

УДК 633.16:581.08.132

УГЛЕКИСЛОТНЫЙ ГАЗООБМЕН ЯЧМЕНЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

И. С. ШАТИЛОВ, А. Г. ЗАМАРАЕВ, А. Ф. ШАРОВ, А. В. КОРНИЕНКО

(Кафедра растениеводства)

В течение вегетации ячменя определяли интенсивность видимого фотосинтеза и ночного дыхания. Показано изменение интенсивности видимого фотосинтеза листовых пластинок (отдельно каждой), влажностных верхних листьев и колоса в онтогенезе. Рассчитаны значения нетто-ассимиляции и отношения ночного дыхания к видимому фотосинтезу для основных ассимилирующих органов растения.

В результате многолетних целенаправленных исследований кафедрой растениеводства Тимирязевской академии накоплен обширный материал о сложной взаимосвязи между процессом фотосинтеза и меняющимися в течение суток и всей вегетации освещенностью, температурой, относительной влажностью воздуха, наличием в почве доступной влаги, скоростью ветра, облачностью и другими факторами [1, 18, 19, 21, 22 и др.]. Так, на пшенице показано, что фотохимическая активность хлоропластов в онтогенезе флагового листа изменяется по одновершинной кривой с максимумом

в период колошения — цветение [3-6, 10, 12, 23]. Флаговый лист у пшеницы обладает более высокой фотохимической активностью по сравнению с другими листьями. У ячменя наиболее интенсивно фотохимические процессы протекают в хлоропластах 2-го и 3-го сверху листьев в фазу выхода в трубку, а в фазу колошения эти процессы замедляются [13]. С наступлением периода формирования зерновок происходят характерные изменения целого ряда физиологических процессов, в частности снижается интенсивность фотосинтеза и дыхания различных органов растений [7, 17].

В наших исследованиях мы поставили перед собой задачу изучить структурно-функциональную организацию ячменя и онтогенетическое изменение углекислотного обмена.

Методика

Исследования проводились в 1987—1989 гг. в полевых стационарных опытах лаборатории программирования урожаев полевых культур на территории учебно-опытного хозяйства ТСХА «Михайловское» Подольского района Московской области. Объектом был районированный сорт ячменя интенсивного типа Зазерский 85, выращиваемый при разных уровнях минерального питания.

В течение вегетации учитывали появление и отмирание листьев, изменение ассимилирующей поверхности на уровне отдельного растения. Площадь листьев, помещенных в ассимиляционные камеры, измеряли фотопланиметром японского производства. Поверхность соломины и листового влагалища вычисляли по формуле для площади цилиндра. Ассимилирующую поверхность колоса определяли как поверхность параллелепипеда.

Интенсивность газообмена по CO_2 каждого органа растения регистрировали с помощью оптико-акустического газоанализатора ОА-55-01, что позволяло, не отделяя органы растения, записывать ход видимого фотосинтеза и ночного дыхания. Шкала прибора составила 100% и была откалибрована на 0,05% CO_2 по объему, или 0,0095 мг CO_2 в 1 л воздуха (при 18°C). Разрешающая способность прибора 1/2 деления шкалы, точность установки $\pm 5\%$.

Для изучения газообмена органов растений использовали стеклянные ассимиляционные камеры [2]. Температура листа в камере иногда была на 8-10°C выше, чем у листа вне ее. Стекло камеры ослабляло солнечную радиацию равномерно по всему видимому спектру на 10%.

Газометрические исследования проводили на отдельных листьях растения во все основные фазы роста и развития ячменя. Средние показатели интенсивности газообмена CO_2 каждого органа рассчитывали по данным 2—3-суточных наблюдений.

Интенсивность видимого фотосинтеза ассимилирующих органов разных ярусов главного побега ячменя в онтогенезе

По фотосинтетическому потенциалу листья ячменя делятся на 2 группы: нижних (1-5-й лист) и верхних (6-9-й лист) ярусов. Особенностью роста первых является незначительное и постепенное увеличение площади в течение вегетации, а также меньшая конечная ее величина. Листья верхних ярусов, за исключением флагового, характеризуются большей максимальной площадью.

Интенсивность фотосинтеза листьев в онтогенезе закономерно изменялась: возрастала по мере их роста, достигала наибольших значений при максимальной поверхности и снижалась при старении (рис. 1). При этом у листьев нижних ярусов максимальная интенсивность фотосинтеза наблюдалась в период активного развития корневой системы, формирования структурных элементов колоса и роста трех верхних листьев. На 40-й день от всходов (выход в труб-

ку — колошение) 4-й и 5-й листья продолжали функционировать, но скорость фиксации ими CO_2 была в 1,2-1,7 раза ниже, чем у листьев верхнего яруса. Значение данного по-

казателя резко падало по мере старения листьев, и после фазы колошения разница возрастала и составляла более 2 раз.

По абсолютной величине интен-

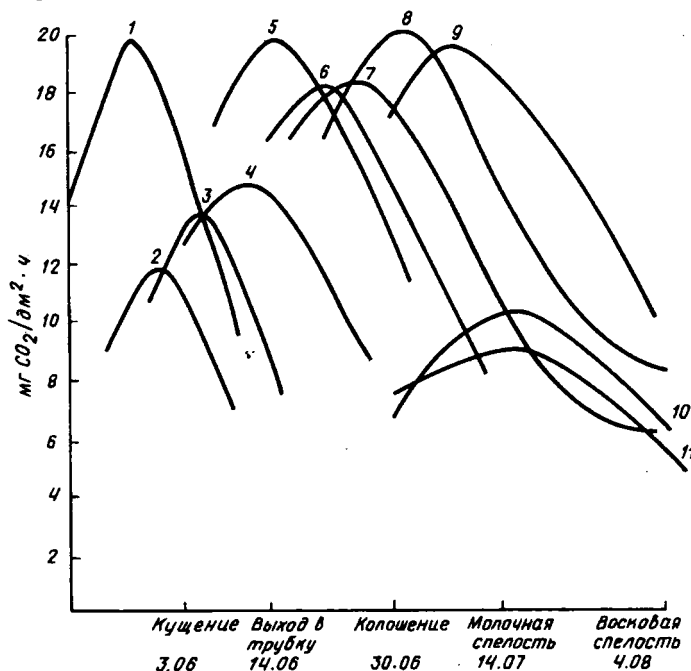


Рис. 1. Интенсивность видимого фотосинтеза органов ячменя в онтогенезе (средние данные за 1987 и 1989 гг.).

1- 9 — пластинки однопорядковых листьев; 10 — влагалища трех верхних листьев; 11 — колос.

сивности фотосинтеза среди нижних листьев выделяются 1-й и 5-й, у которых максимальный ее уровень равнялся 20,1 и 20,2 $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$, что не уступает значениям этого показателя у флагового (9-го) и предфлагового (8-го) листьев. Такой высокий уровень интенсивности фотосинтеза у 1-го листа представляется естественным благодаря его исключительно важному месту в жизни растения. Используя запасы питательных веществ семени, он быстро развивается и на первых порах является един-

ственным ассимилирующим органом, обеспечивающим пластически формирующиеся структуры. Что касается высокого уровня интенсивности фотосинтеза 5-го листа, то мы не нашли убедительного объяснения этому явлению. Нет сведений о повышенной интенсивности фотосинтеза указанного листа и в научной литературе. Приведенные выше данные не согласуются с литературными [1, 18, 20, 24], свидетельствующими о повышении скорости фик-

сации CO_2 по мере увеличения индекса листа.

У остальных листьев нижнего яруса значения интенсивности фотосинтеза сравнительно высокие (от 12,2 до 15,2 $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$), но все же значительно ниже, чем у верхних листьев. Максимум скорости фиксации CO_2 у последних приходится на репродуктивный период, что обуславливает их доминирующий вклад в формирование урожая колоса. Исключение составляет 6-й лист, максимальная скорость фотосинтеза которого приходится на 38-й день от всходов (межфазный период выход в трубку — колошение).

К моменту колошения 4 нижних яруса листьев перестают фотосинтезировать и отмирают.

Наибольшей фотосинтетической активностью верхних листьев и стебля в целом характеризуется период от выхода в трубку — колошения до

колошения — молочной спелости (40-60 дней от всходов).

В фазу колошения (48-й день от всходов) наибольшей скоростью фотосинтеза обладает предфлаговый лист. Максимум интенсивности фотосинтеза этого листа приходится на более ранний срок — 42-й день от всходов (выход в трубку — колошение), а флагового — на более поздний — 56-й день (налив зерна).

Среди листьев верхнего яруса самой высокой интенсивностью фотосинтеза характеризуется предфлаговый лист (20,6 $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$); почти не уступает ему флаговый (20,1) и несколько уступает 7-й (18,7 $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$). Несмотря на различия в скорости ассимиляции CO_2 между предфлаговым и 7-м листом, они играют примерно одинаковую роль в фотосинтезе целого побега за счет разницы в конечном размере ассимилирующей поверхности (соответственно 13,7 и 15,7 см^2) (рис. 2).

Из 3 верхних листьев наимень-

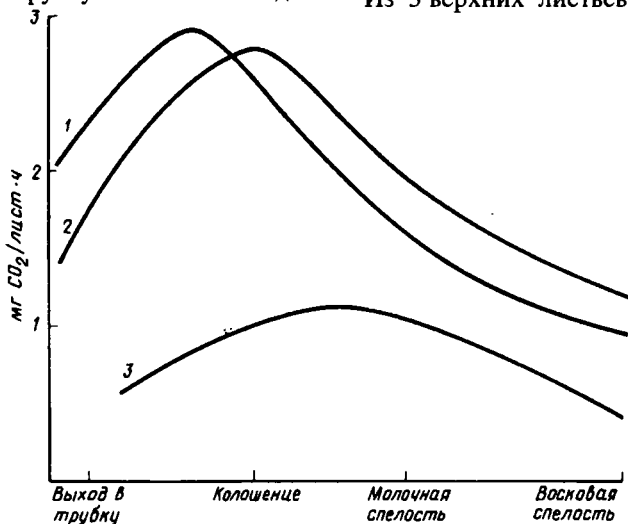


Рис. 2. Интенсивность видимого фотосинтеза верхних листьев ячменя в онтогенезе (средние данные за 1987 и 1989 гг.).

1 - 7-й лист; 2 — предфлаговый лист; 3 — флаговый лист.

ший вклад в фотосинтез побега вносит флаговый лист, и не из-за низкой интенсивности фотосинтеза, а из-за значительно меньшей (в 2,5-2,9 раза) ассимилирующей поверхности. Поэтому начиная с момента функционирования флагового листа и до фазы восковой спелости фотосинтез у него был ниже, чем у 7-го и предфлагового листьев, в 1,5 — 3,5 раза.

Быстрое снижение фотосинтетической активности 3 верхних листьев наступает вскоре после достижения ими максимальных скоростей фиксации CO_2 . В период молочно-восковой спелости интенсивность фотосинтеза функционирующих в это время листьев составляла 7,4-14,5 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$.

Падение скорости ассимиляции после достижения листом максимальной площади исследователи связывают с его старением. Однако закономерности изменения интенсивности фотосинтеза, продолжительность пика активности и скорость ее падения могут изменяться и в соответствии с положением листа на стебле. По имеющимся данным [8], снижение интенсивности фотосинтеза на более поздних стадиях старения обусловлено нарушением структурно-функциональных корреляций и выражено в торможении синтеза РНК, белка, в падении активности ферментов, разрушении мембранной структуры хлоропластов.

Фотосинтез в расчете на единицу площади листа определяется как произведение числа пластид в единице площади и активности единичного хлоропласта. Причина разных значений этого показателя у верхних листьев заключается, по-

видимому, в неодинаковом числе пластид в единице площади указанных листьев, поскольку данных о значительных различиях по фотосинтетической активности хлоропластов у листьев злаковых растений в известной нам литературе не обнаружено.

Изменение числа пластид в единице площади является основной причиной изменения интенсивности фотосинтеза, рассчитываемого на площадь листьев [8]. Установлена также положительная корреляция между числом пластид в единице площади и интенсивностью фотосинтеза [14, 15].

В период интенсивного налива зерна наблюдается снижение фотосинтетической активности листьев и увеличение интенсивности фотосинтеза нелистовых ассимилирующих органов — колоса и влагалищ верхних листьев, что обусловлено старением и отмиранием пластинок верхних листьев, благодаря чему улучшается световой режим стеблей ячменя. Этим вероятнее всего объясняется увеличение интенсивности фотосинтеза влагалищ двух верхних листьев с 6,6 до 10,6 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$ (рис. 1); затем происходит спад скорости ассимиляции CO_2 до 6,3 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$. Замедленный спад скорости ассимиляции у листовых влагалищ можно объяснить тем, что стебель с влагалищами листьев долго остается зеленым, даже при частичном или полном отмирании пластинок листьев верхнего яруса. Колос тоже медленнее, чем листья, теряет скорость ассимиляции благодаря интенсивной фиксации CO_2 остями, которые дольше других структурных элементов колоса остаются зелеными и активно

функционируют, по нашим наблюдениям, 3-5 дней.

Интенсивность фиксации CO_2 нелистовыми органами ячменя была в 1,9-2,2 раза, а на начальных этапах их развития в 3-4 раза ниже, чем у листьев. Столь значительные различия в скорости ассимиляции CO_2 между этими частями растения исследователи связывают с разным содержанием хлорофилла в единице ассимилирующей поверхности [6, 9, 10, 16].

Дыхание растений

Поскольку дыхание, как и процесс фотосинтеза, зависит от условий внешней среды, а также от онтогенетического и функционального состояния целого растения и его отдельных частей, различные органы на одном и том же растении могут весьма значительно различаться по интенсивности дыхания.

Как известно, видимый фотосинтез (ВФ), т. е. разница между поглощением CO_2 и выделением его на свету (фотодыханием), является положительной величиной, если ассимиляция CO_2 превосходит по абсолютной величине фотодыхание, и отрицательной, если уступает ему. Фотодыхание неидентично темновому дыханию в темноте в светлое время суток [11], но большинство исследователей продолжают использовать показатель темновое дыхание для расчетов «истинного» фотосинтеза. Методически невозможно с помощью углекислотного газоанализатора вычленить фотодыхание. Поэтому мы не ставили перед собой цель определять «истинный» фотосинтез.

По данным учета наблюдаемого CO_2 -газообмена, по основным фазам вегетации ячменя нами, кроме ВФ, рассчитаны значения ночного дыхания (ДН), нетто-ассимиляции (НА) и отношения ДН:ВФ.

Результаты наших исследований не противоречат общепринятым представлениям о динамике интенсивности ночного дыхания. Как правило, понижение температуры ведет к ослаблению, а повышение — к усилению выделения CO_2 зеленым органом растения в темное время суток.

Ночное дыхание связано не только с поверхностью, но главным образом с массой органа, поэтому данные, полученные при его расчете на единицу поверхности органа, могут быть использованы только для сравнения аналогичных органов, но не для сравнения физиологической активности листа с колосом и листовым влагалищем. Изучение газообмена последнего затруднено в связи с тем, что влагалище листа обхватывает стебель, также имеющий зеленую окраску, в котором протекают свои специфические процессы. Другая особенность — отсутствие у исследуемого сорта ячменя открытого стебля под колосом; влагалище флагового листа обхватывает даже нижнюю часть колоса, порой очень большую. Поэтому на значение ДН листовых влагалищ не может повлиять присутствие в камере других частей растения, при этом указанное влияние даже более сильное, чем на значения ВФ.

Выделение CO_2 листьями варьировало в зависимости от яруса и онтогенетического состояния в пределах от

функционируют, по нашим наблюдениям, 3-5 дней.

Интенсивность фиксации CO_2 нелистовыми органами ячменя была в 1,9-2,2 раза, а на начальных этапах их развития в 3-4 раза ниже, чем у листьев. Столь значительные различия в скорости ассимиляции CO_2 между этими частями растения исследователи связывают с разным содержанием хлорофилла в единице ассимилирующей поверхности [6, 9, 10, 16].

Дыхание растений

Поскольку дыхание, как и процесс фотосинтеза, зависит от условий внешней среды, а также от онтогенетического и функционального состояния целого растения и его отдельных частей, различные органы на одном и том же растении могут весьма значительно различаться по интенсивности дыхания.

Как известно, видимый фотосинтез (ВФ), т. е. разница между поглощением CO_2 и выделением его на свету (фотодыханием), является положительной величиной, если ассимиляция CO_2 превосходит по абсолютной величине фотодыхание, и отрицательной, если уступает ему. Фотодыхание неидентично темновому дыханию в темноте в светлое время суток [11], но большинство исследователей продолжают использовать показатель темновое дыхание для расчетов «истинного» фотосинтеза. Методически невозможно с помощью углекислотного газоанализатора вычленить фотодыхание. Поэтому мы не ставили перед собой цель определять «истинный» фотосинтез.

По данным учета наблюдаемого CO_2 -газообмена, по основным фазам вегетации ячменя нами, кроме ВФ, рассчитаны значения ночного дыхания (ДН), нетто-ассимиляции (НА) и отношения ДН:ВФ.

Результаты наших исследований не противоречат общепринятым представлениям о динамике интенсивности ночного дыхания. Как правило, понижение температуры ведет к ослаблению, а повышение — к усилению выделения CO_2 зеленым органом растения в темное время суток.

Ночное дыхание связано не только с поверхностью, но главным образом с массой органа, поэтому данные, полученные при его расчете на единицу поверхности органа, могут быть использованы только для сравнения аналогичных органов, но не для сравнения физиологической активности листа с колосом и листовым влагалищем. Изучение газообмена последнего затруднено в связи с тем, что влагалище листа обхватывает стебель, также имеющий зеленую окраску, в котором протекают свои специфические процессы. Другая особенность — отсутствие у исследуемого сорта ячменя открытого стебля под колосом; влагалище флагового листа обхватывает даже нижнюю часть колоса, порой очень большую. Поэтому на значение ДН листовых влагалищ не может не повлиять присутствие в камере других частей растения, при этом указанное влияние даже более сильное, чем на значения ВФ.

Выделение CO_2 листьями варьировало в зависимости от яруса и онтогенетического состояния в пределах от

2,6 до 12,7 мг СО₂/дм²·ч за темное время суток (табл. 1). Из 3 нижних листьев самым высоким уровнем дыхания характеризовался 1-й лист, вероятно, по причине большей ассимиляции СО₂ днем. Дыхательная активность остальных листьев увеличивалась начиная со 2-го до предфлагового, у которого она была ниже, чем у 7-го, но выше, чем у флагового. Со старением листа абсолютные величины скорости дыхания уменьшались в 2-4 раза.

Максимальной интенсивности дыхания 1-й лист достигал еще в начале онтогенеза (8-10-й день от всходов), 2-й и 3-й листья — до фазы кушения (15-20-й день), 4-й и 5-й — до фазы выхода в трубку, у 6-го листа пик совпадал с фазой выхода в трубку, у 7-8-го — с периодом трубкования — колошения, у 9-го листа — с фазой колошения.

Та же закономерность отмечена и

для онтогенетического хода ночного дыхания листовых влагалищ. Исключение составило влагалище флагового листа, у которого при созревании зерна интенсивность дыхания вновь увеличивалась.

Интенсивность ночного дыхания листовых влагалищ превышает аналогичный показатель у однопорядковых листьев — пластинок: у 7-го — в 3,2, у предфлагового — в 2,2, у флагового — в 3 раза. Из 3 верхних влагалищ наибольшей дыхательной активностью обладает влагалище 7-го листа, наименьшей — предфлагового.

Интенсивность ночного дыхания колоса изменяется в онтогенезе от 1,1 до 4 мг СО₂/дм²·ч с максимумом в фазу колошения.

Отношение количества СО₂, выделенного за ночь, к поглощенному за дневное время (ДН:ВФ) может быть использовано для сравнения

Т а б л и ц а 1

Интенсивность ночного дыхания (мг СО₂/дм²·ч), органов ячменя в среднем за 1987-1989 гг.

Орган растения	3 листа	Кушение — выход в трубку	Выход в труб- ку	Колоше- ние	Молоч- ная спе- лость	Вос- ковая спе- лость
Пластинки						
листьев:						
1	9,5	9,2	4,0	—	—	—
2	8,1	5,9	3,9	—	—	—
3	9,3	8,0	4,6	—	—	—
4	—	10,7	6,6	4,0	—	—
5	—	12,1	7,2	4,3	—	—
6	—	12,7	7,5	3,2	2,6	—
7	—	—	13,0	6,3	4,9	3,4
8	—	—	11,0	9,0	4,8	4,1
9	—	—	—	6,5	4,1	3,6
Влагалища						
листьев:						
7	—	—	—	19,9	13,8	13,0
8	—	—	—	15,9	12,6	11,2
9	—	—	—	18,2	9,2	14,7
Колос	—	—	—	4,0	3,4	2,4

интенсивности накопления органического вещества и расхода его на дыхание.

У активно фотосинтезирующих листьев ДН составляет 8,4—39,8% от ВФ (табл. 2). Изменение отношения этих параметров в столь больших пределах определяется онтогенетическим состоянием и местом нахождения органа на растении.

Наименьшее количество CO_2 , накопленного за день, расходуют на ночное дыхание 1-й, 5-й и флагový листья, наибольшее — 2, 3, 4-й и предфлагový.

Динамика отношения ДН:ВФ в онтогенезе растения может быть представлена одновершинной кривой. Пока лист в молодом возрасте растет и активно функционирует, на ночное дыхание расходуется около 30% ассимилированного за день количества CO_2 . Взрослый, вполне сформировавшийся лист продолжа-

ет активно фотосинтезировать, но затраты на ночное дыхание снижаются до 3 раз по мере старения листа. С началом отмирания листьев отношение ДН:ВФ вновь возрастает и при отмирании становится во много раз больше 100%, затем при ВФ→0 данный показатель теряет смысл. Очевидно, эта кривая имеет совершенно иной по сравнению с кривой хода онтогенетического изменения интенсивности ДН вид.

Аналогично изменяется в онтогенезе отношение ДН:ВФ у листовых влагалищ и колоса.

Нетто-ассимиляция

У фотосинтетически активных органов растения ячменя (за исключением влагалищ листьев в отдельные периоды бурного роста — выход в трубку — колошение — и на заключительных этапах онтогенеза)

Таблица 2

Отношение ночного дыхания к видимому фотосинтезу у ячменя в среднем за 1987 - 1989 гг.

Орган растения	3 листа	Кущение — выход в трубку	Выход в трубку	Колоше- ние	Молоч- ная спе- лость	Воско- вая спе- лость
Пластинки листьев:						
1	29,4	18,8	20,9	—	—	—
2	33,8	19,9	27,2	—	—	—
3	35,9	23,4	30,7	—	—	—
4	—	35,4	17,9	21,3	—	—
5	—	29,6	14,7	17,0	—	—
6	—	34,3	16,9	9,2	26,2	—
7	—	—	34,3	13,9	19,7	30,4
8	—	—	39,8	17,9	18,4	20,2
9	—	—	—	16,9	8,4	18,7
Влагалища листьев:						
7	—	—	—	136,9	76,5	213,3
8	—	—	—	105,4	44,0	109,5
9	—	—	—	108,8	40,8	72,9
Колос	—	—	—	21,2	15,3	26,2

значения нетто ассимиляции были положительными (табл. 3).

Нетто-ассимиляция (НА) возрас-тала с индексом листа со 2-го до 6-го. Максимальные ее значения у этих листьев изменялись от 166,0 до 293,1 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{сут.}$ а у составляющего исключение 1-го листа НА была равна 277,6 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{сут.}$ Из листьев нижнего яруса наибольшей величиной НА характеризовались 1-й и 5-й, из листьев верхнего яруса — 6-й и предфлаговый.

У 6-го листа высокая НА объясняет-ся меньшим расходом CO_2 на дыха-ние, чем у 3 верхних листьев. Колос также отличается значительной ве-личиной НА и тоже за счет меньших затрат на ночное дыхание (15,3—26,2% от ВФ), хотя обладает значи-тельно меньшей скоростью ассими-ляции CO_2 единицей поверхности.

Изменение НА логично имеет об-щую направленность с изменением среднесуточного прироста сухого вещества.

Т а б л и ц а 3

Нетто-ассимиляция (мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{сут.}$), у ячменя в среднем за 1987 - 1989 гг.

Орган растения	3 листа	Кушение — выход в труб- ку	Выход в трубку	Колоше- ние	Молоч- ная спе- лость	Воско- вая спе- лость
Пластинки						
листьев:						
1	159,6	277,6	105,4	—	—	—
2	110,6	166,0	72,4	—	—	—
3	115,0	183,7	73,1	—	—	—
4	—	137,4	212,1	103,0	—	—
5	—	201,4	293,1	147,9	—	—
6	—	170,5	258,8	221,2	51,8	—
7	—	—	174,1	273,7	139,2	54,7
8	—	—	125,1	287,5	149,0	113,5
9	—	—	—	225,3	313,0	109,0
Влагалища						
листьев:						
7	—	—	—	-37,6	29,6	-48,2
8	—	—	—	-5,7	112,7	-6,8
9	—	—	—	10,3	93,8	38,3
Колос	—	—	—	103,1	132,6	61,9

Выводы

1. Около 70% CO_2 , ассимилируе-мого главным стеблем ячменя (сор-та Зазерский 85) за период вегета-ции, поглощается листовыми пла-стинками. По размерам, времени фун-кционирования, интенсивности и срокам наступления максимума интенсивности фотосинтеза листья главного побега можно разделить на 2 группы: листья нижних (1-5-го) ярусов и листья верхних (6-9-го) яру-

сов. Первые продуцируют ассими-ляты для обеспечения вегетативно-го периода онтогенеза, роста корне-вой системы и закладки колоса, по-следние ответственные главным обра-зом за рост колоса и налив зерна.

2. Ведущая роль в фотосинтети-ческой деятельности верхних листь-ев и в обеспечении ассимилятами колоса и соломины принадлежит предфлаговому и 7-му листьям. В сравнении с флаговыми они больше по размеру, вегетируют более дли-

тельное время при незначительных различиях в интенсивности фотосинтеза единицы поверхности.

3. К фазе колошения листья нижних ярусов отмирают и фотосинтетическая функция стебля с этого момента обеспечивается в основном деятельностью верхних листьев, включая влагалища. Их доля к указанному времени составляет 60% общей фиксации CO₂ главным стеблем, причем примерно треть фиксирует предфлаговый лист, на флаговый лист приходится около 10% фотосинтезируемого CO₂.

4. В период налива зерна более 40% суммарного фотосинтеза главного побега обусловлено деятельностью нелистовых ассимилирующих органов. Вклад фотосинтезирующих элементов колоса составляет в среднем 28%. Интенсивность фотосинтеза колоса на единицу поверхности в 2-2,2 раза ниже, чем у верхних листьев.

5. При наливе и созревании зерна ячменя значительная часть общей ассимиляции побега обеспечивается остями колоса, которые дольше других структурных элементов колоса остаются зелеными и начинают фотосинтезировать с первыми лучами солнца, т. е. раньше, чем остальные функционирующие органы. В этот период (2-4 дня) ассимиляция всего колоса практически определяется ассимиляцией остей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ваулин А. В. Фотосинтез, дыхание и продуктивность ячменя в полевых условиях. — Автореф. канд. дис. М.: МСХА, 1972. — 2. Ваулин А. В. Об использовании ассимиляционных камер при определении фотосинтеза в полевых условиях. — С.-х. биол., 1975, т. 10,

№ 3, с. 434—437. — 3. Володарский Н. И., Быстрых Е. Е., Николаева Е. К. Изменение фотосинтетической деятельности листа в онтогенезе пшеницы. — С.-х. биол., 1977, т. 12, № 6, с. 853—859. — 4. Володарский Н. И., Быстрых Е. Е., Николаева Е. К. Фотохимическая активность высокопродуктивных сортов озимой пшеницы. — С.-х. биол., 1980, т. 15, № 3, с. 366 — 373. — 5. Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Сравнительный анализ активности энергопреобразующих систем хлоропластов пшеницы различной продуктивности. — Науч. тр. высш. школы. Биол. наука, 1980, № 1, с. 5—14. — 6. Загриценко И. П. Изменение фотохимической активности хлоропластов пшеницы в процессе онтогенеза. — В сб.: Матер. I Всесоюз. совещ. молодых ученых по физиол. раст. клетки. М.: Наука, 1983, с. 8—9. — 7. Игошин А. П. Формирование колоса и зерновая продуктивность сортов яровой пшеницы в связи с морфологической структурой и фотосинтетической деятельностью растений. — Автореф. канд. дис. Казань, 1984. — 8. Мокронос А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. — 9. Некрасова Г. Ф. Формирование структуры и фотосинтетической функции в процессе роста листа. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: Уральск. ун-т, 1978, с. 61—71. — 10. Осиковский В. Л., Соломонова Т. М. Возрастные изменения функциональной активности хлоропластов у яровой пшеницы. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, Сер. биол. наук, 1980, № 10/2, с. 117—121. — 11. Рубин Б. А.

Курс физиологии растений. М.: Высшая школа, 1976. — 12. Сахарова Л. В. Фотофосфорилирующая активность изолированных хлоропластов в онтогенезе у разных видов пшениц. — Бюл. ВНИИ растениевод., 1979, № 87, с. 70—76. — 13. Скоробогатов М. В. Изменение интенсивности фотосинтетического фосфорилирования в хлоропластах ячменя в зависимости от этапа онтогенеза и обработки гиббереллином. — В сб.: Матер. I Всесоюз. совещ. молодых ученых по физиол. раст. клетки. М.: Наука, 1983, с. 14—15. — 14. Цельникер Ю. Л. Репликация хлоропластов, ее регуляция и значение для фотосинтеза. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. — Свердловск: Уральск. ун-т, 1978, с. 31—45. — 15. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. — 16. Чебан А. Н., Якушина Т. Д. Действие уровня азотного питания на фотохимическую активность хлоропластов разных сортов пшеницы. — Тр. ВНИИ удобрений и агропочвовед., 1981, № 60, с. 40—46. — 17. Чиков В. И., Лозовая В. В., Тарчевский И. А. Дневная динамика фотосинтеза целого растения пшеницы. — Физиол. раст., 1977, т. 24, вып. 4, с. 691—798. — 18. Шаров А. Ф. Изучение процесса формирования

урожая озимой пшеницы в условиях Подмосквья. — Автореф. канд. дис. М.: МСХА, 1979. — 19. Шатилов И. С., Замираев А. Г., Полев Н. А. и др. Математические модели видимого фотосинтеза и дыхания озимой пшеницы в полевых условиях. — Изв. ТСХА, 1987, вып. 1, с. 14—22. — 20. Шатилов И. С., Шаров А. Ф. Динамика ассимилирующей поверхности, интенсивность и продуктивность фотосинтеза и формирование урожая озимой пшеницы. — Изв. ТСХА, 1978, вып. 1, с. 23—25. — 21. Шатилов И. С., Шаров А. Ф. Дыхательная активность органов растений озимой пшеницы в полевых условиях. — Вестн. с.-х. науки, 1978, № 3, с. 6—14. — 22. Шатилов И. С., Шаров А. Ф. Фотосинтетический потенциал, интенсивность фотосинтеза и роль отдельных органов растений в формировании биологического урожая озимой пшеницы на разных агрофонах. — С.-х. биол., 1978, т. 13, № 1, с. 36—43. — 23. Шмелева В. А., Кумаков В. А. Фотохимическая активность хлоропластов различных по продуктивности сортов яровой пшеницы. — Физиол. раст., 1983, т. 30, вып. 1, с. 30—34. — 24. Rawson R. M., Rindmarsh J. H., Fischer R. A., Stockman J. M. — Austral. J. Plant Physiol., 1983, № 10, p. 503—514.

Статья поступила 28 февраля
1994 г.

SUMMARY

During the growing season of barley the intensity of visible photosynthesis and night respiration was determined. Change in the intensity of visible photosynthesis in leaf blades (each taken separately), sheaths of upper leaves and spike in ontogenesis is shown. The values of net-assimilation and relation of night respiration to visible photosynthesis for the main assimilating plant organs are calculated.