

УДК 581.1

УСИЛЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗА В ЛИСТЯХ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ ПОСЛЕ КРАТКОВРЕМЕННОЙ ЗАСУХИ

З.Ф. Рахманкулова, С.Н. Маевская, М.К. Николаева,
Е.В. Шуйская, П.Ю. Воронин

ФГБУН «Институт физиологии растений имени К.А. Тимирязева Российской академии наук», Россия, 127276, г. Москва, ул. Ботаническая, 35
E-mail: zulfirar@mail.ru

Исследовали влияние 5-дневной почвенной засухи на ювенильные растения кукурузы. Определяли удельную поверхностную плотность листовой ткани, квантовый выход флуоресценции ФС II, содержание хлорофиллов *a* и *b*, фотосинтетический CO_2 газообмен и транспирацию при комнатной температуре и насыщающем фотосинтез свету (ФАР 2000 мкЕ/(с м²)) при атмосферной и половинной от атмосферной концентрации CO_2 . Листья проростков, переживших кратковременную засуху, отличались от контрольных растений большей удельной поверхностной плотностью. Выявлен стимулирующий эффект засухи на темновую стадию фотосинтеза, проявляющаяся в увеличении фотосинтетического карбоксилирования CO_2 и в снижении сопротивления устьичной проводимости диффузии CO_2 в лист. Сделали вывод, что торможение ростовых процессов у проростков кукурузы в результате кратковременной засухи не сопровождается повреждением фотосинтетического аппарата. Напротив, хорошо освещенный лист после кратковременной засухи формирует более сильный по сравнению с растениями контрольного варианта запрос на фотоассимиляты.

проростки кукурузы, акклимация к кратковременной почвенной засухе, фотосинтез, запрос на фотоассимиляты

ВВЕДЕНИЕ

Кукуруза – третья по важности зерновая культура после пшеницы и риса. Она играет значительную роль в решении проблем глобальной продовольственной безопасности [1]. Основными сдерживающими факторами урожайности кукурузы являются абиотические стрессы, в том числе нехватка воды [2]. Этим обстоятельством обусловлен неослабевающий интерес к изучению продукционного процесса этого вида в норме и на фоне засухи.

Предметом большого числа исследований является устойчивость фотосинтетического аппарата к стрессу. Особенность фотосинтетического газообмена высших сосудистых растений заключается в тесном сопряжении процессов ассимиляции атмосферной CO_2 и расходовании H_2O на транспирацию [3].

C_3 растения на синтез каждого грамма фитомассы затрачивают около 600 г воды. Растения с C_4 типом фотосинтеза в два раза более экономно расходуют транспирационную воду [4]. Поэтому сложилось мнение, что эти растения относительно устойчивы к кратковременной засухе. Действительно, они обладают рядом анатомических, биохимических и физиологических особенностей, что позволяет им более эффективно поставлять CO_2 к центрам

карбоксилирования Rubisco, а значительная рефиксация CO_2 почти устраняет фотодыхание и позволяет C_4 растениям уменьшить значения устьичного сопротивления при фиксации CO_2 , по сравнению с C_3 растениями [5]. Эти особенности C_4 типа и приводят к повышению эффективности использования воды, что способствует общему мнению о нечувствительности к засухе и преимуществе в засушливых зонах растений с C_4 фотосинтезом [6–8]. Действительно, число C_4 видов растёт с уменьшением годового количества осадков [9–11]. Показано, что они более конкурентоспособны по сравнению с C_3 растениями в условиях засухи [12]. Тем не менее в целом C_4 растения не всегда можно назвать засухоустойчивыми. Во-первых, отдельные подтипы C_4 фотосинтеза не проявляют толерантности к водному дефициту, например, количество НАДФ-МЭ видов уменьшается с сухостью (аридностью) климата [9–10]. И, во-вторых, физиологические данные свидетельствуют о том, что растения с C_4 фотосинтезом чувствительны к засухе, так же как и C_3 виды. Если первоначально растения реагируют на засуху за счёт уменьшения устьичной и мезофильной проводимости CO_2 [13–15], то в условиях более жесткого водного дефицита метаболические (биохимические) ограничения становятся все более важными в уменьшении фотосинтетического потенциала [16–17]. Таким образом, вопрос о засухоустойчивости C_4 растений и, в частности, НАДФ-МЭ видов, а кукуруза относится именно к этому подтипу, остается на сегодняшний день открытым.

Хорошо известно, что потери хозяйственной части урожая наиболее велики, если растение подверглось стрессу на ювенильной стадии развития. Поэтому цель данного исследования состояла в исследовании устойчивости фотосинтетического аппарата недельных проростков кукурузы к кратковременной засухе.

МЕТОДИКА

Растительный материал. В опыт брали проростки кукурузы (*Zea mays* L.) сорта “Сахарный тройной сладкий”. Растения выращивали в камере фитотрона в 5-литровых сосудах на смеси песка и почвы (соотношение 2:1) под люминесцентными лампами при интенсивности ФАР 200 мкЕ/(с м²), 16-часовом фотопериоде и температуре 25/20°C (день/ночь). Засуху создавали путем прекращения полива на восьмой день после появления всходов и выдерживали в этих условиях пятеро суток. За это время влажность почвы в опытном варианте снизилась до 28 %. Контрольные растения поливали ежедневно, поддерживая влажность почвы на уровне 60 % от полной влагоёмкости. Пробы для анализов брали из средней части растущего третьего листа.

Определение фотосинтетического $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ газообмена. Пробу фрагмента листа помещали в термостатируемую при комнатной температуре листовую камеру, описанную ранее Т.П. Пярником и др. [18], освещали оптоволоконным световодом от осветителя (KL 1500 LCD, Shott, Германия) с галогеновой лампой (150 Вт, Philips, Нидерланды) с плотностью светового пучка ФАР в поле объекта 2000 мкЕ/(с м²). Стационарный CO_2 газообмен листа измеряли с помощью инфракрасного газоанализатора (LI-820, LiCor, США) в открытой одноканальной схеме. Принцип определения транспирации подробно описан ранее А.Х. Лайском [19]. В нашей работе определение транспирации было существенно упрощено за счёт предварительного кондиционирования опорного

газа с помощью увлажнителя газового потока (LI-610, LiCor, США) и непосредственного измерения влажности газа с помощью специализированного датчика влажности (Intercap HMP50, Vaisala, Финляндия). В качестве питающего газа использовали атмосферный воздух, предварительно собранный в 50-литровом полиэтиленовом газгольдере. Расход газа в 100 мл/мин обеспечивал непрерывную работу установки в течение восьми часов. Смесительный узел газового тракта позволял при необходимости снижать до заданной величины концентрацию CO₂ в воздушном потоке перед листовой камерой.

Определение темнового квантового выхода флуоресценции ФС II адаптированного к темноте фрагмента листа осуществляли с помощью РАМ флуориметра (РАМ 100, Walz, Германия) в соответствии с рекомендациями фирмы-производителя [20]. Измеряемыми показателями РАМ-флуориметра были

F_v/F_m – темновой квантовый выход флуоресценции ФС II. Расчёт показателей флуоресценции с досветкой образца слабым модулированным потоком красного света по ходу измерений осуществлялся АЦПУ (PDA-100, Walz, Германия), преобразующим первичный сигнал от РАМ-100 на компьютер со специализированным программным интерфейсом, на основании текущего значения переменной флуоресценции (F_t), максимального значения темновой (F_m) флуоресценции по формуле $F_v/F_m = (F_m - F_t) / F_m$.

Определение хлорофиллов *a* и *b* определяли дифференциально спектрофотометрически в спиртовых экстрактах [21]. Навеску пробы фрагмента листа (13-50 мг) быстро и тщательно растирали в ступке с 1 мл этанола, количественно переносили в стеклянную пробирку, доводили объем этанола до 3 мл и в течение 30 мин экстрагировали в темноте на холоду. Затем экстракт переносили в 1,5-мл пластиковые пробирки Eppendorf и в течение 1 мин центрифугированием осаждали фракцию растительной ткани. 200 мкл надосадочной фракции переносили в 4-мл стеклянную кювету. При необходимости разводили раствор в кювете до оптической плотности ниже 0,5 и на спектрофотометре определяли значения оптической плотности раствора хлорофиллов *a* и *b* при длинах волн 649, 654 и 665 нм. Расчет концентрации (мг/л) хлорофиллов *a* и *b* производили по следующим формулам [22]:

$$C_a = 13,7 \times D_{665} - 5,76 \times D_{649};$$

$$C_b = 25,8 \times D_{649} - 7,6 \times D_{665};$$

$$C_{a+b} = 6,10 \times D_{665} + 20,04 \times D_{649} = 25,1 \times D_{654}.$$

Процедура измерений CO₂/H₂O газообмена и темнового квантового выхода флуоресценции ФС II состояла из ряда последовательных этапов. Перед началом опыта газгольдер наполняли атмосферным воздухом (опорный газ). Затем газовый тракт продували опорным газом в течение 15 мин, измеряли в нём стационарную концентрацию CO₂ и задаваемую увлажнителем относительную влажность в листовой камере. После этого фрагмент листа помещали в листовую камеру и адаптировали в темноте в течение 5-10 мин. Следующие 15 мин измеряли максимальный выход темновой флуоресценции хлорофилла ФС II. Затем пробу освещали насыщающим световым потоком и включали непрерывную регистрацию текущего значения CO₂ на выходе из листовой камеры. Для определения стационарного CO₂ газообмена по ходу опыта визуально отслеживали достижение момента стабилизации концентрации CO₂ на выходе из

листовой камеры. Измеренное таким образом отклонение концентрации CO_2 на выходе из камеры от её опорного значения заносили в протокол опыта в качестве результата стационарного фотосинтетического CO_2 газообмена на насыщающем фотосинтез свету при атмосферной концентрации CO_2 . С помощью газосмесительной системы на следующем этапе концентрацию CO_2 в опорном газе снижали примерно вдвое и определяли стационарный фотосинтетический газообмен как описано выше. На заключительной стадии листовую камеру затемняли и через 5-10 мин определяли максимальный темновой квантовый выход флуоресценции ФС II. После этого фрагмент листа извлекали из камеры и измеряли точное значение пониженной концентрации CO_2 в опорном газе. Наконец, с помощью газосмесительной системы возвращали концентрацию CO_2 в опорном газе к исходному значению.

Все определения выполнены в трехкратной биологической повторности. На графиках представлены средние значения и стандартные отклонения от среднего.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состояние пигментного аппарата оценивали по темновому выходу флуоресценции хлорофилла ФС II. Значимых различий по темновому квантовому выходу флуоресценции ФС II листьев в обоих вариантах выращивания растений в ходе измерений фотосинтетического газообмена при различной концентрации атмосферной CO_2 обнаружено не было (см. рис. 1). Листья растений контрольного и опытного вариантов по содержанию хлорофилла ($a+b$) и их соотношению a/b также не отличались (см. рис. 2).

Фотосинтетический CO_2 газообмен в опыте и контроле исследовали при двух концентрациях CO_2 в атмосфере. В первом случае измерения проводили при атмосферной концентрации CO_2 . Во втором варианте использовали половинную от атмосферной концентрацию CO_2 . Таким образом, в первом случае фотосинтез не был лимитирован CO_2 , а во втором – был. Использование такой измерительной схемы позволило выделить диффузионную составляющую CO_2 газообмена. Результаты определения фотосинтетического газообмена начнём с рассмотрения измерений при нормальной атмосферной концентрации CO_2 .

Кукуруза является растением с C_4 типом фотосинтеза. Поэтому у неё практически редуцировано фотодыхание, а значит, на насыщающем свету CO_2 газообмен листа в чистом виде представляет фотосинтетическое карбоксилирование. В таком случае наблюдаемый CO_2 газообмен на насыщающем свету, отнесённый к содержанию хлорофиллов ($a+b$) в листе, характеризует эффективность сопряженной работы пигментного аппарата и собственно карбоксилирования на темновой стадии фотосинтеза.

По этому показателю фотосинтез опытных растений был почти вдвое выше, чем в контроле, свидетельствуя о высокой эффективности сопряжения световой и темновой стадий фотосинтеза (см. рис. 3). Неизменно высокая фотоконверсионная активность фотосинтетических мембран в опыте и контроле также представляет аргумент в пользу не лимитированного световой стадией фотосинтеза опытных растений (рис. 1). Величина фотоассимиляции CO_2 с единицы площади листовой поверхности в случае C_4 растения отражает резуль-

тат сочетания диффузионного переноса CO_2 из атмосферы к центрам карбоксилирования и собственно фотосинтетического карбоксилирования *in situ*.

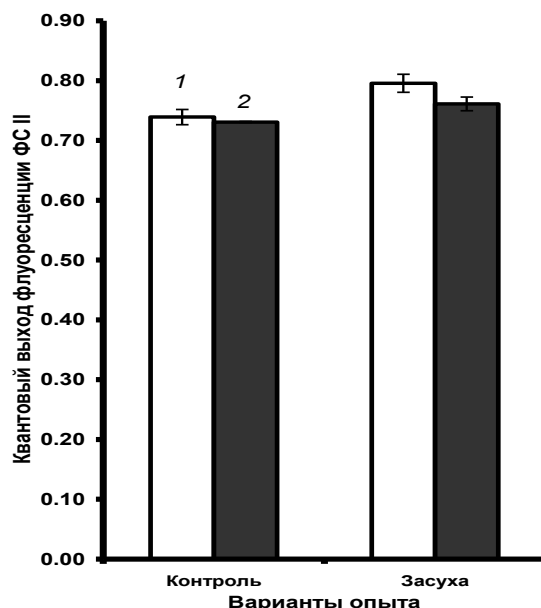


Рис. 1. Квантовый выход флуоресценции ФСII третьего листа 8-дневных проростков кукурузы после пятидневной засухи. Измерения выполнены на адаптированных к темноте листьях при атмосферной (1) и половинной (2) атмосферной концентрации CO_2

Fig. 1. The fluorescence quantum yield PSII of 8-day-old maize seedlings after five days of drought. The measurements were performed on dark-adapted leaves at atmospheric (1) and half (2) atmospheric CO_2 concentrations

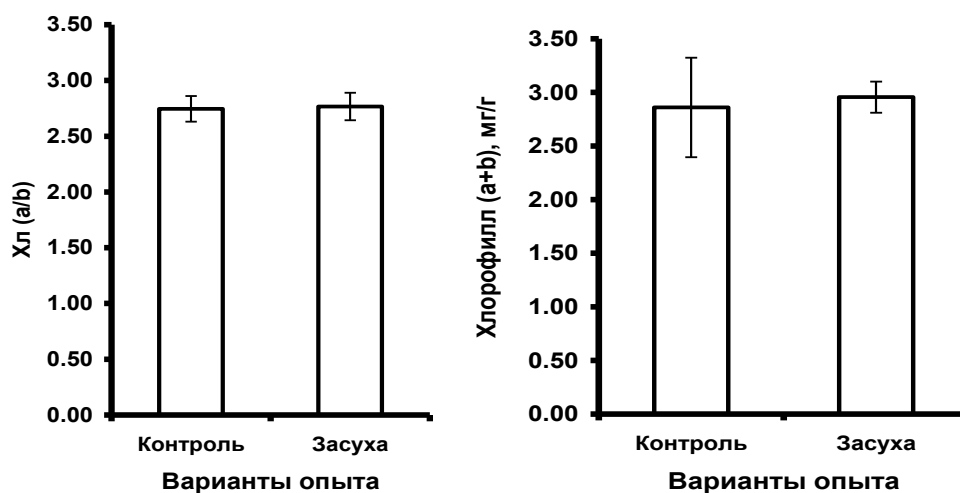


Рис. 2. Содержание хлорофиллов *a* и *b* и их соотношение в третьем листе 8-дневных проростков кукурузы после пятидневной засухи

Fig. 2. The content of chlorophyll *a* and *b* and their ratio in 8-day-old maize seedlings after five days of drought

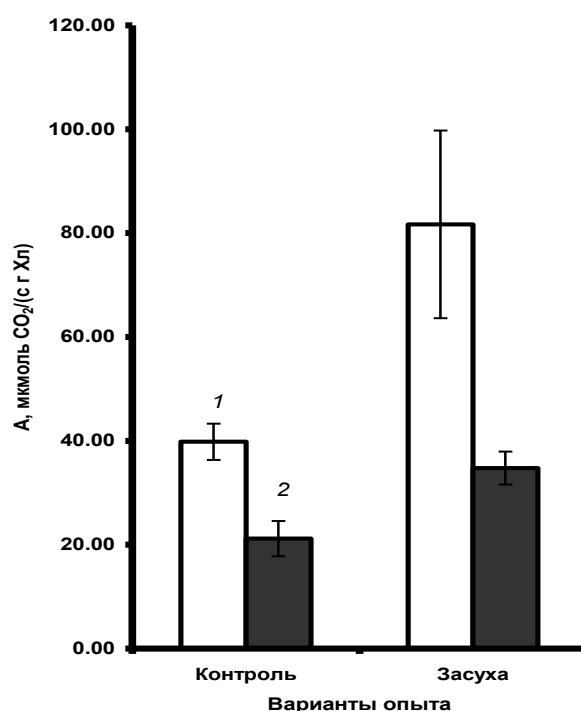


Рис. 3. Наблюдаемый фотосинтез третьего листа 8-дневных проростков кукурузы после пятидневной засухи. Измерения выполнены на насыщающем свете (ФАР 2000 мкЕ/(с м²)) при атмосферной (1) и половинной (2) атмосферной концентрации CO₂

Fig. 3. The intensity of apparent photosynthesis of 8-day-old maize seedlings after five days of drought. The measurements were performed at saturating light (PAR 2000 μE/(s m²)) at atmospheric (1) and half (2) atmospheric CO₂ concentrations

Как и в случае CO₂ газообмена, отнесённого к содержанию хлорофиллов в листе, по сравнению с контролем растения опытного варианта проявляли примерно вдвое большую карбоксилазную активность (см. рис. 4).

Снижение концентрации CO₂ вдвое приводило к уменьшению различий в сопряжении световой и темновой стадий фотосинтеза в листьях опытных и контрольных растений (рис. 3 и 4). В этом случае фотосинтетическое карбоксилирование листьев опытных растений примерно в 1,4 раза превышало контрольное значение. У контрольных растений при половинной концентрации CO₂ отмечали заметное увеличение транспирации по сравнению с нормальной атмосферной концентрацией CO₂. Напротив, в опыте различий в транспирации по ходу измерения CO₂ газообмена при разной атмосферной концентрации CO₂ не наблюдали (рис. 4).

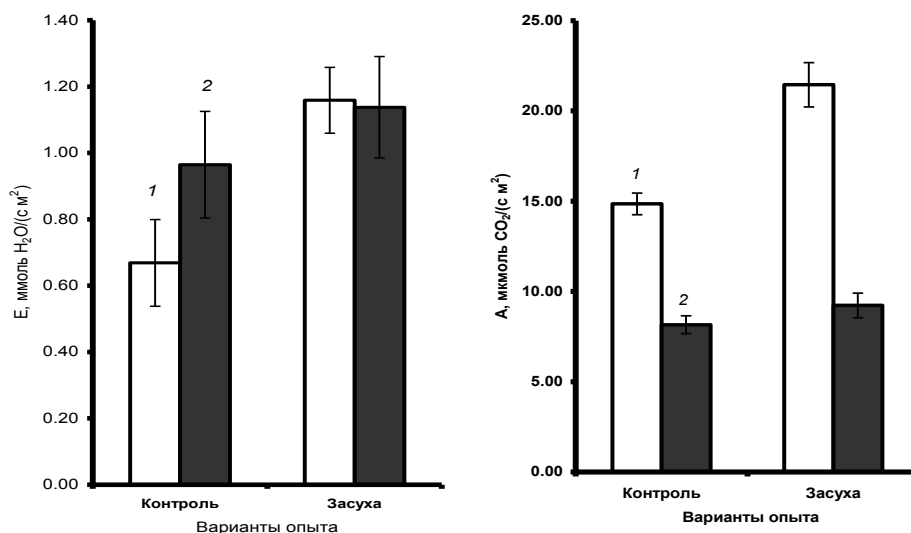


Рис. 4. Фотосинтетический H₂O⁻ и CO₂⁻ газообмен третьего листа 8-дневных проростков кукурузы после пятидневной засухи. Измерения выполнены на насыщающем свете (ФАР 2000 мкЕ / (с м²)) при атмосферной (1) и половинной (2) атмосферной концентрации CO₂

Fig. 4. Photosynthetic CO₂ and H₂O gas exchange of 8-day-old maize seedlings after five days of drought. The measurements were performed at saturating light (PAR 2000 μE/(s m²)) at atmospheric (1) and half (2) atmospheric CO₂ concentrations

После кратковременной засухи у проростков кукурузы имело место заметное увеличение поверхностной плотности листа (рис. 5). Это означает, что по сравнению с контролем мезофилл в листьях растений опытного варианта был упакован более плотно. В таком случае есть основания считать, что в листьях опытных растений в период кратковременной засухи происходило торможение растяжения клеток мезофилла по сравнению с листьями растений контрольного варианта.

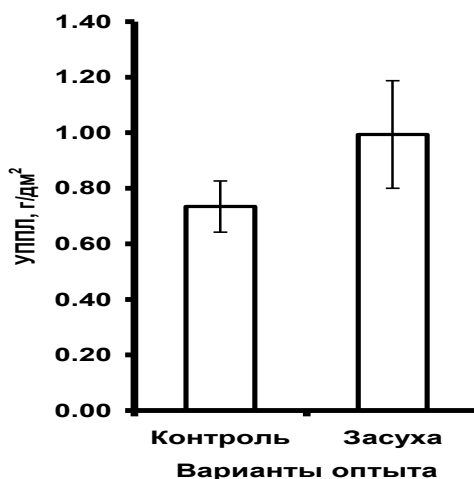


Рис. 5. Удельная поверхностная плотность третьего листа 8-дневных проростков кукурузы после пятидневной засухи

Fig. 5. The specific surface density of 8-day-old maize seedlings after five days of drought

ОБСУЖДЕНИЕ

Фотосинтез высших растений представлен двумя стадиями: световой и темновой. Световая стадия представляет собой фотоокисление кислорода воды и последующего разделения зарядов на фотосинтетической мембране с генерацией градиента трансмембранного электропотенциала. Эта энергия расходуется на восстановление АДФ до АТФ, а также восстановления НАДФ⁺ до НАДФН. Темновой квантовый выход флуоресценции ФС II в условиях ненагруженной электронтранспортной цепи (ЭТЦ) является показателем потенциальной возможности фотоконверсии энергии ФАР в градиент трансмембранного потенциала. В наших опытах темновой квантовый выход флуоресценции ФС II листьев растений после кратковременной засухи не отличался от контрольного варианта как при атмосферной концентрации CO₂, так и при половинной концентрации двуокиси углерода (см. рис. 1). Также не было отмечено различий в содержании хлорофиллов (*a+b*) в листьях растений обоих вариантов (см. рис. 2). Поэтому сделали вывод, что, во-первых, кратковременная засуха не повлияла на состояние пигментного аппарата хлоропластов и их функциональную активность. Во-вторых, отсутствие эффекта от снижения концентрации CO₂ на темновой выход флуоресценции означал, что в данном опыте световая стадия фотосинтеза не зависела от темновой.

Темновая стадия фотосинтеза представляет собой ассимиляцию атмосферной двуокиси углерода. При рассмотрении темнового фотосинтеза в сопряжении со световой стадией удобно характеризовать CO₂ газообмен величиной размерной относительно содержания хлорофилла (*a+b*) в листьях. На насыщающем свете при атмосферной концентрации CO₂ наблюдаемый фотосинтез опытных растений был в два раза выше, чем в контроле (см. рис. 3). Поскольку изменений в пигментном аппарате отмечено не было (см. рис. 1 и 2), то различия опыта и контроля по фотосинтетической ассимиляции CO₂ были вызваны отличиями в процессах поступления CO₂ в лист и его последующего карбоксилирования. Для выяснения вклада каждого из этих процессов в наблюдаемый CO₂ газообмен были проведены его измерения при половинной концентрации атмосферной углекислоты. Снижение атмосферной концентрации CO₂ в два раза приводило к субстратному лимитированию фотосинтетического карбоксилирования. В этом случае устьица не лимитировали фотосинтез, а фотосинтетический газообмен на насыщающем свете отражал скорость темновой стадии фотосинтеза. При таком способе определения фотосинтеза различия между вариантами опыта сохранялись. Заметно меньшая разница между опытом и контролем (приблизительно в 1,4 раза) в измерениях при половинной концентрации CO₂ свидетельствовала о том, что снижение листового сопротивления газообмену и увеличение скорости карбоксилирования примерно в равной степени вносили вклад в усиление наблюдаемого фотосинтеза у опытных растений (см. рис. 3). Отсюда можно сделать вывод, что и фотосинтетическое карбоксилирование, и проводимость листа у растений опытного варианта были больше, чем в контроле. Данные CO₂/H₂O газообмена на границе листовой поверхности также подтверждают этот вывод (см. рис. 4).

При не лимитирующей фотосинтез нормальной атмосферной концентрации CO₂ данные (см. рис. 4) демонстрируют пропорциональную связь между CO₂ газообменом листа и транспирацией. Поскольку удельная

поверхностная плотность листьев (УППЛ) характеризует плотность упаковки клеток мезофилла, то большая величина УППЛ свидетельствует о возрастании мезофилльного сопротивления листьев, сформированных после кратковременной засухи (см. рис. 5). Таким образом, при нормальной атмосферной концентрации CO₂ увеличение общей диффузионной проводимости CO₂ из атмосферы в лист после кратковременной засухи обусловлено увеличением именно устьичной проводимости листьев опытного варианта.

Резюмируя вышеизложенное, можно заключить, что торможение ростовых процессов у проростков кукурузы в результате кратковременной засухи не сопровождается повреждением фотосинтетического аппарата. Напротив, хорошо освещенный лист после кратковременной засухи формирует более сильный по сравнению с растениями контрольного варианта запрос на фотоассимиляты. На уровне фотосинтетического CO₂ газообмена это проявляется через снижение сопротивления устьичной проводимости диффузии CO₂ в лист и усиление темновой стадии фотосинтетического карбоксилирования.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Cassman, K.G. Ecological intensification of cereal production systems: yield potential, soil quality, and precision agriculture // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.–1999. – V. 96. – P. 5952–5959.
2. Qayyum, A., Shahzad, A., Shoaib, L., Waqas, M., Etrat, N., Hafiz, M. and Memoona, H. Screening for drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) hybrids at an early seedling stage // African Journal of Agricultural Research.– 2012. –V. 7(24). – P. 3594-3604, 26 June.
3. Chaves, M.M., J. Flexas and C. Pinheiro. REVIEW. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell //Annals of Botany. – 2009. –V. 103. – P. 551–560.
4. Эдвардс, Дж. Фотосинтез C₃ и C₄ растений: механизмы и регуляция / Дж. Эдвардс, Д. Уокер.– М.: Мир, 1986. – 598 с.
5. Pearcy, R.W., Ehleringer, J. Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants // Plant, Cell and Environment. – 1984. – V. 7. – P. 1–13.
6. Barbou,r, MJ, Burk ,JH, Pitts, WD. Terrestrial Plant Ecology, 2nd edn. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings, Inc. – 1987.
7. Taiz, L., Zeiger, E. Plant physiology. Redwood City, CA: The Benjamin / Cummings Publishing Company, Inc. – 1991.
8. Haxeltine, A., Prentice, IC. BIOME3: an equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types // Global Biogeochemical Cycles.– 1996.– V. 10.– P. 693–709.
9. Ellis, R.P., Vogel, J.C., Fuls, A. Photosynthetic pathways and the geographical distribution of grasses in South West Africa/Namibia // South African Journal of Science.–1980. – V. 76.– P. 307–312.
10. Taub, D.R. Climate and the US distribution of C₄ grass subfamilies and decarboxylation variants of C₄ photosynthesis // American Journal of Botany.– 2000.– V. 87.– P. 1211–1215.
11. Cabido, M., Pons, E., Cantero, JJ., Lewis, JP., Anton, A. Photosynthetic pathway variation among C₄ grasses along a precipitation gradient in Argentina // Journal of Biogeography. – 2008.– V. 35. – P. 131–140.

12. Tilman, D., Downing, J.A. Biodiversity and stability in grasslands // Nature.– 1994. –V. 367. – P. 363–365.
13. Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., et al. Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. Annals of Applied Biology. – 2004. – V. 144. – P. 273–283.
14. Flexas, J., Diaz-Espejo, A., Galme's, J., Kaldenhoff, R., Medrano, H., Ribas-Carbo, M. Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves // Plant, Cell & Environment.– 2007. – V. 30.– P. 1284 – 1298.
15. Lawlor, D.W., Tezara, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes // Annals of Botany. – 2009. – V. 103. – P. 561–579.
16. Marques da Silva, J., Arrabac, M.C. Photosynthesis in the waterstressed C4 grass *Setaria sphacelata* is mainly limited by stomata with both rapidly and slowly imposed water deficits // Physiologia Plantarum.– 2004.–V. 121.– P. 409 – 420.
17. Ripley, Brad, Kristen, Frole and Matthew Gilbert Differences in drought sensitivities and photosynthetic limitations between co-occurring C3 and C4 (NADP-ME) Panicoid grasses // Annals of Botany. – 2010. – V. 105. – P. 493 –503.
18. Пярник, Т.Р. Быстродействующая экспозиционная камера для изучения фотосинтеза при помощи ¹⁴CO₂ / Т.Р. Пярник, О.Ф. Кээрбер,г, Э.Я. Юрисма // Физиология растений. –1987. – Т. 34.– С. 837–845.
19. Лайск, А.Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C₃-растений / А.Х. Лайск. – М.: Наука, 1977. – 195 с.
20. Shreiber, U. Chlorophyll fluorescence and photosynthetic energy conversion: Simple introductory experiments with the TEACHING-PAM Chlorophyll Fluorometer. Effeltrich: Heinz Walz GmbH, –1997. – 73 p.
21. Гавриленко, В.Ф. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание / В.Ф. Гавриленко, М.Е. Ладыгина, Л.М. Хандобина. – М.: Высшая школа, 1975. – 392 с.
22. Wintermans, J.F., De Mots, A. Spectrophotometric Characteristics of Chlorophyll a and b and Their Pheophytin in Ethanol // Biochem. Biophys. Acta.– 1965. – V. 109. – P. 448 – 453.

INCREASING PHOTOSYNTHESIS IN LEAVES OF MAIZE SEEDLINGS AFTER SHORT-TERM DROUGHT

Z.F. Rakhmankulova, S.N. Maevskaya, M.K. Nikolaeva,
E.V. Shuyskaya, P.Yu. Voronin

The effects of 5-day soil drought on juvenile maize plants were investigated. Weight per unit area of leaf, fluorescence quantum yield of PS II, the content of chlorophyll a and b, photosynthetic CO₂ gas exchange and transpiration at room temperature and photosynthesis in saturating light (PAR 2000 μE / (s m²)) for atmospheric and half of the atmospheric CO₂ concentration were determined. After a short drought the leaves of seedlings had more weight per unit area of the sheet. The stimulatory effect of drought on the dark stage of photosynthesis was detected. It is manifested in the increase of the photosynthetic carboxylation of CO₂. At the same time there was decreased of stomata conductance of the diffusion of CO₂ in the leaf. It is concluded that the inhibition of growth processes in maize seedlings as a result of short-term drought is not accompanied by damage to the photosynthetic apparatus. In contrast to this, after short-term drought in well-lit leaves was created a stronger request to assimilates.

maize seedlings, acclimation to short-term soil drought, photosynthesis, a request to assimilates

Вариант опыта

Вариант опыта

Вариант опыта

Вариант опыта

Вариант опыта

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ НА РУССКОМ И АНГЛИЙСКОМ ЯЗЫКЕ

Рахманкулова Зульфира Фаузиевна - доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, 127276, Москва, ул. Ботаническая 35, тел. (499) 361-83-63, E-mail: zulfirar@mail.ru

Маевская Светлана Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, 127276, Москва, ул. Ботаническая 35, тел. (499) 361-83-63, E-mail: zulfirar@mail.ru

Николаева Марина Константиновна - кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, 127276, Москва, ул. Ботаническая 35, тел. (499) 361-83-63, E-mail: mknikolaeva@mail.ru

Шуйская Елена Викторовна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, 127276, Москва, ул. Ботаническая 35, тел. (499) 361-83-63, E-mail: evshuya@mail.ru

Воронин Павел Юрьевич - доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, 127276, Москва, ул. Ботаническая 35, тел. (499) 361-83-63, E-mail: pavel@ippras.ru

Rakhmankulova Zulfira F. - Professor, Dr., Leading researcher of K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, 127276, Botanicheskaya st., 35, Russia, tel. +007 (499) 361-83-63, E-mail: zulfirar@mail.ru

Maevskaya Svetlana N. – Dr., Researcher of K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, 127276, Botanicheskaya st., 35, Russia, tel. +007 (499) 361-83-63, E-mail: zulfirar@mail.ru

Nikolaeva Marina K. - Dr., Researcher of K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, 127276, Botanicheskaya st., 35, Russia, tel. +007 (499) 361-83-63, E-mail: mknikolaeva@mail.ru

Shuyskaya Elena V. - Dr., Researcher of K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, 127276, Botanicheskaya st., 35, Russia, tel. +007 (499) 361-83-63, E-mail: evshuya@mail.ru

Voronin Pavel Yu. - Professor, Dr., Leading researcher of K.A. Timiryazev
Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, 127276, Botanicheskaya st., 35, Russia,
tel. +007 (499) 361-83-63, E-mail: pavel@ippras.ru