

УДК 581.133.1:633.15

## БАЛАНС АЗОТА В РАСТЕНИЯХ КУКУРУЗЫ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ И НАЛИВА ЗЕРНА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УРОВНЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ И ВЛАГООБЕСПЕЧЕННОСТИ

М. Н. КОНДРАТЬЕВ, С. А. ВАРФОЛОМЕЕВ, Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ

(Кафедра физиологии растений)

Исследован азотный баланс целого растения кукурузы, вклад отдельных органов в фонд азота зерна, полнота оттока азота из вегетативных органов в период формирования и налива зерна в условиях водного стресса при разных уровнях минерального питания. Установлено, что накопление азота в зерне зависит как от обеспеченности зерна азотом, так и способности зерновок к его усвоению.

Воздействие неблагоприятных факторов среды в репродуктивный период развития сельскохозяйственных растений приводит к заметному снижению, а порой и к полной гибели урожая. Выяснение физиолого-биохимических причин снижения продуктивности и качества зерна у злаковых культур в зависимости от воздействия внешних факторов имеет важное значение для определения путей регулирования процессом формирования урожая и его качества.

Действие стрессового фактора (засухи, затопления и др.), приводящее к нарушению жизнедеятельности растений, связано с нарушением их азотного обмена [2]. Водный стресс, который испытывают злаковые растения в период формирования и налива зерна, резко ослабляет активность ферментов азотного обмена [8], при этом нарушаются донорно-акцепторные связи между вегетативными и репродуктивными органами [11, 12, 15, 16], что, в свою очередь, отрицательно сказывается на процессах поглощения азота из почвы и реутилизации его из надземных органов [6].

Резкое усиление гидролитических процессов в вегетативных органах растений под воздействием водного стресса в период формирования и налива зерновок нарушает транспорт азота между донором и акцептором [9], что проявляется в накоплении «избыточного» азота [5], когда количество оттекающего из вегетативных органов азота преобладает над его использованием зерновками. Это говорит о небольшой акцепторной емкости зерновок и других временно депонирующих азотистые соединения органов [5, 15, 16]. В последующем, когда обмен азотистых соединений устанавливается на относительно постоянном уровне, происходит некоторая потеря «избыточного» азота. При этом складывающийся баланс между синтетическими и гидролитическими процессами является адаптивной реакцией растения на стресс [3, 12]. Следует отметить, что уровень активности процессов, при котором устанавливается равновесие между синтезом и распадом, зависит от силы и продолжительности стрессового воздействия [12].

Регулирование хода налива зерновок у злаковых культур и накопления в них белков должно сопровождаться как ростом аттрагирующей способности зерновок, так и повышением устойчивости донорных органов к стрессовым условиям [1, 4, 15].

Целью настоящего исследования было изучить изменение перераспределения азотистых соединений между вегетативными и репродуктивными органами кукурузы как ответную реакцию растений на неблагоприятное воздействие факторов среды в период формирования белкового комплекса зерновок.

Исследования проводили в условиях вегетационного опыта с гибридом кукурузы интенсивного типа КВС 701. Растения выращивали в песчаной культуре с добавлением низинного торфа (3:1) в 6-килограммовых пластиковых сосудах по одному растению на сосуд. В вариантах с низким уровнем питания в сосуды вносили 1,5 н., с высоким — 3,0 н. смеси Кнопа и добавляли микроэлементы. Смесь вносили в шесть приемов, последний раз — за неделю до начала цветения метелки. В период опыления создавались разные режимы увлажнения субстрата: 35 % НВ (засуха) и 100 % НВ (затопление). Контрольные растения продолжали расти при 70 % НВ. Растения поливали 2 раза в день (в начале и конце светового дня). Повторность опыта

4-кратная. Первую пробу отбирали через неделю после начала действия фактора увлажнения субстрата, последующие — через каждые 7 дней. В ходе эксперимента было отобрано 5 проб. С целью изучения накопления и перераспределения азота между органами растения расчленились на листовые пластинки, листовые влагалища, стебель, корни, метелку, обертку початка, стержень початка, ножку початка, зерно. Определяли сухую массу каждой части растения и содержание в ней общего азота [7]. Поступление экзогенного азота находили как отношение мобилизованного азота растения к его количеству в фазу восковой спелости. Фазы спелости зерна устанавливали по влажности зерновок в средней части початка.

### Результаты и их обсуждение

В оптимальных условиях влагообеспеченности независимо от уровня минерального питания количество оттекающего из вегетативных органов азота составляло 34—35 % азота, накопленного зерновками. В период между опылением и молочной спелостью зерна полнота оттока азотистых веществ достигала при низком уровне питания 13, при высоком — 12 %. Накопление азота в зерне в это время происходило в основном за счет поступления его из субстрата. При этом поступление экзогенного азота в абсолютных единицах при высоком уровне питания было значительно выше, чем при низком (табл. 1).

При низком уровне питания центром аттрагирования являлся весь початок. В период между опылением и молочной спелостью, помимо початка, накапливали азот также корни и листовые влагалища.

При водном стрессе количество оттекающего из вегетативных органов азота резко возрастало, особенно при переувлажнении. Так, в случае низкого уровня питания в варианте с засухой полнота оттока азота составляла 37 % накопленного к периоду опыления, при затоплении — 40 %, при высоком уровне питания соответственно 26 и 31 %. В условиях водного стресса на фоне низкого уровня питания наблюдался «избыток» мобилизованного азота, что приводило, по-видимому, к его выделению в среду. При недостаточном увлажнении потери азота составили 13 % к накопленному в зерне. При затоплении растения выделяли около 36 % мобилизованного азота.

Потери азота из вегетативных органов могли быть при выделении его в окружающую среду в виде аммиака и окислов азота [13], а также вследствие рециркуляции между надземными органами и корневой системой [14] и последующего выделения в субстрат.

При высоком уровне питания видимых потерь азота не наблюдалось. Количество реутилизированного в зерновки азота в условиях дефицита влаги составило 66, а при затоплении — 75 % к общему азоту зерна.

В этот период при благоприятных условиях внешней среды накопление азота в зерновках происходило в основном за счет экзогенного азота. При неблагоприятной влагообеспеченности значительную роль в обеспечении зерновок азотом играл процесс реутилизации (в данном случае под реутилизированным азотом имеется в виду весь мобилизованный азот, за исключением потерь).

При низком уровне питания и водном стрессе азот оттекал из всех вегетативных органов. При высоком уровне питания и недостатке влаги он накапливался в обертках початка, стержне початка и корнях, при переувлажнении — только в метелках и обертке початка. В последнем случае водный стресс усиливал отток азота из вегетативных органов, при этом поступление экзогенного азота не прекращалось. В условиях недостатка или избытка влаги накопление азота в зерне было выше, чем в

Баланс азота в растениях кукурузы КВС 701 (мг) в периоды между фазами опыления и молочной спелости зерна (числитель) и между фазами молочной и восковой спелости зерна (знаменатель)

Органы растений, показатель	Низкий уровень питания			Высокий уровень питания		
	35 % НВ	70 % НВ	100 % НВ	35 % НВ	70 % НВ	100 % НВ
Листовые пластинки	-90*	-93	-142*	-396*	-89	-412*
	-85*	-56	-74*	-309*	-368	-354
Листовые влагалища	-20*	+7	-30*	-70*	-39	-24
	-13*	-38	+9*	-74	-78	-92*
Стебель	-204*	-187	-109	-160*	-42	-215*
	+36*	+89	-24*	-204*	-248	-119*
Метелка	-12	-14	-46*	0	-9	+15*
	-4	-2	+5*	-16*	-31	-24*
Обертки початка	-33*	+21	-17*	-6*	-65	+65*
	-8*	-34	-28*	-79*	-116	-118
Стержень початка	-8*	+73	0*	+21*	-18	-126*
	-41*	-96	-44*	-60*	-50	-75*
Ножка початка	-4	-4	-7	-4*	-13	-47*
	-6	-6	-9	-19	-17	-11
Корни	-76*	+48	-183*	+28	+28	-16*
	-39*	-179	-13*	-146*	-131	-62*
Зерно	+396	+433	+392	+868	+710	+1011*
	+391*	+322	+280*	+1004*	+1213	+968*
Мобилизовано из вегетативных органов	447*	298	534*	630*	275	840*
	196*	411	192*	907*	1039	855*
Накоплено в растении	396*	582	392*	923*	738	1091*
	427*	411	297*	1004*	1213	968*
Баланс азота в растении	-51*	+284	-142*	+293*	+463	+251*
	+231*	0	+102*	+97*	+174	+113*

\* Разность существенна по отношению к контролю при 5 % уровне значимости.

контроле (при 35 % НВ — 122 % к контролю, при 100 % НВ — 142 %).

В период между опылением и молочной спелостью зерна у контрольных растений при низком уровне питания основное количество азота оттекало из стебля и листовых пластинок, а при высоком — из листовых пластинок, обертки початка и лишь затем из стебля. У растений, выращиваемых при низком уровне питания, в варианте с недостатком влаги, помимо стебля и листовых пластинок, донорами азота были корни и обертка початка, в варианте с затоплением — корни и метелка. При высоком уровне питания в случае с недостатком влаги значительно возросла мобилизация азота из листовых пластинок, стебля и листовых влагалищ, а при затоплении — из листовых пластинок, стебля, стержня и ножки початка.

Таким образом, в период между опылением и молочной спелостью зерна при высоком уровне питания водный стресс оказал существенное влияние как в целом на отток азота из вегетативных органов кукурузы, так и на его перераспределение между органами растения. При низком уровне питания в экстремальных условиях увлажнения сильнее подавлялись поглотительная функция корней, по-видимому, за счет активизации гидролитических процессов, сопровождаемой последующим оттоком азота из вегетативных органов. Оттекающий в этих условиях азот полностью в зерновку не поступал (табл. 1).

В период между молочной и восковой спелостью в стебле контрольных растений, выращиваемых при низком уровне питания, усиленно накапливались азотистые соединения (табл. 1).

Основной вклад в фонд мобилизованного азота в этот период вносили (в порядке убывающей значимости) корни, стержень початка и листовые пластинки. Следует отметить, что у контрольных растений при низком уровне питания существенного поглощения экзогенного азота не наблюдалось, а при высоком уровне питания основной вклад в фонд мобилизованного азота вносили листовые пластинки, стебель, корни, обертка початка, листовые влагалища. При этом полнота оттока азотистых соединений из вегетативных органов достигала 55 % к накопленному в фазу молочной спелости, вклад реутилизированного азота в зерне кукурузы составил 86 %. Необходимо отметить, что при низком уровне питания в условиях водного стресса полнота оттока азота из вегетативных органов была значительно ниже, чем в предыдущий период. При засухе отток составил 21, при затоплении — 22 %. Вклад реутилизированного азота в зерно в период между фазами молочной и восковой спелости зерна при дефиците влаги равнялся 41, при затоплении — 64 %. При высоком уровне минерального питания в условиях недостатка влаги отток азота из вегетативных органов составил 57 %, при избытке влаги — 53 %, количество реутилизированного азота в зерне при 35 % НВ достигало 90 %, а при 100 % НВ — 88 %. Можно предположить, что в данном случае мобилизованный азот поступал в зерновки кукурузы полностью, так как при высоком уровне питания баланс азота в других органах был отрицательным.

Итак, при водном стрессе в период между опылением и молочной спелостью зерна в зерновки поступал в основном реутилизированный азот. В последующий период это наблюдалось только у растений, выращиваемых при высоком уровне питания, т. е. в последнем случае влияние стресса на мобилизацию азота из вегетативных органов растений сглаживалось.

Доля реутилизированного из вегетативных органов азота, поступающего в фонд зерна в период между опылением и восковой спелостью, зависел от силы действия водного стресса (табл. 2).

Наибольшее количество азота поступало в зерно из листовых пластинок и стеблей, т. е. из органов, которые содержали азота больше всего. При низком уровне питания роль корневой системы в обеспечении азотом зерновок была значительно больше, чем при высоком. В условиях водного стресса существенную долю в общий фонд реутилизированного азота вносили стебель, обертка и стержень початка. Необходимо отметить что при низком уровне питания и затоплении наблюдался отрицательный баланс азота в растении. Потери его составили 6 % к количеству, накопленному в зерне.

Т а б л и ц а 2

Вклад вегетативных органов кукурузы КВС 701 в фонд азота зерна  
(% к накопленному в зерне)

Источники азота	Низкий уровень питания			Высокий уровень питания		
	35 % НВ	70 % НВ	100 % НВ	35 % НВ	70 % НВ	100 % НВ
Вегетативные органы, всего	77	62,4	106*	79,2	66,9	81,6
В т. ч.:						
листовые пластинки	22,2	19,7	32,1	37,7	23,8	38,7
листовые влагалища	4,2	4,2	3,1	7,7	6,1	5,9
стебель	21,3	13,0	19,8	19,4	15,1	16,9
метелка	2,0	2,1	6,1	0,8	2,1	0,4
стержень початка	6,2	3,1	6,5	2,1	3,5	10,1
обертка початка	5,2	1,7	6,7	3,9	9,4	2,7
ножка початка	1,3	1,3	2,4	1,2	1,6	2,9
корни	14,6	17,3	29,2	6,3	5,3	3,9
Экзогенный азот	23	37,6	—	20,8	33,1	18,4

\* Отмечался отрицательный баланс азота в растении.

Полнота оттока азота из вегетативных органов\* кукурузы КВС 701 за период  
от опыления до восковой спелости зерна

Органы	Низкий уровень питания			Высокий уровень питания		
	35 % НВ	70 % НВ	100 % НВ	35 % НВ	70 % НВ	100 % НВ
Листовые пластинки	50	37	53	75	61	79
Листовые влагалища	52	42	28	82	70	78
Стебель	62	39	51	86	70	69
Метелка	50	37	61	52	83	44
Обертка початка	67	28	70	70	78	55
Стержень початка	40	33	42	25	28	58
Ножка початка	53	50	73	46	51	63
Корни	39	48	60	42	47	36

\* Количество мобилизованного из вегетативных органов азота в % к его количеству в органе в период опыления.

Представлялось целесообразным изучить, насколько подвержена стрессовым воздействиям полнота оттока азотистых соединений из вегетативных органов.

При высоком уровне питания полнота оттока азота из основных доноров (листовые пластинки, стебель, листовые влагалища) была выше, чем при низком (табл. 3). Водный стресс оказывал значительное влияние на мобилизацию азота из вегетативных органов кукурузы. Наблюдаемая в нашем опыте полнота оттока из листовых пластинок (~80 %) при высоком уровне питания и избыточном увлажнении, по-видимому, близка к максимальному значению.

В фазу восковой спелости зерна при высоком уровне питания в условиях водного стресса в вегетативных органах содержание остаточного азота было меньше, чем при низком уровне. При низком уровне питания в условиях засухи к концу налива зерна в этих органах оставалось 0,54 %, затопления — 0,38, в контроле — 0,36 %; при высоком уровне питания соответственно 0,37 %, 0,34 и 0,37 % (на абсолютно сухую массу), т. е. повышение уровня минерального питания привело к увеличению полноты оттока азота из вегетативных органов. Очевидно, это связано с повышением водоудерживающей способности листьев, что обусловило замедление реутилизации азота и, как следствие, — большую полноту оттока.

При действии на растение водного стресса оттекающий из вегетативных органов азот транспортировался в зерновки далеко не полностью (табл. 1). Одной из причин этого явления могло быть угнетение синтеза белков в зерновках [10]. Ряд исследователей полагают, что при воздействии на растение стресса у них вследствие ухудшения энергообеспеченности существенно нарушаются транспортные процессы [8, 11, 12]. По нашему мнению, наиболее вероятной причиной нарушения транспорта азота могло быть резкое усиление в вегетативных органах гидролитических процессов, в связи с чем зерновки не в состоянии были усвоить весь пул легкорастворимых азотистых соединений, часть которых выделялась в среду, или растение было вынуждено формировать дополнительные акцепторы (табл. 1).

Содержание азота в зерне определяется количеством азота, содержащимся в растении и приходящимся на единицу массы зрелого зерна, т. е. зависит от показателя обеспеченности зерна азотом (ПОЗ N) [6].

При высоком уровне минерального питания азота накапливалось в зерне гибрида КВС 701 существенно больше, чем на низком (табл. 4). К контролю различия в накоплении азота зерновками у растений разных уровней минерального питания достигали 1,17 г, при засухе — 1,08, а при затоплении — 1,31 г. При высоком уровне минерального питания и избытке в субстрате влаги содержание азота в зерновках было на 3 %, а при низком уровне питания и дефиците влаги — на 4 % больше, чем в

Накопление сухой массы и азота в растениях кукурузы КВС 701  
к фазе восковой спелости зерна (в расчете на 1 растение)

Показатель	Низкий уровень питания			Высокий уровень питания		
	35 % НВ	70 % НВ	100 % НВ	35 % НВ	70 % НВ	100 % НВ
Сухая масса растения в фазе восковой спелости, г	168,9*	194,4	162,5*	186,3*	225,0	221,3
Масса зерна, г (НСР <sub>05</sub> = 7,2 г)	56,2	58,1	48,0	72,0	83,6	73,3
K <sub>хоз</sub> , %	33	30	29	39	37	33
Содержание азота в растении, %	0,83	0,75	0,79	1,37	1,23	1,24
Содержание азота в зерне, мг	787*	755	672*	1872*	1923	1979*
ПОЗ N	24,9	25,1	26,7	35,5	33,1	37,4
Полнота оттока азота из вегетативных органов, %	50	40	54	68	60	68
Поступление экзогенного азота, %	13	19	—	15,2	23	13,3

\* Разность существенна по отношению к контролю при 5 % уровне значимости

контроле. В последнем варианте доля зерна в общей массе растения (K<sub>хоз</sub>) достигала 33 %, а ПОЗ N был на одном уровне с контролем. При высоком уровне питания и дефиците влаги ПОЗ N оказался выше, чем в контроле (35,5 против 33,1). Растения этих вариантов уступали контрольным (на 17—19 %) в накоплении сухой вегетативной массы и соответственно превосходил их по показателю K<sub>хоз</sub>.

В условиях засухи ПОЗ N не зависел от K<sub>хоз</sub>. Причиной этого было возрастание концентрации азота в растениях (при низком уровне питания она составляла 0,83, при высоком — 1,37 %) и сглаживание различий в ПОЗ N по отношению к контролю.

При засухе потребление растениями экзогенного азота не прекращалось, и так как масса вегетативных органов в этих вариантах была ниже, чем в контроле, концентрация азота в их тканях оказалась выше.

Затопление на фоне низкого уровня питания значительно снижало зерновую продуктивность кукурузы (48 г на растение против 58,1 в контроле), что привело к снижению K<sub>хоз</sub> и, как следствие, — к повышению ПОЗ N. При этом заметного поступления азота из субстрата не было. Водный стресс при высоком уровне минерального питания не привел к изменению сухой вегетативной массы растений по отношению к контрольным, но отрицательно сказался на зерновой продуктивности растений (73,3 г против 83,6), т. е. K<sub>хоз</sub> значительно снизился. Так как концентрация азота в растении при этом существенно не изменялась (1,24 % против 1,23), то основным фактором, обуславливающим повышение ПОЗ N, было снижение K<sub>хоз</sub>. При водном стрессе процессы формирования и налива зерновок осуществлялись в основном при участии реутилизированного азота.

В условиях, благоприятных для налива зерна (70 % НВ), поглощение экзогенного азота происходило в течение всего периода формирования и налива зерновок, что приводило к снижению интенсивности оттока азотистых соединений из вегетативных органов.

Таким образом, в зависимости от уровня минерального питания и влагообеспеченности гибрида кукурузы КВС 701 содержание азота в зерновках колебалось от 672 до 1979 мг, а зерновая продуктивность растения — от 48 до 83,6 г. Уровень минерального питания оказывал значительное влияние на интенсивность первоначального накопления в вегетативных органах сухого вещества и азотистых соединений и в конечном итоге — на характер оттока азота в зерновки в разные фазы репродуктивного периода.

## Заключение

Содержание азота в зерне гибрида кукурузы КВС 701 в значительной мере зависело от количества азота, приходящегося на единицу массы зерна. Обеспеченность зерна азотом определялась интенсивностью процесса реутилизации и количеством азотистых соединений, накопленных в вегетативных органах растений к началу периода формирования зерновок.

В условиях водного стресса в вегетативных органах растений наблюдалось резкое усиление гидролитических процессов, в связи с чем зерновки не в состоянии были усвоить весь пул транспортных форм азота. В результате в растении проявлялась депонирующая роль стебля и корневой системы, что позволяло растению более рационально «использовать» азотистые соединения в ходе формирования и налива зерна. Водный стресс при низкой обеспеченности элементами питания вызывал выделение азота в окружающую среду в период между фазами опыления и молочной спелости зерна. В последующий период (до фазы восковой спелости зерна) происходила адаптация, наблюдалось поступление экзогенного азота.

При высоком уровне минерального питания повышалась устойчивость донорных органов к стрессовым условиям, в результате процесс реутилизации азота удлинялся во времени и, как следствие, обеспечивалась большая полнота его оттока в зерновки.

Таким образом, формирование белкового комплекса зерновок злаковых культур в условиях водного стресса зависел как от обеспеченности зерна азотом, так и способности формирующихся зерновок к его усвоению.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бабенко В. И., Махновская М. Л., Пушкаренок А. Я. Особенности взаимосвязи вегетативных и генеративных органов у озимой пшеницы. — Вестн. с.-х. науки, 1985, № 4, с. 67—73. — 2. Киртока И. Х., Печерская С. И. Водный режим и азотный обмен листьев различных форм кукурузы. — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, 1973, № 4, с. 17—22. — 3. Кожушко Н. Н., Удовенко Г. В. Характер метаболизма белка и нуклеиновых кислот при адаптации к различным типам засух. — Физиология растений, 1975, т. 22, вып. 6, с. 1239—1243. — 4. Кондратьев М. Н., Костюкович М. Ф. Физиологические аспекты формирования белкового комплекса зерна злаковых культур. — Агротехника, 1981, № 2, с. 136—145. — 5. Котляр Л. Е., Кумаков В. А. Источники поступления азота в зерно яровой пшеницы. — Физиология растений, 1983, т. 30, вып. 4, с. 744—752. — 6. Павлов А. Н. Повышение содержания белка в зерне. — М.: Наука, 1984. — 7. Руководство по анализу кормов. — М.: Колос, 1982. — 8. Слухай С. И. Водный режим и минеральное питание кукурузы. — Киев: Науко-

ва думка, 1974. — 9. Слухай С. И., Шведова О. Е. Азотный обмен в растениях кукурузы при различной влагообеспеченности. — Физиология и биохимия культурных растений, 1975, т. 7, вып. 1, с. 43—47. — 10. Тарчевский И. А. Механизм влияния засухи на фотосинтетическое усвоение  $CO_2$ . — В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 118—129. — 11. Удовенко Г. В. Механизмы адаптации растений к стрессам. — Физиология и биохимия культурных растений, 1979, т. 11, № 2, с. 99—107. — 12. Удовенко Г. В., Гончарова Э. А. Влияние экстремальных условий среды на структуру урожая сельскохозяйственных растений. — Л.: Гидрометеиздат, 1982. — 13. Hooker M. L., Sander D. H., Peterson G. A. a. o. — Agron. J., 1980, vol. 72, N 5, p. 789—792. — 14. Simpson R. J., Lambers H., Dalting M. J. — Phys. Plant., 1982, vol. 56, N 1, p. 11—17. — 15. Tollenaar M. Maydica XXII, 1977, p. 49—75. — 16. Tollenaar M., Daunard T. B. — Can. J. Plant. Sci., 1982, vol. 62, p. 855—860.

*Статья поступила 10 марта 1986 г.*

## SUMMARY

The nitrogen balance of the whole plant, the amount of nitrogen supplied by certain plant organs into the grain, and the rate of nitrogen outflow from vegetative plant organs during formation and filling of grain under water stress at different levels of mineral nutrition have been studied. It is found that nitrogen accumulation in grain depends both on the supply of nitrogen in the kernel and on the ability of the latter to assimilate it.