

УДК 633.15:581.133.1

## РЕУТИЛИЗАЦИЯ АЗОТА У РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО СКОРОСПЕЛОСТИ ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ

М. Н. КОНДРАТЬЕВ, Т. Г. САМОЙЛЕНКО

(Кафедра физиологии растений)

Азот вегетативных органов после перераспределения в зерновки составляет значительную часть их белкового комплекса [6]. Распространено мнение, что отток азота из листьев и других органов растения зависит как от факторов внешней среды (влажность субстрата, обеспеченность растений элементами питания, температура) [1, 2, 11, 14], так и от генотипа [13].

Вместе с тем американскими учеными [8, 10] установлено, что удаление листьев в определенные фазы развития у раннеспелых гибридных растений кукурузы приводит к увеличению сбора зерна с единицы площади. У средне- и позднеспелых гибридов подобного эффекта не обнаружено. Этот прием не нашел должного применения, так как полученные указанными авторами результаты не удалось воспроизвести исследователям других стран [12, 15]. Однако следует отметить, что в работах подобного рода в основном анализировались данные об урожае и не изучалось накопление белков в зерне, что, безусловно, следует считать серьезным методическим упущением.

На основании отмеченных выше сведений [8, 10] складывается впечатление, что листовая поверхность (первые 5 листьев) у раннеспелых форм кукурузы не играет существенной роли в обеспечении роста и развития растений, что трудно объяснить, зная их важное значение в формировании последующих листьев и химического состава растений в целом [11].

В связи с этим представляется целесообразным изучить вклад листьев разных ярусов в формирование белкового комплекса зерновок у гибридов кукурузы, различающихся по скороспелости.

### Методика

Исследования проводили в лаборатории сортовой агротехники ВНИИ кукурузы<sup>1</sup> с гибридами кукурузы интенсивного типа КВС 701 (раннеспелый), Пионер 3978 (среднеранний) и Днепровский 758 (среднепоздний). Почва опытного участка — обыкновенный чернозем. Перед посевом вносили минеральные удобрения — 45N45P45K. Густота посева 40 тыс. растений на 1 га. Агротехника выращивания типичная для сортовых участков данной зоны. Общая характеристика посевов кукурузы приведена в табл. 1.

Для изучения протеолитической активности и оттока азота с момента выброса нитей початками у растений отделяли листья 3 ярусов припочатковой зоны: над початком, при початке и под початком. Пробы

зерна брали с фазы начала молочной спелости (НМС). Фазы спелости определяли по влажности зерна в средней части початка. Пробы отбирали каждые 7 дней не менее чем в 2 повторностях (по 3—4 растения в повторности) в одно и то же время суток, помещали в термос со льдом, переносили в лабораторию, где устанавливали площадь, сырую массу, влажность листьев и концентрацию хлорофиллов *a* и *b*.

Общую протеолитическую активность определяли в свежем растительном материале методом, описанным Б. П. Плешковым [7]. Оставшийся растительный материал лиофильно высушивали и впоследствии в нем устанавливали содержание общего азота и его фракций.

<sup>1</sup> Авторы статьи выражают глубокую благодарность зав. лабораторией В. И. Золотову и ответственному за опытный участок А. К. Пономаренко за предоставленную возможность провести данное исследование.

Сравнительная характеристика посевов гибридов кукурузы.  
Данные опытного хозяйства ВНИИ кукурузы г. Днепропетровска

Гибрид	Полные всходы	Полное выбрасывание метелок	Полная спелость зерна	Функционирующие листья в фазу полного выбрасывания метелок, шт/растение	Площадь листьев на растение, м <sup>2</sup>	Урожай зерна, ц/га
КВС 701	18/V	1/VII	10/VIII	10,0	0,27	38,6
Пионер 3978	18/V	13/VII	1/IX	10,3	0,45	46,4
Днепропетровский 758	20/V	15/VII	8/IX	10,6	0,55	53,2

Примечание. Сеяли кукурузу 6 мая.

### Результаты и обсуждение

В фазу НМС специфика генотипа еще не сказывалась на накоплении сухой массы зерновками початка (рис. 1, А). В последующие этапы достаточно четко наметились различия в динамике накопления сухой массы зерновками: в период молочной спелости (МС) она более интенсивно накапливалась у среднераннего гибрида, менее и одинаково — у раннеспелого и среднепозднего. В период между МС и тестообразной спелостью (ТС) наиболее активный налив зерновок был у раннеспелого гибрида, затем у среднераннего и последнее место занимал среднепоздний гибрид Днепропетровский 758.

Более существенные генотипические различия проявились в процессе формирования в зерновках белкового комплекса (рис. 1, Б). У среднепозднего гибрида накопление в зерновках углеводов и белков в период от НМС до восковой спелости (ВС) шло с постоянной скоростью. Такой же она была у среднераннего гибрида до фазы ТС, а затем возрастала. У зерновок раннеспелого гибрида КВС 701 белок синтезировался с максимальной скоростью на ранних этапах налива, после чего она снижалась и к фазе ТС стабилизировалась (рис. 1, Б). Следует отметить, что в фазу ТС гибриды не различались по белковости зерна.

Существует мнение [2, 5], что до 50 % белкового азота в зерновках кукурузы накапливается вследствие его оттока из вегетативных органов (листьев, стебля, остова и обкладок початка).

Анализ динамики содержания сухой массы в листьях изучаемых генотипов кукурузы показал, что в период налива зерновок этот пока-

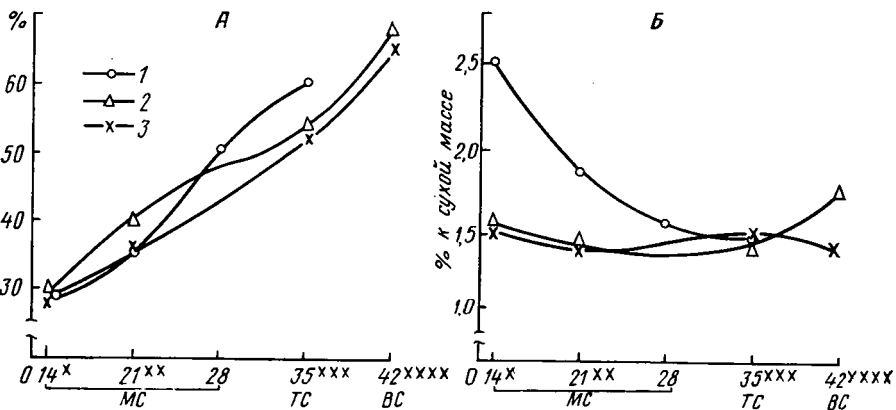


Рис. 1. Накопление сухой массы (А) и белкового азота (Б) в зерне гибридов кукурузы.

1 — КВС 701; 2 — Пионер 3978; 3 — Днепропетровский 758. На оси абсцисс отмечены дни после начала цветения метелки. Одна и две звездочки — для Пioniера 3978 соответственно 21-й и 28-й день, три и четыре — для Днепропетровского 758 — 28-й и 35-й день. МС — молочная спелость; ТС — тестообразная; ВС — восковая спелость.

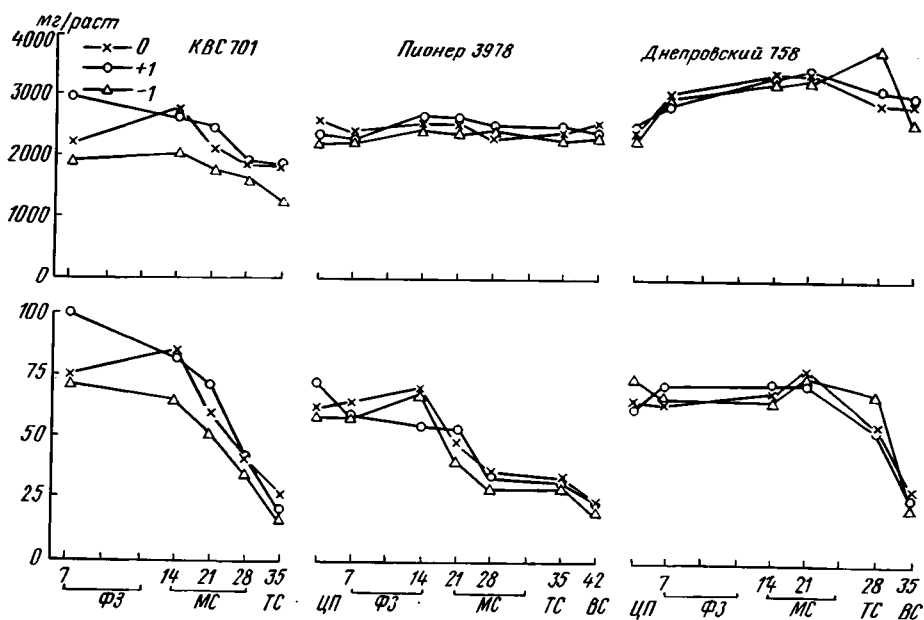


Рис. 2. Динамика содержания сухой массы (вверху) и общего азота в листьях припочатковой зоны.

0 — лист при початке; +1 — над початком; -1 — под початком; ФЗ — формирование зерновки; ЦП — цветение початка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

затель у листьев припочатковой зоны заметно снижается у раннеспелого гибрида и менее существенно снижается у среднеспелого. У среднераннего гибрида Пионер сухая масса листьев припочатковой зоны оставалась на постоянном уровне.

Наблюдались значительные различия между генотипами в сроке начала убыли сухой массы листьев, а также в динамике этого процесса у листьев разных ярусов. У раннеспелого гибрида KBC 701 убыль сухой массы в листе над початком начиналась в фазу начала формирования зерна (НФЗ) и к концу МС в основном заканчивалась. В листьях при початке и под ним накопление сухой массы продолжалось до НМС, после чего оно существенно снижалось, особенно в листе ниже початка. В фазу ТС в листьях над початком и при нем содержание сухой массы было одинаковым.

Из вышеприведенных данных следует, что верхний лист припочатковой зоны регулярно поставляет метаболиты в формирующиеся зерновки, в то время как два других листа до НМС могут «перехватывать» их часть, особенно лист при початке, после чего процесс реутилизации начинает преобладать над процессами биосинтеза органических веществ в этих листьях и притоком в них метаболитов из листьев других ярусов. У раннеспелого гибрида нижний лист припочатковой зоны вследствие реутилизации теряет 30—40 % своей массы, в то время как два других — 15—20 %.

У среднеспелого гибрида при- и надпочатковый листья накапливали сухую массу до середины МС, а нижний лист — до фазы ТС, после чего четко фиксировалась ее убыль (рис. 2). У листа ниже початка начало потери массы отмечено позднее, однако этот процесс происходил более интенсивно, чем у двух других листьев припочатковой зоны. У нижнего листа убыль сухой массы составляла 20—25 %, тогда как у двух других — 10—12 %.

Анализ динамики содержания общего азота в листьях припочатковой зоны показал (рис. 2), что отток из них азотистых соединений происходит у всех гибридов, причем значительно интенсивнее, чем убыль сухой массы. Это объясняется тем, что в листьях припочатковой зоны

Видимый отток азотистых соединений из листьев кукурузы

Гибрид	Ярус листьев*	Видимый отток		Содержание N <sub>общ</sub> в зерне, мг/растение	N <sub>реут.</sub> % от N <sub>общ</sub> зерна
		мг N на растение	%		
КВС 701	+1	84	43	1505	13,1
	0	58	29		
	-1	55	28		
	Сумма	197	100		
Пионер 3978	+1	46	32	2123	6,7
	0	46	32		
	-1	50	36		
	Сумма	142	100		
Днепровский 758	+1	46	30	1968	7,7
	0	50	33		
	-1	55	37		
	Сумма	151	100		

\* +1 — над початком; 0 — при початке; -1 — под початком.

реутилизация азотистых веществ идет быстрее, чем потребление других метаболитов. Кроме того, на ранних этапах развития зерновок листья припочатковой зоны еще сами продолжают оставаться потребителями направляемого к початку азота, причем проявляется определенная генотипическая специфика в длительности этого периода, а также в степени участия в нем листьев разных ярусов. Так, у раннеспелого гибрида КВС 701 азот «перехватывается» только припочатковым листом в период от фазы НФЗ до НМС, у среднераннего гибрида — листьями при початке и под початком, причем только до конца ФЗ. У позднеспелого гибрида Днепровский 758 видимая реутилизация азота из листьев припочатковой зоны начинается одновременно с середины МС.

Отток азотистых соединений из листьев припочатковой зоны оказался более интенсивным у раннеспелого гибрида и менее интенсивным у среднераннего (табл. 2). Неодинаковым был вклад в формирование белкового комплекса зерновок листьев разного яруса. Если у раннеспе-

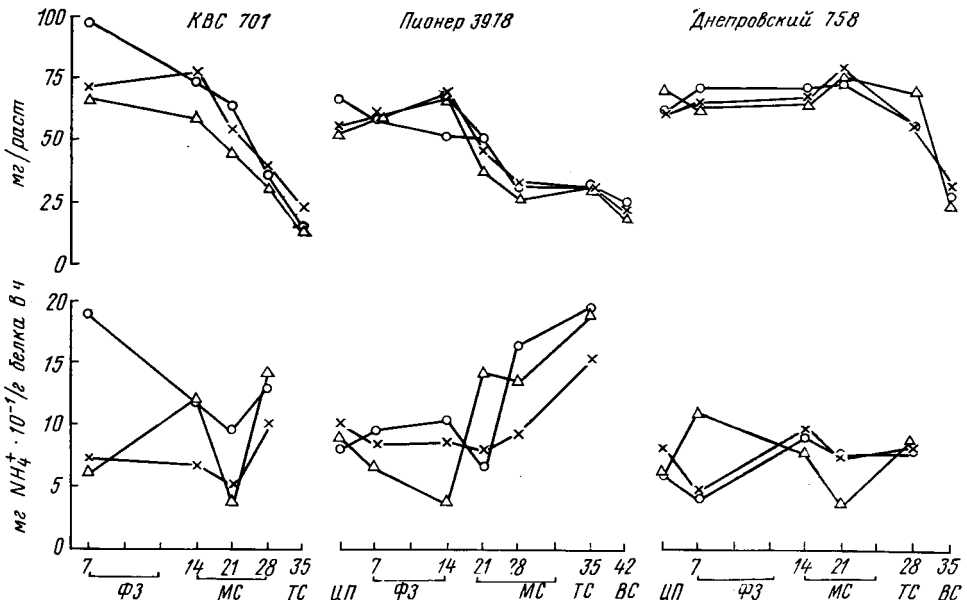


Рис. 3. Динамика содержания белкового азота (вверху) и протеолитической активности в листьях гибридов кукурузы.

Обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

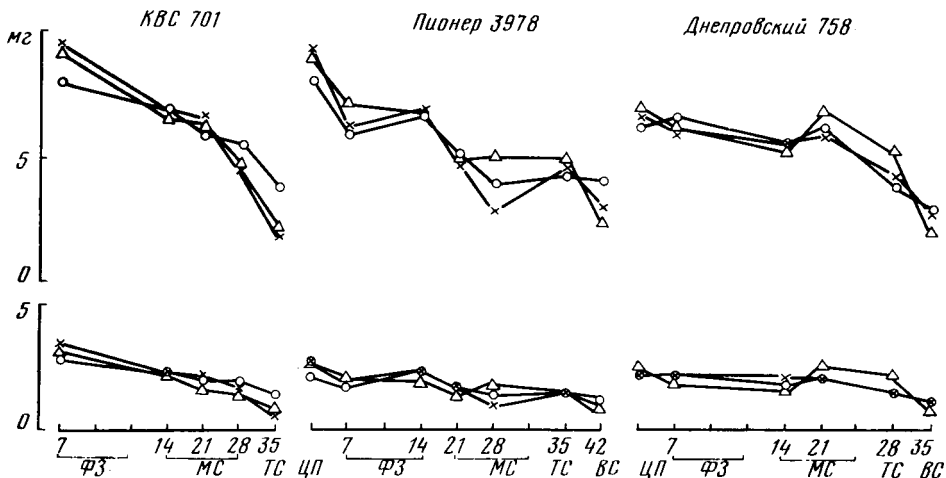


Рис. 4. Динамика содержания хлорофиллов *a* (вверху) и *b* (мг на 1 г сухой массы листьев) в листьях кукурузы в процессе старения. Обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

лого гибрида максимальный отток азота наблюдался у листа над початком (43 % от количества азота, реутилизированного листьями припочатковой зоны), то у среднепозднего — из листа под початком (37 %). Листья припочатковой зоны у среднераннего гибрида реутилизировали примерно одинаковое количество азота. Реутилизированный из листьев припочатковой зоны азот у раннеспелого гибрида составлял 13 % азота зерновок, в то время как у других гибридов — 7—8 %.

Исходя из того что у раннеспелого гибрида КВС 701 формируется 13 листьев на растении, у среднераннего Пионер 3978 — 15, среднепозднего Днепроvский 758 — 16, трудно переоценить необходимость сохранения ассимиляционного аппарата (особенно у раннеспелых гибридов) для формирования белкового комплекса зерновок.

Азот листьев растений представлен двумя фракциями: белковой и небелковой. Большая часть приходится на долю первой фракции. Как известно, основными транспортными формами азота являются аминокислоты и короткие пептиды [6]. Прежде чем азот белков будет перераспределен из листьев, он должен быть гидролизован. Поэтому мы осуществляли двойной контроль за началом и ходом реутилизации — анализировали содержание белков и активность протеолитических ферментов в листьях (рис. 3). В целом динамика содержания белкового азота в листьях гибридов кукурузы совпадает с динамикой содержания общего азота (рис. 2, 3). Это подтверждает тот факт, что в общем реутилизированном из листьев азоте преобладает белковый азот.

Общая протеолитическая активность в листьях включает в себя активность протеаз основного белкового обмена и «протеаз старения», ответственных за реутилизацию белкового азота листьев [4]. Это несколько усложняет интерпретацию данных о протеолитической активности листьев в динамике (рис. 3). Тем не менее с достаточной степенью уверенности можно утверждать, что в период от фазы НФЗ до МС в листьях припочатковой зоны кукурузы идет перестройка протеолитических систем: активность протеаз основного белкового обмена (обмен ферментативных белков) постепенно снижается, а активность «протеаз старения» возрастает. Особенно четко это проявляется у раннеспелого и среднераннего гибридов. Отмечена определенная специфика в смене протеолитической активности в зависимости от скороспелости гибрида и яруса листа. У среднераннего гибрида Пионер 3978 активность «протеаз старения» была в 2 раза выше активности протеаз основного белкового обмена, у среднепозднего гибрида Днепроvский 758 они оказались приблизительно равными. У раннеспелого гибрида активность тех

Отток N хлорофиллов из листьев кукурузы в процессе их старения

Гибрид	Ярус листьев	Хлорофилл			N хлорофиллов, % от	
		a	b	a+b	N <sub>общ</sub> листа	N <sub>общ</sub> зерна
КВС 701	+1	1,04	0,37	1,41	2,1	0,29
	0	1,07	0,37	1,44		
	-1	0,94	0,30	1,24		
	Сумма	3,05	1,04	4,09		
Пионер 3978	+1	0,87	0,28	1,15	3,1	0,20
	0	1,40	0,45	1,85		
	-1	1,03	0,32	1,35		
	Сумма	3,30	1,05	4,35		
Днепроvский 758	+1	0,82	0,27	1,09	2,5	0,19
	0	0,77	0,28	1,05		
	-1	1,18	0,42	1,60		
	Сумма	2,77	0,97	3,74		

и других в значительной степени определялась местоположением листа по отношению к початку (рис. 3). Рост активности «протеаз старения» очень хорошо согласуется с убылью белкового азота из листьев.

В составе небелковой фракции азота листьев большая часть приходится на азот свободных аминокислот, нитратов и хлорофиллов. Содержание хлорофиллов обычно используется в качестве маркера старения листьев [9]. Однако следует отметить, что содержание хлорофиллов в листьях растений — весьма лабильный показатель и нередко его естественная убыль вследствие старения листьев может существенно зависеть от интенсивности освещения, влагообеспеченности, температурного режима и других факторов, т. е. последние могут или ускорять эту убыль, или, наоборот, сдерживать ее, как, например, у листьев припочатковой зоны среднераннего и среднепозднего гибридов в период между фазами НФЗ и МС (рис. 4).

У раннеспелого гибрида старение листьев припочатковой зоны — процесс весьма стабильный, и колебания внешних факторов практически не отразились на убыли как хлорофилла *a*, так и хлорофилла *b*. Прослеживается вертикальный градиент содержания хлорофиллов в листьях припочатковой зоны всех исследованных гибридов кукурузы. Лист над початком старел медленнее, чем два других. У раннеспелого гибрида с равной скоростью старели припочатковый и подпочатковый листья, у среднепозднего — надпочатковый и припочатковый.

На долю азота хлорофиллов листьев припочатковой зоны у среднераннего гибрида приходилось около 3% от общего количества азота, у раннеспелого гибрида — всего 2% (табл. 3). На этом основании можно заключить, что азот хлорофиллов не играет существенной роли в балансе реутилизированного из листьев азота, что лишний раз подтверждает нецелесообразность увеличения содержания хлорофиллов в листьях путем повышения вносимых под кукурузу доз азотных удобрений. Об этом свидетельствует и тот факт, что азот хлорофиллов листьев припочатковой зоны составляет всего 7—8% от общего количества реутилизированного из них азота и около 0,3% от общего азота зерновок.

### Заключение

У раннеспелого гибрида кукурузы КВС 701 потеря сухой массы листьями припочатковой зоны вследствие реутилизации начиналась раньше и протекала более интенсивно, чем в листьях среднепозднего гибрида Днепроvский 758. У среднераннего гибрида Пионер 3978 не наблюдалось заметной убыли сухой массы листьев припочатковой зоны. Как у раннеспелого, так и среднепозднего гибридов наиболее заметное уменьшение сухой массы отмечалось в листе под початком.

Отток азотистых соединений из листьев происходил более интенсивно у раннеспелого гибрида и менее интенсивно — у среднераннего. Азотистые вещества активнее всего реутилизировались у раннеспелого гибрида из листа над початком, у среднепозднего — из листа под початком. Количество реутилизированного в зерновки азота было наибольшим у раннеспелого гибрида.

В общем количестве азота, реутилизированного из листьев гибридов кукурузы, большая часть принадлежит азоту белков. Отмечена тесная связь между убылью из листьев белкового азота и ростом активности «протеаз старения». Прослежена определенная специфика в смене протеолитических активностей (основного белкового обмена и «протеаз старения») в зависимости от скороспелости гибрида и яруса листа.

На долю азота хлорофиллов листьев припочатковой зоны приходится от 2 до 3 % общего азота, или 7—8 % от общего количества реутилизированного из них азота. Таким образом, азот хлорофиллов не играет существенной роли в процессе формирования белкового комплекса зерновок початка.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Альтергот В. Ф., Помазова Е. Н. Возможность регулирования оттоков пластических веществ из листьев созревающей кукурузы. — В сб.: Физиол. механизмы адаптации и устойчивости раст. Ч. I. Новосибирск: Наука, 1972, с. 287—297. — 2. Кондратьев М. Н., Костюкович М. Ф. Физиологические аспекты формирования белкового комплекса зерна злаковых культур. — Агрохимия, 1981, № 2, с. 136—145. — 3. Кондратьев М. Н., Костюкович М. Ф., Третьяков Н. Н. Особенности функционирования надземных органов ячменя при высокой обеспеченности элементами питания. — Изв. ТСХА, 1981, вып. 4, с. 90—94. — 4. Кондратьев М. Н., Камалова Т. Г. Протеазы листьев в онтогенезе растений. — Физиология и биохимия культурных растений, 1983, т. 15, № 2, с. 107—115. — 5. Павлов А. Н. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы. М.: Наука, 1967. — 6. Павлов А. Н. Повышение содержания белка в зерне. М.: Наука, 1984. — 7. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1976. — 8. Clip off corn plants: increase yield. 1977, vol. 13, N 7, A. 26—A. 28. — 9. Grossman K., Yung J. — Z. Acker-u. Pflanzenbau, 1982, Bd. 151, N 2, S. 149—165. — 10. Hicks D. — Agron J., 1977, vol. 69, N 3, p. 387—390. — 11. Jovic B. — Savr. Poljoprivr., 1977, vol. 25, N 1/2, p. 31—50. — 12. Pinter L., Kalman L. — Exper. Agr., 1979, vol. 15, N 3, p. 241—245. — 13. Pollmer W. — Crop sci., 1979, vol. 19, N 1, p. 82. — 86. — 14. Thom E., Watkin B. — N. Z. J. Exper. — Can. J. Plant Sci., 1978, vol. 58, N 1, p. 207—212.

*Статья поступила 2 января 1985 г.*

#### SUMMARY

The role of the ear-zone leaves in forming protein complex of caryopses in their development process has been studied in a field experiment with corn hybrids varying in productivity.