

УДК 633.15:581.08.132

РЕГУЛЯЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА У КУКУРУЗЫ ПРИ ОПТИМАЛЬНОЙ И НЕДОСТАТОЧНОЙ ВОДООБЕСПЕЧЕННОСТИ

Е. И. КОШКИН, С. М. НЕСТЕРОВА, Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ

(Кафедра физиологии растений)

У двух экотипов кукурузы изучали связь процессов фотосинтеза световой и темновой фаз со скоростью фотоассимиляции CO_2 и интенсивностью ростовых процессов при оптимальной и недостаточной водообеспеченности. Установлена ведущая роль роста в согласованном функционировании отдельных звеньев фотосинтеза у адаптированных к условиям водообеспеченности растений на фоне меняющихся метеорологических условий. Показано преимущество гибрида КВС 701 перед сортом Воронежская 76 по изучаемым показателям в оптимальных условиях выращивания.

Для понимания процесса фотосинтеза в целом необходимо дальнейшее углубление знаний об основных механизмах регуляции составляющих его процессов и факторах, влияющих на скорость их протекания. С этой целью часто используют сравнительный метод, при котором рассчитывают корреляции между наблюдаемыми различиями в фотосинтетической активности на уровне интактного листа и на уровне отдельных звеньев процесса. Причем сравниваются листья растений, испытывающие некое воздействие и не подвергающиеся ему. Степень корреляции какого-либо показателя фотосинтеза с биохимическими или фотохимическими характеристиками листа в целом принимается за критерий того, в какой мере данная характеристика определяет суммарную скорость процесса. В основе подобных подходов находится концепция лимитирующих факторов Блэкмана, согласно которой скорость фотосинтеза листа ограничивается процессом, протекающим в данных условиях с минимальной скоростью. Однако концепция не учитывает взаимодействия факторов (в частности, освещенности и температуры), имеющего место в природной ситуации. Так, температура может влиять на фотосинтез при интенсивностях света, резко лимитирующих фотосинтез, что противоречит вышеназванной концепции, так как фотосинтез уже сильно ограничен недостатком света. Видимо, скорость фотоассимиляции здесь определяется не только пропускной способностью самого медленного этапа, но и его эффективностью. К сожалению, в литературе недостаточно данных, раскрывающих сложный характер связи между отдельными звеньями фотосинтеза, особенно в естественных условиях выращивания. Слабо освещен также характер сопряженности этих процессов в онтогенезе листа и в зависимости от его местоположения на стебле. Целью данной работы явилось изучение некоторых аспектов взаимосвязи процессов световой и темновой фаз с фотосинтетической активностью в онтогенезе листа кукурузы. В качестве действующего фактора выбран постоянный дефицит влаги на фоне изменяющихся условий среды.

В статье приняты следующие сокращения: ПЭГ — полиэтиленгликоль; ФХА — фотохимическая активность; АДФ — аденозиндифосфат; P_n — фосфор неорганический; ФМС — феназинметасульфат; РБФК и ФЭПК — соответственно рибулозобисфосфат- и фосфоенолпируваткарбоксилаза; НФФ и ЦФФ — циклическое и нециклическое фосфорилирование.

Объектом исследований служил стародавний сорт кукурузы отечественной селекции Воронежская 76, районированный с 1939 г., и интенсивный гибрид КВС 701 (ФРГ), включенный в каталог с 1974 г. Оба генотипа принадлежат к группе раннеспелых.

Опыты проводили в вегетационном домике кафедры физиологии растений Тимирязевской академии летом 1983 и 1984 гг. Растения выращивали в песчаной культуре по одному в сосуде емкостью 5 л. Перед посадкой вносили 0,5 н. смеси Арнона — Хогланда. Подкормку осуществляли по 0,25 н. в фазе 5, 8 и 11-го листа, а также выметывания. Влажность песка в контрольном и опытном вариантах составляла 70 и 35 % к полной влагоемкости (ПВ).

Исследования выполнены на развивающемся 10-м припочатковом листе. Молодым (м) считали лист, площадь которого была не больше 40 % максимальной, зрелым (з) — закончивший рост, стареющим (с) — лист в фазу молочно-восковой спелости початка. Фаза молодого 10-го листа соответствовала 7-му этапу органогенеза метелки и 5-му — початка, зрелого — 7-му этапу метелки и 6-му — початка, стареющего — 11-му этапу развития початка при оптимальном водообеспечении и к 10-му этапу — при недостаточном. Для сравнения отдельные показатели анализировали в онтогенезе 7-го листа и у закончившего рост 13-го листа (отсчет листьев снизу).

Водный потенциал листьев измеряли рефлектометрическим способом в растворе ПЭГ

с ММ 2000. ФХА хлоропластов определяли в 6-кратной повторности спектрофотометрически по скорости фотовосстановления феррицианида калия. Реакционная среда для определения фотовосстановительной активности изолированных хлоропластов объемом 1 мл содержала трис HCl — 50, NaCl — 100, MgCl_2 — 10, $\text{K}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$ — 2 мкмоль, pH 7,8—8,05. Для изучения влияния фосфатакцепторной системы на активность реакции Хилла в инкубационную смесь вносили АДФ — 10; P_n — 7 мкмоль.

Эффективность фотосинтетических процессов в изолированных хлоропластах кукурузы оценивали по скорости фосфорилирования в присутствии феррицианида калия (нециклический путь) и ФМС (циклический + нециклический + псевдоциклический) [9].

Реакционная среда объемом 1 мл содержала трис HCl — 50, NaCl — 100, MgCl_2 — 10, K_2HPO_4 — 7, АДФ — 10 мкмоль; кофакторы: $\text{K}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$ — 2 или ФМС — 0,1, аскорбат натрия — 5, хлорофилл — 20—30 мкг.

Скорость фосфорилирования определяли по убыли P_n на свету в сравнении с темновым контролем [22].

Активность РБФК и ФЭПК определяли спектрофотометрическим методом [12]. Содержание водорастворимого белка в ферментативной смеси оценивали по методу Лоури. Скорость фотосинтеза измеряли при естественной радиации в токе воздуха с помощью инфракрасного газоанализатора ГИП 10 МБ 2.

Результаты

В 1984 г. период завершения роста 7-го листа и фаза молодого 10-го листа пришлись на конец мая — начало июня, когда среднесуточная температура достигала 20°C и была выше нормы примерно на 5°C . Благоприятный температурный режим в сочетании с высокой инсоляцией привел к ускоренному росту растений и в связи с этим — значительному увеличению площади ассимиляционной поверхности [15], что явилось следствием активного удлинения листовых пластинок. Скорость продольного растяжения 10-го листа в этот период достигала при оптимальных условиях водообеспечения 7,0 (гибрид) и 4,9 (сорт) мм/ч, а это в итоге обусловило большую площадь припочаткового листа у гибрида.

Завершение роста 10-го листа, напротив, совпало с периодом резкого ухудшения погодных условий. Пониженная облученность сочеталась со снижением среднесуточной температуры в сравнении с предшествующим периодом на 10°C , и темп прироста биомассы и функциональная активность листьев уменьшились.

Окончание растяжения у 13-го листа пришлось на новый резкий подъем температуры воздуха, в результате чего вновь активизировались ростовые процессы. К фазе молочно-восковой спелости погода стабилизировалась и по температурному и радиационному режиму была близка к норме. Поскольку метеорологические условия периода, предшествовавшего определению показателей активности у изучаемых листьев, существенно различались, анализ как ярусной, так и онтогенетической изменчивости этих показателей был затруднен.

Известно, что основой энергопреобразующих процессов световой стадии фотосинтеза служит фотоиндуцированный транспорт электронов (\bar{e}) в мембранах хлоропластов. О его скорости можно судить по активности реакции Хилла, являющейся простой модельной системой

Скорость реакции Хилла в присутствии АДФ (мкмоль/мг хлорофилла за 6 мин). 1984 г.

Лист	Фаза развития растения	70 % НВ — контроль		35 % НВ	
		Абсолютный возраст растения, дни	ФХА	Абсолютный возраст растения, дни	ФХА
7-й зрелый	10—11-го листа	42	$\frac{108,4}{87,8}$	47	$\frac{84,4}{88,5}$
10-й:					
молодой	11—12-го листа	39	$\frac{151,6}{123,1}$	45	$\frac{101,1}{101,3}$
зрелый	14—15-го листа	58	$\frac{64,5}{65,2}$	59	$\frac{98,7}{77,9}$
стареющий	Молочно-восковая спелость	74	$\frac{60,2}{54,6}$	79	$\frac{53,1}{52,9}$
13-й зрелый	Появление метелки	61	$\frac{53,6}{70,9}$	65	$\frac{61,9}{77,4}$

Примечание. Здесь и в последующих таблицах в числителе — КВС 701, в знаменателе — Воронежская 76.

фотохимической стадии фотосинтеза. Наибольшей ФХА хлоропласты обладают в период, предшествующий завершению роста листа, или в конце логарифмической кривой роста [16, 21]. В условиях нашего опыта (табл. 1) наиболее высокой скоростью фотоиндуцированного транспорта \bar{e} обладали молодые листья, что свидетельствует об относительно быстром формировании ультраструктуры хлоропластов, длящемся, по данным [14], 6—7 дней. В значительной мере этому способствовали также приходящееся на данный период существенное повышение температуры и соответственно активация ростовых процессов.

Скорость транспорта \bar{e} у закончившего рост 10-го листа гибрида была ниже, чем у молодого, в 2,3, а у сорта — в 1,9 раза. Такое резкое снижение изучаемого показателя у гибрида объясняется прежде всего его чувствительностью к пониженным температурам [18].

По мере старения пластид скорость переноса \bar{e} падала, причем у сорта сильнее. Так, в контроле в фазу молочно-восковой спелости активность реакции Хилла у 10-го стареющего листа в сравнении с закончившим рост у сорта была меньше на 20, а у гибрида — на 7 %. Поскольку у зрелого листа обоих генотипов этот показатель практически одинаков, указанные различия обусловлены главным образом более высокой ФХА хлоропластов стареющего листа гибрида. Это свидетельствует о более длительном сохранении функциональной активности листьев гибрида.

Следует отметить, что сколько-нибудь удовлетворительное описание температурной зависимости транспорта \bar{e} с кинетической точки зрения в литературе отсутствует. Вместе с тем есть данные, что мембранные реакции в сильной степени зависят от температуры в области пониженных ее значений с $Q_{10}=2$. При повышении температуры кривая зависимости становится менее крутой, причем переход обычно скачкообразный [7]. Однако эти данные получены при быстром снижении температуры, что нетипично для природных условий.

В нашем эксперименте период завершения роста — старение листа совпал с постепенным повышением температуры, что затормозило предполагаемое падение ФХА.

ФХА хлоропластов опытных растений по мере старения листа изменялась менее заметно, чем контрольных: у 10-го листа гибрида она оставалась практически такой же, а сорта — снизилась на 23 %.

Видимо, при наложении комплекса неблагоприятных метеорологических условий на действие стационарного дефицита влаги растения кукурузы воспринимают влияние указанного комплекса уже в реализованном состоянии адаптации [20]. Поэтому снижение температуры и освещенности не вызывает у растений, адаптированных к засухе, такого резкого подавления функциональной активности фотосинтетического аппарата, как в контроле. Несколько меньшая ФХА пластид сорта при дефиците влаги объясняется, вероятно, пониженным запросом ассимилятов со стороны менее развитого початка. Прямое влияние дефицита влаги на данный и другие показатели активности маловероятно, поскольку минимальные значения водного потенциала, отмеченные в опытном варианте ($-0,54$ мПа), гораздо выше критического для кукурузы значения ($-1,2$ мПа), установленного при прогрессирующем действии фактора [23].

В литературе есть сведения, что листья верхнего и среднего яруса, особенно над- и припочатковые, принимают непосредственное участие в наливе зерна [13] и имеют наиболее высокую функциональную активность. Наши данные не подтвердили четких различий ФХА хлоропластов по ярусам, отмеченных многими исследователями [3, 4]. Повидимому, резкие колебания метеорологических условий в период завершения роста припочаткового листа сгладили эти различия.

Ограниченная водообеспеченность способствовала более быстрому усыханию листьев нижнего яруса. Это обусловило увеличение функциональной нагрузки на хлоропласты листьев верхнего яруса. В результате скорость транспорта ϵ в пластидах 13-го листа при дефиците влаги была выше, чем в контроле. ФХА хлоропластов завершившего рост 7-го и молодого 10-го листа в условиях благоприятного радиационного и температурного режима в контроле у гибрида была на 23 % выше, а в опыте практически одинаковая у обоих экотипов. Следовательно, хлоропласты гибрида, не уступая в скорости транспорта хлоропластам сорта при дефиците влаги, эффективнее использовали оптимальные условия роста.

Согласно современным представлениям, фотосинтетический транспорт ϵ сопряжен с транслокацией протонов во внутритилакоидное пространство хлоропласта. Энергия образующегося при этом трансмембранного градиента электрохимического потенциала ионов водорода в условиях, обеспечивающих протекание реакции фосфорилирования, используется на синтез АТФ.

По мнению ряда исследователей [4], фосфорилирование аналогично транспорту ϵ достигает максимальных значений к моменту завершения роста листовой пластинки, а затем снижается [4]. Резкое ухудшение метеорологических условий при переходе 10-го листа во взрослое состояние не позволило нам, как и в случае с ФХА пластид, зарегистрировать подобное изменение изучаемой функции. В работе [24] показано, что скорость числа фотохимических процессов у неповрежденного пигментного аппарата и реакционного центра, как правило, слабо зависит от температуры. Ярко выраженная температурная зависимость связи транспорта ϵ с фосфорилированием при похолодании в наших опытах в значительной мере объясняется более быстрым подавлением активности АТФпотребляющих (ростовых) процессов, чем фосфорилирования [24]. Это, видимо, приводит к торможению фотохимических реакций при длительном действии пониженных температур и облученности.

Так, у закончившего рост 10-го листа (донора ассимилятов для растущих меристем) в сравнении с молодым НФФ в контроле снизилось у КВС 701 в 2,3 ($77,5-33,9$ мкмоль P_n), у Воронежской 76 — в 2 раза ($47,3-22,6$), при дефиците влаги — у гибрида в 1,4 раза ($51,6-37,1$), а у сорта практически не изменилось ($30,5-34,2$ мкмоль P_n). Следовательно, при похолодании фосфорилирование изменялось меньше у растений, адаптированных к умеренному дефициту влаги. При этом современный гибрид в сравнении с сортом характеризовался более ши-

Таблица 2

Нециклическое фосфорилирование (мкмоль P_n /мг хлорофилла за 6 мин) и степень сопряжения транспорта электронов с фосфорилирующей активностью хлоропластов кукурузы ($P/2\bar{e}$). 1984 г.

Лист	70 % НВ		35 % НВ	
	НФФ	$P/2\bar{e}$	НФФ	$P/2\bar{e}$
7-й зрелый	39,7	0,73	36,3	0,86
	$\bar{3}1,4$	$\bar{0},71$	$\bar{2}2,7$	$\bar{0},51$
10-й:				
молодой	77,5	1,02	51,6	1,02
	$\bar{4}7,3$	$\bar{0},77$	$\bar{3}0,5$	$\bar{0},60$
зрелый	33,9	1,05	37,1	0,75
	$\bar{2}2,6$	$\bar{0},69$	$\bar{3}4,2$	$\bar{0},88$
стареющий	33,2	1,10	14,2	0,53
	$\bar{3}0,4$	$\bar{1},11$	$\bar{1}4,2$	$\bar{0},54$
13-й зрелый	24,1	0,90	18,1	0,59
	$\bar{2}1,5$	$\bar{0},61$	$\bar{1}3,1$	$\bar{0},34$

Таблица 3

Скорость электронного транспорта ($I-10^9$ молекул феррицианида) и фосфорилирования ($II-10^9$ молекул P_n единичного хлоропласта за 1 мин). 1984 г.

Возраст 10-го листа	70 % НВ		35 % НВ	
	I	II	I	II
Молодой	9,22	4,71	4,84	2,47
	$\bar{7},99$	$\bar{3},07$	$\bar{5},11$	$\bar{1},53$
Зрелый	4,67	2,45	5,26	1,98
	$\bar{4},64$	$\bar{1},61$	$\bar{6},07$	$\bar{2},67$
Стареющий	7,48	4,13	6,29	1,68
	$\bar{6},09$	$\bar{2},39$	$\bar{1}0,40$	$\bar{2},80$

роким диапазоном изменения скорости энергопродуцирующих процессов. Аналогичная тенденция отмечена при дефиците влаги. При этом расширение диапазона варьирования признака у гибрида осуществлялось независимо от водообеспечения за счет усиления

фосфорилирования в благоприятных метеорологических условиях, что отмечалось ранее у высокопродуктивных сортов других культур [5].

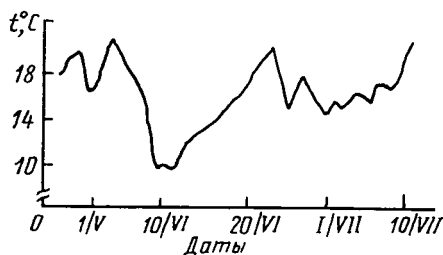
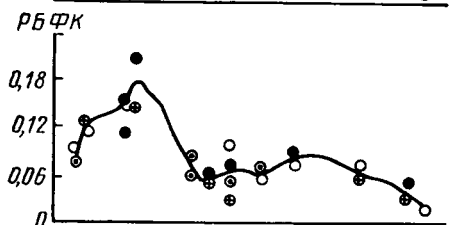
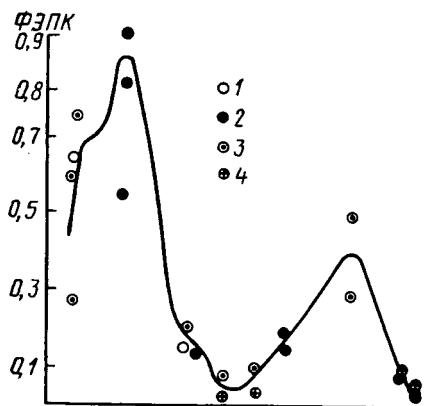
Вместе с тем при недостатке влаги НФФ у гибрида протекало также эффективнее, о чем свидетельствует более высокая степень сопряжения транспорта \bar{e} с фосфорилированием ($P/2\bar{e}$) у всех листьев, за исключением 10-го стареющего листа. Это создает гибриду определенные преимущества, поскольку именно низкая сопряженность указанных процессов часто представляет «узкое» звено световой фазы фотосинтеза при ухудшении условий роста растений. К тому же синтез энергетических эквивалентов, как правило, более чувствителен к факторам среды, чем перенос \bar{e} по электронтранспортной цепи [2]. Обращают на себя внимание относительно низкие значения и значительная вариабельность показателя $AT\Phi/2\bar{e}$. Это, видимо, объясняется тем, что наряду с переносом \bar{e} , связанным с синтезом $AT\Phi$, в тилакоидных мембранах хлоропластов в отсутствие фосфорилирования функционирует базальный, или «фоновый», транспорт электронов. Транспорт \bar{e} без фосфорилирования указывает, что данные процессы сопряжены не полностью. Следовательно, значения $AT\Phi/2\bar{e}$ в нашем опыте, рассчитанные для суммарного потока \bar{e} , видимо, занижены по отношению к истинной стехиометрии процесса (1,33), особенно при сильной конкуренции фосфорилирующего и фонового транспорта в условиях низкой облученности. Последнее имело место и в нашем опыте при похолодании. Другой причиной значительных колебаний $AT\Phi/2\bar{e}$ могут служить непостоянство участия комплекса цитохромов f_6 в нециклическом переносе \bar{e} , а также колебания вклада циклического транспорта в общий поток электронов [7].

В наших опытах ЦФФ в присутствии ФМС, протекая с примерно в 2 раза большей скоростью, чем НФФ, у гибрида было выше в обоих вариантах. На образование молекулы $AT\Phi$ зрелым листьям гибрида в контроле потребовалось 66,8 мкмоль P_n /мг хлорофилла за 6 мин, у сорта — 56,2, при дефиците влаги — соответственно 61,9 и 49,6 ед. Легко подсчитать, что отношение НФФ/ЦФФ в изучаемых вариантах у сорта и гибрида колебалось, а это могло обусловить варьирование $AT\Phi/2\bar{e}$.

На основании данных о мезоструктуре, полученных на идентичных растениях [19], нами рассчитаны показатели активности единичного хлоропласта (табл. 3). Оказалось, что при оптимальном водообеспече-

нии активнее функционирует хлоропласт гибрида. При дефиците влаги преимущество по скорости электронного транспорта и фосфорилированию имеет, напротив, пластида сорта.

Показатель ФХА единичного хлоропласта для C_4 растений является условным, так как у них имеется два типа пластид. Кроме того, этот показатель не учитывает неодинаковое соотношение разных типов хлоропластов в листьях изучаемых генотипов кукурузы [19]. Вместе с тем установлено, что пластидам, мезофильных клеток свойственны два типа фосфорилирования, а хлоропластам клеток обкладки проводящих пучков — преимущественно циклическое [10]. В данной работе не проводилась отдельная оценка активности типов пластид. Тем не менее неодинаковое соотношение клеток и хлоропластов мезофилла и обкладки проводящих пучков, установленное нами, является, видимо, свидетельством существования относительно простых способов регуляции фотосинтетической активности клеток. Гибрид характеризуется большим абсолютным и относительным количеством хлоропластов обкладки на единицу поверхности листа. Можно предположить, что увеличение доли пластид, характеризующихся большей активностью ФСИ, приводит к возрастанию удельного веса ламелл стромы в сравнении с тилакоидами гра в хлоропластах листовых пластинок гибрида. На хлоропластах бобовых (C_3 растения) было показано, что уменьшение соотношения площадей гранальных тилакоидов и межгранных ведет к увеличению фотосинтетической активности листьев благодаря более эффективному использованию света повышенной интенсивности [1]. По



Активность карбоксилирующих ферментов в онтогенезе кукурузы, мкмоль $CO_2/мг$ растворенного протеина за 1 мин. 1983 г.

1, 2 — КБС 701; 3, 4 — Воронежская 76; 1, 3 — 70% НВ; 2, 4 — 35% НВ.

нашему мнению, большая доля обкладочных хлоропластов является одной из возможных причин более высокой ФХА хлоропластов гибрида в условиях благоприятного радиационного и температурного режима. Это тем более вероятно, что в обкладочных хлоропластах локализован ключевой фермент C_4 -фотосинтеза РБФК, в отличие от ФЭПК, содержащейся в цитоплазме клеток мезофилла.

С целью вычленения влияния отдельных факторов (в данном случае возраста и температурных условий) на активность ферментов проведено выравнивание динамических рядов на ЭВМ СМ-4. Оказалось, что изменение активности ферментов в онтогенезе листа удовлетворительно описывается функцией гиперболы. Отклонение точек, означающих активность того или иного фермента, от заданной функции положительно коррелировало с температурой воздуха. Однако максимумы или минимумы активности энзимов запаздывали во времени от повышения или понижения температуры (рисунок). Так, снижение температуры до минимальной 10 июня (около $10^{\circ}C$) сопровождалось падением активности ферментов, однако последнее происходило с запаздыванием. В связи с этим наименьшие значения активности энзимов совпадали с

Активность РБФК в листьях кукурузы
(А, нмоль СО₂/мг растворимого белка за 1 мин). 1984 г.

Показатель	7-й зрелый	10-й			13-й зрелый
		молодой	зрелый	стареющий	
70 % НВ					
t, °C	15,7	16,4	11,5	15,1	14,9
A	$\frac{93,6}{88,9}$	$\frac{114,6}{115,9}$	$\frac{89,1}{62,2}$	$\frac{74,2}{60,6}$	$\frac{61,1}{73,0}$
35 % НВ					
t, °C	18,7	17,7	10,3	16,5	18,6
A	$\frac{206,3^{**}}{149,5}$	$\frac{155,5^{**}}{110,7}$	$\frac{67,1^{**}}{57,6}$	$\frac{52,7}{39,6}$	$\frac{89,4^{**}}{72,2}$

Примечания: 1. Приводится среднесуточная температура 4 дней, предшествующих определению. 2. Двумя звездочками отмечены достоверные различия между генотипами при уровне значимости 0,05.

периодом начинающегося подъема температуры. Видимо, растению требовалось некоторое время на координацию роста с факторами среды и на согласование уровня функций с потребностями организма в продуктах ряда реакций. В результате наиболее тесная корреляция (для ФЭПК 0,79 и для РБФК 0,87) отмечена между активностью ферментов и среднесуточной температурой за 2 дня до ее определения.

Приведенные выше данные свидетельствуют, что ферменты карбоксилирования отличаются по чувствительности к температуре. Так, ФЭП-карбоксилазная активность в расчете на растворимый протеин может изменяться в диапазоне температур от 25 до 8°C в 10 раз, тогда как РБФ-карбоксилазная — лишь в 3 раза (табл. 4).

Сильная зависимость активности ФЭПК от температуры отмечалась и в работе [26]. Известно, что у всех высших растений в основе фотосинтетического углеродного метаболизма лежат цикл Кальвина и фиксация СО₂ при участии РБФК. Видимо, меньшая температурная чувствительность достаточно хорошо защищенной в клетках обкладки РБФК обеспечивает достаточную надежность работы системы. Результаты наших опытов не согласуются с данными [11], что на удельную активность ферментов в расчете на единицу белка не влияет температура. Температурная зависимость активности ферментов в наших опытах, особенно заметная в вегетативную фазу, видимо, кажущаяся и опосредована ростом — основным потребителем ассимилятов, быстро реагирующим на колебания температуры и таким образом регулирующим поступление ассимилятов через фотосинтез в зоны роста.

Дефицит влаги не ингибировал активность ферментов карбоксилирования, за исключением 10-го стареющего листа, как и в опытах [25].

Активность РБФК в расчете на растворимый протеин у гибрида была выше, чем у сорта, для всех изучаемых листьев, кроме 13-го закончившего рост. Одной из причин последнего, как и более высокой ФХА, может быть более раннее наступление выметывания у сорта, при котором увеличивается функциональная нагрузка на данный лист. При пересчете активности на 1 г сырой массы и 1 дм² площади листьев преимущество гибрида сохранялось только при засухе.

Листья у сорта имели более высокую ФЭП-карбоксилазную активность, особенно в неблагоприятных температурных условиях, что, видимо, связано с большей его устойчивостью к неблагоприятным факторам среды. Это обеспечивало эффективную первичную фиксацию СО₂ и передачу промежуточных продуктов фотосинтеза из клеток мезофил-

Активность ФЭПК (нмоль CO₂/мг растворимого белка за 1 мин). 1984 г.

Вариант	7-й лист, зрелый	10-й лист			13-й лист, зрелый
		молодой	зрелый	стареющий	
70 % НВ	260,4	616,2	148,1	277,4*	35,2*
	574,8	725,8	192,9	473,3	95,8
35 % НВ	822,2	538,7	145,4	67,1	143,5
	951,1	836,2	159,7	79,0	155,4

* Различия между генотипами кукурузы достоверны при уровне значимости 0,05.

ла в обкладочные, что создает более благоприятные условия для работы РБФК.

Представляет интерес связь активности ферментов со скоростью первичных реакций и интенсивностью фотосинтеза. Имеющиеся в литературе данные по этому вопросу неоднозначны [17]. Коэффициенты корреляции между интенсивностью текущего фотосинтеза, с одной стороны, и активностью РБФК, скоростью нециклического фотофосфорилирования и фотохимической активностью в онтогенезе 10-го припочаткового листа — с другой, составили в контроле +0,91, +0,97 и +0,96, а в опыте — соответственно +0,95, +0,68 и +0,73. Это свидетельствует, что в оптимальных условиях практически полностью согласуются скорости отдельных реакций фотосинтеза. В результате скорость процессов световой и темновой фаз не лимитирует интенсивность фотосинтеза (коэффициенты корреляции близки единице). Указанная согласованность несколько нарушается при дефиците влаги, и световые реакции, видимо, могут представлять «узкое» звено в регуляции фотосинтеза.

Полученные результаты позволяют рассчитать интенсивность фотосинтеза единичного хлоропласта. Максимальные его значения отмечены при оптимальном водном режиме в молодых листьях гибрида — $6,8 \cdot 10^7$ молекул CO₂/хлоропласт в 1 с, самые низкие — при постоянной засухе в зрелом 10-м листе у сорта — $1,8 \cdot 10^7$ ед., что несколько выше, чем соответствующие данные для C₃ растений. В молодых и старых листьях интенсивность фотосинтеза единичного хлоропласта независимо от водного режима была выше у гибрида, а у закончившего рост 10-го листа — у сорта.

Таким образом, сравнительное изучение отдельных звеньев ассимиляции CO₂ у генотипов кукурузы показало, что у гибрида шире диапазон изменения активности этих звеньев за счет более высоких значений показателей в оптимальных условиях роста при примерно одинаковых — в неблагоприятных. У гибрида также сильнее подавлялись скорость фотохимических реакций и прирост биомассы в ответ на понижение температуры воздуха и облученности, у него выше степень сопряжения нециклического транспорта электронов с фосфорилированием и значение ЦФФ. Благодаря этому гибрид КВС 701 при умеренном дефиците влаги по интенсивности фотосинтеза и накоплению биомассы не уступает более ксероморфному сорту Воронежская 76.

Растения обоих агроэкоотипов относительно успешно адаптируются к умеренному дефициту влаги, причем происходит количественное совпадение скоростей энергопотребляющих (рост) и энергопродуцирующих (фотосинтез и дыхание) процессов, о чем свидетельствует постоянство отношения дыхания к суммарному фотосинтезу у целого растения [8]. Аналогично согласуются и реакции световой, темновой фаз фотосинтеза и его интегральные значения, что затрудняет выявление лимитирующих звеньев фотосинтеза.

1. Власова М. П. Действие света разной интенсивности и качества на организацию фотосинтетического аппарата. — Автореф. канд. дис. М., 1975. — 2. Володарский Н. И., Быстрых Е. Е. Функциональная активность фотосинтетического аппарата при нарушении водного режима подсолнечника. — Физиология растений, 1976, т. 23, вып. 3, с. 497—501. — 3. Володарский Н. И., Быстрых Е. Е., Николаева Е. К. Об энергетической эффективности фотосинтеза у озимой пшеницы высокопродуктивных сортов. — Биол. науки, 1980, № 9, с. 84—90. — 4. Володарский Н. И., Быстрых Е. Е., Николаева Е. К. Фотохимическая активность хлоропластов высокопродуктивных сортов озимой пшеницы. — С.-х. биология, 1980, т. 15, № 3, с. 366—373. — 5. Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Особенности фотосинтетического энергообмена сортов пшеницы разной продуктивности. — М.: Изд-во МГУ, 1980, с. 5—43. — 6. Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Сравнительный анализ активности энергопреобразующих систем хлоропластов пшеницы различной продуктивности. — Биол. науки, 1980, № 1, с. 5—14. — 7. Говинджи П. Фотосинтез. — М.: Мир, 1987. — 8. Кошкин Е. И., Моторина М. В., Коршунова В. С. и др. Газо- и водообмен у разных экотипов кукурузы при постоянном и временном недостатке влаги. — Изв. ТСХА, 1987, вып. 3, с. 103—110. — 9. Кренделева Т. Е., Коршунова В. С., Рубин А. Б. Влияние антимидина на фотосинтетическое фосфорилирование в хлоропластах гороха в присутствии экзогенных кофакторов. — Вестн. МГУ, 1968, № 5, с. 59—63. — 10. Кузнецова Л. Г., Гурова Т. Ф., Биль К. Я. и др. Изменение структуры и функции фотосинтетического аппарата у онтогенезе кукурузы. — Тез. докл. Всесоюз. совещ.: Энергетика, метаболические пути и их регуляция в фотосинтезе. АН СССР, Пушкино-на-Оке, 1981, с. 31—32. — 11. Лайск А. Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений. — М.: Наука, 1977. — 12. Магомедов И. М., Тищенко Н. Н. Методика исследования главных ферментов C_4 фотосинтеза. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1978, т. 61, вып. 3, с. 105—110. — 13. Могилева Г. А., Зеленский М. И., Сахарова О. В. Особенности фотосинтетического аппарата. — Бюл. ВИР, 1979, вып. 87, с. 59—64. — 14. Мокроносов А. Т. Онтогенетические аспекты фотосинтеза. — М.: Наука, 1981. — 15. Нестерова С. М. Формирование урожая кукурузы разных лет селекции при оптимальном и недостаточном водообмене. — В сб. науч. тр.: Морфофизиологические основы устойчивости растений, 1985, с. 3—11. — 16. Осаковский В. Л., Соломанова Т. Н. Возрастные изменения функциональной активности хлоропластов у яровой пшеницы. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1980, № 10, вып. 2, с. 117—121. — 17. Рубин А. Б., Кренделева Т. Е., Венедиктов П. С. и др. Первичные процессы фотосинтеза и фотосинтетическая продуктивность. — С.-х. биология, 1984, т. 16, № 6, с. 81—92. — 18. Третьяков Н. Н., Моторина М. В., Кошкин Е. И. и др. Реакция кукурузы на действие пониженных температур в разные фазы вегетации. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 5, с. 103—110. — 19. Третьяков Н. Н., Кошкин Е. И., Нестерова С. М. Мезоструктурная организация листьев двух экотипов кукурузы при дефиците влаги. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 6, с. 94—101. — 20. Удовенко Г. В. Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1979, т. 64, вып. 3, с. 5—22. — 21. Хрянникова Т. М. Изменение фотохимической активности хлоропластов в зависимости от возраста листьев. — В кн.: Физиология ростовых процессов. М.: МОПИ им. Крупской, 1980, с. 75—79. — 22. Chen P. S., Tobiasa T. Y. — Anal. Chem. 1956, vol. 28, N 11, p. 1756—1758. — 23. Hanson A. D., Hitz W. D. — Anal. Rev. Plant Physiol., 1982, vol. 33, N 1, p. 162—208. — 24. Long S. P. — Plant, Cell a. Environment, 1983, vol. 6, N 2, p. 345—363. — 25. Dham E. A. T. — Photosynthetica, 1982, vol. 16, N 3, p. 334—342. — 26. Stamp P. — Angew. Botanik, 1981, vol. 55, N 5—6, p. 419—427.

Статья поступила 11 июля 1988 г.

SUMMARY

In two corn ecotypes the connection of photosynthetic processes with the rate of CO_2 photoassimilation and with the intensiveness of growth processes at optimum and deficient water supply was studied in the light and darkness phases. The leading role of growth in coordinated functioning of certain photosynthetic links in plants adapted to full water supply conditions on the background of altering meteorological conditions has been established. The advantage of the present-day hybrid over the old variety as to studied indications under optimum growing conditions is shown.