

УДК 581.133.1:581.032

ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ АЗОТА У ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ 6-БАП ПРИ РАЗЛИЧНЫХ УРОВНЯХ ВОДООБЕСПЕЧЕННОСТИ

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

(Кафедра физиологии растений)

Исследовали влияние обработки колоса пшеницы 6-БАП при разных уровнях водообеспеченности растений на динамику содержания хлорофиллов, баланс азота и полноту оттока азота из вегетативных органов в период формирования и налива зерна. Установлено, что обработка колоса 6-БАП приводит к усилению поступления экзогенного азота, торможению оттока азотистых соединений из вегетативных органов и снижению темпов распада хлорофиллов. При этом реакция пшеницы на обработку в значительной мере определяется водообеспеченностью растений.

Перераспределение клеточных метаболитов зависит от характера донорно-акцепторных отношений между вегетативными и репродуктивными органами растения [1, 7, 17]. В этой связи основное внимание исследователей обращается на выяснение механизмов координации функций производящих и потребляющих ассимиляты органов [2, 14], а также на факторы, способствующие усилению притока ассимилятов к хозяйственно полезным органам растения [5, 10]. Предполагается, что положительное влияние обработки цитокинами на содержание у пшеницы азотистых веществ связано с усилением аттрагирующей способности формирующихся зерновок и активизацией притока в них метаболитов [6, 9]. Однако отмеченный эффект воспроизводится далеко не всегда [10]. Последнее, вероятно, обусловлено не только различиями в методиках исследований, но и видовой, сортовой и возрастной спецификой гормонального баланса изучаемых растений.

Так, обработка колоса ячменя кинетином значительно усиливала включение ^{14}C -лейцина в запасные белки, причем его количество в зерновках находилось в тесной зависимости от содержания в них эндогенных цитокининов [18]. В опытах с пшеницей опрыскивание растений раствором кинетина усиливало поступление ^{15}N в зерновки и колосковые чешуи [8]. Обработка початков кукурузы этим соединением в фазу молочной спелости практически не влияла на накопление сухой массы зерновками нормально сформировавшихся початков, но повышала содержание белка в случае опрыскивания нижних отстающих в развитии початков [13]. При нанесении кинетина на растения пшеницы содержание в зерне азота, фосфора и калия существенно не изменилось, однако эффект от обработки наблюдался в неблагоприятных условиях выращивания растений [10]. Исходя из этого, можно предположить, что действие веществ цитокининовой природы проявляется в случаях, когда растения испытывают стрессовые воздействия и уровень эндогенного содержания цитокининов в них понижен.

К числу факторов внешней среды, влияющих на образование цитокинина в корневой системе, относятся обеспеченность растений водой и элементами минерального питания, температура почвы, а также продолжительность фотопериода [3]. В репродуктивный период развития объем пасоки, подаваемой корневой системой злаковых растений, резко сокращается, в связи с чем, по-видимому, ослабевает экспорт цитокининов. Это и обуславливает физиолого-биохимические особенности формирования зерновок у данных растений [11, 13].

Таким образом, при изменении условий водообеспеченности растений нарушается гормональный баланс в их органах. Недостаток или избыток воды в субстрате приводит к подавлению синтеза цитокинина в корнях и торможению его транспорта из корней в колос. Снижение уровня содержания эндогенного цитокинина в колосе приводит к уменьшению его аттрагирующей способности. В таком случае обработкой 6-БАП колоса можно, по-видимому, устранить дефицит цитокининов и тем самым ослабить отрицательное действие водного стресса на перераспределение азотистых соединений между колосом и вегетативными органами.

Нашей целью было изучить изменение перераспределения азотистых соединений между органами пшеницы при обработке колоса 6-БАП в условиях разной водообеспеченности во время формирования белкового комплекса зерновок.

Методика

Яровую пшеницу Московская 35 выращивали в 6 кг пластиковых сосудах (10 растений на сосуд, песчаная культура) на 2 нормах смеси Кнопа (вносилась в 5 приемов) в фитотроне при температуре воздуха 20 °С днем и 16 °С ночью, влажности воздуха 75 %, 16-часовом светопериоде, облученности ФАР 120 Вт/м². Растения выращивали до начала фазы цветения при влажности субстрата 70 % НВ. Затем в одной части сосудов создавалась влажность 25 % НВ (засуха), в другой — 100% НВ (избыток влаги). Контрольные растения продолжали расти при влажности песка 70 % НВ. Опыт проводили в 4—5-кратной повторности.

Через 5 дней проводили первую обработку колоса 6-БАП и через 7 дней — повторную. Концентрация препарата составила 50 мг/л, общая доза в расчете на колос — 0,05 мг. Перед обработкой растений в раствор 6-БАП добавляли в качестве смачивателя твин-80 в концентрации 500 мг/л.

Накопление и перераспределение азота между органами изучали на главном побеге (побеги кушения удалялись). Растения,

взятые в пробы, расчленились на листовые пластинки с влагалищами (флаговый лист, 2-й сверху и все остальные листья), стебель (верхнее междоузлие и все остальные), корни, элементы колоса, зерно. В каждом из органов определяли накопление сухой массы и общего азота по [12] а также содержание хлорофиллов экстракцией 85 % ацетоном с последующим определением оптической плотности раствора при 663 и 644 нм. Фазы спелости зерна устанавливали экспресс-методом [4]. Все аналитические работы проводили в двух биологических и двух, химических повторностях. Результаты обработаны статистически. При оценке распределения и перераспределения в растениях азота применяли балансовый метод. При расчете баланса как в целом растении, так и его органах использовали значения абсолютного содержания азота в формирующихся зерновках в начале и конце исследуемого периода. Полноту оттока азота из вегетативных органов находили как количество мобилизованного азота в процентах к его количеству, содержащемуся в органах в фазу цветения (начало эксперимента).

Результаты

Переход растений пшеницы к формированию и наливу зерновок сопровождался заметной активизацией процессов старения ассимиляционного аппарата. Так, по истечении 20 дней от начала цветения концентрация хлорофиллов уменьшалась во флаговом листе на 54 %, 2-м листе сверху — на 44 и в колосковых чешуях — на 79 % (табл. 1). Дефицит или избыток влаги в субстрате заметно изменял темпы деструкции хлорофиллов. Содержание хлорофиллов при воздействии засухи снизилось во флаговом листе на 64 %, 2-м листе на 73, колосковых чешуях на 75 %; при избыточном увлажнении — соответственно на 45, 54 и 75 %.

Таким образом, как дефицит, так и избыток влаги в корнеобитаемой среде в репродуктивный период развития растений увеличивали темпы распада хлорофиллов во 2-м листе, но не влияли на этот показатель в элементах колоса (табл. 1). При избыточном увлажнении темпы деструкции хлорофиллов во флаговом листе замедлялись, при засухе, наоборот, возрастали.

Характер изменения содержания хлорофиллов после обработки 6-БАП зависел как от вида органа (а у листьев — возраста), так и уровня водообеспеченности растений (табл. 1). Первая обработка ко-

Динамика содержания хлорофиллов в органах пшеницы (мг/г сухой массы)

Вариант	Водообеспеченность, % НВ	Флаговый лист	2-й лист	Колосковые чешуи
Фаза начала цветения				
Абсолютный контроль	70	12,6±0,5	12,3 ±0,6	2,7 ±0,4
Через 10 дней от начала цветения				
Контроль	70	7,1 ±0,9	7,2 ±0,2	1,4±0,1
	25	6,4 ±0,3	5,3±0,5	1,5 ±0,2
	100	9,3 ±0,2	9,4 ±0,5	1,5 ±0,1
6 БАП	70	7,5 ±0,4	6,7 ±0,7	1,7 ±0,2
	25	7,3 ±0,2	6,3 ±0,2	1,2 ±0,2
	100	9,3 ±0,2	7,1 ±0,4	1,3 ±0,1
Через 20 дней от начала цветения				
Контроль	70	5,8±0,2	7,0 ±0,3	0,5 ±0,0
	25	4,5 ±0,9	3,3 ±0,5	0,7±0,0
	100	6,9±0,6	5,6±0,9	0,7 ±0,0
6-БАП	70	7,1 ±0,4	6,9 ±0,5	0,5 ±0,0
	25	6,8 ±0,7	5,5 ±0,3	0,8 ±0,1
	100	5,2 ±0,1	6,6±0,2	0,8 ±0,1

лосьев 6-БАП контрольных растений приводила к замедлению снижения содержания зеленых пигментов во флаговом листе и колосковых чешуях, во 2-м листе замедление было несущественным. У растений, подвергнутых воздействию засухи, при обработке 6-БАП задержка деструкции хлорофиллов отмечалась лишь в листьях, а при избытке влаги скорость распада хлорофиллов во флаговом листе оставалась неизменной, но увеличивалась во 2-м листе и колосковых чешуях.

Повторная обработка раствором 6-БАП колосьев пшеницы в контроле замедляла деструкцию хлорофиллов во флаговом листе; во 2-м листе и колосковых чешуях она не изменялась. У растений, испытывающих дефицит влаги, задержка разрушения зеленых пигментов отмечена не только в листьях, но и в колосковых чешуях. При избыточном увлажнении повторная обработка 6-БАП колоса снижала темпы распада хлорофиллов во 2-м листе и колосковых чешуях, но увеличивала их во флаговом листе.

Т а б л и ц а 2

Баланс азота в главном побеге пшеницы между фазами начала цветения и полной спелости зерна (мг на растении или орган)

Органы растения, показатель	70 % НВ		25 % НВ		100 % НВ	
	контроль	6-БАП	контроль	6-БАП	контроль	6-БАП
Листья	—17,87	—17,22	—17,28	—17,8	—17,86	—16,89
В т. ч.:						
флаговый	—8,17	—7,65	—6,83	—7,16	—6,82	—7,04
2-й	—6,24	—6,02	—5,80	—5,84	—5,60	—5,52
нижнего яруса	—3,46	—3,55	—4,65	—4,80	—5,44	—4,33
Стебель	+2,94	+4,93*	—0,51	+0,58*	+4,46	+6,50*
В т. ч.:						
верхнего яруса	+0,82	+1,69*	—0,86	+0,04*	+1,80	+2,75*
нижнего яруса	+2,12	+3,24*	+0,35	+0,54*	+2,66	+3,75*
Корни	—8,43	—8,34	—10,83	—6,91*	—7,77	—7,33*
Элементы колоса	—5,68	—3,31*	—6,56	—4,09*	—6,40	—4,88*
Зерно	+78,35	+76,75	+77,17	+82,18*	+68,32	+54,54*
Мобилизовано из вегетативных органов	—31,98	—28,87*	—35,53	—28,8*	—32,03	—29,1*
Накоплено в растении	+81,29	+81,68	+77,52	+82,76*	+72,78	+61,04*
Баланс азота в растении	+49,31	+52,81*	+41,99	+53,96*	+40,75	+31,94*

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

На основании полученных данных можно заключить, что корневая засуха и избыточное увлажнение оказывают неодинаковое влияние на ход обменных процессов в органах пшеницы, что предопределяет различия в ответных реакциях на обработку колоса 6-БАП. Устойчивый эффект от обработки 6-БАП (задержка старения ассимиляционного аппарата) отмечался лишь тогда, когда растения подвергались воздействию засухи (табл. 1).

Различия в ответной реакции пигментсинтезирующей системы на обработку колоса 6-БАП контрольных растений и растений, подвергнутых водному стрессу, объясняется, по-видимому, неодинаковым уровнем содержания в них эндогенных цитокининов. Синтез (транспорт) этих соединений, очевидно, нарушался лишь при воздействии на растения корневой засухи, так как эффект от 6-БАП у контрольных растений и растений, подвергнутых переувлажнению, был явно неустойчивым.

Установлено, что зерновки пшеницы, имеющие большую массу, обладают и более высокой, в отличие от мелких зерновок, цитокининовой активностью на начальных этапах их формирования. Это связывается главным образом с тем, что в развивающихся зерновках происходит детерминация деления клеток эндосперма [16], что, по нашему мнению, обуславливает усиление аттрагирующей способности.

Таким образом, можно полагать, обработка колосьев 6-БАП усиливает аттрагирующую способность зерновок, что, в свою очередь, отразится на распределении азотистых соединений между органами растений.

Акцептором азота у контрольных растений, помимо зерновок, являлся стебель, причем в нижней части стебля его накапливалось больше, чем в верхней (табл. 2).

В ходе формирования зерновок растения продолжали поглощать азот из среды. Воздействие на растение корневой засухи или переувлажнения не отразилось на мобилизации азота из листьев в целом, хотя проявилась тенденция к сокращению объема мобилизованного азота из двух верхних листьев и его увеличению — из нижних листьев (табл. 2). В условиях корневой засухи стебель практически не являлся депонирующим азот органом, тогда как при переувлажнении депонирующая роль стебля существенно возросла по отношению к контролю. При засухе увеличивалась мобилизация азота как из корней, так и элементов колоса. Однако это не сопровождалось усилением акцепторной функции зерновок, что свидетельствует об определенной автономности данных процессов.

Обработка колосьев 6-БАП существенно снизила темпы мобилизации азота из вегетативных органов во всех вариантах. Наибольший эффект от обработки проявился у растений, подвергнутых корневой засухе, наименьший — в контрольном варианте (табл. 2). При засухе после обработки колосьев раствором 6-БАП стебли стали акцепторами азота, причем существенно снизилась донорная функция элементов колоса и особенно корней, но она не изменилась у листьев.

При обработке 6-БАП колосьев растений в варианте с избыточным увлажнением усилилась депонирующая функция стебля и ослабилась (но в меньшей степени, чем при засухе) донорная функция корней и элементов колоса. Обработка практически не влияла на мобилизацию азота из листьев.

Наиболее специфично обработка колоса отразилась на накоплении азота зерновками. В условиях засухи накопление азота в зерне возросло, при переувлажнении, наоборот, уменьшалось. Другими словами, обработка снимала отрицательный эффект корневой засухи, но усиливала его при переувлажнении среды корнеобитания.

Балансовые расчеты показывают (табл. 2), что после обработки колоса раствором 6-БАП у растений всех вариантов из вегетативных органов мобилизовалось примерно равное количество азота, но оно было существенно меньше, чем в варианте без обработки. Накопление

азота в растениях в репродуктивный период существенно зависело как от вида водного стресса, так и от обработки 6-БАП. Следовательно, можно говорить о специфической реакции растений пшеницы на изучаемые воздействия. При обработке поступление первичного азота возрастало в условиях оптимального увлажнения и дефицита влаги и снижалось при ее избытке.

Если предположить, что весь мобилизованный из вегетативных органов азот перераспределялся в зерновки, то его вклад в фонд азота зерна контрольных растений составил 41 %, при корневой засухе —

Таблица 3

**Вклад вегетативных органов пшеницы
в фонд азота зерна
(% к накопленному в зерне)**

Источники азота	70 % НВ		25 % НВ		100 % НВ	
	контроль	6-БАП	контроль	6-БАП	контроль	6-БАП
Вегетативные органы	40,7	37,6	45,6	35,0	46,9	53,3
В т. ч.:						
листья	22,8	22,4	22,4	21,6	26,1	31,0
стебель	—	—	0,7	—	—	—
корни	10,7	10,9	14,0	8,4	11,4	13,4
Элементы колоса	7,2	4,3	8,5	5,0	9,4	8,9
Экзогенный азот	59,3	62,4	54,4	65,0	53,1	46,7

Таблица 4

**Полнота оттока азота
из вегетативных органов пшеницы
за период цветения — полная спелость
зерна (% к содержанию азота в фазу
начала цветения)**

Органы растения	70 % НВ		25 % НВ		100 % НВ	
	контроль	6-БАП	контроль	6-БАП	контроль	6-БАП
Листья	40	39	39	40	40	38
В т. ч.:						
флаговый	47	44	39	41	39	40
2-й	46	45	43	43	42	41
нижние	25	26	34	35	40	32
Корни	38	38	49	31	35	33
Элементы колоса	29	17	34	21	33	25

46, при переувлажнении — 47 % (табл. 3), т. е. недостаток и избыток влаги приводили к увеличению доли реутилизированного азота в общем азоте зерновок.

Обработка колоса 6-БАП способствовала существенному уменьшению в зерне доли реутилизированного азота лишь у растений, подвергнутых корневой засухе. Первое место по величине оттока азота в зерно занимали листья, второе — корни и элементы колоса. В стебле происходило накопление азота.

Полнота оттока азотистых соединений из листьев различных ярусов у контрольных растений варьировала от 25 до 47%, тогда как колебания оттока азота из корней и элементов колоса составили соответственно около 40 и 30 % (табл. 4). Дефицит влаги или ее избыток обуславливали уменьшение полноты оттока азота из флагового листа и увеличение — из листьев нижнего яруса, корней и элементов колоса. При обработке 6-БАП колосьев контрольных растений этот показатель уменьшался у элементов колоса, но не изменялся у других органов. При корневой засухе снижалась полнота оттока азота из корней и элементов колоса, а при переувлажнении она снижалась также и из нижних листьев.

Таким образом, можно заключить, что отток азота из вегетативных органов можно регулировать путем обработки растений растворами 6-БАП. При этом эффект от применения препарата в значительной степени определяется уровнем водообеспеченности растений.

Как показывает табл. 5, растения пшеницы обладали высокой зерновой продуктивностью, что было связано в первую очередь с удалением боковых побегов [15]. В условиях недостатка или избытка влаги в репродуктивный период развития темпы накопления сухого вещества как растением в целом, так и зерном снижались. Уменьшение зерновой продуктивности происходило в основном за счет уменьшения массы 1000 зерен, что, по-видимому, было обусловлено конкуренцией меж-

Продуктивность растений пшеницы и некоторые показатели качества зерна

Показатель	70 % НВ		25 % НВ		100 % НВ	
	контроль	6-БАП	контроль	6-БАП	контроль	6-БАП
Сухая масса растений, г	11,87	10,51*	8,74	9,8*	10,26	9,83*
Масса зерна, г	2,93	2,71*	2,61	2,80*	2,47	1,98*
Масса 1000 зерен, г	50,4	47,1*	44,5	46,5*	46,2	42,0*
Содержание белка в зерне:						
%	15,2	16,2	16,8	16,8	15,8	15,7
мг	445	439	438	470*	390	311*
Содержание азота вегетативной части растения, %	1,07	1,29	1,46	1,37	1,22	1,3
К _{хоз} , %	25	26	30	28	24	20
ПОЗ N	59	65	64	64	66	79
Полнота оттока азота из вегетативной части, %	26	23	28	23	26	23

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

ду зерновками за ассимиляты и, возможно, за цитокинины. Это выразалось сильнее в случае переувлажнения корнеобитаемой среды.

Обработка колоса 6-БАП растений, росших при влажности 70 % НВ и в условиях переувлажнения, приводила к заметному снижению зерновой продуктивности, содержания в них азота и к одновременному увеличению концентрации азота в вегетативных органах и росту ПОЗ N. При обработке 6-БАП в условиях корневой засухи повышались зерновая продуктивность и содержание белка в зерне. Видимо, 6-БАП способствовала восстановлению гормонального баланса между вегетативными и репродуктивными органами.

Заключение

При дефиците или избытке влаги в репродуктивный период у растений усиливался по отношению к контролю распад хлорофиллов в листьях, но их содержание в колосковых чешуях оставалось неизменным. При этом отмечалось специфичное действие данных факторов. При недостатке влаги темпы распада хлорофиллов во флаговом листе возрастали, при избытке — снижались. Корневая засуха и переувлажнение оказывали неодинаковое влияние на ход обменных процессов, что предопределило различия в ответных реакциях на обработку колоса 6-БАП. Устойчивый эффект от обработки, проявляющийся в задержке старения ассимиляционного аппарата, отмечался у растений, находящихся в условиях засухи.

Обработка колоса растений 6-БАП в условиях корневой засухи или переувлажнения приводила к существенному снижению темпов мобилизации азота из вегетативных органов. Наибольший эффект от обработки проявлялся при дефиците влаги, наименьший — при оптимальной водообеспеченности. Большее содержание азота в органах растений, подвергнутых засухе в репродуктивный период и обработанных 6-БАП, обусловлено, по-видимому, восстановлением гормонального баланса, что сопровождалось активизацией деятельности корневой системы.

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. Гуляев Б. И. Фотосинтез и потенциальная продуктивность сельскохозяйственных культур. — Физиология и биохимия культурных растений, 1979, т. 11, № 6, с. 527—536. — 3. Дерфлинг К. Гормоны растений. Системный подход. — М.: Мир, 1985. — 4. Кондратьев Р. П., Беребердин Н. А. Экспресс-метод определения фаз спелости

- зерновых культур. — Докл. ВАСХНИЛ, 1984, № 11, с. 12—13. — 5. Коновалов Ю. Б. Некоторые последствия ограничения числа завязей в колосе пшеницы и ячменя. — Физиология растений, 1966, т. 13, вып. 1, с. 135—143. — 6. Кулаев А. О. Н. Цитокинины, их структура и функция. — М.: Наука, 1973. — 7. Курсанов А. Л. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и донорно-акцепторские отношения у растений. — Физиология растений, 1984, т. 31, вып. 3, с. 579—595. — 8. Лихолат Т. В., Ниловская Н. Г., Помелов А. В. и др. Влияние обработки кинетином на продуктивность и некоторые физиологические показатели пшеницы при различных условиях облученности. — Физиология растений, 1984, т. 31, вып. 1, с. 20—26. — 9. Лабарская Н. Г., Лихолат Т. В., Павлов А. Н. Влияние уровня азотного питания на аттрагирующую способность колосьев пшеницы и активность в них эндогенных цитокининов. — Докл. АН СССР, 1982, т. 265, № 1, с. 253—256. — 10. Ниловская Н. Г., Лихолат Т. В., Помелов А. В. и др. Условия эффективного применения кинетина для повышения урожая пшеницы. — С.-х. биология, 1985, № 5, с. 119—121. —
11. Пустовойтова Т. Н. Стрессовые воздействия и изменение уровня регуляторов роста растений /Рост растений и дифференцировка. — М.: Наука, 1981, с. 225—244. — 12. Руководство по анализам кормов. — М.: Колос, 1982. — 13. Сытник К. М., Книга Н. М., Варшавская В. Б. Физиолого-биохимические особенности зерновок кукурузы, сформированных при действии на них фитогормонами. — Физиолого-биохимические проблемы семеноведения и семеноводства. Иркутск, 1973, с. 29—36. — 14. Чиков В. И., Яргунов В. Г., Федосеева Э. З. и др. Влияние соотношения между производством и потреблением ассимилятов на функционирование фотосинтетического аппарата растений. — Физиология растений, 1982, т. 29, вып. 6, с. 1141—1146. — 15. Seiler-Kelbitsch H., Michael G., und Wilberg. — Angew Bot., 1974, Bd. 48, S. 299—307. — 16. Seiler-Kelbitsch H., Hauser H., Fischbeck G. — Z. Pflanzenzüchtung, 1975, Bd. 75, S. 311—316. — 17. Tollenaar M., Daunard T. B. — Can. J. Plant Sci. — 1982, vol. 62, p. 855—860. — 18. Wagner H. — Angew. Bot., 1974, Bd. 48, S. 175—184.

Статья поступила 15 марта 1987 г.

SUMMARY

The effect of treating wheat ear with 6-BAP under different levels of water supply in plants on dynamics of chlorophylls, nitrogen balance, and complete nitrogen outflow from vegetative organs in the period of grain formation and grain filling has been studied. It is found that treatment of the ear with 6-BAP results in more intensive entrance of exogenic nitrogen, inhibition of nitrogen compounds outflow from vegetative organs and lower rate of chlorophyll decomposition, wheat response to the treatment being determined to a great extent by plants' water supply.