

УДК 633.15:581.174

МЕЗОСТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛИСТЬЕВ ДВУХ ЭКОТИПОВ КУКУРУЗЫ ПРИ ДЕФИЦИТЕ ВЛАГИ

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

(Кафедра физиологии растений)

Адаптация к неблагоприятным факторам среды способствует формированию максимально возможного в каждом конкретном случае урожая растений [10]. При этом регуляция фотосинтетической активности осуществляется на многих уровнях одновременно: молекулярном, клеточном, тканевом, организменном. Несмотря на большое число работ в этом направлении, крайне недостаточно сведений об изменении отдельных показателей мезоструктуры листьев в процессе перестройки фотосинтетического аппарата в ответ на стационарное действие неблагоприятного фактора (под мезоструктурой мы понимаем клеточно-тканевый уровень организации листьев, исследуемый методами световой микроскопии). Вместе с тем в работах [6, 8, 13], выполненных на C_3 -растениях, показана важность таких исследований и отмечена ограниченность наших знаний о тканевой регуляции фотосинтеза.

Интересным объектом для аналогичных работ может быть кукуруза (C_4 -растение), поскольку ее листья имеют два типа клеток и хлоропластов. В то же время сравнительное изучение мезоструктурных характеристик ассимиляционного аппарата экотипов кукурузы при разном водообеспечении позволяет выявить особенности их адаптации на клеточном уровне, что важно для понимания устойчивости отдельных фотосинтетических функций этих растений. Сведений о подобных исследованиях в литературе не обнаружено.

Объекты и методы исследований

Объектами исследований служили кукуруза (*Zea mays* L.) — стародавний сорт отечественной селекции Воронежская 76, районированный с 1939 г., и интенсивный гибрид современной селекции КВС 701 (ФРГ), включенный в каталоги с 1974 г. Сорт относится к кремнистым формам (*var. indurata* Sturt.), гибрид — к полузубовидным (*var. semindentata* Kulesk.). Оба генотипа принадлежат к группе раннеспелых.

Опыты проводились 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 нормы смеси Арнона — Хогланда. Подкормку осуществляли по 0,25 нормы в фазы 5, 8 и 11-го листьев, а также выметывания. Сосуды поливали два раза в день до влажности песка 70 и 35 % от полной влагоемкости (ПВ).

Исследования выполнены на развивающемся 10-м припочатковом листе. Молодым (м) считали лист, не превышающий по площади 40 % от максимальной, зрелым (з) — закончивший рост, стареющим (с) — лист в фазу молочно-восковой спелости по-

чатка. 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 — к 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).

В средней части листовой пластинки определяли размеры, количество хлоропластов и клеток мезофилла и обкладки проводящих пучков. Для выделения хлоропластов использовали методики, предложенные Фридландером, Ньюманом [15] и Магомедовым и др. [5]. Объем хлоропластов из предварительно освещенных свежих листьев рассчитывали по формуле

$$V = \frac{1}{24} \pi H (3L^2 + H^2), \text{ где } V \text{ — объем клеток —}$$

$$V = \frac{3}{4} \pi \frac{1}{2} L \left(\frac{H}{2} \right)^2, \text{ где } H \text{ — короткая,}$$

L — длинная оси. Количество хлоропластов и клеток подсчитывали в мацерате клеток с HCl. Для анализа брали фиксированные в 3,5 % и хранимые в 1 % глютаровом аль-

дегиде листья. Содержание хлорофиллов в листовой пластинке определяли по формуле Вернона, каротиноидов — по формуле

Ветштейна [3]. Удельную поверхностную плотность (УПП) получали делением сухой массы высечек листьев на их площадь.

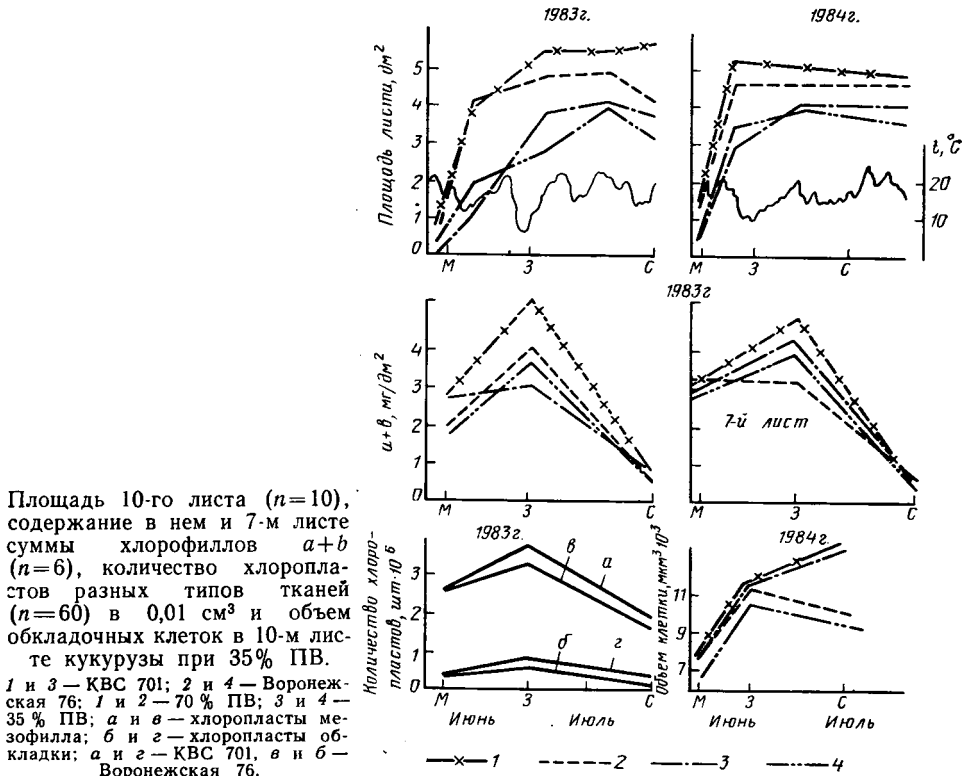
Результаты и обсуждение

Площадь 10-го листа к моменту завершения роста при оптимальной влагообеспеченности составила примерно 5 дм² и была больше у гибрида, чем у сорта, в среднем на 13%. В условиях постоянного дефицита влаги образцы кукурузы по этому показателю не различались (рисунок). В результате разница в площади припочаткового листа при двух уровнях влажности в более сухом 1983 г. у КВС 701 была больше, чем у Воронежской 76. Медленный рост листьев в длину при засухе сопровождался более длительным их формированием.

На характер растяжения листовой пластинки существенное влияние оказали метеорологические условия вегетационных сезонов. В 1983 г. рост листа происходил равномерно, несмотря на колебания температуры. Несколько иная картина наблюдалась в 1984 г. Развертывание 10-го листа совпало с периодом высоких температур (рисунок), поэтому растяжение его шло в 3 раза быстрее, и в результате площадь 10-го листа в годы исследований оказалась практически одинаковой. Следует отметить более интенсивный рост листьев гибрида и более длительный период их жизни.

Важной характеристикой листа наряду с площадью и длительностью его функционирования является показатель УПП, косвенно отражающий содержание структурных и фотосинтетических элементов. Как показывают данные табл. 1, у 10-го листа он возрастал до фазы молочной спелости початка и в период наиболее активной работы листа достигал 0,39—0,46 г/дм². При этом установлено достоверное преимущество гибрида по УПП молодых и стареющих листьев. Постоянный водный дефицит приводил к снижению толщины и массы единицы площади зрелых и стареющих листовых пластинок.

Листья разного возраста неодинаково реагировали на недостаток влаги. При засухе наблюдалось возрастание массы единицы площади



Площадь 10-го листа ($n=10$), содержание в нем и 7-м листе суммы хлорофиллов $a+b$ ($n=6$), количество хлоропластов разных типов тканей ($n=60$) в $0,01 \text{ см}^3$ и объем обкладочных клеток в 10-м листе кукурузы при 35% ПВ. 1 и 3 — КВС 701; 2 и 4 — Воронежская 76; 1 и 2 — 70% ПВ; 3 и 4 — 35% ПВ; a и b — хлоропласты мезофилла; b и z — хлоропласты обкладки; a и z — КВС 701, b и b — Воронежская 76.

Удельная поверхностная плотность (г/дм²) листьев кукурузы при разном водообеспечении. 1984 г. n=6.

Возраст листа	70% ПВ			35% ПВ		
	КВС 701	Воронежская 76	t _{st}	КВС 701	Воронежская 76	t _{st}
7-й лист						
з	0,320±0,006	0,309±0,006	1,33	0,310±0,015	0,278±0,010	1,78
10-й лист						
м	0,283±0,012	0,254±0,003	2,32	0,318±0,015	0,272±0,006	2,85
з	0,388±0,005	0,398±0,012	0,88	0,333±0,002	0,331±0,010	1,91
с	0,460±0,017	0,395±0,010	3,29	0,398±0,006	0,369±0,005	3,66
13-й лист						
з	0,383±0,007	0,379±0,003	0,75	0,339±0,005	0,370±0,019	1,60
t ₀₅ =2,78						

Примечание. t_{st} — критерий Стьюдента.

молодых листьев, что может свидетельствовать об их чувствительности к дефициту воды по сравнению со сформировавшимися листьями, у которых больше осмотически активных веществ.

При благоприятных условиях выращивания УПП был несколько выше у 10-го закончившего рост листа, при недостатке влаги — у 13-го, что свидетельствует о возрастающей роли надпочатковых листьев в обеспечении генеративных органов ассимилятами при засухе. Таким образом, при ухудшении влагообеспечения зона максимальной фотосинтетической активности может перемещаться от одного яруса листьев к другому, что было показано и раньше [17]. Этот вывод подтверждается и результатами анализа содержания пигментов в зрелых листьях кукурузы разного положения на стебле (табл. 2). Так, при оптимальной водообеспеченности наиболее интенсивной зеленой окраской характеризовался 10-й лист, причем у сорта это проявлялось менее отчетливо; при недостаточной — 10-й и 13-й листья (у гибрида они достоверно не различались). Содержание каротиноидов не зависело от этого фактора.

Количество хлорофиллов в средней трети молодого 10-го листа и закончившего рост 7-го листа при поддержании оптимальной влажности песка у гибрида КВС 701 было достоверно выше, чем у сорта. При постоянной засухе больше хлорофиллов у гибрида наблюдалось лишь в молодом 10-м листе.

Концентрация пигментов в закончивших рост листьях при ухудшении водного режима уменьшалась, причем более заметно у гибрида

Таблица 2

Содержание суммы хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов (С) в зрелых листьях кукурузы (мг/дм²) КВС 701 (в числителе) и Воронежской 76 (в знаменателе). 1984 г. n=6

№ листа	70% ПВ		35% ПВ	
	<i>a</i> + <i>b</i>	С	<i>a</i> + <i>b</i>	С
7-й	2,39±0,07	1,66±0,03	2,18±0,08	1,59±0,05
	2,45±0,07	1,64±0,08	2,29±0,06	1,57±0,05
10-й	2,70±0,13	1,74±0,08	2,41±0,10	1,51±0,06
	2,50±0,10	1,63±0,07	2,47±0,11	1,55±0,05
13-й	2,16±0,03	1,56±0,02	2,48±0,07	1,52±0,03
	2,43±0,12	1,71±0,07	2,65±0,08	1,64±0,06

Примечание. Различия между генотипами кукурузы недостоверны.

(рисунок). Однако по УПП такой четкой закономерности обнаружено не было, выявлена лишь слабая положительная связь количества хлорофиллов с УПП молодых и закончивших рост листьев ($r = +0,43$). Более того, в старых листовых пластинках по мере увеличения массы единицы площади может происходить даже снижение содержания пигментов (рисунок). Наиболее интенсивная зеленая окраска листьев кукурузы в наших опытах наблюдалась в период выметывания. Наши результаты хорошо согласуются с описанным в литературе характером накопления пигментов [9].

Таким образом, УПП и содержание пигментов в значительной мере определяются возрастом, положением листьев на стебле, влагообеспеченностью растения и индивидуальными особенностями экотипов кукурузы. Это подтвердилось также при изучении мезоструктуры листьев.

В наших исследованиях пластидный аппарат кукурузы достигал наибольшего развития к периоду выметывания — молочная спелость початка. Суммарная площадь поверхности наружных мембран всех хлоропластов в этот период была максимальной. Размеры и площадь наружных мембран хлоропластов листьев разного положения существенно различались. Наиболее крупные пластиды были обнаружены в 10-м листе.

Площадь наружной мембраны единичного хлоропласта зависит от принадлежности его к определенному типу ткани. Так, объем хлоропластов клеток обкладки, как правило, в 2 раза больше, чем мезофилла (табл. 3). По мере старения пластид они становятся более округлыми, наблюдающееся при этом снижение оводненности тканей листа так же, как и постоянный недостаток влаги в корнеобитаемой зоне, приводят к уменьшению размеров фотосинтезирующих органелл.

Т а б л и ц а 3

Некоторые показатели мезоструктуры 10-го закончившего рост листа кукурузы при разном водообеспечении в 1983 (в числителе) и в 1984 г. (в знаменателе)

Показатель	70% ПВ		35% ПВ	
	КВС 701	Воронеж- ская 76	КВС 701	Воронеж- ская 76
Объем хлоропластов, мкм ³ :				
I (n=30)	$\frac{97,3}{108,0}$	$\frac{90,9}{109,3}$	$\frac{93,6}{95,2}$	$\frac{80,6^*}{72,2^*}$
II (n=60)	$\frac{60,5}{50,6}$	$\frac{50,0^*}{60,2}$	$\frac{53,9}{37,7}$	$\frac{44,8^*}{31,1^*}$
Количество хлоропластов в клетке, шт.:				
I (n=30)	$\frac{54,5 \pm 0,7}{54,0 \pm 1,0}$	$\frac{56,9 \pm 1,0}{48,7 \pm 1,8^*}$	$\frac{54,4 \pm 1,3}{51,1 \pm 2,4}$	$\frac{65,6 \pm 1,2^*}{52,4 \pm 2,0}$
II (n=60)	$\frac{7,6 \pm 0,2}{8,4 \pm 0,2}$	$\frac{9,0 \pm 0,3^*}{7,9 \pm 0,2^*}$	$\frac{9,5 \pm 0,4}{9,3 \pm 0,3}$	$\frac{8,6 \pm 0,4}{8,6 \pm 0,3^*}$
Количество клеток в 1 см ² листа, шт. · 10 ⁴ :				
I (n=25)	$\frac{2,9}{4,1}$	$\frac{1,7}{4,1}$	$\frac{2,5}{3,8}$	$\frac{1,6}{2,4}$
II (n=25)	$\frac{54,3}{82,7}$	$\frac{58,3}{95,8}$	$\frac{63,8}{82,1}$	$\frac{72,8}{93,2}$
Обкладочные клетки, % от общего количества	$\frac{5,1}{4,7}$	$\frac{2,8}{4,1}$	$\frac{3,8}{4,4}$	$\frac{2,1}{2,5}$
Обкладочные хлоропласты, % от общего количества	$\frac{27,7}{24,3}$	$\frac{15,3}{20,8}$	$\frac{18,2}{20,3}$	$\frac{14,2}{13,6}$
Толщина листовой пластинки, мкм, n=30	$\frac{179,5 \pm 1,7}{174,7 \pm 1,7}$	$\frac{199,1 \pm 1,8^*}{195,6 \pm 1,7^*}$	$\frac{157,6 \pm 1,7}{169,0 \pm 1,8}$	$\frac{189,1 \pm 1,9^*}{176,1 \pm 2,8}$

Пр и м е ч а н и е. * — различия достоверны между экотипами кукурузы; I — обкладочные хлоропласты и клетки, II — мезофильные хлоропласты и клетки.

Необходимо подчеркнуть, что сокращение размеров хлоропластов при засухе выражено слабее, чем листьев. Так, в среднем за 2 года объем 10-го зрелого листа гибрида КВС 701 при недостатке влаги уменьшился на 83 %, в то время как объем хлоропластов клеток обкладки и мезофилла — лишь соответственно на 10 и 21 %. Это связано с автономностью водообмена хлоропластов.

Данные табл. 3 свидетельствуют о том, что как у гибрида, так и у сорта при засухе объем мезофильных хлоропластов изменяется сильнее, чем обкладочных, что говорит о большей их чувствительности и согласуется с данными [14, 16]. Нижние листья сильнее страдают при недостатке влаги, поэтому в них раньше начинаются процессы старения и деструкция органоидов.

Следует отметить, что объем хлоропластов тканей обоих типов у изучаемых разновидностей кукурузы при оптимальном водообеспечении был примерно одинаковым. При этом размеры пластид во многом определялись погодными условиями в момент взятия листьев для анализа. Так, при пасмурной погоде размеры хлоропластов были больше, особенно у сорта.

Ксероморфные растения лучше переносят дефицит влаги и, как правило, имеют меньший объем хлоропластов, но большее их число в клетке [4]. В связи с этим можно утверждать, что сорт Воронежская 76 более засухоустойчивый экотип, чем гибрид КВС 701.

Размеры клеток также зависят от водообеспечения. Так, обкладочные клетки при обоих уровнях влажности субстрата у сорта были мельче (рисунок). При недостатке влаги объем их у Воронежской 76 уменьшался сильнее, чем у КВС 701. То же можно отметить и для мезофильных клеток, объем которых при стационарной засухе сокращался у сорта и у гибрида соответственно на 30 и 18 % и был несколько меньше у сорта, что также свидетельствует о большей ксероморфности последнего. Это хорошо согласуется с результатами изучения особенностей функциональной активности указанных генотипов кукурузы [11, 12].

Этот вывод подтвердился и данными анализа толщины листовой пластинки (табл. 3). При этом разница по этому показателю между сортом и гибридом была выражена сильнее при недостатке влаги в более сухом 1983 г.

Представляет интерес тот факт, что листья сорта утолщаются преимущественно за счет их большей оводненности, поскольку УПП у них не выше, чем у гибрида (табл. 1). Это подтверждают и результаты определения содержания воды в листьях. Так, при оптимальной водообеспеченности оводненность тканей по мере старения 10-го листа снижалась с 84 до 77 % у КВС 701 и с 92 до 81 % — у Воронежской 76. При засухе содержание воды в онтогенезе листьев у гибрида уменьшалось с 85 до 75, а у сорта — с 88 до 80 %.

Большее содержание воды в листьях сорта Воронежская 76 объясняется более высокой концентрацией в них осмотически активных веществ и белков. Например, в 1983 г. в фазу 12 листьев в контроле в листовых пластинках гибрида содержалось 3,7 % сахаров и 14,9 % белков, а у сорта — соответственно 3,9 и 16,3 %. При дефиците влаги различия сохранялись: у первого было 3,8 % сахаров и 15,1 % белков, у второго — соответственно 4,2 и 16,4 %. Увеличение содержания осмотически активных соединений привело к изменению водного потенциала по мере старения 10-го листа при недостатке воды у гибрида до —6,7 бар, а у сорта до —8 бар, что характеризует стресс, созданный в опытах, как умеренный по силе. Поэтому припочатковые листья изучаемых генотипов кукурузы испытывали в условиях засухи лишь незначительный водный дефицит и вполне могли адаптироваться к постоянному действию неблагоприятного фактора.

Данные о числе хлоропластов в клетке подтверждают это (табл. 3). Так, при оптимальном водообеспечении количество пластид в клетках мезофилла и обкладки у гибрида и сорта было примерно одинаковым. Адаптация экотипов кукурузы к недостатку влаги происходила по-раз-

ному: в листьях сорта отмечено увеличение числа обкладочных хлоропластов, а у гибрида — мезофильных. Рост числа пластид объясняется, видимо, тем, что их деление в отличие от увеличения размеров не тормозится в ответ на засуху. Разная чувствительность процессов деления и растяжения клеток в условиях недостатка влаги и в результате рост числа мелких клеток на единицу площади листа отмечены в опытах [6, 7].

В относительно благоприятном для кукурузы 1983 г. в закончившем рост листе при обоих уровнях влажности у КВС 701 было больше клеток обкладки на единицу площади листа, чем у Воронежской 76 (табл. 3). При этом число мезофильных клеток в ответ на засуху у обоих экотипов кукурузы возрастало, но независимо от условий влагообеспечения оставалось несколько выше у сорта. В зависимости от условий вегетационного периода эта разница или усиливалась, или нивелировалась. В результате на единицу площади листа у сорта в сравнении с гибридом постоянно приходилась меньшая доля клеток обкладки (табл. 3).

Наличие большего числа обкладочных клеток, видимо, является положительным свойством гибрида, поскольку именно в них происходят циклический транспорт электронов и фосфорилирование, а также локализация ключевого фермента цикла Кальвина — рибулезобисфосфаткарбоксылазы (РБФК), определяющая по мнению некоторых исследователей, интенсивность фотосинтеза кукурузы [1]. Как сейчас установлено, удельная активность РБФК меньше зависит от условий выращивания растений, чем синтез этого фермента [2]. Последнее в определенной степени может зависеть от количества данных клеток. С другой стороны, сокращение числа клеток обкладки при одновременном росте клеток мезофилла нарушает соотношение между количеством и активностью ферментов, локализуемых в клетках разных типов тканей, что может играть определенную роль в регуляции фотоассимиляции CO_2 при засухе.

На проницаемость мезофилла для CO_2 и, следовательно, на интенсивность фотосинтеза может оказать влияние и концентрация хлоропластов в единице объема листа, которая из-за меньшей толщины листьев выше у гибрида КВС 701 (рисунок).

Не меньший интерес представляют соотношения количества хлоропластов разных типов в листьях кукурузы. По нашим наблюдениям, в закончивших рост листовых пластинках при оптимальном водообеспечении содержалось в среднем 20—25 % хлоропластов клеток обкладки и несколько меньше их было при недостатке влаги. При этом в листьях сорта на один хлоропласт обкладки приходилось больше хлоропластов мезофилла, чем у гибрида. Идентичные результаты получены как при непосредственном подсчете оргanelл, так и при анализе гомогената (табл. 3, 4).

Анализируя суспензию хлоропластов и зная в ней количество пластид и хлорофилла, а также разведение при приготовлении суспензии, можно рассчитать среднее количество хлоропластов в 1 г сырой массы листьев и содержание хлорофилла в одном хлоропласте (табл. 5). Было обнаружено, что при оптимальном водообеспечении на единицу сырой массы листьев гибрида приходилось больше хлоропластов, чем у сорта. При недостатке воды в корнеобитаемой зоне разница в количестве пластид между

Таблица 4
Соотношение количества хлоропластов клеток обкладки и мезофилла в суспензии из листьев кукурузы (%). 1984 г.

Возраст листьев	70% ПВ		35% ПВ	
	КВС 701	Воронежская 76	КВС 701	Воронежская 76
	7-й лист			
з	5,9	8,8	7,6	4,3
	10-й лист			
м	13,1	8,5	11,5	10,5
з	16,4	10,8	12,0	10,7
с	10,8	5,7	6,3	5,1
	13-й лист			
з	16,8	15,2	11,4	7,3

Количество хлоропластов (I — 10^8 шт./г сырой массы)
и содержание хлорофилла (II — 10^{-9} мг/хлоропласт) в листьях кукурузы
разного положения и возраста 1984 г.

Возраст листьев	70% ПВ				35% ПВ			
	КВС 701		Воронежская 76		КВС 701		Воронежская 76	
	I	II	I	II	I	II	I	II
	7-й лист							
з	1,34	0,87	0,92	1,46	1,11	1,38	1,61	0,96
	10-й лист							
м	1,62	0,39	0,91	0,54	1,13	0,67	1,05	0,82
з	1,78	0,63	1,26	1,09	1,11	0,66	1,22	0,67
с	1,16	0,83	0,95	1,30	1,46	1,04	1,32	0,67
	13-й лист							
з	1,18	1,08	0,99	0,93	1,08	0,74	1,25	0,84

Примечание. Данные получены при анализе суспензии хлоропластов. $n=30$

эко типами кукурузы сглаживалась. Однако, как следует из табл. 5, у гибрида при засухе было меньше хлоропластов, чем в контроле, тогда как у сорта — наоборот. Последнее объясняется более ярко выраженной при дефиците воды ксероморфностью листьев кукурузы Воронежской 76.

Содержание хлорофилла в одном хлоропласте у сорта колебалось сильнее. По-видимому, регуляция фотосинтетической активности листьев гибрида осуществляется не за счет изменения концентрации хлорофилла в хлоропласте, а за счет количества пластид.

Содержание хлорофилла в мг на хлоропласт можно получить также, разделив содержание пигментов в 1 дм^2 листа на количество органоидов. В 1984 г. на один хлоропласт закончившего рост 10-го листа приходилось $2,67 \cdot 10^{-9}$ мг хлорофилла — больше, чем в пластидах суспензии. Это может быть связано с тем, что при подсчете хлоропластов в мацерате клеток получаются заниженные результаты.

Таким образом, из ряда показателей, характеризующих мезоструктуру листьев, можно выделить такие, которые положительно коррелируют с устойчивостью растений к засухе и в конечном счете могут оказать влияние на урожай. Так, сорт Воронежская 76 более засухоустойчивый, чем гибрид КВС 701, вследствие структурных особенностей, которые обеспечивают большую надежность работы всей фотосинтезирующей системы посредством дублирования наиболее слабых звеньев. Прежде всего, в листьях сорта более широкий диапазон изменения размеров клеток и хлоропластов, больше мезофильных структур, а также более лабильная система синтеза и распада хлорофилла в пластидах, которая, видимо, связана с ультраструктурными перестройками в них. Последнее предполагает различия в ламеллярной организации хлоропластов сорта и гибрида, определяемые неодинаковой устойчивостью этих экотипов. Успешной адаптации сорта способствует также большая водоудерживающая способность, низкий водный потенциал листьев, обусловленные более высоким содержанием гидрофильных белков и осмотически активных веществ.

У гибрида КВС 701 в условиях умеренного дефицита влаги формируется большая площадь припочатковых листьев, более высокие УПП, количество хлоропластов на объем листа и 1 г сырой массы, а также доля обкладочных хлоропластов, а в молодых листьях — число клеток, пластид и пигментов на 1 см^2 . Большая доля обкладочных клеток и хлоропластов в листьях гибрида в сравнении с сортом определяет и большее отношение АТФ:НАДФН за счет преимущественного синтеза АТФ в циклическом фосфорилировании обкладочных хлоропластов. Это, в свою очередь, обуславливает предпочтительный синтез сахарозы

(транспортной формы углеводов) и активацию ростовых процессов. Повышенная доля обкладочных хлоропластов предполагает также дополнительные возможности для синтеза РБФК, определяющей накопление первичных продуктов ассимиляции CO_2 .

Заключение

При умеренном дефиците воды происходит адаптация растений, в частности перестройка многих уровней организации, в том числе и мезоструктуры листьев.

Стародавний отечественный сорт Воронежская 76 в сравнении с интенсивным гибридом современной селекции КВС 701 (ФРГ) оказался более ксероморфным экотипом по следующим показателям: толщина листовой пластинки, размеры и количество клеток и хлоропластов, соотношение структур разных типов тканей, водный потенциал, содержание гидрофильных белков и осмотически активных соединений.

Гибрид КВС 701 отличается увеличенными площадью и временем жизни припочатковых листьев, большими УПП, количеством хлоропластов на объем листа и 1 г сырой массы, а также более высокой долей обкладочных хлоропластов, что может приводить к более активному синтезу АТФ и РБФК.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева Т. Ф., Авдеева Т. А. Адаптация фотосинтеза C_3 и C_4 растений к условиям внешней среды. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1976, т. 8, № 3, с. 236—241. — 2. Воскресенская Н. П., Кумаков А. В., Дроздова И. С. Фотосинтетический газообмен CO_2 листа ячменя и его возрастные изменения у растений, выращенных на свету различного спектрального состава. — Физ. раст., 1984 г., т. 31, в. 2, с. 233—240. — 3. Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хондобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. М.: Высшая школа, 1975, с. 172—174. — 4. Кушниренко М. Д. Адаптация растений к экстремальным условиям увлажнения. Кишинев: Штиинца, 1984. — 5. Магомедов И. М., Степанова А. М., Никифорова Л. Ф., Сааков В. С. Исследование активности I и II фотохимических систем хлоропластов кукурузы. — В кн.: Фотосинтез кукурузы, Пушкино-на-Оке: АН СССР, 1974, с. 65—71. — 6. Мокроносов А. Т. Онтогенетические аспекты фотосинтеза. М.: Наука, 1981. — 7. Пустовойтова Т. Н. Рост растений в период засухи и его регуляция. — В кн.: Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978, с. 129—165. — 8. Островская Л. К., Оканенко А. С., Гамаюнова М. С. и др. Организация фотосинтетического аппарата у разных сортов сахарной свеклы. — Физиол. и биохимия. культ. раст., 1980, т. 12, № 5, с. 480—487. — 9. Тарчевский И. А., Андрианова Ю. Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы. — Физиол. раст., 1980, т. 27, вып. 2, с. 341—347. — 10. Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеоздат, 1984. — 11. Третьяков Н. Н., Моторина М. В., Кошкин Е. И., Коршунова В. С. Газо- и влагообмен двух генотипов кукурузы при постоянном и временном недостатке воды. — В сб.: Физиол. биохим. механизмы регуляции адаптивных реакций растений и агрофитоценозов. Кишинев: Штиинца, 1984, с. 74—75. — 12. Третьяков Н. Н., Моторина М. В., Кошкин Е. И. и др. Фотосинтез, дыхание и рост различных генотипов кукурузы при оптимальном и недостаточном увлажнении. — Тез. докл. 2-го Всесоюз. совещ. по физиологии кукурузы: Физиол.-биохим. основы повышения продуктивности кукурузы. Днепропетровск: ВНИИ кукурузы, 1984, с. 123—124. — 13. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. — 14. Alberte R. S., Thornber J. P., Fiscus E. L. — Plant Physiol., 1977, vol. 59, N 3, p. 351—353. — 15. Friedlander M., Neumann J. — Plant Physiol., 1968, vol. 43, N 8, p. 1249—1254. — 16. Giles K. L., Beardsell M. F., Cohen D. — Plant Physiol., 1974, vol. 54, N 2, p. 208—212. — 17. Tanaka A., Yamaguchi J. — J. Facul. Agr., Hokkaido Univ., Sapporo, 1972, vol. 57, pt. 1, p. 72—132.

Статья поступила 17 мая 1985 г.