

УДК 581.133.1.032:633.11+321*

ДИНАМИКА НИТРАТВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СПОСОБНОСТИ РАСТЕНИЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ВЛАГООБЕСПЕЧЕННОСТИ В ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД

М. Н. КОНДРАТЬЕВ, С. О. ЛЕБЕДИНСКАЯ

(Кафедра физиологии растений)

В серии вегетационных опытов в песчаной культуре на 1,5 н. смеси Кнопа при оптимальном и недостаточном увлажнении изучали динамику нитратвосстановительной способности (НВС) и перераспределение азотистых веществ у сортов яровой пшеницы разных экотипов. Оценен вклад каждого органа в НВС растения на отдельных этапах онтогенеза. Не обнаружено сортовых различий по данному показателю.

Азотный обмен растений в генеративный период развития определяется двумя основными процессами: 1) поглощением и ассимиляцией экзогенного азота; 2) ремобилизацией и перераспределением азотистых веществ, накопленных в вегетативных органах до цветения. При наличии в среде в этот период доступного нитрата интенсивность его усвоения и восстановления растениями определяется активностью нитратредуктазы [2]. Поскольку азот, поглощенный корнями и ассимилированный в генеративный период, может поступать в зерновки без предварительного включения в состав белков вегетативных органов, считалось, что активность нитратредуктазы может служить физиолого-биохимическим

критерием, характеризующим способность генотипа использовать экзогенный азот для формирования белкового комплекса зерна [14]. Однако, несмотря на большое количество данных о существовании генотипических различий в уровнях нитратредуктазной активности (НРА), не удалось установить тесной корреляционной зависимости между активностью нитратредуктазы, с одной стороны, и урожайностью или белковостью сорта — с другой [3, 8, 9—11, 13].

Вместе с тем были получены данные о различной НРА листьев в генеративный период у сортов яровой пшеницы, относящихся к различным экотипам [5]. Можно предположить, что сорта, районированные в зоне достаточного ув-

лажнения и имеющие возможность поглощать экзогенный азот в течение всей вегетации, обладают генетически predetermined более высоким уровнем НРА, чем сорта, районированные в засушливой зоне. На наш взгляд, слабым местом большинства отмеченных выше работ является то, что указанные взаимосвязи изучались путем определения удельной НРА в листьях или корнях, но не в целом растении. Наши исследования предусматривают решение следующих задач: 1) изучение динамики НРА основных вегетативных органов яровой пшеницы в онтогенезе с учетом их массы (нитратвосстанавливающую способность — НВС); 2) наблюдение за формированием НВС целого растения у двух экотипов и определение ее связи с азотным статусом при недостаточном и оптимальном влагообеспечении.

Методика

Опыты проводили в вегетационном домике лаборатории физиологии растений Тимирязевской академии с мая по август. Его объектами были выбраны сорта яровой пшеницы Саратовская 29 (степной экотип) и Ленинградка (северорусский экотип).

Растения выращивали в 6-кило-

граммовых пластиковых сосудах, в песчаной культуре, по 10 шт. на сосуд. При наливке вносили питательную смесь Кнопа и микроэлементы из расчета соответственно 1,5 и 1,0 нормы на сосуд. Влажность субстрата поддерживали на уровне 70 % ПВ. В опыте 1989 г. часть растений с 3-го дня после цветения выращивали при влажности субстрата 30 % ПВ. Вегетационные периоды в годы опыта в целом характеризовались благоприятными для растений погодными условиями, однако в 1989 г. наблюдался дефицит влажности воздуха в период интенсивного налива зерновок (табл. 1).

Исследования проводили на главном побеге, боковые побеги удаляли по мере их появления. В 1989 г. пробы отбирали на 17, 24, 32, 45, 54 и 67-й день, а в 1991 г. — на 18, 25, 38, 45, 51 и 65-й день после посева. Растения расчленили на листья нижнего (3 нижних листа), среднего (4-й и 5-й листья снизу) и верхнего (6-й и 7-й листья снизу) ярусов, стебель, корни, колос и зерновки. НРА определяли в этих органах по методике Мульдера [12]. НВС рассчитывали умножением полученных значений НРА на сырую массу растения. В 1989 г., кроме

Таблица 1
Метеорологические условия в вегетационные периоды 1989 и 1991 гг.

Межфазный период	Среднесуточная температура, °С		Относительная влажность воздуха, %		Дефицит влажности воздуха, мбр		Облачность (средняя/нижняя), балл	
	1989	1991	1989	1991	1989	1991	1989	1991
Всходы — кущение	16,8	14,4	67	70	7,5	5,8	6,5/4,1	7,7/5,2
Кущение — выход в трубку	20,3	15,2	69	73	8,3	5,8	6,1/3,3	5,5/3,8
Выход в трубку — стеблевание	18,5	16,8	80	74	5,1	5,9	8,7/7,0	6,4/4,2
Стеблевание — цветение	21,4	20,9	74	75	7,7	7,5	5,4/3,8	7,0/4,5
Цветение — ПФЗ	19,9	21,5	72	70	7,6	8,8	6,3/4,5	5,9/3,9
ПФЗ — молочная спелость зерна	19,9	18,0	67	73	8,8	5,4	6,4/3,6	5,7/3,7

того, в каждом органе определяли содержание общего азота фотокolorиметрическим методом с использованием реакции индофенольной зелени [4] и нитратного азота по методике Катальдо [7]. Полученные данные обработаны методом дисперсионного анализа [1].

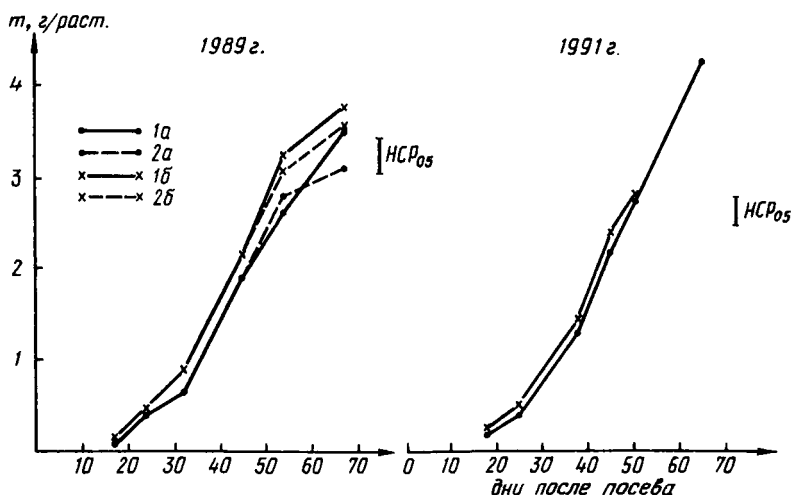
Результаты

В описанных выше экспериментальных условиях существенных различий между сортами в сроках наступления этапов онтогенеза не наблюдалось. Сорта также не различались по водопотреблению в течение вегетации (1989 г.), за исключением периода между фазами цветения и полного формирования зерна (ПФЗ), когда при оптимальной влагообеспеченности значение этого показателя у Ленинградки было значительно выше, чем у Саратовской 29. При недостаточной влагообеспеченности в генеративный период (3-и сутки после нача-

ла цветения) снизилось водопотребление у Саратовской 29 в 1,5 раза, а у Ленинградки — в 1,8 раза.

В оба года накопление сухой биомассы растениями исследуемых сортов шло довольно медленно до фазы выхода в трубку, затем усиливалось, достигая максимума в период между фазами стеблевания и цветения, а в течение генеративного периода вновь постепенно замедлялось (рис. 1). При этом после наступления фазы цветения увеличение сухой массы целого растения у Саратовской 29 шло за счет как вегетативных органов, так и зерновок, а у Ленинградки — почти исключительно за счет зерновок. В благоприятных условиях выращивания сорта практически не различались по динамике сухой массы как вегетативных органов, так и зерновок. Ухудшение условий водоснабжения в генеративный период не отразилось на накоплении ассимилятов в зерновках, но привело

Рис. 1. Динамика сухой массы растений озимой пшеницы сортов Саратовская 29 (а) и Ленинградка (б).
1 — контроль; 2 — опыт.



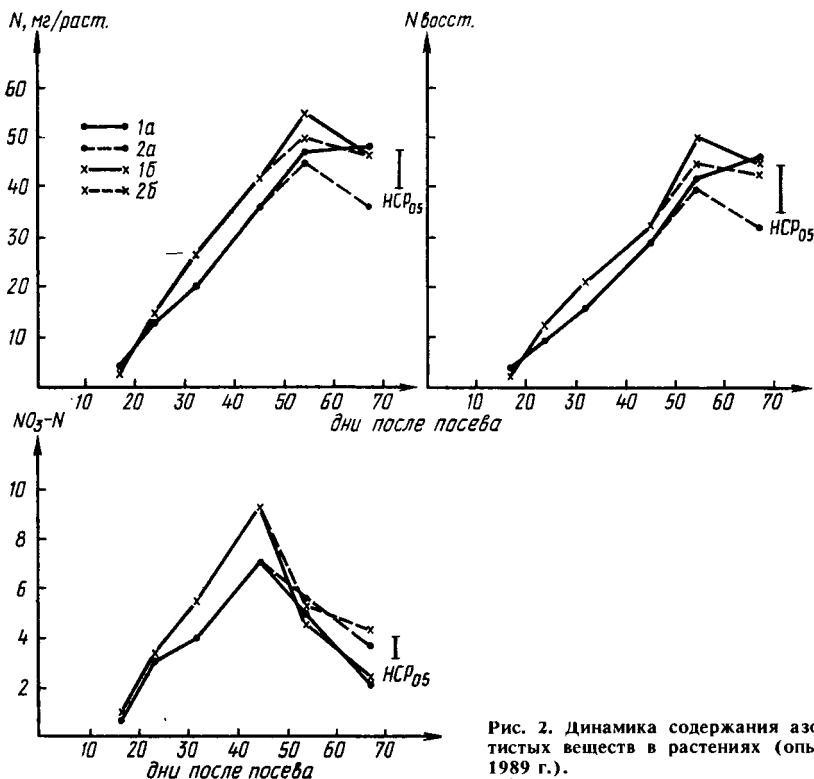


Рис. 2. Динамика содержания азотистых веществ в растениях (опыт 1989 г.). Обозначения те же, что на рис. 1.

к уменьшению сухой массы вегетативных органов у Саратовской 29.

Общее содержание азота у обоих сортов увеличивалось вплоть до фазы ПФЗ. В дальнейшем азот растениями не поглощался и даже выделялся во внешнюю среду (рис. 2). Полученные результаты позволяют предположить, что доля экзогенного азота, поглощенного в генеративный период, в белковом комплексе зерновок относительно невелика.

Нетто-отток азотистых соединений из вегетативных органов начинался у Саратовской 29 в фазу цветения, у Ленинградки — в фазу ПФЗ (табл. 2). Интенсивность оттока азотистых веществ из веге-

тативных органов снижалась в ряду: листья верхнего яруса, стебель, вегетативные элементы колоса, корни. Оттекающие азотистые вещества у Саратовской 29 поступали преимущественно в зерновки, а у Ленинградки — тоже в зерновки и частично выделялись в среду. При ухудшении условий водоснабжения темпы накопления азота в вегетативных органах Ленинградки снижались и одновременно прекращалась его «утечка» во внешнюю среду. В результате интенсивность поступления азотистых веществ в зерновки была на уровне контрольных растений. У Саратовской 29 недостаточная влагообеспеченность в генеративный период вызвала ча-

стичное выделение азота в среду, вследствие чего наблюдалась тенденция к замедлению его притока в зерновки.

К началу интенсивного налива зерновок (фаза ПФЗ) Ленинградка превосходила Саратовскую 29 по абсолютному содержанию азота в вегетативных органах. Однако акцепторная емкость зерновок была, видимо, одинаковой у обоих исследуемых сортов, что и обусловило отсутствие сортовых различий в накоплении азота зерновками. Изменение условий водоснабжения в большей степени отразилось на интенсивности оттока азотистых веществ в среду и практически не

сказалось на поступлении их в зерновки.

Абсолютное содержание нитратного азота в растениях обоих сортов возрастало до фазы цветения, после чего резко снижалось. Недостаточная влагообеспеченность в генеративный период замедлила уменьшение содержания нитратного азота, при этом в фазу молочной спелости его содержание в стеблях опытных растений было выше по сравнению с контролем (рис. 2). По-видимому, недостаток влаги в генеративный период не повлиял на поступление нитрата в растение, но блокировал его транспорт к местам восстановления, о

Таблица 2
Баланс распределения общего азота в растениях (мг/растение) сортов Саратовская 29 (числитель) и Ленинградка (знаменатель)

Орган растения	Кущение — выход в трубку (17— 24)	Выход в трубку — стебле- вание (25— 32)	Стебле- вание — цвете- ние (33— 45)	Цветение — ПФЗ (46—54)		ПФЗ — молочная спелость зерна (55—67)	
				конт- роль	опыт	конт- роль	опыт
Целое растение	8,2	7,8	15,9	11,0	9,4	0,7	—9,7
	12,6	11,3	15,1	13,0	8,1	—7,7	—2,9
Вегетативные органы	8,2	7,8	15,9	4,7	4,0	—17,1	—20,8
	12,6	11,3	15,1	6,5	0,3	—25,7	—21,6
Листья нижнего яруса	2,6	—0,9	—0,9	0,2	0,04	—0,3	—0,5
	3,0	—1,6	—2,4	0,2	—0,07	—0,5	0,1
Листья среднего яруса	5,7	—1,3	—1,9	1,3	0,9	—1,0	—1,7
	6,5	—2,3	—0,2	—0,5	—1,1	—1,8	—2,4
Листья верхнего яруса	—	7,0	3,3	1,7	3,0	—5,1	—9,6
	—	10,6	2,5	3,1	1,3	—9,3	—8,6
Стебель	—	3,8	8,0	—1,1	2,7	—4,5	—2,8
	—	3,5	5,7	1,3	1,2	—9,1	—5,2
Колос	—	—	6,2	0,7	0,4	—4,1	—4,1
	—	—	7,8	2,4	—3,1	—2,1	—2,4
Корни	0,6	0,3	1,3	1,9	2,3	—1,1	—2,2
	2,9	1,2	1,8	—0,1	—0,3	—2,4	—3,1
Зерновки	—	—	—	6,3	5,5	17,8	11,1
	—	—	—	6,6	7,8	18,0	18,7

Примечание. В скобках указаны дни после посева.

чем свидетельствуют и данные литературы [15, 16].

Абсолютное содержание восстановленного азота в растениях обоих сортов увеличивалось до фазы ПФЗ, после чего оставалось на постоянном уровне или, как, например, у Саратовской 29, снижалось вследствие выделения во внешнюю среду (рис. 2). При оптимальной влагообеспеченности Ленинградка превосходила Саратовскую 29 по абсолютному содержанию нитратного азота в период между фазами стеблевания и цветения, а по абсолютному содержанию восстановленного азота — в течение примерно 15 дней после цветения (рис. 2).

Все сказанное выше позволяет предположить, что при одинаковой акцепторной емкости зерновок донорно-акцепторные отношения между репродуктивными и вегетативными органами у Саратовской 29 более напряженные, чем у Ленинградки.

В ходе двух экспериментов была прослежена потенциальная нитратовосстановительная способность целого растения и его отдельных органов.

В опыте 1989 г. у обоих сортов динамика НВС целого растения возрастала до фазы стеблевания (Ленинградка) или цветения (Саратовская 29) и резко снижалась в генеративный период (рис. 3). Динамика НВС листьев всех ярусов имела вид одновершинной кривой с максимумом в фазу полного формирования листьев данного яруса. НВС корней существенно не менялась до фазы цветения, а затем возрастала. Колосья и зернов-

ки у обоих сортов характеризовались крайне низкими значениями НВС и НРА на протяжении всего экспериментального периода.

В опыте 1991 г. динамика НВС растений исследуемых сортов имела вид двухвершинной кривой с максимумами в фазу стеблевания и в начале генеративного периода (рис. 3). В листовой серии НВС была максимальной в полностью сформировавшихся листьях и быстро снижалась по мере их старения. У Ленинградки в листьях верхнего яруса наблюдался подъем НВС после фазы цветения. НВС корней оставалась на постоянном уровне до фазы цветения, после которой она незначительно возрастала. Как и в предыдущем эксперименте, НВС колосьев и зерновок была крайне низкой и практически не менялась на протяжении экспериментального периода.

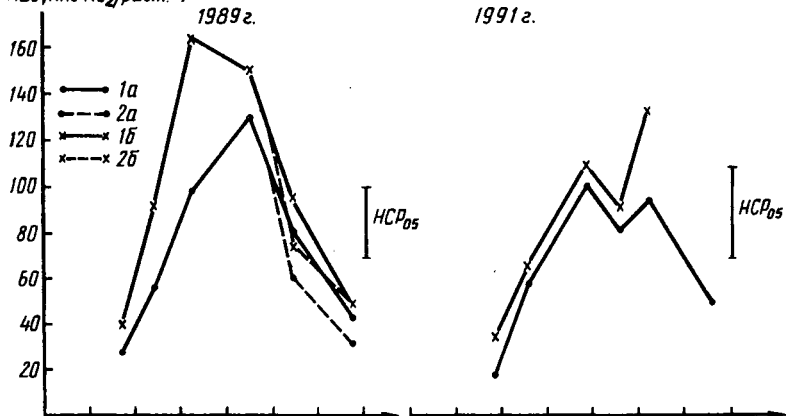
Интересно отметить, что изменение НВС листьев совпадало с изменением НРА в тканях листа. В корнях сохранение НВС на постоянном уровне до цветения достигалось путем увеличения массы корней при одновременном уменьшении НРА (табл. 3). В генеративный период развития повышение НВС корней определялось главным образом возрастанием их НРА.

Изменение НВС растений при ухудшении условий водоснабжения в генеративный период было идентичным у обоих сортов. Вскоре после воздействия стрессирующего фактора наблюдалась тенденция к снижению НВС целого растения за счет уменьшения НВС листьев верхнего яруса, но к фазе

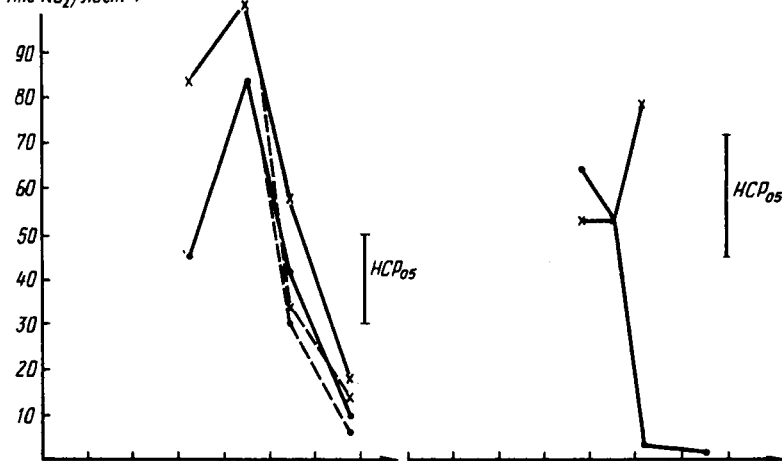
Рис. 3. Динамика НВС целого растения (*вверху*), листьев верхнего яруса (*в середине*) и корней (*внизу*). Указанная на рис. НСР₀₅ корней для 1991 г. завышена в 2 раза. Обозначения те же, что на рис. 1.

→

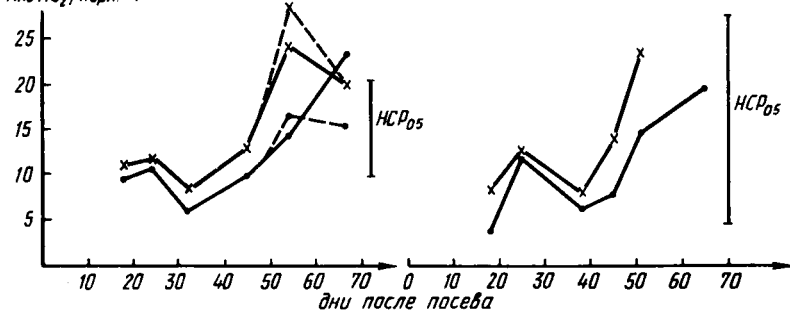
НВС, мкг NO_2^- /раст.ч



мкг NO_2^- /лист.ч



мкг NO_2^- /корн.ч



молочной спелости зерна растения контрольных и опытных вариантов не различались между собой по данному показателю (рис. 3). Слабая ответная реакция растений на ухудшение условий водоснабжения обусловлена тем, что с переходом к генеративной фазе развития резко замедлялось поглощение экзогенного азота растениями (рис. 2). Недостаточная влагообеспеченность в этот период не могла существенно повлиять на поступление нитрата в растения, а следовательно, и значение его НВС. Прямое действие на НВС недоста-

ток влаги, по-видимому, не оказывает.

Поскольку анализ динамики НВС целого растения и его отдельных органов еще не дает представления о регулировании ассимиляции нитратного азота на организменном уровне, представлялось целесообразным оценить вклад каждого органа в НВС растения на каждом этапе онтогенеза. Анализ 2-летних экспериментальных данных показал, что у исследуемых сортов в фазу кущения примерно 70—80 % НВС растения приходилось на листья и 20—30 % —

Таблица 3

Динамика НВС и НРА в листьях и корнях растений яровой пшеницы в 1989 г. (числитель) и 1991 г. (знаменатель)

Показатель	Дни после посева					
	17 18	24 25	32 38	45 45	54 51	67 65
<i>Листья верхнего яруса</i>						
Саратовская 29						
НВС	—	—	45,6	83,5	42,1	10,4
	—	—	64,4	52,8	56,8	14,8
НРА	—	—	45,6	61,2	33,3	7,3
	—	—	38,5	37,1	35,4	10,1
Ленинградка						
НВС	—	—	83,8	102,2	57,6	18,8
	—	—	53,2	52,7	78,5	—
НРА	—	—	55,1	57,5	32,8	12,4
	—	—	30,4	30,4	50,7	—
<i>Корни</i>						
Саратовская 29						
НВС	9,5	10,7	5,8	10,1	14,6	23,8
	3,3	12,0	6,7	7,9	14,8	20,1
НРА	20,9	7,8	3,2	2,6	6,1	5,6
	6,8	6,4	1,8	1,6	3,2	5,0
Ленинградка						
НВС	11,4	11,5	9,4	13,0	24,6	20,1
	8,6	13,2	8,6	14,4	24,2	—
НРА	17,9	7,7	3,3	3,1	6,8	6,2
	8,6	7,5	2,1	2,8	7,0	—

Таблица 4

Вклад отдельных органов в НВС целого растения (мг/растение) сортов Саратовская 29 (числитель) и Ленинградка (знаменатель) 1989 г.

Орган растения	Кущение	Выход в трубку	Стеблевание	Цветение	ПФЗ	Молочная спелость
Колос зерновки	—	—	—	2,7 (2)	4,2 (5)	5,5 (15)
	—	—	—	2,9 (1)	5,2 (6)	8,6 (17)
Листья верхнего яруса	—	—	45,6 (46)	83,5 (63)	42,1 (52)	10,4 (24)
	—	—	83,8 (51)	109,2 (67)	57,6 (59)	18,8 (37)
Листья среднего яруса	—	25,1 (45)	30,5 (31)	31,0 (24)	15,6 (19)	3,4 (8)
	—	38,0 (42)	52,4 (32)	28,2 (19)	8,0 (8)	2,8 (6)
Листья нижнего яруса	17,2 (64)	20,1 (36)	16,9 (17)	3,6 (3)	4,6 (6)	—
	28,3 (71)	42,9 (46)	20,3 (11)	5,9 (4)	1,9 (2)	—
Корни	9,5 (36)	10,7 (19)	5,8 (6)	10,1 (8)	14,6 (18)	23,8 (53)
	11,4 (29)	11,5 (12)	9,4 (6)	13,0 (9)	24,6 (25)	20,1 (40)
Целое растение	26,7	55,9	98,8	130,9	81,2	43,1
	39,7	92,4	165,9	152,2	97,3	50,3

Примечание. В скобках приведены данные в процентах к НВС целого растения.

на корни (табл. 4). В дальнейшем удельный вес НВС корней быстро снижался. В период между фазами трубкования и цветения основными нитратассимилирующими органами являлись листья, при этом наблюдалось перераспределение вклада листьев разных ярусов в НВС растения. Так, удельный вес листьев нижнего яруса был высок в фазу кущения и выхода в трубку, листьев среднего яруса — в фазу выхода в трубку и стеблевания. В период между фазами стеблевания и цветения ассимиляция нитратов осуществлялась главным образом в листьях верхнего яруса, на долю которых в фазу цветения приходилось 60—70 % НВС растения. В генеративный период восстановление нитрата осуществлялось в основном в листьях верхнего яруса и корнях, причем по мере развития растения вклад листьев в НВС растения уменьшался, а вклад корней — увеличивался. В фазу молочной спелости зерна корни были главным нитратассимилирующим органом. Отмеченные соотношения между

НВС отдельных органов растения, как правило, сохранялись при ухудшении условий водоснабжения.

Выводы

1. Накопление сухой массы и азотистых соединений растениями яровой пшеницы сортов Саратовская 29 и Ленинградка, относящихся к разным экотипам, было идентичным. Тем не менее в период между фазами стеблевания и ПФЗ сорт северорусского экотипа отличался более интенсивным поглощением и восстановлением нитрата по сравнению с сортом степного экотипа, но акцепторная емкость зерновок в период налива у них была одинаковой, что обусловило отсутствие сортовых различий по накоплению азота в зерновках.

2. Изменение уровня влагообеспеченности в генеративный период вызывало или прекращало выделение азотистых соединений в среду, однако практически не влияло на поступление азота в зерновки. Это позволяет предположить, что выделение азотистых веществ во

внешнюю среду является одним из механизмов регуляции донорно-акцепторных отношений между вегетативными и репродуктивными органами при изменении внешних условий.

3. Динамика НВС целого растения и отдельных органов при оптимальной и недостаточной влагообеспеченности у обоих сортов была идентичной. Обнаруженные сортовые различия по значениям НВС растения были кратковременными и не сохранялись в онтогенезе, что указывает на отсутствие устойчивых сортовых различий по данному показателю.

4. Различный характер динамики НВС растений в экспериментах разных лет, несмотря на одинаковые условия азотного питания, свидетельствует о высокой полигенности данного признака, вследствие чего фенотипические условия выращивания играют превалирующую роль в формировании уровня НВС растений.

5. Недостаточная влагообеспеченность в генеративный период незначительно влияла на НВС растений. Это объясняется, по-видимому, тем, что в условиях резкого замедления поглощения экзогенного азота недостаток влаги уже не мог существенно повлиять на поступление нитрата в растение, а следовательно, на активность нитратредуктазы. Вместе с тем при недостаточной влагообеспеченности замедлялось поступление нитрата в листья и отмечалось накопление его в стеблях, что несколько снизило НВС растения в начале генеративного периода.

6. Вклад отдельных органов в НВС целого растения изменялся в процессе онтогенетического развития, что является частным случаем проявления принципа компенсации. Уменьшение НВС одного органа при одновременном увели-

чении НВС другого является, видимо, важным механизмом регуляции уровня этого показателя в системе целого растения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта.— М.: Агропромиздат, 1985.— 2. Крегович В. Л. Обмен азота в растениях.— М.: Наука, 1972.— 3. Левченко Л. А., Маложик О. И., Хомченко А. Д. Сортовая специфика корневой системы некоторых интенсивных сортов озимой пшеницы в поглощении элементов минерального питания.— Физиология и биохимия культурных растений, 1981, т. 13, № 4, с. 382—386.— 4. Самохвалов С. Г., Прижукова В. Г., Кондратьев М. Н. Определение азота в растениях с использованием индофенольной зелени.— Химия в сельск. хоз-ве, 1976, № 7, с. 71—73.— 5. Танцова О. И. Нитратредуктазная и протеолитическая активность листьев в ходе старения растений кукурузы и пшеницы в репродуктивный период развития.— Автореф. канд. дис. М., 1987.— 6. Тулицын Н. В., Герасименко В. Ф. Генотипическая специфика перемещения азота в зерно в период его налива.— Селекция и семеноводство, 1982, № 5, с. 11—13.— 7. Cataldo D. A., Haroon M., Schrader L. E., Youngs V. L.— Commun. Soil Sci. Plant Anal., 1975, vol. 6, N 1, p. 71—80.— 8. Croy L. I., Hageman R. H.— Crop Sci., 1970, vol. 10, N 2—3, p. 280—285.— 9. Dalling M. J., Halloran G. M., Wilson J. H.— Aust. J. Agric. Res., 1975, vol. 26, N 1, p. 1—10.— 10. Klusak H.— Biol. Plant., 1984, vol. 26, N 1, p. 34—41.— 11. Kubanek J., Cerny J.— Rostlina vyroba, 1978, v. 24, N 10, s. 1031—1038.— 12. Mulder E. G., Boxma R., Van Veen W. L.— Plant and Soil, 1959, vol. 10, N 4, p. 335—355.— 13. Pal U. R., Kununka J. M.— J. Agron. Crop Sci., 1987, vol. 159, N 3, p. 206—211.— 14. Rao S. C., Croy L. I.— J. Agron. Food Chem., 1972, vol. 20, N 6, p. 1138—1141.—

15. Schrader L. E.— Nitrogen in the environment. N. Y. etc.: Acad. press, 1978, vol. 2, p. 101—141.— 16. Sha-
ner D. L., Soyler J. S.— Plant Physiol., 1976, vol. 58, N 4, p. 505—509.

Статья поступила 30 октября 1992 г.

SUMMARY

Series of experiments conducted in controlled conditions (sand culture, 1.5 normal Knopp mixture in optimum and insufficient sand humidity) explained the dynamics of nitrate reductase activity and nitrogen redistribution in two spring wheat varieties, belonging to different ecology types. It has been found that the change of plant NRA during ontogenesis was identical in both studied varieties. Contribution of every plant organ to NRA of a whole plant was estimated at different stages of plant development. There are enough experimental facts proving the absence of a strong genetic control over plant NRA.