные растения разделяли на органы и взвешивали для определения накопления сырого вещества. Активность нитратредуктазы и содержание нитратов в органах определяли по описанной ранее методике (4).

Аналитические и биологические повторности 3-кратные. В работе представлены средние значения данных, полученных в трех независимых экспериментах, и стандартные ошибки. Статистическую обработку проводили с помощью программы Microsoft Excel.

**Результаты.** У редьки масличной по сравнению с другими культурами выявили наибольшую активность нитратредуктазы во всех органах (табл.). У яровой пшеницы этот показатель был в 2 раза выше, чем у озимой. Кукуруза в фазу 3 настоящих листьев характеризовалась самой низкой активностью нитратредуктазы в семействе Мятликовые. У представителей семейства Бобовых активность фермента во всех органах оказалась относительно невысокой.

По способности восстанавливать нитраты у всех изученных культур, за исключением люпина, органы располагались в следующей последовательности: лист—корень—стебель. У люпина скорость восстановления нитратов оказалась значительно ниже, чем у остальных растений. В листьях и корнях она была одинаковой и в 2 раза превышала соответствующий показатель в стебле. Эти данные согласуются с результатами других исследователей, которые показали, что активность нитратредуктазы у люпина ниже, чем у гороха и нута (6). Вклад отдельных органов в общую нитратвосстанавливающую систему растения можно более полно оценить с учетом их массы. Так, у всех изученных растений масса листьев преобладала над массой корневой системы (см. табл.). Исключение составляли представители семейства Бобовые (горох, нут и соя): у них масса корня накапливалась быстрее, чем масса надземных органов.

Нитратредуктаза высших растений — это субстратиндуцируемый фермент. Его синтез в клетке начинается с поступления в нее нитратов (7). При нитратном питании происходит резкое увеличение активности нитратредуктазы (8).

Количество нитратов в листьях и корнях у редьки масличной было практически одинаковым (см. табл.). У редьки черной и редиса накопление нитратов в листьях, несмотря на высокую скорость восстановления, оказалось значительно выше, чем в корне. Наибольшее содержание нитратов у редьки масличной и редьки черной отмечалось в стебле, выполняющем связующую функцию в проростке при транспорте нитратов от органа их поглощения (корень) в орган основного восстановления (ли-

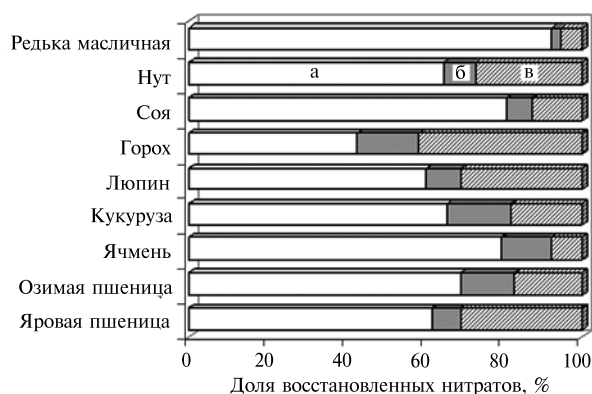
стья). У редиса больше всего нитратов скапливалось в листьях, меньше — в стебле и корнях.

Представители семейства Мятликовые по количеству нитратов в листьях различались незначительно. При этом разница в содержании нитратов в стебле и корне между ними была достаточно велика. Примерами могут служить стебли кукурузы и ячменя, корни кукурузы и озимой пшеницы.

**Активность нитратредуктазы, накопление сырой массы и содержание нитратов в органах у растений из разных семейств при выращивании на растворе Кнопса ( $\bar{X} \pm x$ )**

Род, вид	Активность нитратредуктазы в расчете на сырую массу, нмоль/(мин · г)			Сырая масса, мг				Содержание нитратов, мкг/г сырой массы		
	Л	С	К	Л	С	К	Р	Л	С	К
Семейство Капустные										
Редька:										
масличная	232,2±2,1	75,7±1,6	98,9±2,3	908±65	77±9	126±1	1110±6	388,5±21,7	579,9±51,7	390,8±29,8
китайская	227,8±14,7	45,1±1,7	57,6±2,6	763±109	113±7	132±10	1008±106	892,7±75,2	461,2±22,5	253,1±20,2
овощная	193,7±5,9	60,0±0,8	61,9±1,9	1147±40	86±4	217±22	1450±24	756,5±30,8	934,8±46,9	427,7±4,2
Редис, сорт:										
Жара	204,7±2,8	35,9±2,5	53,2±1,2	826±83	101±11	228±28	1155±44	379,8±17,3	263,7±13,4	194,6±11,0
Сакса	222,9±7,6	54,0±1,6	80,9±1,1	879±57	105±7	156±19	1140±63	699,0±11,7	464,2±16,2	410,6±21,8
Ледяная										
сосулька	229,3±5,0	68,8±1,0	80,5±4,3	903±83	57±2	187±3	1147±60	778,1±14,9	517,4±15,7	314,8±34,9
Семейство Мятликовые										
Пшеница:										
яровая	176,4±10,7	27,7±2,3	96,2±2,4	209±9	153±8	192±7	544±26	263,2±22,8	420,5±17,9	568,9±29,4
озимая	60,7±0,7	17,3±0,8	29,8±0,2	144±3	102±7	72±3	319±11	133,0±4,6	311,9±7,7	66,3±0,9
Ячмень	207,9±3,2	43,5±1,1	43,0±1,2	165±5	117±5	77±12	360±17	146,5±3,7	134,8±3,8	80,3±0,5
Кукуруза	29,5±0,7	9,3±0,4	11,8±0,3	510±10	393±13	331±29	1234±52	179,3±6,8	873,8±8,1	798,0±21,5
Семейство Бобовые										
Горох										
посевной	32,1±0,9	12,1±0,5	18,9±0,6	439±8	307±21	527±13	1273±49	95,3±4,6	409,3±24,8	269,3±9,8
Соя	45,9±0,6	2,7±0,2	5,1±0,2	414±10	580±51	582±25	1576±42	613,4±8,0	610,6±16,1	453,4±9,1
Люпин многолетний										
голетный	11,7±0,4	26,6±0,1	11,0±0,1	314±25	20±2	170±35	504±60	184,5±3,7	184,2±10,9	156,4±10,5
Нут	33,4±1,1	6,3±0,1	9,9±0,3	716±17	452±32	1005±33	2173±33	103,9±1,7	230,9±3,1	238,5±5,0

Примечание. Л, С, К, Р — соответственно листья, стебли, корни, растение.



Доля участия органов в восстановлении нитратов целым растением у представителей разных семейств при выращивании на растворе Кнопса: а — листья, б — стебли, в — корни. За 100 % принято общее количество нитратов, восстановленных растением.

корне и достаточно высокой активностью нитратредуктазы в этом органе. То есть у растений наблюдались значительные различия между органами в восстановлении нитратов даже при наличии субстрата (рис.). Стебли восстанавливали меньше всего нитратов, затем следовали корни и листья.

Листьям отводят наиболее значимую роль в редукции нитратов (9-12). Представители вида *R. sativus* были отнесены к группе растений с

В семействе Бобовые выделялась соя, в органах у которой содержание нитратов было наибольшим. У люпина многолетнего скорость накопления нитратов во всех органах оказалась приблизительно одинаковой. У яровой пшеницы, кукурузы, гороха и нута содержание нитратов в корне было выше по сравнению с таковым в листьях, а стебель занимал промежуточное положение. Пшеница характеризовалась наибольшим содержанием нитратов в

преобладающим восстановлением нитратов в листьях. Вклад корней и стеблей в общий процесс редукации нитратов у них оказался небольшим, что противоречит данным других авторов (1). Подобное несоответствие можно объяснить тем, что работа была выполнена на молодых растениях.

В проведенных ранее полевых экспериментах было показано, что стебли у представителей *R. sativus* принимают довольно активное участие в восстановлении нитратов. У редьки масличной в стебле редуцируется до 55 % поступивших нитратов (4). У бобовых в нем сосредоточено от 20 до 50 % от всей активности фермента в растении (2, 13). Усвоение нитратов в стебле зависит от вида растений и изменяется с возрастом (2, 4, 13-15). Например, у молодых растений пшеницы в стебле восстанавливается до 10 % поступивших нитратов, а в фазу налива колоса — только 5 % (16).

В наших опытах у яровой пшеницы и люпина в корне редуцировалась значительная доля нитратов (около 30 %) (см. рис.). Из всех изученных видов у гороха корень вносил наибольший вклад (около 40 %) в усвоение нитратов, однако не превосходил листья в этом процессе. Яровая пшеница и горох с достаточно высокой скоростью восстановления нитратов в листьях и корнях и значительным вкладом этих органов в редукацию нитратов — представители группы растений, у которых в раннем возрасте участие надземной и подземной части в этом процессе примерно одинаково. У молодых растений пшеницы активность нитратредуктазы была выше в корне, но с возрастом основную роль в восстановлении нитратов начала выполнять надземная часть (10).

Сопоставление потенциальной активности нитратредуктазы и содержания нитратов позволяет утверждать, что скорость восстановления нитратов в органах растений не всегда определяется количеством нитратов в тканях. Данные литературы и наши исследования свидетельствуют о значительной вариабельности органов растений по способности усваивать нитраты в зависимости от возраста и вида (1, 6, 10, 15).

Таким образом, на 15-суточных растениях из семейств Капустные, Мятликовые и Бобовые, выращенных в водной культуре, было установлено, что основная часть нитратов восстанавливалась в их надземной части. Разделение на группы по участию органов в процесс редукации нитратов не имеет четких границ и зависит от условий выращивания и возраста растений. Вклад органов в восстановление нитратов определяется видовыми особенностями формирования нитратовосстанавливающей системы, возрастом и другими косвенными факторами.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Брей С.М. Азотный обмен в растениях. М., 1986.
2. Измайлов С.Ф. Азотный обмен в растениях. М., 1986.
3. Полевой В.В. Физиология растений. М., 1989.
4. Дорофеев Н.В., Пешкова А.А. Восстановление нитратов в надземных органах редьки масличной. Агрехимия, 2002, 9: 17-21.
5. Бояркин Е.В., Дорофеев Н.В., Пешкова А.А. Восстановление нитратов в органах растений вида *Raphanus sativus*. Физиология и биохимия культурных растений, 2004, 36(3): 257-261.
6. Fan X.H., Tang C., Rengel Z. Nitrate uptake, nitrate reductase distribution and their relation to proton release in five nodulated grain legumes. Ann. Bot., 2002, 90(3): 315-323.
7. Hoff T., Stummann B.M., Henningsen K.W. Structure, function and regulation of nitrate reductase in higher plants. Physiol. Plant, 1992, 84: 616-624.
8. Wallace W. Distribution of nitrate assimilation between the root and shoot of legumes and a comparison with wheat. Physiol. Plant, 1986, 66: 630-636.
9. Пешкова А.А. Особенности усвоения нитратов проростками озимой и яровой пшеницы. Физиология и биохимия культурных растений, 1990, 22(2): 142-147.
10. Пешкова А.А., Дорофеев Н.В. Особенности усвоения нитратов растениями ози-

- мой и яровой пшеницы. *Агрохимия*, 1999, 12: 41-46.
11. Gojon A., Soussana J.F., Passama L., Robin P. Nitrate reduction in roots and shoots of barley (*Hordeum vulgare* L.) and corn (*Zea mays* L.) seedlings. I. <sup>15</sup>N study. *Plant Physiol.*, 1986, 82(1): 254-260.
  12. Haba P., Aguera E., Benitez J., Maldonado J.M. Modulation of nitrate reductase activity in cucumber (*Cucumis sativus*) roots. *Plant Sci.*, 2001, 161(1): 231-237.
  13. Caba M., Lluch C., Ligeró F. Distribution of nitrate reductase activity in *Vicia faba*: Effect of nitrate and plant genotype. *Physiol. Plant*, 1995, 93(3): 667-672.
  14. Gonzales E.M., Cadererizo P.M., Royuela M., Aparicio-Tejo P.M., Arrese-Igor N. Nitrate reduction in tendrils of semi-leafless pea. *Physiol. Plant.*, 2001, 111(2): 329-335.
  15. Andrews M., Sutherland J.M., Tomas R.J.S., Sprent J.I. Distribution of nitrate reductase activity in six legumes: the importance of the stem. *New Phytol.*, 1984, 98(2): 301-310.
  16. Шер К.Н., Кумаков В.А., Чернов В.К. Нитратредуктазная активность, содержание общего азота и нитратов в надземной части и корнях яровой пшеницы в онтогенезе. *Сельскохозяйственная биология*, 1998, 5: 59-62.

*1*ФГБОУ ВПО Иркутская государственная сельскохозяйственная академия,  
664038 г. Иркутск, пос. Молодежный;  
*2*ФГБУН Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,  
664033 г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,  
e-mail: dorofeev@sifibr.irk.ru

Поступила в редакцию  
27 августа 2009 года

## REDUCTION OF NITRATES BY ORGANS OF PLANTS IN FAMILIES OF *Brassicaceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*

*E.V. Boyarkin*<sup>1</sup>, *N.V. Dorofeev*<sup>2</sup>, *A.A. Peshkova*<sup>2</sup>

### S u m m a r y

According to the ability to assimilate nitrate all plants are usually divided into three groups, including those with high nitrate reductase activity in plant root, low nitrate reductase activity in plant root and approximately equal nitrate reductase activity in root and leaves. The authors studied the assimilation of nitrates by different organs in plants of *Brassicaceae* (*Raphanus sativus* convar. *oleifera*, *Raphanus sativus loba*, *Raphanus sativus*, garden radish of the Zhara, Saksa, Ledyanaya sol'ka varieties), *Poaceae* (spring wheat, winter wheat, barley, maize) and *Fabaceae* (*Pisum sativum*, *Soja hispida*, *Lupinus perennis*, garbanzo) in controlled conditions of development. The nitrate reductase activity, the content of nitrates in organs, and also the mass of dump matter were determined in 15-days plants. The most activity of nitrate reductase in all organs was revealed in *Raphanus sativus* convar. *oleifera*. This activity was highest in leaves almost in all studied species, which carry out the basic role in process of reduction of nitrates. So grouping the plants on their ability to reduce nitrates did not have clear boundaries. The species differ in this index even within the range of one family.

### Научные собрания

**II ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ  
«БИОРАЗНООБРАЗИЕ И КУЛЬТУРОЦЕНОЗЫ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ»**

(15-17 августа 2013 года, г. Кировск)

**II ВСЕРОССИЙСКАЯ МОЛОДЕЖНАЯ ПОЛЕВАЯ ШКОЛА-СЕМИНАР  
С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ «СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ОЗЕЛЕНЕНИЯ  
УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ В СЕВЕРНЫХ РЕГИОНАХ»**

(19-23 августа 2013 года, г. Кировск)

Организаторы — Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина Кольского научного центра РАН.

**XIII ДЕЛЕГАТСКИЙ СЪЕЗД РБО И НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ  
«НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ ОХРАНЫ И РАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ  
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА»**

(16-22 сентября 2013 года, г. Тольятти)

Организаторы — РАН, Русское ботаническое общество, Отделение биологических наук РАН, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Институт экологии волжского бассейна РАН Санкт-петербургский научный центр РАН, Самарский научный центр РАН.

Информация о событиях: <http://vir.nw.ru>