

УДК 633.15:58.036

## РЕАКЦИЯ КУКУРУЗЫ НА ДЕЙСТВИЕ ПОНИЖЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР В РАЗНЫЕ ФАЗЫ ВЕГЕТАЦИИ

Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, М. В. МОТОРИНА, Е. И. КОШКИН, Е. Ф. БИЗЯЕВ

(Кафедра физиологии растений)

Кукуруза относится к группе малоустойчивых к холоду растений. Низкие положительные температуры в пределах 5—10 °С, действуя на целое растение, вызывают комплекс изменений на всех уровнях организации растительного организма [9, 13]. Отмечено, что даже непродолжительное воздействие достаточно высоких температур (10—15 °) приводит к существенному снижению фотосинтеза кукурузы [13, 14] из-за низкой устойчивости хлоропластов [23], нарушения их ультраструктуры [24], снижения содержания пигментов и активности ферментов, связанных с фотосинтезом [22]. Показано, что существенное значение при этом имеют условия выращивания. Так, чем выше освещенность при охлаждении растений, тем сильнее подавляется фотосинтез [17].

Значительную роль в реакциях приспособления к неблагоприятным температурам могут играть траты на дыхание различных гетеротрофных органов, в частности стебля, на который приходится до 70 % массы надземной части кукурузы, и на дыхание корней.

Устойчивость растений в целом определяется, по-видимому, реакцией отдельных органов на действие неблагоприятного фактора. Например, установлено, что каждой ткани в каждый конкретный период соответствует своя индивидуальная кривая температурной зависимости дыхания [6].

Имеются данные об изменении дыхания и фотосинтеза, а также их соотношения при постепенном снижении температуры у целого растения [2]. Однако нами не обнаружено сведений о газообмене отдельных органов (корня, стебля, листьев) кукурузы, полученных одновременно на одном растении с

параллельной регистрацией скорости роста листовой пластинки.

В связи с этим целью настоящей работы — оценка устойчивости различных генотипов кукурузы, различающихся по продуктивности, к действию низких положительных температур в разные фазы вегетации на основании измерений роста и временного хода интенсивности фотосинтеза и дыхания различных органов.

### Объект и методика исследований

Объектом исследований служила кукуруза двух генотипов, относящихся к группе скороспелых: Воронежская 76 — относительно низкопродуктивный отечественный сорт старой селекции (контроль) — и КВС-701 — высокопродуктивный интенсивный гибрид современной селекции (ФРГ).

Растения выращивали в лаборатории искусственного климата ТСХА под лампами ДРЛФ-400 в песчаной культуре на питательной смеси Кюппа. Температура во время выращивания 25 ° днем и 20 ° ночью, влажность субстрата 70—80 % НВ, мощность лучистого потока ФАР 40 Вт/м<sup>2</sup>.

В фазы 6, 9 и 12 листьев часть растений каждого генотипа помещали в климатическую камеру КТЛК-1250 с регулируемыми параметрами (температура, влажность воздуха, воздухообмен). В течение первых 24 ч в ней поддерживался такой же режим, что и при выращивании. Затем начиная с 12 ч следующего дня температуру снижали с 25 до 5 ° со скоростью 2 ° в 1 ч. Только в одном опыте в фазу 6 листьев температуру воздуха сначала снизили до 10 °, а на 3-и сутки — до 5 °.

Растения в камере выдерживали при нормальном чередовании светотемновых циклов (16:8), причем день — с 6 до 22 ч. На 5-е сутки начиная с 12 ч дня температуру повышали до исходного уровня также со скоростью  $2^{\circ}$  в 1 ч.

С момента помещения растений в камеру непрерывно в течение 5 сут регистрировали интенсивность фотосинтеза и (или) дыхания отдельных органов на инфракрасном газоанализаторе ГИП 10-МБ 2А. Интенсивность газообмена измеряли в камере-прищепке на средней части листовой пластинки третьего сверху листа (зрелый — в фазе 6 листьев, незавершивший рост — в фазы 9 и 12 листьев). Одновременно определяли температуру листа микротермометром типа МТ-54 конструкции АФИ и температуру субстрата. Фотосинтез (дыхание) стебля измеряли с помощью специальных прозрачных камер, надеваемых на стебель. На свету у стеблей преобладало дыхание, поэтому интенсивность фотосинтеза вычисляли по разности дыхания в темноте и на свету. Дыхание корней интактных растений измеряли в токе воздуха по методу, описанному ранее<sup>1</sup> [11]. Рост листовой пластинки в длину регистрировали ауксанографом. Содержание хлорофилла *a* и *b* в листьях опреде-

ляли до начала опыта, в конце периода охлаждения и после повышения температуры до  $25^{\circ}$  в ацетоновой вытяжке на спектрофотометре «Спекол».

При расчете коэффициента дыхания поддержания исходили из того, что рост органов кукурузы полностью прекращается при  $5^{\circ}$  [6, 19], и соответствующее этой температуре дыхание принимали за дыхание поддержания. Этапы органогенеза определяли по методу, предложенному Ф. М. Куперман [5].

### Результаты и их обсуждение

Общий характер изучаемых ответных реакций качественно одинаков у обоих генотипов: хорошо выражено уменьшение интенсивности фотосинтеза и дыхания (рис. 1 и 2) при снижении температуры воздуха, усиливающееся по мере увеличения продолжительности низкотемпературного воздействия. Однако можно отметить количественные различия, обусловленные генотипическими особенностями и спецификой отдельных органов.

В фазу 6 листьев (IV этап органогенеза метелки, в ходе которого определяется возможное число колосков, и I—II этапы органогенеза початка) снижение температуры воздуха вначале вызвало незначительные колебания фотосинтеза и только по истечении 2—2,5 ч при температуре воздуха около  $20^{\circ}$  отмечалось достаточно быстрое повыше-

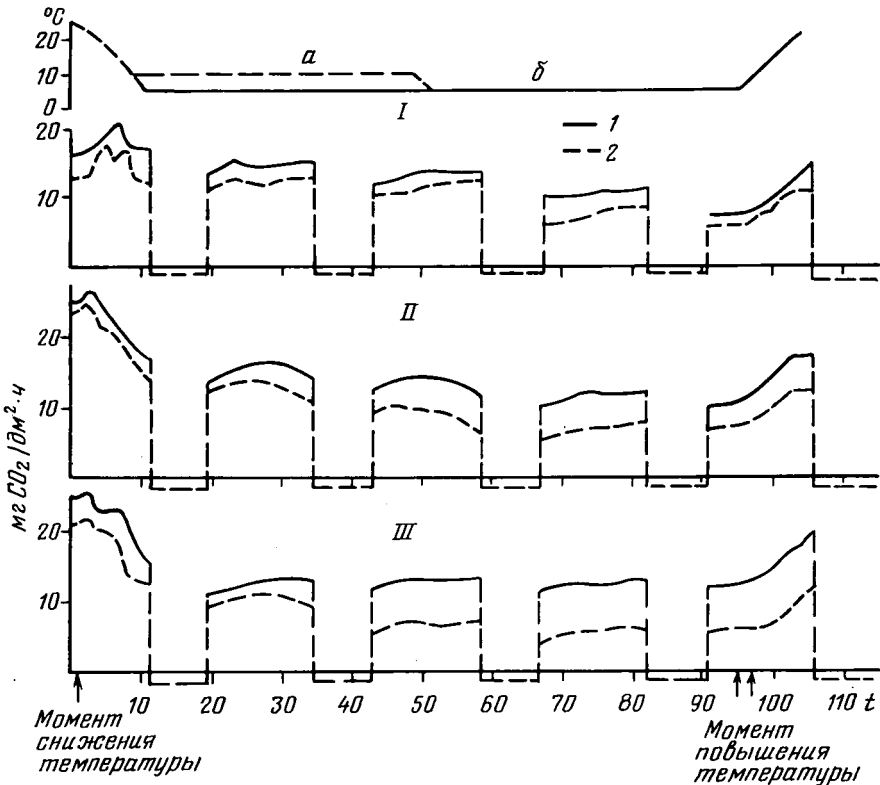


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза у кукурузы Воронежской 76 (1) и КВС-701 (2) при действии низкой положительной температуры в фазы 6 (I), 9 (II) и 12 (III) листьев.

*a* — температура воздуха в фазу 6 листьев; *b* — температура воздуха в фазы 9 и 12 листьев. Одной стрелкой указан момент снижения температуры, двумя — момент ее повышения.

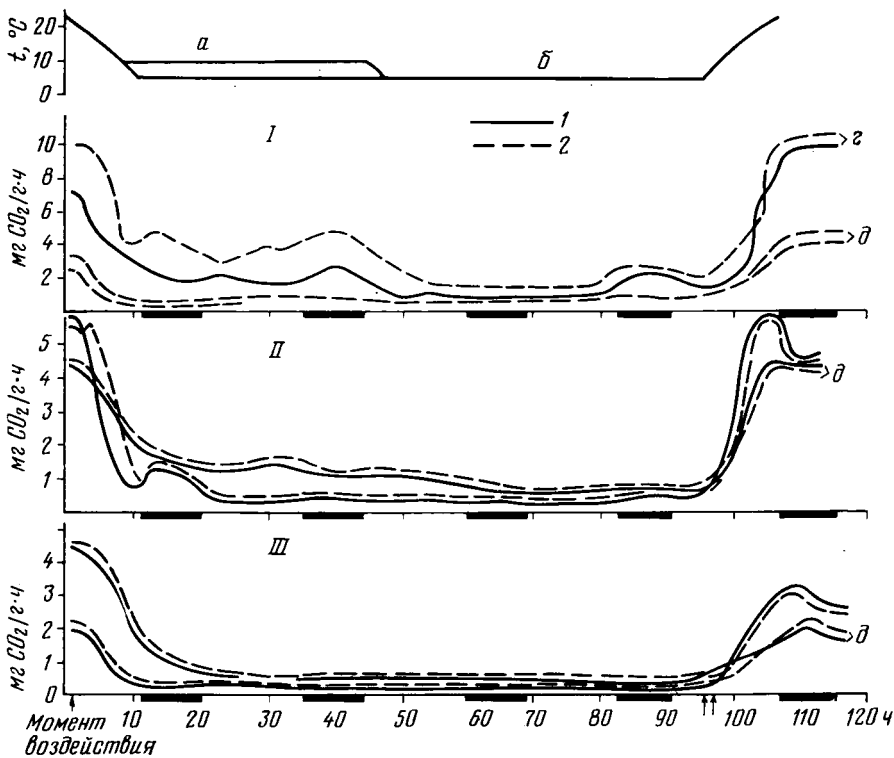


Рис. 2. Интенсивность дыхания стеблей (z) и корней (d) кукурузы Воронежской 76 (1) и КВС-701 (2).

ние интенсивности фотосинтеза (рис. 1, I) Максимум его активации наступил у гибрида раньше, чем у сорта, и составил соответственно 37 и 20 % к исходному. После фазы активации, длившейся около 4 ч, при достижении температуры воздуха  $10^{\circ}$  (через 7,5 ч после начала снижения температуры) интенсивность фотосинтеза у обоих генотипов снизилась до исходного значения (12 и 15  $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$  у гибрида и сорта соответственно) и сохранялась на этом уровне до выключения света. Следует отметить, что температура листа на свету оставалась более высокой, чем температура воздуха, и при достижении нижней температурной границы ( $+10^{\circ}$ ) разница составила  $3,0-3,2^{\circ}$ . Последнее неоднократно отмечалось ранее [3, 4]. При выключении света температуры листа и воздуха выравнивались.

Известно, что для реакции растений на внезапное воздействие характерно быстрое и резкое отклонение многих параметров от исходных значений с последующим возвращением к норме [1]. Между скоростью и амплитудой ответной реакции, с одной стороны, и напряженностью стресса, либо уровнем устойчивости, с другой, наблюдается некоторая корреляция. В физиологическом отношении эти изменения не носят характера повреждений метаболических функций, а являются лишь сигналом для организма об изменении условий среды [13].

В условиях данного опыта при относительно низких темпах падения температуры ( $2^{\circ}$  в 1 ч), что может иметь место и в природных условиях, поздно наступавшая и

длительная активация фотосинтеза объясняется, по-видимому, тем, что в исходном состоянии при температуре  $25^{\circ}$  существует несоответствие между относительно высокой температурой и сравнительно низким уровнем освещенности. В этом случае температурный оптимум фотосинтеза, очевидно, ниже температуры выращивания. Сдвиг оптимума фотосинтеза в сторону более низких температур при выращивании растений в условиях пониженной освещенности отмечен у огурца [7], березы [16] и других растений. В нашем опыте при понижении температуры от исходного уровня  $25^{\circ}$  до какого-то оптимального (около  $15^{\circ}$ ) интенсивность фотосинтеза возрастала и снижение ее наступало лишь при дальнейшем падении температуры. Это связано с тем, что при температуре выше  $13^{\circ}$  интенсивность фотосинтеза зависит не от температуры, а главным образом от освещенности. При температуре ниже  $13^{\circ}$  ограничивающая роль переходит к темновой фазе фотосинтеза, за счет чего и появляется температурная чувствительность [8].

По нашим данным,  $Q_{10}$  в области  $23-13^{\circ}$  в фазу 6 листьев у гибрида и сорта оказался соответственно равным 1,3 и 1,1. Это может свидетельствовать о лимитировании фотосинтеза на уровне световой фазы. Низкие значения  $Q_{10}$  световой фазы фотосинтеза (около 1,0) получены и ранее [20]. Кроме того, в целом ряде исследований установлено, что в благоприятных условиях интенсивность процессов в растениях значительно ниже потенциально возможной. При неблагоприятных условиях потенциальные возможности используются полнее. При-

Фотосинтез (мг  $\text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ) стебля у КВС-701 (в числителе) и Воронежской 76 (в знаменателе)

Фаза	Температура воздуха, °С				
	25	20	15	10	5
6 листьев	3,20	—	1,10	1,55	1,37
	3,80	2,80	—	2,15	1,05
9 листьев	0,98	1,13	—	0,53	0,42
	1,35	1,66*	0,41**	0,35***	0,43
12 листьев	3,37	—	—	0,32	0,21
	0,55	—	—	0,41	0,10

\* — измерение сделано при 22°; \*\* — при 16°; \*\*\* — при 13°.

мер тому — сохранение скорости истинного фотосинтеза у пшеницы при засолении почти на нормальном уровне [13].

Интенсивность фотосинтеза стебля, точнее стебля с обертками влагалищ листьев, составила при температуре 25° около 3 мг  $\text{CO}_2$  на 1 г сухой массы (табл. 1). В связи с методическими трудностями (на свету у стеблей преобладает дыхание и фотосинтез определяли разностным методом) количество данных ограничено. Можно отметить, что фотосинтез стебля при снижении температуры до 10° подавляется значительно сильнее, чем фотосинтез листьев, и составляет примерно половину исходного.

Дыхание отдельных органов кукурузы находилось в более тесной связи с температурой. Так, интенсивность дыхания стеблей (измеренная на свету в дневное время и в темноте — в ночное) уменьшалась при снижении температуры и составила у сорта и гибрида при 10° соответственно 48 и 44 % первоначального уровня (рис. 2, 1). Снижение температуры почвы, а следовательно и корней, шло почти параллельно уменьшению температуры воздуха с опозданием на 1,5—2 ч. Дыхание корней снижалось быстрее, чем стеблей на свету, и к моменту достижения 10° оно было равно 23 и 17 % исходного уровня у сорта и гибрида. Более быстрое снижение дыхания у гибрида может свидетельствовать о большей чувствительности как его стеблей, так и корней к действию низкой положительной температуры. Одной из возможных причин снижения дыхания этих органов является торможение оттока к ним ассимилятов из листьев.

В целом сорт отличался меньшей интенсивностью дыхания стеблей и корней. Есть

мнение [10], что более устойчивые сорта характеризуются пониженным дыханием.

По значению температурного коэффициента дыхания (табл. 2) можно вычленил различные зоны чувствительности. Так, зависимость дыхания стебля во все изученные фазы вегетации сильнее выражена в области низких температур: у сорта  $Q_{25-15}$  колеблется около 2,0, а  $Q_{15-5}$  возрастает до 3,3—3,9, т. е. в 1,5—2 раза; у гибрида  $Q_{25-15}$  колеблется от 1,3 до 2,0, а  $Q_{15-5}$  — от 3,1 до 3,4. У корней молодых растений (фаза 6 листьев) больше чувствительность к снижению температуры в зоне более высоких температур  $Q_{25-15}$  равен 2,4 у сорта и 3,2 у гибрида), а у более взрослых растений на фоне общего снижения дыхания в обеих температурных зонах значение коэффициента уменьшается (табл. 2).

Поскольку в фазу 6 листьев к концу вторых суток опыта при температуре 10° фотосинтез оставался практически на исходном уровне и мало различался у обоих генотипов, на третьи сутки ее снизили до 5°, а температура листьев при этом снизилась до 8—8,2°. Фотосинтез у гибрида уже с момента включения света был почти в 3 раза ниже, чем у сорта, но, несмотря на снижение температуры до 5°, к концу дня несколько увеличился и был в 2 раза ниже, чем у сорта, у которого этот показатель при снижении температуры с 10 до 5° не изменился. В результате различия, незначительные в области 25—10°, при 5° увеличились. Однако в последующий период низкотемпературного воздействия различие между генотипами практически нивелировалось. Это произошло за счет постепенного снижения интенсивности фотосинтеза у сор-

Т а б л и ц а 2

Температурный коэффициент дыхания органов кукурузы КВС-701 (в числителе) и Воронежской 76 (в знаменателе)

Орган растения	6 листьев		9 листьев		12 листьев	
	25—15	15—5	25—15	15—5	25—15	15—5
Стебель	1,33	3,45	1,30	3,44	2,00	3,05
	1,94	3,57	2,10	3,26	1,92	3,90
Корни	3,21	1,42	1,30	1,53	1,16	1,89
	2,37	1,32	1,20	1,62	1,30	1,71

та, тогда как у гибрида дальнейшего снижения не наблюдалось.

Таким образом, фотосинтетический аппарат гибрида реагирует на снижение температуры более быстрой активацией фотосинтеза вначале и более резким падением фотосинтеза при температурах биологического минимума.

Имеются данные, что по мере увеличения напряженности стрессового фактора колебания функций возрастают тем сильнее, чем менее устойчиво растение [13]. Кроме того, интересно отметить, что в первый день действия низкой температуры (5°) фотосинтез у сорта был практически таким же, как при температуре 10°; снижение его началось лишь при более продолжительном действии низкой температуры. Отсюда следует, что устойчивость растений — потенциальный признак, который в оптимальных условиях не проявляется, а реализуется при воздействии экстремального фактора достаточной напряженности. При постепенном нарастании силы стресса происходят адаптационные перестройки метаболизма, как бы «закаливание», и значительное по силе воздействие организм воспринимает уже в реализованном состоянии адаптации.

Холодовое закаливание вегетирующей кукурузы изучено недостаточно. Полученные в нашем опыте данные показывают, что как адаптация к низким температурам, так и закаливание кукурузы возможны, особенно у сорта. Работами ряда исследователей установлено, что различия между сортами по уровню устойчивости генетически обусловлены и сохраняются в ряде поколений [15]. В частности, кремнистая кукуруза, к которой относится сорт Воронежская 76, более холодостойка, чем зубовидная, к которой относится гибрид КВС-701.

Представляет интерес дневной ход фотосинтеза при температуре 5°, прежде всего короткая лаг-фаза (несколько минут) в поглощении CO<sub>2</sub> при переходе от темноты к свету. Длительность этой фазы у кукурузы при аналогичной температуре, но высокой освещенности может достигать 30 мин [17]. Более короткая лаг-фаза в нашем опыте при низкой освещенности может свидетельствовать об отсутствии существенных повреждений фотосинтетического аппарата, а увеличение фотосинтеза к середине или к концу светового периода — о репаратурных процессах в хлоропластах на свету [11]. Известно также, что транспорт ассимилятов в условиях охлаждения довольно быстро восстанавливается [17].

Важное место в механизме, определяющем устойчивость растений, занимает обеспеченность тканей различных органов энергией, возникающей в процессе дыхания. Нами предпринята попытка оценить вклад дыхания поддержания и дыхания на рост в суммарное дыхание отдельных органов. Как известно, первая компонента связана с энергетическими затратами на поддержание статус-кво клетки и зависит от целого ряда факторов, в том числе от температуры. Дыхание на рост связано с синтезом структурной биомассы и при постоянстве ее состава не зависит от фазы развития и факторов внешней среды.

Для оценки устойчивости особенно важно знать расход энергии на дыхание поддержания. Если принять дыхание органов при 5° полностью состоящим из дыхания на под-

держание [6, 19] (табл. 3), а Q<sub>10</sub> этого процесса равным 2,0 [21], то доля дыхания поддержания в суммарном дыхании у стебля сорта при температуре 25° составит 66%, у гибрида — 59%. Эти значения, возможно, несколько завышены из-за большой энергоемкости процесса транспорта ассимилятов по стеблю, затраты на который относятся к дыханию поддержания [11]. При снижении температуры доля дыхания на поддержание уменьшалась и при 15° составляла соответственно у сорта и гибрида 60 и 45%, при 10° — около 50% у обоих генотипов, т. е. у гибрида несколько повышалась. Дыхание корней при снижении температуры до 10° в обоих случаях быстро достигало самого низкого уровня и оставалось таким при 5°, т. е. у корней уже при 10° ростовая компонента дыхания отсутствует. Эти данные свидетельствуют о высокой энергетической плате за устойчивость растений к низким положительным температурам и о больших затратах на дыхание поддержания у сорта, который оплачивает таким образом свою устойчивость.

Т а б л и ц а 3

Дыхание поддержания (г/г·сут) органов кукурузы КВС-701 (в числителе) и Воронежская 76 (в знаменателе) при 5°

Органы растения	6 листьев	9 листьев	12 листьев
Стебель	$\frac{0,030}{0,028}$	$\frac{0,009}{0,014}$	$\frac{0,006}{0,055}$
Корни	$\frac{0,008}{0,012}$	$\frac{0,029}{0,038}$	$\frac{0,009}{0,009}$

На пятые сутки опыта при повышении температуры усиление поглощения CO<sub>2</sub> шло параллельно подъему температуры: у сорта интенсивность фотосинтеза почти вышла на исходный уровень (93,5%) одновременно с подъемом температуры до 25°; фотосинтез у гибрида восстанавливался с той же скоростью при повышении температуры до 15°, а затем несколько замедлялся и к моменту подъема до 25° он был на 10—15% ниже исходного. Q<sub>5-15</sub> составил 1,3 и 1,6 соответственно у сорта и гибрида, т. е. был несколько меньше, чем в ходе снижения температуры, где Q<sub>15-5</sub> равнялся 1,9 и 2,0. При дальнейшем повышении температуры Q<sub>10</sub> у сорта составил 1,5, у гибрида — 1,1.

Быстрое восстановление фотосинтеза и содержания хлорофилла (табл. 4) у сорта свидетельствует о том, что при данном уровне освещенности (40 Вт/м<sup>2</sup>) воздействие температурой 5° в течение двух суток не вызвало существенных нарушений фотосинтетического аппарата. Отсутствие таких нарушений у кукурузы при освещенности менее 0,6 ммоль·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> и температуре 10° наблюдали и другие исследователи [19]. Меньшая устойчивость гибрида к низкой температуре подтверждается замедленным восстановлением как фотосинтеза, так и содержания хлорофилла в листе.

Дыхание органов при возрастании температуры восстанавливалось до исходного уровня раньше, чем фотосинтез, причем его повышение начиналось сначала у стеблей,

Содержание хлорофилла (мг/г сырой массы) в листьях кукурузы КВС-701 (в числителе) и Воронежской 76 (в знаменателе)

t воздуха	6 листьев		9 листьев		12 листьев	
	хлорофилл					
	a	b	a	b	a	b
25	2,03	0,91	1,63	0,83	1,21	0,68
	1,91	0,92	1,36	0,63	2,22	1,01
5	2,02	0,58	1,15	0,58	0,97	0,44
	1,88	0,49	0,90	0,43	1,41	0,65
25	1,76	0,78	1,03	0,49	1,18	0,51
	2,24	0,62	1,56	0,72	2,31	1,09

затем у корней (последнее, возможно, связано с запаздыванием роста температуры в корневой зоне). Восстановление исходного уровня дыхания отмечено уже при 20°. К моменту достижения 25° дыхание стеблей оказалось на 30 % выше исходного у сорта и примерно на 7 % — у гибрида, т. е. активация дыхания после периода пониженной температуры тем больше, чем интенсивнее фотосинтез в предшествующий период.

Анализируя результаты измерений газообмена в фазы 9 и 12 листьев (V—VI этапы развития метелки и IV — початка в фазу 9 листьев; VII—VIII этапы развития метелки и V—VI — початка в фазу 12 листьев, характеризующиеся быстрым развитием спорогенной ткани), необходимо отметить более высокую по сравнению с фазой 6 листьев (примерно в 1,5—2 раза) исходную интенсивность фотосинтеза листьев у обоих генотипов (рис. 1, II и III). Это можно объяснить тем, что в указанные фазы листья, на которых вели измерения, были возрастно моложе и вообще по своему расположению на стебле функционально активнее, чем закончивший рост 3-й лист в фазу 6 листьев.

Интенсивность фотосинтеза стебля (табл. 3) с возрастом заметно падала. Дыхание стебля (рис. 2) незначительно уменьшилось в фазу 9 листьев и существенно — в фазу 12 листьев, что связано с уменьшением доли влагалища при удлинении междоузлий стебля и, возможно, с уменьшением транспортной и возрастанием депонирующей роли стебля. Об этом же свидетельствует постепенное снижение коэффициента дыхания поддержания стебля по мере его старения (табл. 3).

Действие понижения температуры на газообмен в более поздние фазы вегетации было сходным с тем, что наблюдалось в фазу 6 листьев, но активация фотосинтеза наблюдалась раньше, была слабее и проходила быстрее, а степень подавления фотосинтеза по отношению к исходному уровню увеличивалась по мере увеличения продолжительности воздействия и на пятые сутки после снижения температуры до 5° составила в фазу 9 листьев соответственно у сорта и гибрида 54 и 74 %, в фазу 12 листьев — 50 и 72 %. Результатом более продолжительного низкотемпературного воздействия в указанные фазы явилось и более медленное и неполное восстановление фотосинтеза после подъема температуры до 25°: в фазу 9 листьев — на 73 и 51 %, в фазу

12 листьев — на 76 и 57 % у сорта и гибрида.

Таким образом, и в более поздние фазы вегетации более устойчивым оказался сорт. Возможной причиной большего подавления фотосинтеза в это время по сравнению с предшествующим сроком может быть не только большая продолжительность выживания при температуре 5°, но и то, что листья в данные фазы были более молодыми, не завершившими рост, с более высокой интенсивностью фотосинтеза. Из-за подавления роста и снижения затрат на рост возможно метаболическое ингибирование фотосинтеза у молодых листьев. Нужно иметь в виду, что в фазу 9 листьев начинается и в последующем продолжается интенсивное формирование спорогенной ткани, что также может оказать существенное влияние на уровень фотосинтетической функции и ее чувствительность [5].

Известно, что продолжительность репарации определяется напряженностью и длительностью температурного воздействия и обычно равна нескольким суткам [13]. В условиях нашего опыта, как упоминалось ранее, непосредственно после подъема температуры до 25° наблюдалось лишь частичное, хотя и довольно быстрое, особенно у сорта, восстановление фотосинтеза. Это свидетельствует об отсутствии серьезных поврежденных структур у изучаемых генотипов и более высокой репараторной способности фотосинтетического аппарата у сорта. Последнее подтверждается и динамикой содержания хлорофилла в листьях (табл. 4).

В более поздние фазы, как и в фазу 6 листьев, содержание хлорофилла уменьшалось в результате низкотемпературного воздействия, но более заметно из-за большей его продолжительности. Уменьшение содержания хлорофилла к концу воздействия низкой температурой, очевидно, объясняется деструкцией пигментов [22], а также подавлением скорости их синтеза. Есть данные [18], что минимальная температура синтеза молекул хлорофилла в листьях кукурузы равна 13,5°. После повышения температуры до 25° содержание хлорофилла увеличивалось до исходного уровня у сорта и не достигало его у гибрида во все изученные фазы вегетации.

Как видно из рис. 3, рост самого верхнего листа кукурузы, зарегистрированный в фазу 9 листьев, в большей мере реагирует на температуру, чем фотосинтез и дыхание. Снижение скорости линейного роста листо-

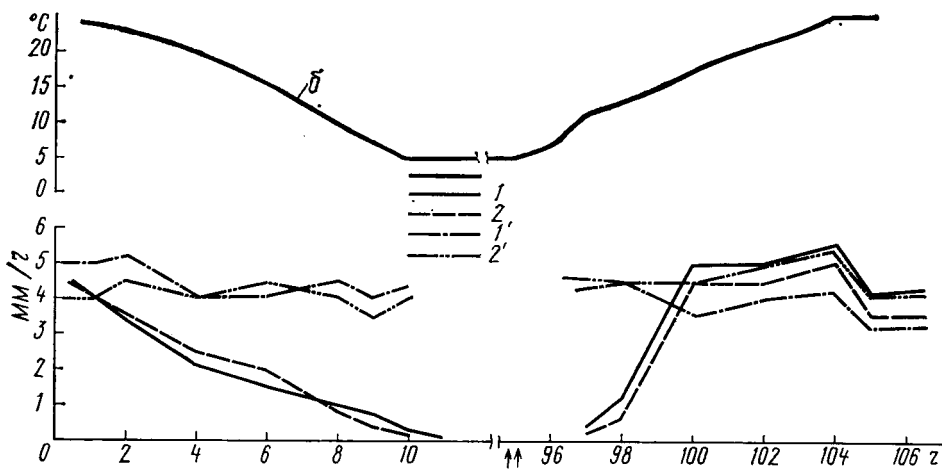


Рис. 3. Линейный рост кукурузы Воронежской 76 (1 и 1' — соответственно опыт и контроль) и КВС-701 (2 и 2') при действии низкой положительной температуры (фаза 9 листьев).  
б — температура воздуха.

вой пластинки шло параллельно снижению температуры воздуха, и при температуре 5° он практически прекратился, что согласуется с данными [6, 19]. Существенных различий в ростовой реакции между изучаемыми генотипами не обнаружено. Однако у сорта при снижении температуры до 12° интенсивность роста была ниже, а при дальнейшем ее снижении — несколько выше, чем у гибрида. Скорость роста контрольных растений была примерно одинаковой. При повышении температуры воздуха восстановление ростовой функции сначала запаздывало, а затем его темпы были выше темпов подъема температуры. При достижении 17—18° скорость роста вышла на исходный уровень, а при дальнейшем подъеме температуры у растений сорта она еще более увеличивалась. Подобный ускоренный рост после действия низких положительных температур отмечался и раньше [22]. Возможно, он объясняется накоплением значительного количества ассимилятов в листе, не использованных в синтетических процессах в результате их подавления при температуре 5°.

В ходе повышения температуры листовые пластинки у сорта росли интенсивнее, чем у гибрида. Преимущество сорта сохранялось и при достижении исходного уровня температуры (25°). Скорость роста параллельных контрольных растений сорта к этому времени была значительно ниже, чем у опытных растений.

Таким образом, практически по всем изучаемым параметрам сорт Воронежская 76 оказался относительно более устойчивым к действию низких положительных температур. Разная устойчивость генотипов к изучаемому фактору связана с условиями их формирования и селекции в различных эколого-географических районах (в данном случае — Центрально-Черноземный район РСФСР и ФРГ). У сорта воздействие температурой 5° укладывается в пределы зоны адаптации, у гибрида — выходит за грани-

цы нормы реакции и вызывает более значительные отклонения разных звеньев метаболизма, определяющие возможные отрицательные последствия. Однако данный вывод требует экспериментальной проверки — отраживания растений после низкотемпературного воздействия в разные фазы. Дело в том, что гибрид как генотип интенсивного направления способен более эффективно использовать благоприятные условия среды в последующий период вегетации. Об этом свидетельствуют данные полевого опыта в вегетационный период 1982 г. Холодная весна с избыточным выпадением осадков и низкими температурами до середины июня обусловила значительное замедление роста, развития, а также выпадение растений кукурузы, особенно гибрида, но последний в конечном счете не уступал по продуктивности сорту.

### Выводы

1. Фотосинтетический аппарат кукурузы в условиях слабой освещенности отличается достаточно высокой устойчивостью к действию низкой положительной температуры 5°.

2. Отмечены генотипические различия по холодостойкости. Большая устойчивость при охлаждении в разные фазы вегетации свойственна сорту старой селекции Воронежская 76 (меньшее подавление фотосинтеза при 3—5-суточном воздействии температурой 5° и более быстрое восстановление содержания пигментов и интенсивности фотосинтеза при возврате к 25°).

3. При понижении температуры быстрее всего подавляется рост листовой пластинки, затем дыхание и в последнюю очередь фотосинтез. Восстановление после временного охлаждения идет в том же порядке: за первые сутки полностью восстанавливается рост и дыхание и на 50—70% фотосинтез.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Беликов П. С., Моторина М. В. Зависимость фотосинтеза от внутренних и

внешних условий. — Докл. ТСХА, 1968, вып. 139, с. 273—285. — 2. Головки Т. К.

Количественное соотношение фотосинтеза и дыхания у травянистых растений. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 779—788. — 3. Гуляев Б. И., Чернышенко Т. И. Температурные зависимости газообмена и функции фотосинтеза листа. — В кн.: Газометрическое исследование фотосинтеза и дыхания растений. Тарту, 1976, с. 41—42. — 4. Джеймс В. Дыхание растений. М.: ИЛ, 1956, с. 225. — 5. Куперман Ф. М., Лучшев А. А., Шулгин А. М. Некоторые закономерности развития и роста кукурузы в новых районах ее возделывания. М.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 15—38. — 6. Куперман И. А., Хитрово Е. В. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск: Наука, 1977. — 7. Курец В. К., Марковская Е. Ф., Таланов А. В., Попов Э. Г. Зависимость CO<sub>2</sub>-газообмена интактного растения огурца от света и температуры воздуха на ранних этапах развития. — В сб.: Тез. докл. Всесоюз. конф. Проблемы фотосинтеза растений и повышение урожайности. 1984, Львов. — 8. Лайск А. Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C<sub>3</sub> растений. М.: Наука, 1977, с. 195. — 9. Мишустина П. С. и др. Особенности роста и динамики ростактивирующих веществ у различных сортов озимых культур и кукурузы в связи с их морозо- и холодоустойчивостью. — В кн.: Рост и устойчивость растений, Киев: Наукова думка, 1966. — 10. Петровская-Баранова Т. П. Физиология адаптации и интродукция растений. М.: Наука, 1983, с. 12—24. — 11. Семихатова О. А. Энергетические аспекты интеграции физиологических процессов в рас-

тении. — Физиол. раст., 1980, т. 27, вып. 5, с. 1005—1017. — 12. Третьяков Н. Н., Моторина М. В., Кошкин Е. И., Дзамро Г. Х. К методике определения дыхания корней и почвы с использованием инфракрасного газоанализатора ГИП-10 МБ 2: — В сб.: Изменение плодородия почв в условиях интенсивного использования. М.: ТСХА, 1981, с. 80—86. — 13. 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. — 14. Berry J., Björkman O. — *Ann. Rev. of Plant Physiol.*, 1980, vol. 31, p. 491—543. — 15. Grosser J. — In: *Tag. Ber. Acad. Landwirtsch. Wiss. DDR, Berlin*, 1979, Bd 175, S. 141—149. — 16. Hallgren J. E., Sundbom E. G., Strand M. — *Physiol. Plant.*, 1982, vol. 54, p. 275—282. — 17. Long S. P. — *Plant, Cell and Envir.*, 1983, vol. 6, p. 345—363. — 18. Luch W. M., Evans L. J. — *Austr. J. of Plant Physiol.*, 1974, p. 417—432. — 19. Miedema P. — *Advances in Agronomy*, 1982, vol. 35, p. 93—128. — 20. Pisek A. e. a. — In: *Temperature and Life/Ed. H. Precht e. a. Springer Verlag, Berlin*, 1973, S. 102—194. — 21. Ryle G. J. A., Cobby J. M., Powell C. E. — *Ann. Bot.*, 1976, vol. 40, p. 571—586. — 22. Stamp P. P. — *Z. Pflanzen*, 1981, Bd 150, N 3, S. 215—222. — 23. Slack E. R., Roughton P. G., Basset H. C. M. — *Planta*, 1974, vol. 18, p. 57—73. — 24. Taylor A. O., Graig A. C. — *Plant Physiol.*, 1971, vol. 47, p. 719—725.

*Статья поступила 14 мая 1984 г.*

#### SUMMARY

Response of corn plants of two genotypes to lowering of temperature down to 5°C during 2—5 days under low illumination level was studied. Lower temperature resulted, first of all, in inhibiting growth and respiration of the stem and roots. Photosynthesis intensity first increased with the lowering of temperature (down to 15°C), then reached the original level (at 10°C), then decreased (down to 5°C). Restoration of the functions took place in the same order: growth and respiration restored at 18—20°C: Photosynthesis level did not fully restore during the first 24 hours. Genotypic difference were marked in photosynthesis: less productive variety Voronezhskaya 76 of old selection had photosynthesis intensity 50—46% of the original one; more productive hybrid KVS-701 of modern selection had 28—26%.