

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ, МИКРОБИОЛОГИЯ, БОТАНИКА

Известия ТСХА, выпуск 3, 1989 год

УДК 581.12/.13

ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ГАЗООБМЕН И СОДЕРЖАНИЕ ВОДОРАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ В ЛИСТЬЯХ КУКУРУЗЫ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОЙ ТЕМНОТЕ

Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, М. В. МОТОРИНА, Л. В. САВИЧ
(Кафедра физиологии растений)

Взаимосвязь кинетики выделения CO_2 и содержания водорастворимых углеводов в листьях кукурузы в течение 48 ч темноты изучали в фазы выметывания и молочной спелости. Кроме того, в условиях постоянных температуры и освещения (фитотрон) анализировали влияние уровня (40 и 160 Вт/м²) и продолжительности освещения на характер кинетики изучаемых показателей. Сделана попытка вычленить влияние скорости оттока и степени заполнения пула ассимилятов на характер кинетики выделения CO_2 при затемнении.

Эффективным подходом к проблеме определения суммарного дыхания у высших растений и отдельных его составляющих является изучение кинетики газообмена CO_2 в условиях темноты. Особый интерес представляет комплексное исследование кинетики дыхания и изменений содержания водорастворимых углеводов, крахмала, белков. Проведение подобных экспериментов позволяет выявить не только наличие или отсутствие связи между дыханием и изменением содержания рассматриваемых веществ, но и всесторонне оценить составляющие темнового дыхания.

Изучение кинетики дыхания у растений кукурузы в течение 1,5—2 ч темноты показало, что изменение факторов внешней среды, особенно интенсивности ФАР, мало влияет на последующие процессы превращения продуктов фотосинтеза до образования структурной биомассы [1]. При этом превращение углеводов продуктов из пула «молодых» ассимилятов [3] и составляет кинетику выделения CO_2 . На растениях огурца изучался более длительный период темноты — 16—24 ч [6]. При этом, помимо кинетики дыхания, определялось изменение содержания сахаров, крахмала, белков. Через 10—11 ч темноты у всех органов наблюдалась сильная депрессия скорости дыхания, которая коррелировала с истощением субстрата. В работе [17] время наступления периода истощения субстрата не зависело от освещения и концентрации CO_2 в течение предшествующего дня, а также ночных температур. В то же время известно, что характер кинетики дыхания зависит не только от вида растения [6], но и от органа, его функций [13, 21].

При исследовании влияния длительного затемнения на характер кинетики дыхания рядом авторов отмечалось наличие у высших растений эндогенных ритмов темнового дыхания и метаболизма углеводов [9, 14, 18]. Эндогенные изменения в темновом дыхании листьев были изучены у гороха [18], *Chenopodium rubrum* [7], *Lemna perpusilla* [11]. Однако, отмечая ритмичность при смене дня и ночи, исследователи не всегда находят ее подтверждение при длительном затемнении. Авторы [18] отмечали колебания дыхательной активности листьев в темноте, связывая их с эндогенными ритмами, тогда как на корнях подсолнечника [10] такого не наблюдалось. При выращивании же растений в условиях непрерывного освещения ритмы дыхания практически отсутствуют [1, 16].

Недостаток, а порой и противоречивость имеющихся в литературе данных вызывает необходимость проведения дополнительных экспериментов. В связи с этим нами изучался характер изменения дыхательной способности листьев кукурузы при длительном затемнении с целью установления влияния условий окружающей среды и возраста органа на кинетику дыхания и содержание водорастворимых углеводов, а также на взаимосвязь этих показателей. При изучении взаимосвязи дыхания с метаболизмом углерода необходимо учитывать, что реальную картину легче получить на закончивших рост растениях (органах) при постоянной температуре, поскольку тогда сохраняется постоянство активности структурной биомассы и соотношения между интенсивностью общего дыхания и дыхания поддержания [1].

Методика

Объектами исследования служили растения кукурузы гибрида Немо 216 МВ, которые выращивались в 6 кг сосудах в песчаной культуре на 1,5 н. питательной смеси Арнона — Хогланда. В условиях фитотрона в двух опытах изучали влияние уровня и продолжительности освещения на характер кинетики дыхания.

В первом опыте растения выращивали при освещенности 160 и 40 Вт/м², круглосуточная температура 25 °С, влажность воздуха 60—70 %, фотопериод 16 ч (с 7.00 до 23.00). В фазу выметывания свет отключался в конце фотопериода в 22.00 на 40 ч и 6 раз в ходе темнового периода измеряли темновое дыхание срезанных листьев 8-го и 9-го ярусов и корней при температуре 20 °С.

Во втором опыте освещенность составила 160 Вт/м², круглосуточная температура 20 °С, влажность воздуха 60—70 %, фотопериод 16 ч; свет отключался также в фазу выметывания на 48 ч, но в разное время суток: через 1, 7 и 13 ч после начала освещения, т. е. в 8.00, 14.00 и 20.00. Дыхание измеряли у листьев 8, 9, 10 и 11-го ярусов 10 раз за период темноты.

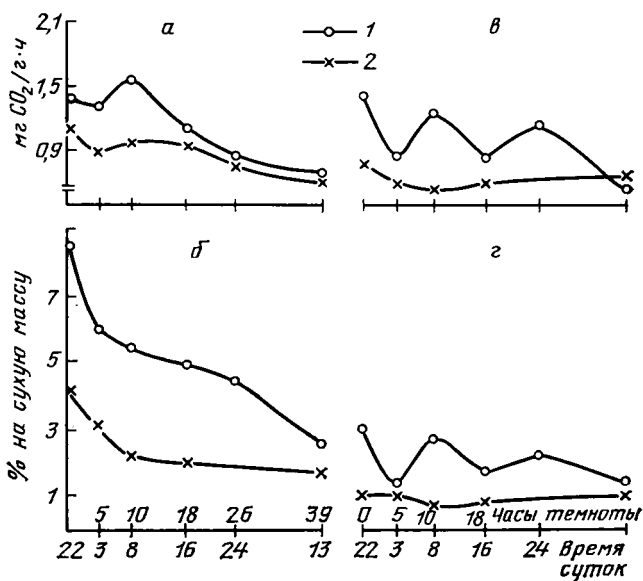
В опытах, проведенных в вегетационном домике, изучалось влияние возраста органа (фазы выметывания и молочной спелости) и предшествующих погодных условий на кинетику дыхания. Растения ставили в темноту в 20.00 и выдерживали 48 ч при температуре 18 °С. Дыхание срезанных листьев 8, 9, 10 и 11-го ярусов измеряли в 2-кратной повторности при температуре 20 °С. За период темноты с интактных растений отбирали листья для измерения дыхания 15 раз. При всех определениях отделенные листья помещали в микрокамеры и через 5—10 мин в токе воздуха измеряли концентрацию СО₂ с помощью инфракрасного газоанализатора ГИП-10 МБ-2 со шкалой 0,005 %. За величину дыхания поддержания принимали уровень дыхательных затрат на 40 или 48 ч темноты. Растительные образцы после измерения дыхания подвергали лиофильной сушке для последующего определения водорастворимых углеводов на приборе ИНФРАПИД-61. Корреляционно-регрессионный анализ показал отсутствие существенных различий в кинетике дыхания у изучаемых ярусов листьев, и поэтому в статье приведены усредненные данные для всех ярусов.

Результаты

Изучение влияния уровня предшествующего освещения на темновое дыхание листьев (рис. 1, а, б) показало, что чем выше уровень освещения, тем выше начальные величины дыхания и содержание водорастворимых углеводов. С наступлением темноты дыхание листьев и содержание в них углеводов снижаются. Однако при сохранении общей тенденции к снижению наблюдается непродолжительное достоверное повышение дыхания, совпадающее во времени с началом следующего периода освещения; оно более выражено у варианта с высокой освещенностью. Возможно, это связано с проявлением эндогенной ритмичности, отмеченной другими авторами [7, 11, 18]. Независимо от исходного освещения к 40-му часу темноты наблюдалось выравнивание величины дыхания у обоих вариантов. На основании одновременной количественной оценки регистрации СО₂, выделяемой при дыхании, и убыли субстрата, затраченного на дыхание, была сделана оценка затрат на транспорт и поддержание за первые 8 ч темноты. Затраты на транспорт включали в себя и затраты на восстановление нитратов, поскольку в опыте это дыхание не оценивалось. Однако, во-первых, можно предположить, что у адаптированных растений доля дыхания, необходимого на восстановление нитратов, будет одинаковой. Во-вторых, хотя растения и могут восстанавливать нитраты в темноте при достаточном обеспечении саха-

Рис. 1. Дыхательная способность и содержание водорастворимых углеводов в листьях и корнях при длительной темноте в зависимости от предшествующих условий выращивания.

а, в — дыхательная способность мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$; б, г — содержание водорастворимых углеводов, % на сухую массу; а, б — листья; в, г — корни; 1 — освещенность 160 Вт/м²; 2 — 40 Вт/м².



рами, этот процесс главным образом происходит в листьях многих растений на свету [5]. На растениях огурца показано [6], что в ночные часы затраты на дыхание обусловлены транспортом веществ, поддержанием структур, а так же, возможно, бесполезными тратами. С учетом этих допущений затраты на транспорт и поддержание составили: при освещенности 160 Вт/м² — соответственно 0,459 и 0,544 мг $\text{CH}_2\text{O}/\text{г}\cdot\text{ч}$, а при 40 Вт/м² — 0,271 и 0,425 мг $\text{CH}_2\text{O}/\text{г}\cdot\text{ч}$. Очевидно, при более низкой освещенности, несмотря на близкие абсолютные значения дыхания поддержания, доля этого дыхания в отношении к суммарному увеличивается: она составила соответственно 54 и 61 %.

Мы не могли оценить все статьи расхода углерода, необходимого для поддержания структурной биомассы, однако, согласно теоретическим расчетам [19], дыхание, связанное с оборотом белка, составляет 11—21 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{сут}$, а дыхание, связанное с поддержанием ионных градиентов, — 9—15 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{сут}$. В наших опытах дыхание поддержания при освещенности 160 Вт/м² равнялось 19,2, а при 40 Вт/м² — 15,0 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{сут}$.

Кукуруза не относится к культурам, активно накапливающим крахмал, и в дневные часы из ее листьев оттекает до 80 % вновь образованных фотоассимилятов. Поэтому нами было сделано допущение, что уменьшение содержания водорастворимых углеводов связано с оттоком ассимилятов в течение первых 8 ч темноты.

Как и предполагалось, листья растений, выращенных при высокой освещенности, содержат большие количества сахаров, причем отток водорастворимых углеводов у растений этого варианта идет более интенсивно. За вычетом затрат на дыхание он составил 25,5 мг $\text{CH}_2\text{O}/\text{г}\cdot\text{ч}$ в варианте 160 Вт/м² и 16,3 мг $\text{CH}_2\text{O}/\text{г}\cdot\text{ч}$ — при 40 Вт/м². Рассчитав дыхательные затраты на транспорт, приблизительно можно оценить «цену транспорта» 1 мг водорастворимых углеводов, помня при этом, что не все составляющие дыхания принимались в расчет. В этом опыте «цена транспорта» 1 мг углеводов для обоих вариантов составила соответственно 0,018 и 0,017 мг $\text{CH}_2\text{O}/\text{мг}$ CH_2O . Таким образом, несмотря на различную скорость оттока углеводов из листьев, «цена транспорта» была одинаковой. Согласно теоретическим расчетам [19], при экспорте сахаров, включающем и образование сахарозы, «цена транспорта» составляет 0,0525 мг $\text{CH}_2\text{O}/\text{мг}$ CH_2O .

В первом опыте изучались также кинетика дыхания и изменение содержания водорастворимых углеводов в корнях в течение длительного затемнения. Ранее в работе [10] на корнях подсолнечника было

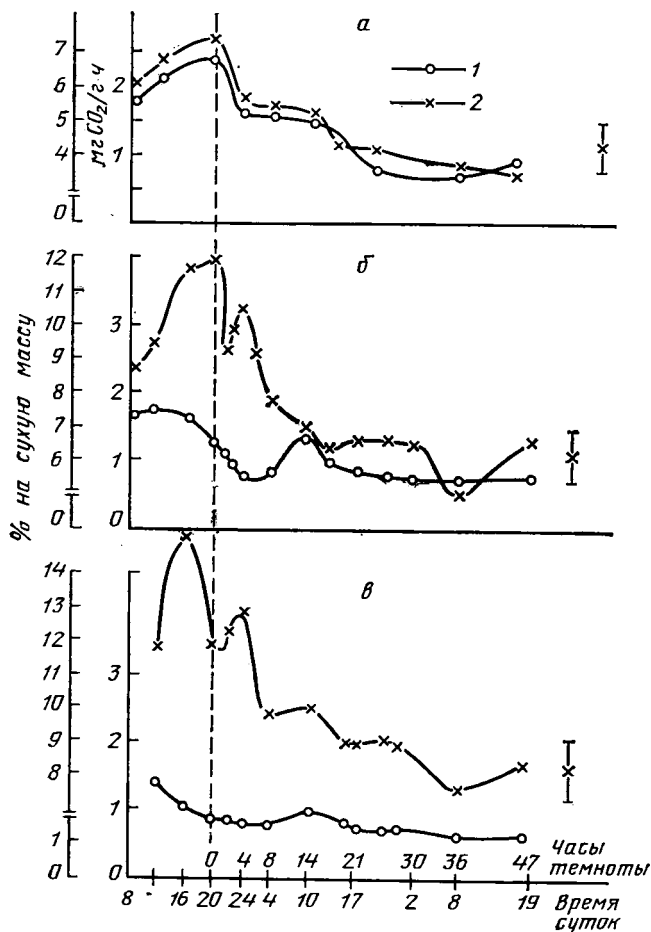


Рис. 2. Дыхательная способность и содержание водорастворимых углеводов в листьях при длительной темноте.

а и б — фаза выметывания (соответственно дождливый и ясный день); в — фаза молочной спелости (ясная погода); 1 — дыхательная способность, мг CO₂/г·ч; 2 — содержание водорастворимых углеводов, % на сухую массу.

установлено, что ритмика дыхания есть при смене дня и ночи в естественных условиях: дыхание возрастает в течение дня и падает с наступлением темноты, но она исчезает при длительном затемнении растений. Сделан вывод: ритмы дыхания корневой системы непосредственно контролируются ритмами освещения побега, которые регулируют углеводный метаболизм надземной части [10]. Результаты опыта представлены на рис. 1, в, г. При затемнении в обоих вариантах наблюдалась общая тенденция к снижению дыхания и содержания водорастворимых углеводов в корнях. При этом для корней, как и для листьев, в варианте 160 Вт/м² характерны большие абсолютные значения этих показателей, в дыхании корней отмечен подъем дыхания и содержания водорастворимых углеводов, приходящийся на бывший период освещения, что связано с проявлением эндогенной ритмичности. В варианте с низкой освещенностью такого не наблюдалось, однако в обоих вариантах установлена тесная корреляционная связь между интенсивностью дыхания и содержанием водорастворимых углеводов. Некоторое расхождение этих данных с результатами опытов на подсолнечнике [10], по-видимому, может быть частично объяснено различной способностью стебля кукурузы и подсолнечника к депонированию ассимилятов и неодинаковой доступностью ассимилятов для корней в темноте.

Результаты изучения влияния факторов внешней среды и возраста растений на кинетику дыхания в темноте представлены на рис. 2. Хорошо видно, что характер темнового дыхания листьев в течение дня (дыхание измерялось через 10 мин после выключения света 3—4 раза в день) определяется погодными условиями (рис. 2, а, б). По данным [6], это коррелирует с временным изменением содержания сахаров. Погодные условия вызывали также различия в кинетике дыхания за

темновой период. Ход дыхания, измеренного после пасмурного дня, почти полностью соответствовал данным [6], т. е. кривая, отражающая изменение дыхания при длительном затемнении, может быть разделена на три участка: А, В, С. Фаза А — первые часы после выключения света, характеризуется падением дыхания по экспоненте до некоторого постоянного уровня, после чего этот уровень удерживается в течение фазы В. Фаза С — дыхание снижается экспоненциально до нового стабильного уровня. В ясную погоду кинетика была иная как в дневное время, так и после выключения света. Дыхание уменьшалось к концу светового периода (рис. 2, б, в) и после наступления длительной темноты изменялось незначительно, хотя наблюдалась также и эндогенная ритмичность (подъем дыхания к середине следующего дня). По-видимому, в дождливую погоду в течение дня при снижении фотосинтеза и оттока ассимилятов затраты на метаболизм покрываются за счет более высокого темнового дыхания, поскольку при высоком фотосинтезе в хорошую погоду часть затрат обеспечивается за счет энергетических эквивалентов фотосинтетического происхождения [20]. Согласно [22], в хорошую погоду фотосинтез более высокий, идет активный транспорт, содержание сахаров в листе снижается, что, возможно, и приводит к несколько иному характеру кинетики темнового дыхания в течение дня.

Данные, характеризующие изменение содержания водорастворимых углеводов в листьях в темноте в зависимости от воздействия внешних и внутренних факторов, представлены на рис. 2, а, б. В фазу выметывания в дождливую погоду (рис. 2, а) в течение дня отмечалось увеличение содержания водорастворимых углеводов в листьях с 5,9 до 7,2 %; с наступлением темноты их количество резко снижалось: уже через 8 ч темноты — на 26 % к началному, что составляет около половины наблюдаемого снижения углеводов за 48 ч темноты. Динамика содержания водорастворимых углеводов в листьях в ту же фазу, но при ясной погоде (рис. 2, б), была иной: содержание углеводов в течение дня возрастало с 8,8 до 11,7 % и более быстрыми темпами, чем в дождливую погоду. Повышенное содержание углеводов сохранялось в листе и в течение 48 ч темноты. При наступлении темноты этот показатель сначала резко снижался — за 8 ч он падал на 33 % к началному, или на 58 % к снижению за 48 ч.

Таким образом, в ясную погоду после наступления темноты содержание водорастворимых углеводов в листьях снижается более быстро, чем в дождливую, как и в опытах [22] на кукурузе.

Кинетика дыхания в ясную погоду в зависимости от возраста растений представлена на рис. 2, б, в. Установлено, что в период выметывания — молочная спелость возраст не оказывает существенного влияния на характер кинетики дыхания, однако интенсивность дыхания и величина дыхания поддержания в фазу молочной спелости ниже, чем в фазу выметывания. Это соответствует общепринятым представлениям. В обе фазы развития динамика изменения содержания водорастворимых углеводов в листьях в темноте была аналогичной. Однако уровень содержания водорастворимых углеводов в листьях в фазу молочной спелости как в течение дня, так и в течение 48 ч темноты был значительно выше, чем в фазу выметывания. По-видимому, это объясняется большей функциональной активностью листьев в фазу молочной спелости, так как именно в этот период листья припочатковой зоны отличаются высокой интенсивностью фотосинтеза. Независимо от погодных условий и возраста органа можно отметить увеличение дыхания листьев в темноте, совпадающее по времени с началом и серединой следующего дня, что подтверждает предположение о наличии эндогенных ритмов дыхания.

Итак, возраст не оказал существенного влияния на характер изменения содержания водорастворимых углеводов в темноте, но привел к количественным изменениям их содержания, в то время как погодные условия повлияли как на динамику содержания углеводов, так и на их количество. Несмотря на различия в характере кинетики дыхания в

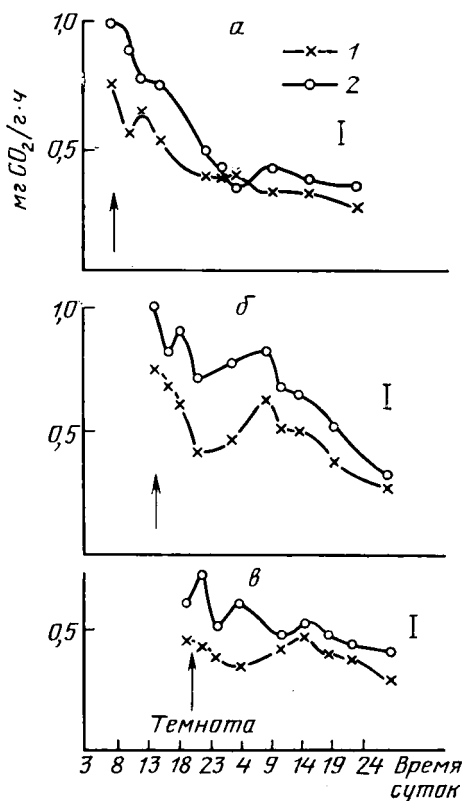


Рис. 3. Дыхательная способность листьев (мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$) при длительной темноте в зависимости от предшествующего времени освещения.

a — свет отключен в 8.00; *б* — в 14.00; *в* — в 20.00; 1 — 8-й, 2 — 11-й ярус.

фазу выметывания при разных погодных условиях, величины дыхания поддержания были близкими. Следовательно, не исключена вероятность, что при равных фазе развития и температурных условиях различия в условиях освещения не сказываются на величине дыхания поддержания. Один из методов определения дыхания поддержания основан на следующем предположении: при выдерживании целых растений в течение 48 ч в темноте при постоянной температуре рост растений прекращается [17]. Полученные нами результаты показывают, что существенных изменений в дыхании закончивших рост листьев кукурузы за период с 36 по 48 ч темноты не происходит, поэтому можно уменьшить время экспозиции.

На характер кинетики дыхания, видимо, влияет не только скорость оттока ассимилятов, но и степень заполнения пула ассимилятов. В условиях фитотрона растения выращивали в течение вегетации при постоянной высокой и низкой освещенности, т. е. они находились в состоянии адаптации к определенному уровню радиации. При этом растения каждого варианта характеризовались накоплением и транспортом строго определенного пула ассимилятов, что отражалось на количественных показателях дыхания и водорастворимых углеводов. В вегетационном опыте при изменении погодных условий менялась степень заполнения пула ассимилятов, что, возможно, оказывало влияние на характер кинетики дыхания в темноте. Для проверки этого предположения был поставлен опыт в фитотроне. Различная степень заполнения пула ассимилятов моделировалась различным временем пребывания растений на свету. На рис. 3 отчетливо видны различия в характере кинетики дыхания в зависимости от длительности освещения. Так, кинетика дыхания при включении темноты через 7 ч освещения (в 14.00) несколько сходна с той, которая наблюдалась в фазу выметывания в дождливую погоду (рис. 2, *a*), а при отключении света в 20.00 — с той, которая отмечалась после солнечного дня (рис. 2, *б*). Очевидно, при уменьшении периода освещения спад дыхания после наступления темноты бо-

лее резкий и величины дыхания больше. Так, у 11-го яруса листьев при отключении света в 8.00 дыхание за 8 и 16 ч темноты понизилось соответственно на 25 и 57 %, а при отключении света в 20.00 — на 14 и 36 %, при этом исходный уровень дыхания в первом случае составил 1,006, а во втором — лишь 0,716 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$. Расчеты показывают, что изменяется и доля дыхания поддержания в общих затратах на дыхание на момент отключения света: так, при отключении света в 8.00, 14.00 и 20.00 эта величина соответственно равнялась 34, 35 и 57 %, однако абсолютные значения дыхания поддержания практически не зависели от времени освещения и составили для 11-го яруса листьев 0,337, 0,327, 0,403, а для 8-го — 0,267, 0,289, 0,254 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$. Величина дыхания изменяется в зависимости от яруса листьев: так, 11-й ярус листьев характеризуется более высоким начальным уровнем дыхания, чем 8-й лист, что, по-видимому, объясняется большим содержанием водорастворимых углеводов. Однако характер кинетики дыхания для обоих ярусов сходный. Вероятно, каждый ярус листьев адаптировался к определенной освещенности в ценозе аналогично тому, как адаптируются растения при низкой и высокой освещенности. Таким образом, полученные данные лишний раз подтверждают, что различный уровень освещения вызывает лишь количественные изменения показателей темного дыхания.

Довольно широко распространено мнение, что интенсивность темного дыхания листьев прямо пропорциональна интенсивности фотосинтеза [2]. Вместе с тем в работе [15] отмечалась большая вариабельность этих показателей в реальных условиях выращивания растений, осложняющая выявление этой зависимости. Связь темного дыхания с фотосинтезом опосредуется уровнем неструктурных углеводов [8], который, в свою очередь, определяется как скоростью фотосинтеза, так и скоростью оттока ассимилятов из листа [12]. Наиболее четко указанная закономерность проявляется в условиях низкой освещенности [6]. Наблюдаемые нами изменения темного дыхания листьев в течение дня (рис. 2), по-видимому, в большой мере связаны с изменением содержания неструктурных углеводов, а более интенсивное дыхание листьев в дождливую погоду — с ухудшением оттока ассимилятов и недостатком энергетических эквивалентов фотосинтетического происхождения.

На тесную связь дыхательной способности листьев пшеницы с содержанием неструктурных углеводов указывалось в работе [4], однако необходимо учитывать, что линейная связь дыхания с содержанием сахаров в листьях наблюдается не всегда. Так, при значительном увеличении содержания углеводов может произойти «насыщение» дыхания [23]. В наших экспериментах при длительной темноте была установлена средняя (0,6) и сильная (0,9) корреляционная связь между изменением содержания водорастворимых углеводов и темновым дыханием, отражающая общую тенденцию к снижению изучаемых показателей за период темноты. Однако линейная положительная корреляция между количественными показателями дыхания и содержанием водорастворимых углеводов проявляется не всегда. Она не установлена для растений, выращенных в условиях вегетационного опыта, тогда как для растений, адаптированных к условиям определенной освещенности, характерным является подъем дыхания, сопровождающийся увеличением содержания углеводов.

Таким образом, интенсивность и кинетика дыхания листьев кукурузы в течение длительной темноты тесно взаимосвязаны с содержанием водорастворимых углеводов, что, в свою очередь, определяется условиями, предшествующими темноте. При затемнении независимо от продолжительности освещения, возраста органа и погодных условий, предшествующих определению, отчетливо проявляются эндогенные ритмы дыхания. Определение кинетики дыхания в константных условиях в течение 48 ч после светового периода разной интенсивности показало, что эндогенные компоненты суточного ритма изучаемого процесса

лучше проявляются при повышенном содержании растворимых углеводов в тканях растений, когда этот фактор не лимитирует интенсивность дыхания.

Характер кинетики дыхания и содержания водорастворимых углеводов в условиях длительной темноты зависит от продолжительности и не зависит от уровня освещения. В то же время при равных фазе развития и температурных условиях уровень и продолжительность освещения не сказываются на величине дыхания поддержания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мурей И. А., Величков Д. К. Скорость видимого фотосинтеза и дыхания у подсолнечника и кукурузы. — Физиол. растений, 1981, т. 28, вып. 6, с. 1109—1117. — 2. Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. — Л.: Гидрометеоиздат, 1977. — 3. Филиппова Л. А., Вознесенский В. А., Богаткина В. Ф. — Использование в дыхании продуктов фотосинтеза. — Физиол. растений, 1964, т. 11, вып. 1, с. 43. — 4. Azcon-Biete J., Osmond B. C. — Plant Physiol., 1983, vol. 71, p. 574—581. — 5. Bevers L., Hageman R. H. — Plant Physiol., 1969, vol. 20, p. 495—522. — 6. Challa H. — Agric. Res. Rep. 861, Centre for Agrobiological Research, Wageningen, 1976. — 7. Chia-Looi A. S., Cumming B. — Can J. Bot., 1972, vol. 50, p. 2219—2226. — 8. Cunningham G. H., Syvertsen J. P. — Photosynthetic, 1977, vol. 11, p. 291—295. — 9. Fondy B. R., Geiger D. R. — Plant Physiol., 1982, vol. 70, p. 671—676. — 10. Frossard J. S. — Physiol. Vég., 1985, vol. 23, N 2, p. 163—173. — 11. Hillman W. S. — Plant Physiol., 1972, vol. 49, p. 907—911. — 12. Ho L. C. — J. Exp. Bot., 1976, vol. 27, p. 87—97. — 13. Jones R. J., Nelson C. J. — Crop. Sci., 1979, vol. 19, p. 367—372. — 14. Kerr P. S., Rufty T. W., Huber S. C. — Plant Physiol., 1985, vol. 77, p. 275—280. — 15. Marchall B., Sedgley R. H., Biscoe P. V. — Austral. J. Agr. Res., 1980, vol. 31, N 5, p. 857—871. — 16. Marks T. K. — Ann. Bot., 1978, vol. 42, N 177, p. 165. — 17. McCree K. J. — Crop. Sci., 1974, vol. 14, N 4, p. 509. — 18. Pallas J. E., Samish J. B., Willmer C. M. — Plant Physiol., 1974, vol. 53, p. 907—911. — 19. Penning de Vries F. W. T. — Ann. Bot., 1975, vol. 39, p. 77—92. — 20. Raven J. A. — Ann. Bot., 1976, vol. 40, p. 587—602. — 21. Robson M. J., Parsons A. J. — Ann. Bot., 1981, vol. 48, p. 727—731. — 22. Tanaka A., Yamaguchi Y. — J. Facul. Agr., Hokkaido Univ., Sapporo, 1972, vol. 57, pt. 1, p. 72—128. — 23. Yemm E. W. — In: Plant physiology / Ed. F. C. Steward. N.-Y., Academic Press, 1965, p. 231—310.

Статья поступила 30 октября 1988 г.

SUMMARY

Interconnection between kinetics of CO₂ release and of the amount of water-soluble carbohydrates in corn leaves during 48h of darkness was studied in heading and milk stages. Besides, the effect of light rate (40 and 160 watte/m²) and duration on the nature of kinetics of the characters studied was analyzed under stable temperature and light (phytotron). An attempt has been made to isolate the effect of the outflow speed and the extent of filling the pool of assimilates on the nature of CO₂ release kinetics in darkness.