

УДК 581.13:631.811:632.115

**РЕУТИЛИЗАЦИЯ АЗОТА У РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ В ЗАВИСИМОСТИ
ОТ УРОВНЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ И ФОТОПЕРИОДА****М. Н. КОНДРАТЬЕВ, С. А. ВАРФОЛОМЕЕВ****(Кафедра физиологии растений)**

В вегетационном опыте изучали влияние уровня минерального питания и фотопериода на ассимиляционную способность листа, отток азота из вегетативных органов и темпы налива зерновок яровой пшеницы. Показано, что отток азота из вегетативных органов и его ассимиляция зерновками контролируется фотопериодом. При этом эффект длины дня в определенной степени зависит от обеспеченности растений элементами питания.

Важнейшим фактором, регулирующим ход накопления и перераспределения в растении продуктов метаболизма, является характер до норно-акцепторных связей между вегетативными и репродуктивными органами [1, 8, 13, 21], который определяет реальную потребность запасающих органов в питательных веществах и, следовательно, общую продуктивность растений [1, 3, 7, 21]. Существенный вклад в накопление азота зерновками злаковых культур вносит процесс реутилизации, который обеспечивает формирование белкового комплекса зерновок [6, 9]. Выявлена прямая зависимость между пулом подвижных форм азота в листьях, с одной стороны, и содержанием в зерновках белков — с другой [9]. Процесс реутилизации питательных веществ из листьев определяет продолжительность генеративного развития у однолетних растений [17]. При интенсивном оттоке азотистых соединений из вегетативных органов снижается их функциональная активность, ускоряются темпы налива зерновок и в конечном итоге сокращается вегетационный период растений [19]. Предполагается также, что ускоренное старение листьев может происходить вследствие потери ими способности перераспределять образующиеся ассимиляты в зерновки [4, 21].

Донорная функция вегетативных органов и соответственно акцепторная функция репродуктивных органов в онтогенезе растений, свидетельствующие о наличии определенных трофических корреляций, зависят от ряда факторов внешней среды (условий минерального питания, длины фотопериода, влажности субстрата и т. д.). Так, установлено, что формирование донорно-акцепторных отношений у растений обуславливается тесными взаимосвязями между фотосинтезом и минеральным питанием. Характер их зависит от длины светового дня, интенсивности фотосинтетических процессов, а также функциональной активности корневой системы [2, 14]. Остается малоизученным вопрос, что же ограничивает продуктивность растения: производительность ассимиляционного аппарата или аттрагирующая способность колоса [7]. В этой связи представляет несомненный интерес изучение действия на растения факторов минерального питания и фотопериода во взаимосвязи. Обеспеченность растений элементами минерального питания отражается на росте и развитии растений, а также на урожае и его качестве. Изменением длины дня достигается ускорение или замедление проявления признаки старения растения [20]. Выявлено, что фотопериод влияет не только на синтез и распад пластических веществ, но и на характер их оттока в перераспределения по растению [12, 16].

Таким образом, изучение хода процесса реутилизации азота тесно связано с детальным исследованием механизмов регуляции в системе «источник — потребитель».

Целью данного исследования являлось определить воздействие уровня минерального питания и фотопериода в генеративную фазу развития растений на ассимиляционную способность листа, отток азота из вегетативных органов и темпы налива зерновок яровой пшеницы.

Методика

Яровую пшеницу Московская 35 выращивали в песчаной культуре в сосудах

объемом 6 кг (10 растений на сосуд) на питательной смеси Кнопа с добавлением микроэлементов. В варианте с низким уровнем питания (I норма Кнопа) смесь вносили в 3 приема (последний раз за 4 нед. до цветения), с высоким уровнем (2 нормы Кнопа) — в 5 приемов (последний раз за 2 нед до цветения). Влажность субстрата поддерживалась на уровне 70%

НВ. Суммарная облученность ФАР составляла 120 Вт/м²; температура воздуха днем 20°, ночью 16°. До фазы цветения растения росли при 16-часовом фотопериоде, а затем при 8- и 24-часовом. Контрольные растения продолжали расти при 16-часовом фотопериоде. Накопление и перераспределение азота между органами изучалось на главном побеге (побеги кушения удалялись). В ходе эксперимента было отобрано 4 пробы: исходная перед сменой фотопериода и затем через каждые 10 дней. Исследовались отдельно

листья, стебель, корни, элементы колоса, зерно. Определяли накопление и перераспределение сухой массы и общего азота [10], изменение площади листовой поверхности [15], содержание хлорофилла (экстракцией 85% ацетоном с последующим определением оптической плотности раствора при 663 и 644 нм). Фазы спелости зерна устанавливали экспресс-методом [5]. Повторность опыта 4-кратная. Данные подвергали статистической обработке. Для того чтобы охарактеризовать распределение и перераспределение азота в растениях пшеницы, мы использовали балансовые расчеты. Для расчета баланса азота как в растении в целом, так и в отдельных его частях достаточно знать абсолютное содержание азота в начале и конце анализируемых периодов вегетации. Полноту оттока азота из вегетативных органов находили как количество мобилизованного азота, отнесенное к его количеству, содержащемуся в органах в фазу цветения, выраженное в процентах.

Результаты

Уровень обеспеченности элементами питания и длина фотопериода существенно отражались на распределении сухого вещества между вегетативными и репродуктивными органами растений пшеницы на заключительных этапах онтогенеза. Накопление сухого вещества при высоком уровне питания шло более интенсивно, чем при низком, при фотопериодах 16 и 24 ч (рис. 1). При высоком уровне питания и непрерывном освещении в вегетативных органах к 3-му дню после начала цветения содержалось сухого вещества на 30 % больше, чем при фотопериоде 16 ч (контроль). Сокращение длины дня с фазы начала цветения до 8 ч привело к резкому уменьшению массы вегетативных органов, причем это было заметнее на фоне высокого уровня питания.

Уменьшение сухой вегетативной массы, характеризующее полноту оттока продуктов метаболизма у растений, выращенных при постоянном фотопериоде (16 ч), составляло 20% независимо от уровня минерального питания. Изменение массы зерна больше зависело от полноты оттока веществ из вегетативных органов растений в условиях низкого уровня питания, чем высокого (рис. 1). При коротком фотопериоде (8 ч) темпы накопления сухого вещества зерновками значительно снижались, причем более заметно у растений высокого уровня питания. Поэтому в условиях короткого дня масса зерна с одного растения при низком уровне питания была на 8 % выше, чем при высоком уровне. При этом полнота оттока ассимилятов из листьев у растений, выращиваемых на низком уровне питания, составляла 23 %, тогда как в варианте с высоким уровнем питания — 40%. В условиях непрерывного освещения уменьшение массы вегетативных органов отмечалось только при низком уровне питания (на 18%), а при высоком уровне практически не изменялась в течение рассматриваемого периода. Снижение растениями при высоком уровне

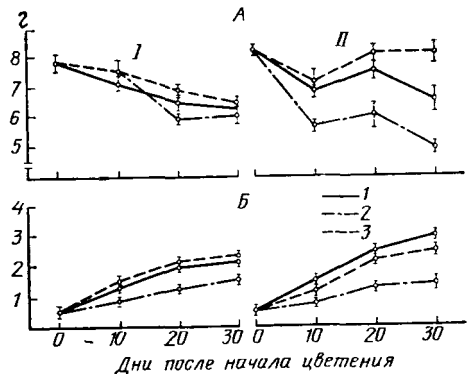


Рис. 1. Динамика сухой массы вегетативных органов (А) и зерновок пшеницы (Б).

I и II — соответственно низкий и высокий уровень питания; 1 — фотопериод 16 ч; 2 — 8 в 3 — 24 ч.

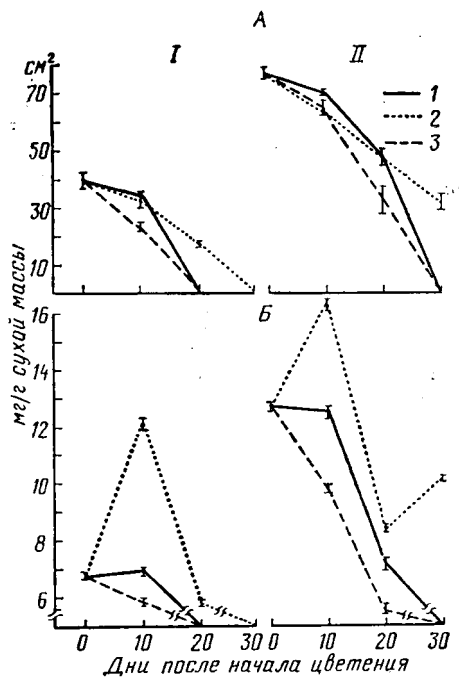


Рис. 2. Динамика листовой поверхности главного побега (А) и содержания хлорофиллов во флаговом листе яровой пшеницы (Б).

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

связано в основном с удлинением срока жизнедеятельности листьев нижнего яруса. Сокращение длины дня приводило к удлинению срока жизни листьев независимо от уровня обеспеченности элементами питания, в связи с чем площадь листовой поверхности в ходе репродуктивного развития уменьшалась медленнее (рис. 2). Перевод растений на непрерывное освещение приводил к быстрому сокращению площади листьев. При высоком уровне питания и фотопериоде 8 ч площадь ассимиляционного аппарата постепенно достигала контрольной, так как, по-видимому, происходила адаптация к новым условиям облученности.

Таким образом, можно заключить, что реакция растений на удлинение или сокращение фотопериода неоднозначна как по скорости, так и длительности проявления. Так, при сокращении длины дня реакция растений, связанная с поддержанием площади листьев, проявлялась не сразу, особенно при низком уровне питания, постепенно нарастая во времени. Растения высокого уровня питания сильнее реагировали на сокращение длины дня.

Одним из показателей, характеризующих потенциальные возможности ассимиляционного аппарата листа, является содержание в нем зеленых пигментов. У растений, выросших при высоком уровне питания, содержание хлорофиллов во флаговом листе в фазу цветения было на 70 % больше, чем в условиях низкого уровня питания (рис. 2, Б). Перевод растений на укороченный фотопериод привел к увеличению содержания хлорофиллов во флаговом листе на 10-й день от начала цветения при низком уровне питания на 75 %, высоким — на 30%. В последующем содержание хлорофиллов в листьях растений этого варианта снижалось, однако до конца эксперимента оно оставалось более высоким, чем в контроле. Таким образом, ассимиляционный аппарат пшеницы при изменении длины фотопериода претерпевает как количественные (общая листовая поверхность), так и качественные (содержание хлорофиллов) изменения. При низкой обеспеченности растений элементами

не питания и фотопериоде 24 ч зерновой продуктивности на 16 % по отношению к контролю, по-видимому, определялось торможением оттока ассимилятов и сокращением срока налива зерновок. Так, сухая масса вегетативных органов растений при непрерывном освещении к фазе восковой спелости была на 21 % больше, чем при фотопериоде 16 ч.

Таким образом, перевод растений на непрерывное освещение при низком уровне минерального питания приводил к увеличению содержания сухого вещества как в вегетативных органах, так и зерновках, тогда как при высоком уровне питания зерновая продуктивность снижалась в связи с торможением оттока подвижных метаболитов из вегетативных органов. В этих условиях ускорялись темпы репродуктивного развития растений, что приводило к более быстрому старению вегетативных органов.

Общая площадь листьев при высоком уровне питания к фазе цветения была больше, чем при низком, в 2 раза (рис. 2, А). Это

питания чувствительность пигментсинтезирующих систем выше к сокращению фотопериода, при высокой — к его удлинению.

Содержание азота в вегетативных органах и зерновках пшеницы находилось в прямой зависимости от обеспеченности элементами питания. Если различия между вариантами уровня питания в содержании азота в колосе в фазу начала цветения составило 5 мг, то по истечении 30 дней при постоянном фотопериоде 16 ч достигало 35 мг (рис. 3). Значительное варьирование содержания азота в вегетативных органах растений в большей степени связано с изменением накопления сухой массы и в меньшей — с колебаниями в ней концентрации азота. Рост концентрации азота в зерне при переведении растений на укороченный фотопериод был обусловлен снижением темпов накопления зерновками сухого вещества. В целом абсолютное содержание азота в растениях этого варианта было ниже, чем в контроле. Сокращение фотопериода с 16 до 8 ч сильнее отразилось на накоплении азота зерновками у растений высокого уровня питания (рис. 3).

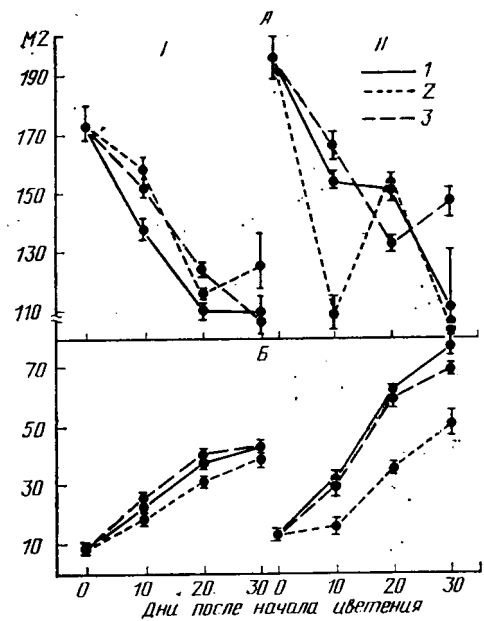


Рис. 3. Динамика содержания общего азота в вегетативных органах (А) и зерновках (Б) яровой пшеницы в период налива зерна¹.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Т а б л и ц а 1

Баланс азота в яровой пшенице в период формирования и налива зерновок
(мг/растение или орган)

Баланс азота	Низкий уровень питания			Высокий уровень питания		
	фотопериод от начала цветения, ч					
	16	24	8	16	2*	8
Листья	-8,92	-10,18	-4,14*	-9,28	-11,9*	-11,03*
	-2,94	-1,14*	-6,96*	-13,03	-9,45*	-6,85*
Стебель	-2,20	-3,45	-2,21	-4,26	-4,84	+1,14*
	+0,50	+0,35	+1,54*	-1,19	-2,33*	-3,93*
Корень	-20,50	-13,50*	-16,56	-23,23	-6,50*	-41,66*
	-23,77	-42,92*	-25,78	-25,66	-4,03*	-34,66*
Элементы колоса	-3,55	-3,91	-5,56*	-6,20	-6,23	-4,04*
	-2,92	-2,80	-1,59*	-3,18	-3,89	-2,83
Зерно	+24,73	+26,09*	+19,26	+32,52	+30,68	+16,61*
	+18,88	+18,42	+19,81	+45,9	+40,01*	+33,85*
Мобилизовано из вегетативных органов	35,17	31,04*	28,47*	42,97	29,47*	56,73*
	29,63	46,87*	34,33*	43,06	19,7*	48,27*
Накoppено в растении	24,73	26,09*	19,26*	32,52	30,68	17,75*
	19,38	18,77	21,35*	45,9	40,01*	33,85*
Все растение	-10,44	-4,95*	-9,21	-10,45	+1,21*	-38,98*
	-10,25	-28,1*	-12,98*	+2,84	+20,31*	-14,42*

П р и м е ч а н и я . 1. В числителе — начало цветения — молочная спелость зерновок; в знаменателе — молочная — восковая спелость зерновок.

2. Звездочкой отмечена существенность разности по отношению к контролю при 5 % уровне значимости.

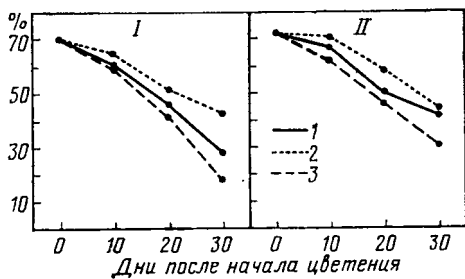


Рис. 4. Влажность зерновок в ходе их формирования и налива.
Обозначения те же, что на рис. 1.

ном освещении. В условиях низкого уровня минерального питания потери азота составили: при фотопериоде 16 ч — 42 % к накопленному зерном; 24 ч — 19 и 8 ч — 48 %. При высоком уровне питания и фотопериоде 16 ч они равнялись 32 %. Наибольшим этот показатель был в варианте с высоким уровнем питания и фотопериодом 8 ч. Из вегетативных органов пшеницы в данном варианте азота оттекало в 3 раза больше, чем поступало в растение из субстрата.

В условиях постоянного фотопериода полнота оттока азотистых веществ из вегетативных органов при низком уровне питания достигала 20 %, при высоком — 22 %. За период от начала цветения до молочной спелости азот в зерне накапливался в основном за счет реутилизации. Замедление процесса налива семян, о чем можно судить по изменению влажности зерновок (рис. 4), приводило к «избытку» азота в растениях, переведенных на фотопериод 8 ч, и, как следствие, к его выделению в среду. Ускоренное созревание семян при непрерывном освещении позволило растениям более интенсивно использовать азот, что значительно сократило его потери в сравнении с растениями других вариантов.

Полнота оттока азотистых веществ из вегетативных органов при коротком дне и низком уровне минерального питания составила 16%, при высоком — 29 %. При непрерывном освещении полнота оттока азота была равна соответственно 18 и 15%. Необходимо отметить, что непрерывное освещение на фоне высокой обеспеченности растений элементами питания позволило им обойтись без видимых потерь азота. В этих условиях доля реутилизированного в зерновках азота составила 96 % к общему азоту зерна. Накопление азота в зерне при низком уровне питания в условиях непрерывного освещения было на 3 % выше, чем в контроле (фотопериод 16 ч). В период между фазами начала цветения и молочной спелости зерна основное количество азота оттекало преимущественно из листьев и корней. Вклад азота из этих органов в формирование белкового комплекса зерновок зависел от фотопериода и уровня обеспеченности растений элементами питания. Мобилизация азота из корневой системы в варианте с высоким уровнем питания и коротким фотопериодом в 2,5 раза превышала потребности зерновок в азоте. В последующий период между фазами молочной и восковой спелости зерна ведущая роль корней в поставке азотистых соединений сохранялась. Следует отметить, что у растений низкого уровня питания стебель выполнял роль временного депонирующего азот органа (табл. 1). Если полнота оттока азота у контрольных растений в период между молочной и восковой спелостью зерна независимо от уровня минерального питания была такой же, как и на предыдущем этапе (21 %), то в условиях непрерывного освещения она возросла в 1,5 раза и стала равной 30%. Аналогичная зависимость наблюдалась и при коротком фотопериоде, причем отток азота у растений был в 1,2 раза выше, чем в период от начала цветения до молочной спелости зерна, и был равен 22%. При изменении фотопериода у растений, выращенных в условиях высокого уровня питания, отток азота в период между молочной и восковой спелостью в целом был несколько ниже, чем в предыдущий период: при

Для количественной характеристики перераспределения азота из вегетативных в репродуктивные органы был рассчитан баланс азота за период от фазы начала цветения до молочной спелости (первые 10 дней экспериментального периода) и от фазы молочной до восковой спелости зерна (последующие 20 дней). От цветения до молочной спелости зерна он был отрицательным (табл. 1). Исключение составили растения, выращенные при высоком уровне питания и непрерыв-

Полнота оттока азота из вегетативных органов пшеницы в период формирования и налива зерновок (% к накопленному в фазу начала цветения)

Органы растения	Низкий уровень питания			Высокий уровень питания		
	фотопериод от начала цветения, ч					
	16	24	8	16	24	8
Листья	54,5	54,5	53,5	61,5	59,0	49,1
Стебель	21,5	39,2	7,6	38,4	50,3	19,5
Корни	32,4	33,4	23,0	36,4	7,8	56,9
Элементы колоса	76,9	79,3	53,3	76,8	82,5	56,4

непрерывном освещении — в 1,5 раза, а при коротком дне — в 1,2 раза. Если допустить, что весь мобилизованный из вегетативных органов азот транспортировался в зерно, то у контрольных растений, постоянно находившихся при фотопериоде 16 ч, на реутилизированный азот приходилось 94 % общего азота, при непрерывном освещении — 49 %.

Представлялось целесообразным определить влияние длины фотопериода на полноту оттока азотистых соединений из вегетативных органов за весь период налива зерна (табл. 2). В целом она была несколько выше у растений высокого уровня питания. При переводе растений на непрерывное освещение повышался отток азота из стеблей и резко сокращался из корней. Уменьшение светового периода при обоих уровнях питания снижало полноту оттока азота из стеблей и элементов колоса. При этом полнота оттока азота из корней при низком уровне питания уменьшалась, а при высоком, наоборот, увеличивалась по сравнению с контролем.

Таким образом, полнота оттока азота из вегетативных органов контролируется световым периодом. Эффект длины дня в определенной степени зависит от обеспеченности растений элементами питания.

Накопление белка в зерновках было выше при высоком уровне минерального питания (табл. 3).

Сокращение фотопериода привело к значительному снижению зерновой продуктивности и соответственно к уменьшению Кхоз. Как следствие этого, у растений существенно возрос ПОЗЫ. При коротком фотопериоде рост относительного содержания белков в зерне явился результатом торможения отложения крахмала, тогда как при непрерывном дне — результатом усиления синтеза белков. В целом чем больше азота содержалось в вегетативных органах и чем ниже был Кхоз, тем выше был процент белка в зерне (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Накопление сухой массы и азота яровой пшеницей к фазе восковой спелости зерна

Показатель	Низкий уровень питания			Высокий уровень питания		
	фотопериод от начала цветения, ч					
	16	24	8	16	24	8
Сухая масса растения, г	8,66	8,69	7,63*	9,60	10,56*	6,41*
Масса зерна, г						
НСР ₀₅ =0,19	2,37	2,28	1,58	2,99	2,58	1,46
К _{хоз} , %	27	26	21	31	24	23
Содержание белка в зерне:						
%	10,5	11,1	14,1	15,0	15,6	19,7
г/г	0,25	0,25	0,22	0,45	0,40	0,29
Содержание азота в вегетативной части, %	1,75	1,67	2,08	1,68	1,85	1,88
ПОЗН**	65	66	105	65	85	98
Полнота оттока азота, %**	37	38	27	44	25	53

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

** С учетом азота корней.

В условиях короткого дня изменялись продолжительность функционирования листьев и содержание в них хлорофиллов (рис. 2). При этом наблюдаемое увеличение сроков жизнедеятельности листьев определялось не увеличением размеров потребляющего органа, а его физиологическим состоянием, в частности, вероятно, повышением гормонального статуса растения. Данное предположение косвенно подтверждается результатом опытов по удалению колоса в фазу колошения. Ассимиляционный аппарат декапированных растений по сравнению с недекапированными функционировал более продолжительное время. Декаптация вызывала интенсивное образование вторичных побегов, т. е. возникновение новых активных точек роста, контролирующей работу фотосинтетического аппарата [18].

Масса всего растения при коротком фотопериоде была существенно меньше массы растений, постоянно росших при фотопериоде 16 ч (табл. 3). Данный факт можно объяснить сокращением длительности фотосинтеза ассимилирующих органов, сопровождаемым снижением атрагирующей способности колоса и изменением направления транспорта ассимилятов (усиление его нисходящего тока) [13].

При изменении фотопериода с начала фазы цветения реакция растений, проявившаяся в изменении накопления в зерновках сухого вещества, была аналогичной. В условиях непрерывного освещения и низкого уровня минерального питания накопление сухой массы вегетативными органами растения было на 3 % выше, чем в контроле, а при высоком уровне — на 6 % выше. В условиях короткого дня этот показатель уменьшался соответственно на 4 и 17 % (рис. 1).

Изменение фотопериода в значительной степени сказалось на перераспределении азота между вегетативными и репродуктивными органами (рис. 3). Накопление азота в растении в условиях длинного дня определялось динамикой сухой массы (рис. 1). По мере замедления репродуктивного развития (рис. 4) содержание азота в вегетативных органах растений возрастало (рис. 3). В условиях короткого фотопериода замедление темпов налива зерновок предопределило торможение оттока азота, что отразилось на общем балансе азота в растении (табл. 1). Азот, мобилизованный из вегетативных органов, транспортировался не только в зерновки (табл. 1). Одной из причин выделения азота в среду могло быть угнетение синтеза в зерновках белков или же существенное нарушение транспортных процессов вследствие ухудшения энергообеспеченности растений [11]. При сокращении светлого периода суток нарушается нормальная деятельность корней, угнетается синтез белков, что сопровождается накоплением небелковых форм азота [14]. Комплекс названных причин, по-видимому, и приводил к выделению азота из корней. В условиях длинного дня потери, очевидно, происходили из-за ограниченной возможности зерновок усваивать весь пул легкорастворимых азотистых соединений, поступающих из вегетативных органов (табл. 1).

Уменьшение интенсивности оттока азота из вегетативных органов при высоком уровне питания и фотопериодах 24 и 8 ч в период от фазы молочной до восковой спелости зерна приводило к поступлению экзогенного азота, что говорило об адаптации растений к изменяющимся условиям среды (табл. 1). При высоком уровне минерального питания независимо от фотопериода увеличивалась функциональная активность донорных органов, при этом замедлялись процессы старения и ход редутилизации азота во времени, что обусловило больший отток азота (табл. 3). Следует отметить, что отток азотистых соединений при высоком уровне минерального питания и непрерывном освещении был минимальным (25 %) в связи со значительным перераспределением их в корни. Отток азота из надземных органов растения в данном случае составил 61 %, в то время как из корней — 7,8 % (табл. 2).

Перевод растений на короткий фотопериод привел к нарушению донорно-акцепторных отношений между вегетативными и репродуктив-

ными органами, что проявилось в снижении потребности зерновок в пластических веществах (рис. 1). Следствием этого, по-видимому, было торможение притока в зерновки азота. Наблюдаемая полнота оттока азота из вегетативных органов при высоком уровне питания — 53 % (табл. 3) — была обусловлена значительными потерями азота из корней в среду. В этих условиях отток азотистых веществ из надземных органов составил 39%, в то время как из корней — 56,9 % (табл. 2).

На заключительных этапах налива зерновок в вегетативных органах растений, выращиваемых при коротком фотопериоде, отмечалась повышенная концентрация азота (табл. 3). Данное явление объясняется существенным снижением общей продуктивности растений (рис. 1), которое, в свою очередь, обусловлено уменьшением фонда углеводов, требующихся для продолжительной ассимиляции азота.

Заключение

Накопление сухого вещества и азота в вегетативных органах и зерновках яровой пшеницы в значительной мере зависит от уровня минерального питания и фотопериода.

Содержание азота в зерновках определялось в основном количеством азотистых соединений, накопленных в вегетативных органах растений к началу цветения и последующей их реутилизацией. Отток азота и его ассимиляция зерновками контролировались фотопериодом. Влияние последнего в определенной степени зависело и от обеспеченности растений элементами питания.

Перевод растений на непрерывное освещение при низком уровне питания приводил к некоторому увеличению содержания сухого вещества как в вегетативных органах, так и в зерновках, тогда как при высоком уровне питания зерновая продуктивность снижалась в связи с торможением оттока подвижных метаболитов из вегетативных органов. При низком уровне питания и непрерывном освещении наблюдалось резкое сокращение листовой поверхности и содержания в листьях хлорофиллов. Это объяснялось недостатком азота в субстрате, вследствие чего усиливалось использование ранее накопленного азота в вегетативных органах. Полнота оттока азота в этих условиях значительно возрастала (особенно из стеблей и корней), что приводило к увеличению относительного содержания белков в зерне.

При низком уровне питания независимо от длины дня полнота оттока азота в период от молочной до восковой спелости зерна была выше, чем в период до молочной спелости, а при высоком, наоборот, ниже.

В условиях короткого фотопериода резко снижались накопление пластических веществ и отток их из вегетативных органов, а также замедлялось репродуктивное развитие. При сокращении длины дня реакция растений, связанная с поддержанием площади ассимиляционной поверхности, проявлялась не сразу (особенно при низком уровне питания), постепенно нарастая во времени. При этом растения в варианте с высоким уровнем питания сильнее реагировали на сокращение длины дня.

Наибольшая полнота оттока азотистых веществ отмечалась при высоком уровне питания и коротком фотопериоде. Однако следует сказать, что оттекающий из вегетативных органов азот не только ассимилировался зерновками и депонировался во временно запасующих органах (стебель, корень), но и мог выделяться в среду.

Таким образом, фотопериод оказывает влияние не только на синтез и распад азотистых соединений, но и на характер их оттока и перераспределения по растению.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабенко В. И., Махновская М. Л., Пушкаренко А. Я. Особенности взаимосвязи вегетативных и генеративных органов у озимой пшеницы. — Вестн. с.-х. науки, 1985, № 4, с. 67—73. —
2. Б е р а П. К. Влияние фотопериода и концентрации питательных солей на интенсивность и ритмичность поглотительной функции корней подсолнечника. — Автореф. канд. дне. М., 1986. — 3. Гуляев

- Б. И. Фотосинтез и потенциальная продуктивность сельскохозяйственных культур. — Физиология и биохимия культурных растений, 1979, т. 11, № 6, с. 527—536. — 4. Желявски В. Старение растительного организма. — Физиология растений, 1980, т. 27, вып. 4, с. 869—879. — 5. Кондратьев Р. П., Бербердин Н. А. Экспресс-метод определения фаз спелости зерновых культур. — Докл. ВАСХНИЛ, 1984, №11, с. 12—13. — 6. Кондратьев М. Н., Костюкович М. Ф. Физиологические аспекты формирования белкового комплекса зерна злаковых культур. — Агрехимия, 1981, № 2, с. 136—145. — 7. Кумаков В. А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции. — Физиология фотосинтеза. М., 1982, с. 283—293. — 8. Курсанов А. Л. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и донорно-акцепторные отношения у растений. — Физиология растений, 1984, т. 31, вып. 3, с. 579—595. — 9. Павлов А. Н. Повышение содержания белка в зерне. — М.: Наука, 1984. — 10. Руководство по анализам кормов./Отв. ред. Л. М. Державин. — М.: Колос, 1982. — 11. Удовенко Г. В., Гончарова Э. А. Влияние экстремальных условий на структуру урожая сельскохозяйственных растений. — Л.: Гидрометеониздат, 1982. — 12. Цыбулько В. С. Азотный обмен у растений в зависимости от фотопериода. — Физиология и биохимия культурных растений, 1973, т. 5, вып. 3, с. 284—288. — 13. Чиннов В. И., Яруглов В. Г., Чимикосова С. Б. и др. Изучение взаимосвязи фотосинтеза с продуктивностью растений в условиях искусственного изменения соотношения между производством и потреблением ассимилятов. — Физиол. основы повышения продуктивности и устойчивости зерновых культур. — Алма-Ата, 1980 с. 66—67. — 14. Шманаева Т. Н., Леман В. М. О влиянии условий минерального питания на устойчивость растений к длительной темноте. — Изв. ТСХА, 1972, вып. 4, с. 3—9. — 15. Щербина И. П., Касьянов П. Ф., Бояр Е. В. Об определении площади листьев различных видов пшеницы. — Биол. науки, 1985, № 5, с. 105—110. — 16. Cure J. D., Patterson R. P., Raper C. D. eta l. — Crops Sci., 1982, vol. 22, N 6, p. 1245—1250. — 17. Leopold A. C., Niedergang—Kamien E., Janick J. — Plant Physiol, 1959, vol. 34, p. 570—573. — 18. Patterson T. G., Brun W. A. — Crop Sci., 1980, vol. 20, N 1, p. 19—23. — 19. Sinclair T. R., de Wit C. T. — Agron. J., 1976, vol. 68, p. 319—324. — 20. Thimann K. V., Tetdey R. M. Krivak B. M. — Plant Physiol, 1977, Vol. 59, N. 3, p. 448—454 — 21. To lie-naar M., Daunard T. B. — Can. J. Plant Sci, 1982, vol. 62, p. 855—860.

Статья поступила 17 сентября 1986 г.

SUMMARY

The effect of mineral nutrition level and of photoperiod on assimilating ability of leaf, nitrogen outflow from vegetative organs, and on the rate of caryopsis filling in spring wheat *Moscovskaja 35* was studied in a greenhouse experiment in sand culture on Knop's nutritive mixture (1 and 2 rates). Before the beginning of early flowering phase, the plants were growing under 16-hour photoperiod, then under short photoperiod (8h) or under continuous lighting. Control plants were grown under 16-hour photoperiod.

It is found that the outflow of nitrogen from vegetative organs and its assimilation by caryopses are controlled by photoperiod, the effect of day length being to some extent dependent on the supply of nutritive elements available for plants.