

## ВЛИЯНИЕ СМОЛЯНОГО РАКА НА СОДЕРЖАНИЕ АЗОТИСТЫХ СОЕДИНЕНИЙ У СОСНЫ

Н. И. ФЕДОРОВ, Е. С. РАПУНОВИЧ, Н. Г. ВОРОНКОВА

(Белорусский технологический институт им. С. М. Кирова)

Многие исследователи, рассматривая взаимоотношения растений с облигатными паразитами, придают большое значение белковому обмену, играющему основную роль. Б. А. Рубин и Е. В. Арциховская (1968) считают, что содержание в растительных клетках определенных составных частей белковой молекулы или специфических белков является необходимым условием развития паразитического организма. Аллен (Allen, 1954) делает вывод, что восприимчивость растений к ржавчине обусловлена присутствием необходимых для питания паразита специфических белков, которые по строению молекул близки к белковым веществам паразита. Смит и Блайер (1950) отмечают, что роль белка может быть либо питательной, либо антиоксидантной, заключающейся в связывании выделяемых грибами токсинов. В этой связи представляет интерес изучение метаболизма азотсодержащих веществ у деревьев сосны и его изменения в результате поражения их смоляным раком.

В настоящей работе рассматривается характер изменений в содержании и соотношении различных форм азота в хвое больных деревьев в течение вегетационного периода, а также изменения в побегах и стволовой части дерева. Исследования проводились в 60-летнем сосновом древостое Минского лесхоза. На пробной площади были отобраны 4 сосны, имеющих 1—2 раковые язвы (преимущественно в зоне кроны) и 4 здоровые сосны. Опытные деревья располагались вблизи друг от друга в одинаковых условиях освещения. Образцы хвои брались периодически из верхней части кроны деревьев. В сентябре опытные деревья срубались, и у них были взяты образцы из стволовой части дерева.

Общий азот определялся после сжигания растительного материала в серной кислоте с помощью реактива Несслера. Белки осаждались по Барнштейну, и в фильтрате определялся растворимый азот колориметрическим методом. Белковый азот вычислялся по разности между общим и небелковым азотом. Аммиачный, амидный, нитратный и аминный азот определялся в спиртовой вытяжке по методике, предложенной Барнером и Рихардом (A. Barner, R. Richard, 1964).

Полученные данные показали (табл. 1), что в хвое здоровых и пораженных смоляным раком деревьев сосны содержание азотистых соединений изменяется в течение вегетационного периода.

В однолетней хвое здоровых деревьев сосны отмечается два максимума содержания общего азота: в весенний период (июнь), когда происходит интенсивный рост и формирование хвои, и осенью (сентябрь). Повышенное содержание азота весной указывает на преобладание в этот период процессов синтеза органических соединений над их распа-

дом. Осенний максимум связан со снижением физиологической активности растущих деревьев и откладыванием запасных питательных веществ, используемых в следующем году на образование новой хвои и рост побегов. В середине лета, когда рост вегетативных органов ослабляется, содержание азота снижается на 20—25% от июньского уровня.

Таблица 1

Содержание различных форм азота в хвое здоровых (в числителе) и пораженных смоляным раком (в знаменателе) деревьев сосны

Дата	Возраст хвои, лет	Общий	Белковый	Небелковый	Аммиачный	Амидный	Нитратный	Аминный
		г/100 г сухого вещества			% к небелковому азоту			
19/VI	1	0,735	0,520	0,215	7,5	7,8	15,9	68,8
		0,741	0,506	0,235	4,9	7,0	16,7	71,4
	2	0,956	0,712	0,244	2,9	8,7	12,4	76,0
		0,795	0,672	0,123	2,5	7,1	15,1	75,3
24/VII	1	0,577	0,372	0,205	6,3	6,4	11,7	75,6
		0,541	0,383	0,158	4,1	7,3	14,6	76,0
	2	0,856	0,582	0,274	7,4	8,4	13,0	71,2
		0,821	0,656	0,165	5,8	8,0	10,7	75,5
12/VIII	1	0,628	0,529	0,099	—	—	—	—
		0,593	0,378	0,215	—	—	—	—
	2	0,549	0,371	0,178	—	—	—	—
		0,597	0,343	0,254	—	—	—	—
28/VIII	1	0,715	0,554	0,161	5,4	10,1	5,3	79,2
		0,554	0,311	0,243	8,6	9,6	14,2	67,6
	2	0,522	0,296	0,226	9,7	13,5	11,0	65,8
		0,657	0,373	0,284	7,2	9,0	8,8	65,0
23/IX	1	0,751	0,543	0,208	3,7	15,8	8,6	71,9
		0,873	0,615	0,258	5,6	11,2	13,1	70,1
	2	0,670	0,425	0,245	3,9	11,7	10,7	73,7
		0,770	0,455	0,315	3,4	9,6	11,8	75,2

Примерно такая же закономерность наблюдается в двулетней хвое здоровых деревьев сосны. Наибольшее количество азота отмечается в первой половине вегетации (июнь—июль) и осенью, в августе количество его резко снижается—до 40% и более по сравнению с весенним уровнем. Это связано с перемещением азота к точкам роста и использованием его на ростовые процессы.

Сопоставление больных деревьев со здоровыми показывает, что при поражении сосны смоляным раком не происходит резкого изменения в метаболизме азотсодержащих веществ.

Не наблюдается также существенных различий в величине накопления азотистых соединений в формирующейся хвое у здоровых и больных деревьев сосны в первой половине вегетационного периода. Значительные различия в содержании азота в растущей хвое отмечаются во второй половине вегетационного периода, когда количество азотистых соединений у пораженных смоляным раком деревьев повышается по сравнению со здоровыми на 15—20%. Содержание азота в это

время увеличивается как в однолетней, так и двулетней хвое больных деревьев. Данное обстоятельство можно объяснить ослабленным оттоком у больных деревьев азотистых соединений в ствольную часть дерева и корни вследствие отмирания в местах образования язв лубяной части коры, по которой перемещаются ассимилируемые в вегетативных органах вещества.

У больных деревьев увеличивается содержание не только азотистых соединений, но и редуцирующих сахаров (Н. И. Федоров, Е. С. Раптунович, 1970). Это дает основание утверждать, что при заболевании сосны происходит ослабление оттока из ассимилирующих органов не только азотистых соединений, но и других продуктов ассимиляции.

Показателем изменений направленности превращений азотистых соединений у здоровых и больных деревьев в течение вегетации служит соотношение между белковой и небелковой формами азота. Увеличение содержания белкового азота при уменьшении небелковой формы говорит о преобладании процессов синтеза белков над их распадом, и, наоборот, увеличение небелковых форм азота при уменьшении содержания белков указывает на повышение интенсивности распада белковых веществ в тканях.

Из табл. 1 видно, что белковый азот преобладает в однолетней и двулетней хвое сосны.

Соотношение между белковым и небелковым азотом подвержено существенным изменениям. В период формирования и интенсивного роста хвои (июнь) оно равно 2,4, во второй половине лета возрастает до 8,5, что свидетельствует об активном использовании имеющихся в хвое низкомолекулярных азотистых соединений на процессы биосинтеза белков. Осенью, когда физиологические процессы ослабляются, соотношение снова резко снижается и составляет 2,6.

В двулетней хвое здоровых деревьев соотношение между белковым и небелковым азотом также подвержено значительным изменениям в течение вегетационного периода. В июне оно равно 2,7, в дальнейшем снижается за счет уменьшения количества белка при сравнительно небольшом изменении небелковых соединений азота. Осенью наблюдается увеличение белкового и небелкового азота, но соотношение между ними изменяется в небольших пределах. Уменьшение соотношения белкового и небелкового азота в двулетней хвое в летний период можно объяснить повышенным гидролизом белков у больных деревьев и оттоком образующихся продуктов к точкам роста. Осенью, с ослаблением физиологической активности деревьев, отток продуктов биосинтеза из двулетней хвои, вероятно, прекращается и происходит обратный процесс откладывания запасных продуктов биосинтеза.

Исследования показали, что соотношение между белковым и небелковым азотом в хвое больных деревьев отличается от соотношения, наблюдаемого у здоровых деревьев. Прежде всего, следует отметить большие различия в августе, когда в растущей хвое больных деревьев резко возрастает количество небелкового азота и снижается содержание белка. Данное обстоятельство говорит о том, что в этот период у больных деревьев начинает происходить значительное снижение интенсивности синтеза белков.

Снижением биосинтеза белков можно объяснить уменьшение интенсивности фотосинтеза у больных деревьев во второй половине вегетации, которое наблюдалось авторами (Н. И. Федоров, Е. С. Раптунович, 1970). Известно, что белки, синтезируемые в хвое, являются основным компонентом ассимиляционного аппарата—хлорофилла и

структур, на которых протекает фотосинтез, и ферментов, участвующих в его осуществлении. В первой половине вегетационного периода, когда существенные различия в содержании белкового азота в хвое между больными и здоровыми деревьями не наблюдаются, интенсивность фотосинтеза больных деревьев не уступает интенсивности фотосинтеза хвои здоровых деревьев.

Причиной снижения физиологической активности больных деревьев может быть не только нарушение оттока продуктов ассимиляции, но и снижение поступления в ассимилирующие органы воды и элементов минерального питания, необходимых для синтеза пигментов, ферментативных систем и других продуктов ассимиляции. Это ухудшение обеспеченности деревьев водой и элементами минерального питания — результат более интенсивного, чем у здоровых деревьев, отмирания физиологически активных корней (Н. И. Федоров и др., 1967).

Ослабление поступления необходимых питательных веществ из почвы приводит в начальный период роста растения к мобилизации всех имеющихся в его распоряжении источников и энергетических ресурсов, в частности продуктов биосинтеза, содержащихся в двулетней хвое. Этим можно объяснить снижение содержания общего и небелкового азота в двулетней хвое больных деревьев и небольшие изменения в однолетней хвое в период, характеризующийся интенсивностью ростовых процессов в ассимилирующих органах (июнь). В дальнейшем, с использованием внутренних источников нарушение поступления воды и элементов питания в дерево выражается в значительном снижении синтеза органических веществ у больных деревьев, приводящим к уменьшению у них количества азотистых соединений.

Ранее нами отмечалось, что в результате снижения оттока азотистых соединений осенью в хвое больных деревьев повышается содержание общего азота. Приведенные в табл. 1 данные показывают, что увеличение идет как за счет белкового, так и за счет небелкового азота. Поэтому больших различий в соотношении указанных форм азота у больных и здоровых деревьев в этот период по сравнению с летним уровнем не наблюдается.

Из данных табл. 1 видно, что у небелковых форм в хвое преобладает аминный азот (65,0—79,2), входящий в состав аминокислот. Содержание аминов изменяется в однолетней и двулетней хвое в небольших пределах, представляя основной «разменный фонд», который используется организмом для синтеза разнообразных азотных соединений, образующихся в клетках (В. Л. Кретович, З. С. Коган, 1967).

Амиды и низкомолекулярные неорганические азотистые вещества — аммиак и нитрат — содержатся в сравнительно небольших количествах. Амиды составляют 6,4—16,7% от небелкового азота, аммиак и нитраты вместе 10,7—23,4%. Все эти формы азота претерпевают определенные изменения в течение вегетационного периода.

Количество нитратного и аммиачного азота в хвое больных деревьев в большинстве сроков определено выше, чем у здоровых деревьев, что указывает на их более слабое вовлечение в процессы синтеза белковых веществ. Так, в начале августа, когда синтез белковых веществ у больных деревьев значительно снижен, содержание аммиачного азота возрастает у них в 1,6 раза, а нитратного — в 2,7 раза по сравнению со здоровыми деревьями.

Однако полного представления о характере и интенсивности превращений белковых веществ у здоровых и больных деревьев сосны по изменению содержания аммиачного и нитратного азота получить нельзя, так

как аммиак и нитраты в жизнедеятельных тканях в больших количествах не накапливаются. Ядовитый для растений аммиак обезвреживается путем прямого аминирования, образуя аминокислоты или переходя в лабильную амидную форму, которая легко может вовлекаться в дальнейшие процессы синтеза белка (В. Л. Кретович, В. И. Яковлева, 1959). Нитраты быстро восстанавливаются уже в корневой системе. Часть азотной кислоты, поднимаясь с транспирационным током, восстанавливается в ассимилирующих органах и в дальнейшем используется на синтез аминокислот и белков.

Обращает внимание то, что при более высоком содержании аммиачного азота содержание амидов у больных деревьев понижено. Наиболее распространенными амидами у растений являются глутамин и аспарагин (В. Л. Кретович, 1964). Биосинтез этих веществ происходит путем присоединения аммиака к аспарагиновой и глутаминовой кислотам при участии соответствующих ферментов и АТФ. Следовательно, низкое содержание амидов при увеличении количества аммиачного азота свидетельствует о слабой ферментативной активности дегидрогеназ, катализирующих их биосинтез.

Образующиеся в ассимилирующих органах белковые вещества в течение жизни растительного организма подвергаются разнообразным химическим изменениям и превращениям. Часть их используется на образование хлорофилла и поддержания жизненных функций хвои, другая часть транспортируется в различные органы для образования новых клеток или откладывается в виде запасных питательных веществ.

Данные наших исследований (табл. 2) показали, что азотистые соединения в наибольшем количестве концентрируются в физиологичес-

Таблица 2

Содержание различных форм азота в побегах и стволовой части дерева здоровых и больных деревьев сосны

Часть дерева	Состояние дерева	Общий	Белковый	Небелковый	Аминный	Амидный	Нитратный	Аминый
Побеги 1-летние	Здоровые	0,374	0,309	0,065	7,6	8,8	10,6	73,0
	Больные	0,424	0,321	0,103	9,3	10,0	14,7	66,0
Побеги 2-летние	Здоровые	0,305	0,232	0,073	11,2	12,2	13,4	63,2
	Больные	0,358	0,282	0,076	15,1	10,6	17,8	56,5
Луб на 1,3 м	Здоровые	0,312	0,226	0,086	9,2	4,5	11,4	74,9
	Больные	0,296	0,205	0,091	11,9	8,7	12,8	66,6
Луб в кроне	Здоровые	0,281	0,216	0,065	—	—	—	—
	Больные	0,325	0,243	0,082	—	—	—	—
Луб у язвы со стороны здоровой части	Здоровые	0,042	0,032	0,010	—	—	—	—
	Больные	0,050	0,038	0,012	—	—	—	—
Заболонь в кроне	Здоровые	0,061	0,051	0,010	10,3	15,5	11,7	62,5
	Больные	0,039	0,030	0,009	17,9	6,2	13,2	62,7
Заболонь у язвы	Здоровые	0	0	0	0	0	0	0
	Больные	0,002	0,047	0,015	19,5	7,0	9,5	64,0

ки активных тканях. В хвое содержание азота в 1,5—2 раза выше, чем в побегах и лубяной части коры. Меньше всего азота в стволовой части дерева. При этом во всех частях дерева преобладает белковая форма азота, из небелковых форм больше всего содержится аминного азота.

Поражение сосны смоляным раком приводит к следующим изменениям в распределении азотистых соединений в дереве. Содержание белкового и небелкового азота в побегах больных деревьев повышается, что позволяет говорить о слабом оттоке азотистых соединений не только из хвои, но и из побегов. Напротив, в заболони больных деревьев ниже язв количество азотистых соединений снижается в результате слабого поступления ассимилятов в стволовую часть дерева и корни. Только у самой язвы содержание азота превышает содержание его в заболонной древесине здоровых деревьев, что можно объяснить потреблением грибами азотистых соединений в качестве источника питания. Увеличение азота происходит главным образом за счет небелковой формы, причем значительно возрастает содержание аммиачного азота. Вероятно, что для своего питания грибки, особенно в период образования эндигиального спороношения, потребляет часть азотистых соединений, перемещающихся с нисходящим током, и с помощью имеющихся у нее протолитических ферментов переводит их в усвояемую форму.

Таким образом, приведенные данные показали, что при поражении сосны смоляным раком значительно снижается синтез азотосодержащих органических веществ в хвое дерева и ослабляется отток их в стволовую часть и корневую систему. Ослабление синтеза и оттока азотосодержащих продуктов в жизнедеятельные ткани приводит к более интенсивному, чем у здоровых деревьев отмиранию физиологически активных корней, вызывающему нарушение восходящего потока воды с минеральными питательными веществами, и в конечном результате к снижению прироста древесины.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Кретович В. Л. 1964. Основы биохимии растений. М. Кретович В. Л., Яковлева В. И. 1959. Биосинтез глутаминовой кислоты и глутаминна в проростках гороха и пшеницы. Физиология растений, т. 6, вып. 2. Кретович В. Л., Коган З. С. 1967. Усвоение и превращение азота у растений. В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений, т. 2. М. Рубин Б. А., Арциховская Е. В. 1968. Биохимия и физиология иммунитета растений. М. Федоров Н. И., Кочановский С. Б., Рапунович Е. С., Хомутова Н. Г. 1967. Влияние смоляного рака на минеральное питание сосны. «Биологические науки», № 6. Федоров Н. И., Рапунович Е. С. 1970. Фотосинтетическая деятельность сосны, пораженной смоляным раком. «Биологические науки», № 1. Barnes A., Richard R. 1964. Determination of Ammonium, Amide, Amino and Nitrate Nitrogen in Plant Extracts by a Modified Kjeldall Method. Analytical chemistry, v. 36, N 2. Smith H. C., Blair I. D. 1950. Wheat powdery mildew investigations. Ann. Appl. Biol., 37, N 4