

УДК 581.132

ФОТОСИНТЕЗ И ПРОДУКТИВНОСТЬ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

О.О. СТАСИК, Д.А. КИРИЗИЙ, Г.А. ПРЯДКИНА

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17
e-mail: phot-ecol@ifrg.kiev.ua*

Обобщены результаты исследований, проведенных в отделе физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины, в глобальном контексте изучения роли фотосинтеза в продукционном процессе растений. Проанализированы перспективы и стратегии активизации фотосинтетических процессов на разных уровнях организации — от молекулярного до ценотического — с целью повышения продуктивности сельскохозяйственных растений, в особенности озимой пшеницы. Подчеркнута важность примененного системного подхода для поиска лимитирующих факторов фотосинтеза и продукционного процесса растений.

Ключевые слова: продуктивность, фотосинтез, фотодыхание, РБФК/О, донорно-акцепторные отношения, эффективность использования световой энергии.

Увеличение производства продовольствия — одна из наиболее фундаментальных проблем, сопровождающих человечество на протяжении практически всей истории. В настоящее время эта проблема в очередной раз обостряется в силу целого ряда причин. Численность народонаселения Земли в этом столетии уже достигла 7 млрд и, по оценкам экспертов ООН, к 2050 г. превысит 9 млрд [44]. Кроме того, повышается спрос на продовольствие в развитых странах мира, особенно в бурно развивающихся в последние десятилетия странах с высокой численностью населения, таких как Китай, Индия [17]. Согласно прогнозам, при таких темпах роста народонаселения планеты для обеспечения привычного уровня потребления продуктов питания урожайность зерновых сельскохозяйственных культур необходимо удвоить в течение ближайших 30—40 лет [53].

Ситуацию усугубляет исчерпание резервов расширения площадей пахотных земель. Более того, под посевами некоторых культур они уменьшаются. Так, в мире с 1996 по 2010 гг. посевные площади под пшеницей уменьшились в среднем на 5,5 % [72]. Самые значительные сокращения отмечены в Китае (на 5,1 млн га), США (на 3,3), Канаде (на 1,9) и Турции (на 1,2 млн га).

Еще один отрицательный фактор, влияющий на производство продовольствия — глобальные климатические изменения, проявляющиеся в повышении температуры воздуха в период вегетации растений, недостаточном выпадении осадков или, наоборот, их ливневом характере, что отрицательно сказывается на урожайности [68]. Например, потери урожая риса в глобальном масштабе вследствие ужесточения негативного

воздействия климатических факторов составят к концу столетия около 41 %, урожаи пшеницы в Австралии могут сократиться на 50 %.

Тревожной тенденцией стало замедление ежегодного прироста урожайности большинства злаковых культур. Для целого ряда стран показано, что в последние 10 лет урожайность наиболее важных для человечества культур, таких как пшеница и рис, не увеличивается [58]. В течение последних 40 лет прирост урожайности риса снизился с 34 до 17 %. Прирост урожайности пшеницы в мире в период с 1968 по 1987 гг. варьировал на уровне 30–32 %, а в 1998–2007 гг. — снизился до 1 %.

Пшеница — наиболее распространенная сельскохозяйственная культура, основа поддержания глобальной продовольственной безопасности, поскольку составляет пятую часть калорийности пищевого рациона человечества [44]. Для решения продовольственной проблемы особенно важно преодоление кризиса в дальнейшем повышении ее урожайности [15, 17, 73]. В связи с этим недавно был учрежден международный консорциум по урожайности пшеницы (Wheat Yield Consortium, WYC), основная цель которого — разработка конкретных путей повышения генетического потенциала продуктивности пшеницы на 50 % в течение ближайших 20 лет [73].

По мнению экспертов консорциума, замедление темпов роста урожайности пшеницы связано с исчерпанием возможностей ее повышения за счет факторов, обеспечивших рывок роста продуктивности пшеницы в результате «зеленой революции». Ее достижения базируются на улучшении распределения биомассы растения в пользу более крупного колоса и увеличении относительной массы зерна ($K_{\text{хоз}}$) за счет укорочения стебля, а также возрастании площади листьев, позволяющем формировать посевы с высокой эффективностью поглощения солнечной радиации [74]. Однако $K_{\text{хоз}}$ и листовой индекс посевов у современных сортов уже достигли предельно возможных значений, превышение которых отрицательно влияет на продуктивность. Поэтому в широком кругу исследователей сформировался консенсус, что одним из наиболее значимых факторов дальнейшего повышения потенциала продуктивности пшеницы является увеличение активности фотосинтеза [46, 48, 73].

Стратегии улучшения урожайности путем активизации фотосинтетического аппарата на уровнях от супрамолекулярного до ценологического широко дискутируются в литературе [15, 17, 39, 43, 64, 67, 88]. Среди наиболее перспективных подходов выделяют: повышение активности рибулозо-1,5-бис-фосфаткарбоксылазы/оксигеназы (РБФК/О) за счет возрастания содержания фермента в листе и улучшения его кинетических параметров; увеличение скорости регенерации рибулозо-1,5-бис-фосфата (РБФ) в цикле Кальвина; трансформацию C_3 -пути ассимиляции CO_2 в C_4 ; повышение интенсивности фотосинтеза вследствие оптимизации донорно-акцепторных отношений; увеличение эффективности поглощения световой энергии и превращения ее в биомассу.

Стратегия прорыва в селекции пшеницы на продуктивность, разрабатываемая консорциумом, рассматривает активизацию фотосинтеза в комплексе с изменениями процессов роста и развития растения, подчеркивая необходимость углубления существующих представлений об их взаимосвязи и интегрированности в продукционном процессе [73].

Весомый вклад в развитие теории взаимосвязи фотосинтеза и продукционного процесса сельскохозяйственных культур, в частности пше-

ницы, внесли работы, проведенные в отделе физиологии и экологии фотосинтеза Института физиологии растений и генетики (ИФРГ) НАН Украины. Их отличительной чертой является системный подход, основы которого были заложены в работах А.С. Оканенко и развиты Б.И. Гуляевым [3, 4]. При этом фотосинтетическая функция изучается как составляющая продукционного процесса растений в тесной взаимосвязи с процессами роста и развития, обеспеченностью минеральным питанием, также принимается во внимание комплексность связей между структурно-функциональными показателями самого фотосинтетического аппарата на разных уровнях организации — от субклеточного до агрофитоценозов. Важность системного подхода при изучении роли фотосинтеза в формировании урожайности растений обусловлена многоэтапностью фотосинтетического процесса, разной чувствительностью отдельных этапов к изменениям факторов внешней среды, необходимостью поддержания баланса синтеза ассимилятов и их использования, а также специфичностью регуляторных связей на различных уровнях структурной организации фотосинтетического аппарата.

Ниже рассмотрены основные достижения отдела физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины в изучении взаимосвязи фотосинтеза и продукционного процесса, а также перспективы улучшения активности фотосинтеза для повышения продуктивности сельскохозяйственных культур, в частности пшеницы.

Исследования фотосинтеза и продукционного процесса растений в отделе физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины. Отдел физиологии и экологии фотосинтеза был создан в 1959 г. на базе лаборатории физиологии фотосинтеза, основанной в 1956 г. под руководством канд. хим. наук Х.Н. Починка. Первым заведующим отделом был чл.-кор. АН УССР А.С. Оканенко. С 1979 г. его возглавляли д-р биол. наук, проф. Б.И. Гуляев, с 2000 по 2009 г. — д-р биол. наук Т.М. Шадчина. Основной задачей лаборатории и отдела в первые годы его существования было продолжение и развитие пионерских работ акад. АН УССР Е.Ф. Вотчала, которые сформировали методические основы изучения процесса фотосинтеза в естественных условиях в связи с продуктивностью сельскохозяйственных культур. Исследования, проведенные под руководством чл.-кор. АН УССР А.С. Оканенко, заложили основы отечественной научной школы физиологии, биохимии и экологии фотосинтеза. На протяжении последних 30 лет главным научным направлением отдела является изучение фотосинтетических процессов и механизмов их регуляции на уровне хлоропласт—лист—растение—ценоз в связи с продуктивностью растений разных генотипов в зависимости от условий выращивания с целью дальнейшего развития теории продукционного процесса и способов повышения продуктивности.

Учеными отдела установлены механизмы неспецифической устойчивости фотосинтетического аппарата в донорно-акцепторной системе растений к действию стрессовых факторов [34]. Исследованы особенности функционирования механизмов регуляции энергетического и пластического балансов в фотосинтезе на разных уровнях организации фотосинтетического аппарата у растений разных генотипов при оптимальных и стрессовых условиях. На примере пшеницы показано, что в условиях дефицита азотного питания, высокой температуры, засоления почвы и засухи увеличивается доля поглощенной энергии света, которая не участвует в фотохимических процессах и рассеивается в виде теплоты. До-

казано, что повышение потерь энергии таким образом имеет адаптивный характер и обусловлено регуляторными механизмами, связанными с функционированием ксантофилльного цикла и энергетическими переходами состояние 1—состояние 2.

Впервые показано, что устойчивость фотосинтеза к высоким температурам у сортов пшеницы степного экотипа обусловлена способностью сохранять в условиях стресса и после него высокую степень активации РБФК/О и активность регенерации РБФ в цикле Кальвина. При этом у менее устойчивых сортов лесостепного экотипа уровень ингибирования ФС II при действии высокой температуры определяется снижением карбоксилазной активности РБФК/О.

Исследования сотрудников отдела существенно развили и углубили современные представления о механизмах взаиморегуляции фотосинтеза и роста в донорно-акцепторной системе растений при оптимальных и стрессовых условиях. В частности, получены новые данные о характере регуляции фотосинтеза и распределения ассимилятов в донорно-акцепторной системе растений путем торможения или стимуляции роста отдельных органов при различных условиях освещения и азотного питания.

Охарактеризована физиологическая роль фотодыхания в регуляции фотосинтеза, продукционного процесса и устойчивости растений к абиотическим стрессорам. На примере рода *Triticum* показано, что фотодыхание не является главным фактором межвидовых и межсортовых различий по интенсивности фотосинтеза, однако способствует сохранению высокой активности фотосинтетического аппарата в течение репродуктивного периода развития растений, чем обеспечивает лучшую наполненность зерна и высокую зерновую продуктивность колоса.

В настоящее время основной акцент в исследованиях отдела делается на изучении особенностей регуляторных механизмов в системе фотосинтез—продукционный процесс у новых сортов озимой пшеницы, созданных в ИФРГ НАН Украины под руководством акад. НАН Украины В.В. Моргуна [11]. Исследования недавно созданных высокоинтенсивных сортов, способных формировать рекордные урожаи на улучшенных фонах минерального питания, по сравнению со старыми сортами имеют большое научное значение для выяснения основных закономерностей формирования агроценозов с высокой фотосинтетической продуктивностью, выявления структурно-функциональных параметров, обеспечивающих высокую продуктивность, и прогнозирования новых тенденций в селекционном улучшении культуры.

Обнаружено, что генотипы с высокой зерновой продуктивностью характеризуются большим количеством хлоропластов в клетках, повышенным содержанием хлорофилла в одном хлоропласте по сравнению с менее продуктивными. Доказано, что зерновая продуктивность растений разных генотипов тесно коррелирует с фотосинтетическим потенциалом, характеризующим уровень накопления хлорофилла в листьях в течение вегетации, зависит от продолжительности функционирования листьев и активности фотосинтетического аппарата в репродуктивный период. У новых высокопродуктивных сортов озимой пшеницы обнаружены повышенная интенсивность ассимиляции CO_2 в расчете на единицу поверхности листа, фотохимическая активность ФС II на свету, меньшая доля нефотохимических потерь поглощенной световой энергии по сравнению с менее продуктивными сортами старой се-

лекции. Кроме того, высокопродуктивные сорта имеют большие аттрагирующую силу и депонирующую емкость стебля, что позволяет поддерживать высокий уровень фотосинтеза в период слабого запроса со стороны основного акцептора ассимилятов — колоса — в фазы колошения и цветения, обеспечивает дополнительный ресурс в период налива зерна.

Результаты исследований сотрудников отдела опубликованы в 13 монографиях, защищены 30 авторскими свидетельствами и патентами, отмечены Государственной премией СССР (А.С. Оканенко, 1969), Государственной премией УССР (Б.И. Гуляев, Б.А. Митрофанов, 1987) и дважды удостоены премии им. Н.Г. Холодного НАН Украины (Б.И. Гуляев, Б.А. Митрофанов, 1989; Д.А. Киризий, Т.М. Шадчина, О.О. Стасик, 2009). В отделе подготовлен 41 кандидат и 10 докторов наук, работающих в научных учреждениях и вузах Украины, Молдовы, Грузии, Узбекистана, Азербайджана.

Недавно в соавторстве с сотрудниками лаборатории биохимии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины издана фундаментальная трехтомная монография «Фотосинтез». В уникальном издании рассмотрены физиолого-биохимические механизмы процесса ассимиляции углекислого газа, особенности регуляции фотосинтетических процессов для всех уровней организации, начиная от хлоропластного и заканчивая целотическим. Значительное внимание уделено процессу фотодыхания и его роли в защите фотосинтетического аппарата при отклонении факторов внешней среды от оптимума. Рассмотрены закономерности регуляции фотосинтеза в донорно-акцепторной системе целого растения и вопросы распределения ассимилятов между органами. Представлены данные о характере формирования и функционирования фотосинтетического аппарата агроценозов в зависимости от факторов внешней среды и генотипических особенностей культуры, обсуждены пути повышения эффективности ассимиляции CO_2 посевами и проблемы поиска фотосинтетических показателей — маркеров высокой продуктивности. Изложены возможности современных спектральных методов дистанционного мониторинга состояния посевов и прогнозирования их продуктивности.

Перспективы и стратегии интенсификации фотосинтеза в связи с повышением продуктивности растений. Интенсивность ассимиляции CO_2 на клеточном уровне определяется активностью ключевого фермента фотосинтеза РБФК/О и (или) скоростью регенерации субстрата первичной реакции — РБФ [8]. Оба этих фактора рассматриваются среди наиболее перспективных для дальнейшего повышения фотосинтетической активности и продуктивности растений.

РБФК/О составляет наибольшую часть — до 50 % всех растворимых белков в листьях C_3 -растений и может содержать более 25 % всего азота в листе [66]. Считается, что это связано с низкой эффективностью каталитической функции РБФК/О и невозможностью избежать оксигеназной реакции в условиях современной атмосферы [81]. Активность фермента, рассчитанная как количество ассимилированного CO_2 на один реакционный центр в секунду ($k_{\text{кат}}$), существенно ниже, чем у большинства других растительных ферментов, что требует высокого содержания РБФК/О для обеспечения необходимого уровня ассимиляции CO_2 .

Вместе с тем увеличение содержания РБФК/О у полученных к настоящему времени генетически модифицированных растений, как правило, не сопровождается повышением интенсивности фотосинтеза. Так,

у растений риса, содержащих на 30 % больше РБФК/О по сравнению с растениями дикого типа вследствие сверхэкспрессии малой субъединицы, интенсивность фотосинтеза в условиях светового насыщения не менялась при низких и даже снижалась при высоких концентрациях CO_2 [80]. При этом удельная активность фермента у трансформантов оставалась неизменной, но существенно уменьшалась степень активации. Авторы предположили, что перераспределение азота в пользу РБФК/О даже при достаточном обеспечении этим элементом приводит к функциональному дисбалансу с другими компонентами фотосинтетического аппарата и снижению его эффективности в целом. Анализом метаболома листьев подтверждено, что у растений с повышенным содержанием РБФК/О лимитирующим звеном ассимиляции CO_2 является регенерация РБФ в цикле Кальвина, не зависящая от содержания АТФ [79].

Изучение особенностей фотосинтеза у трансгенных растений со сниженным количеством отдельных ферментов цикла Кальвина или компонентов электронтранспортной цепи показало, что регенерация РБФ может лимитироваться цитохромным комплексом *b/f* [43] и активностью седогептулозо-1,7-бис-фосфатазы (СБФ) [71]. Лимитирующая роль СБФ подтверждена в исследованиях трансгенных растений табака. Сверхэкспрессия гена СБФ арабидопсиса в листьях табака приводила к существенному повышению интенсивности ассимиляции CO_2 при насыщающих уровнях ФАР, ускоряла рост листьев и на 30 % увеличивала массу сухого вещества растений. У трансформированных растений табака с повышенной экспрессией цианобактериальной СБФ интенсивность фотосинтеза и масса сухого вещества в конце опыта были соответственно на 50 и 24 % больше по сравнению с растениями дикого типа. Вместе с тем у растений риса с повышенным содержанием данного фермента интенсивность фотосинтеза была больше по сравнению с растениями дикого типа только в стрессовых условиях.

Из результатов представленных работ следует, что для повышения интенсивности ассимиляции CO_2 необходимо одновременное сбалансированное повышение активностей и РБФК/О, и регенерации РБФ. Действительно, исследования лимитирующих факторов фотосинтеза у разных видов и сортов, проведенные в отделе физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины, показали, что при естественной концентрации CO_2 интенсивность фотосинтеза лимитируется совместно (колимитируется) как активностью РБФК/О, так и скоростью регенерации РБФ независимо от плоидности, продуктивности, окультуренности или периода селекции [29, 30]. Следовательно, повышение интенсивности ассимиляции CO_2 у новых высокоурожайных сортов по сравнению со старыми менее урожайными сортами обеспечивалось сбалансированным возрастанием обоих факторов. Очевидно, генетические подходы повышения интенсивности фотосинтеза, базирующиеся на увеличении активности (содержания) РБФК/О, по крайней мере у растений пшеницы, должны учитывать необходимость скоординированного повышения скорости регенерации РБФ в цикле Кальвина.

Кроме того, исследованиями связей интенсивности фотосинтеза с активностью и содержанием РБФК/О в листьях контрастных по продуктивности сортов озимой пшеницы мы подтвердили, что характер этих связей может изменяться в зависимости от фазы развития растений. Так, у молодых растений в период экспоненциального роста при отсутствии лимитирования со стороны потребления ассимилятов интенсивность

фотосинтеза у разных по продуктивности сортов тесно положительно коррелировала с активностью РБФК/О [11]. При этом у всех сортов степень активации реакционных центров (карбамилирования) превышала 94 %. Однако характер связи интенсивности фотосинтеза и содержания РБФК/О во флаговом листе этих сортов существенно различался в зависимости от фазы развития. В фазу цветения содержание фермента в листе было максимальным и не коррелировало с интенсивностью ассимиляции CO_2 . В процессе старения уровень РБФК/О в листе снижался вследствие ремобилизации азота для налива зерновки. Степень снижения была больше у менее продуктивного сорта и в варианте с меньшей дозой внесенных удобрений. При этом удельная активность фермента, рассчитанная по данным CO_2 -газообмена, повышалась обратно пропорционально его содержанию. В фазы молочной и молочно-восковой спелости уже отмечалась очень тесная положительная корреляция ($r = 0,97$) между содержанием РБФК/О и интенсивностью фотосинтеза.

Полученные нами данные и сходные результаты других исследователей [83] свидетельствуют, что накопление максимальных уровней РБФК/О во флаговом листе растений пшеницы в фазу цветения связано с депонированием азота перед наливом зерна, а не с потребностями фотосинтетической ассимиляции. Однако во время налива зерна низкое содержание РБФК/О в листе становится лимитирующим фактором, определяющим интенсивность фотосинтеза и тем самым оказывающим влияние на обеспеченность ассимилятами растущих зерновок. Поэтому для пшеницы высокое содержание или активность РБФК/О в листьях в период налива зерна считается важным фактором повышения продуктивности. С точки зрения баланса азота и эффективности его использования растением лучшим вариантом является повышение удельной активности фермента, чем его содержания.

В литературе в последнее время активно обсуждается возможность интенсификации фотосинтеза методами генетической инженерии путем улучшения кинетических характеристик РБФК/О — повышения каталитической эффективности $k_{\text{кат}}$ и (или) изменения соотношения скоростей карбоксилазной и оксигеназной реакций (фактора специфичности $S_{\text{с/о}}$) [66, 86]. Для получения РБФК/О с улучшенными кинетическими параметрами используются два подхода: 1) поиск форм среди существующих генотипов (обычно видов, растущих в экстремальных условиях окружающей среды) для последующей трансформации культурных растений; 2) направленный мутагенез генов, кодирующих малую и большую субъединицы фермента. Однако в ходе исследований широкого круга фотосинтезирующих организмов от бактерий до высших растений, включая мутантов с измененной структурой РБФК/О, установлено, что $S_{\text{с/о}}$ тесно отрицательно коррелирует с $k_{\text{кат}}$, т.е. большая величина соотношения активностей карбоксилазной реакции к оксигеназной сопровождается более низкой удельной активностью [43, 82]. Таким образом, чем выше активность фермента, тем сильнее снижается эффективность карбоксилирования вследствие усиления усиления фотодыхания.

Черкез и соавт. [81, 82] на основе анализа структуры и функциональных особенностей РБФК/О растений с различными типом метаболизма и структурой фермента пришли к выводу, что естественную РБФК/О практически невозможно улучшить. При этом взаимосвязанные различия $S_{\text{с/о}}$ и $k_{\text{кат}}$ у разных видов являются результатом оптимального приспособления фотосинтетического аппарата к конкретным усло-

виям произрастания. Следует отметить, что компьютерное моделирование зависимости фотосинтетической активности посева от кинетических характеристик РБФК/О дало более высокие показатели ассимиляции CO_2 у C_3 -растений с пониженными значениями $S_{c/o}$, а значит, более высоким относительным уровнем фотодыхания, но с большими значениями $k_{\text{кат}}$ [89].

Снижение интенсивности фотодыхания рассматривается многими исследователями как перспективный, физиологически возможный способ существенного улучшения продуктивности растений [67, 88]. Согласно расчетам, приведенным в работе [88], фотодыхание наполовину снижает эффективность конверсии световой энергии в биомассу у C_3 -растений. Вместе с тем попытки генетических модификаций отдельных ферментов и ферментных систем гликолатного метаболизма с целью повышения интенсивности фотосинтеза, предпринятые в конце прошлого столетия, не дали ожидаемых результатов [77]. Тем не менее в последние годы активно проводятся исследования новых возможностей замедления или уменьшения энергозатратности фотодыхания методами генетической инженерии. Недавно проанализированы результаты научных проектов, в которых реализована принципиально иная идеология изменения метаболизма с целью уменьшения отрицательного влияния фотодыхания на квантовую эффективность фотосинтеза [66]. В геноме растений табака были перенесены бактериальные гены ферментов глиоксилаткарболигазы и гидроксипируватизомеразы, дающие возможность осуществить преобразование глиоксилата в гидроксипируват в клетке, минуя реакцию синтеза серина из двух молекул глицина, и избежать энергетически затратной реассимиляции NH_3 . Однако полученные трансгенные растения оказались гиперчувствительными к фотоокислению и страдают от фотоповреждений фотосинтетического аппарата при выращивании в условиях яркого освещения и атмосферной концентрации CO_2 .

Подобные работы были проведены с растениями арабидопсиса. Пять бактериальных генов, кодирующих гликолатдегидрогеназу, глиоксилаткарболигазу и тартрониксемиальдегиддегидрогеназу, были перенесены в геном арабидопсиса. Это позволило реализовать непосредственно в хлоропластах трансформированных растений преобразование гликолевой кислоты в глицериновую, минуя пероксисомальные и митохондриальные этапы гликолатного цикла. Трансгенные растения отличались более быстрым ростом, большим накоплением биомассы побега и корня и имели более высокое содержание углеводов по сравнению с растениями дикого типа. Однако неизвестно, сохранялось ли преимущество трансформированных растений по сравнению с растениями дикого типа при выращивании в переменных условиях естественной окружающей среды. Сомнения в эффективности данного подхода генетической трансформации обусловлены имеющимися в литературе данными о значении реакции превращения глицина в серин для регуляции энергетического баланса и анаболизма фотосинтезирующей клетки в целом [32].

В работах, проведенных в отделе физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины на широкой выборке дикорастущих и слабокультурных видов и сортах культурных видов пшеницы различной продуктивности, показано, что интенсивность фотодыхания значительно теснее и стабильнее коррелирует с зерновой продуктивностью, чем интенсивность фотосинтеза [31]. Установлено, что фотодыхание является важным регуляторным механизмом фотосинтетического метаболизма

в условиях изменяющейся окружающей среды, способствует сохранению высокой активности фотосинтетического аппарата в течение репродуктивного периода развития растений, что обеспечивает лучшую выполненность зерна и большую зерновую продуктивность. Энергозатратность фотодыхания в условиях абиотических стрессов, вызывающих смыкание устьиц и уменьшение потока CO_2 внутрь листа, увеличивает потребление продуктов световой фазы фотосинтеза, поддерживая ее активность, и способствует уменьшению фотоингибирования и фотоповреждений клеточных структур. Впервые установлено, что роль фотодыхания в реакции фотосинтетического аппарата на повышение температуры зависит от адаптивных свойств сорта — высокая активность фотодыхания способствует поддержанию фотосинтеза у устойчивых сортов и, наоборот, ингибированию фотосинтеза у чувствительных сортов [78]. Следует отметить, что влияние фотодыхания при этом в первую очередь связано с изменениями активности РБФК/О и скорости регенерации РБФ в цикле Кальвина, а не с поддержанием активности транспорта электронов.

Результаты исследований фотодыхания, полученные в отделе, и литературные данные [47] свидетельствуют, что гликолатный цикл является важной, сложившейся в ходе эволюции составляющей метаболизма фотосинтезирующих клеток C_3 -растений, особенно при действии неблагоприятных факторов внешней среды. Привлечение этих знаний очевидно было бы полезным для разработки проектов генетических трансформаций растений с целью повышения продуктивности.

Оптимизация донорно-акцепторных отношений. Важной составляющей системного подхода к изучению роли фотосинтеза в продукционном процессе, развиваемого в отделе физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины, является концепция донорно-акцепторных отношений [9]. Большое значение в формировании продуктивности растений, особенно хозяйственно-ценных их частей, имеют процессы распределения ассимилированного углерода, которые контролируются сложной системой прямых и обратных связей между органами — поставщиками и потребителями ассимилятов.

Анализ литературных данных и результаты наших исследований свидетельствуют о наличии важных регуляторных связей между интенсивностью функционирования фотосинтетического аппарата растений пшеницы и особенностями донорно-акцепторных отношений между органами побега, в частности аттрагирующей способностью главных акцепторов — стебля и колоса [15].

Обеспеченность колоса ассимилятами перед и во время цветения влияет на количество жизнеспособных завязей, а отсюда — и зерновок в спелом колосе, что является одним из факторов, определяющих его аттрагирующую способность [45]. Положительный эффект возможен также от роста фонда резервных углеводов, которые накапливаются в стеблях пшеницы до и во время цветения (преимущественно фруктаны, сахароза, фруктоза и глюкоза), для стабилизации обеспечения начального этапа роста зерновок и, таким образом, повышения их выживаемости после оплодотворения [42], а также в качестве источника углерода для дальнейшего налива зерна [75]. Предполагается, что содержание углеводов в стебле после цветения может быть использовано как селекционный критерий для стабилизации продуктивности зерновых злаков в изменяющихся условиях окружающей среды [59, 76].

В выяснение этих фундаментальных вопросов, которые активно обсуждаются в мировой научной литературе, сотрудниками отдела физи-

ологии и экологии фотосинтеза внесен весомый вклад. Показано, что новые высокоинтенсивные сорта озимой пшеницы, оригинатором которых является ИФРГ НАН Украины, характеризуются более высокой интенсивностью фотосинтеза флагового листа в период цветения и длительным сохранением его функциональной активности в течение налива зерна, чем старые менее продуктивные сорта. Отмечена важная роль интенсификации фотосинтеза для повышения продуктивности пшеницы, каковой признак предлагается для использования в качестве дополнительного критерия при селекции сортов пшеницы с высоким потенциалом продуктивности.

Согласно общим представлениям концепции донорно-акцепторных отношений, масса отдельной зерновки определяется мощностью донора углерода в растении и способностью к синтезу и накоплению запасных соединений в самой зерновке [65]. Доступность источника ассимилятов определяется интенсивностью фотосинтеза после цветения, а также ремобилизацией углеводов и азотсодержащих соединений из вегетативных органов в зерно [36], тогда как способность к синтезу запасных веществ обусловлена генотипическими особенностями. Считается, что ремобилизация углеводов, накопленных в стебле пшеницы до и во время цветения, играет заметную роль в снабжении растущих зерновок ассимилятами. Особое значение этот процесс приобретает в случае действия на растения неблагоприятных факторов в период налива зерна [42]. Поэтому депонирование ассимилятов в вегетативных органах перед наливом зерна чаще всего рассматривается как один из механизмов стабилизации урожайности в меняющихся условиях окружающей среды [16].

Вместе с тем проведенные в отделе исследования дают основания утверждать, что депонирующая функция стебля у растений пшеницы выполняет еще одну роль, а именно — резервного акцептора ассимилятов [8]. Как уже отмечалось, накопление ассимилятов в стебле происходит преимущественно в период колошения—цветения. В это время фотосинтетический аппарат растения полностью сформирован и может работать с максимальной отдачей, но возможности для утилизации ассимилятов ограничены, поскольку главный акцептор — зерновки — еще не образовался, а рост вегетативных частей почти завершен. Если бы растению не было куда выводить ассимиляты из листьев, их фотосинтетическая активность неизбежно снизилась бы вследствие закономерностей, хорошо известных из теории донорно-акцепторных отношений [6]. Это непосредственно подтверждено и результатами наших опытов с искусственным блокированием оттока ассимилятов из листьев [10]. Для предотвращения такого снижения фотосинтеза ассимиляты временно депонируются в стебле в виде запасных полимерных форм углеводов (фруктанов), которые обеспечивают накопление значительных их количеств без нарушения осмотического состояния клеток. В дальнейшем эти запасные формы способны легко гидролизироваться при их ремобилизации в растущие зерновки.

Следовательно, стебель выступает альтернативным акцептором ассимилятов, который предотвращает торможение активности фотосинтетического аппарата до появления главного акцептора. Это экспериментально подтверждено выявленной нами тесной связью между депонирующей способностью стебля и интенсивностью фотосинтеза флаговых листьев в период цветения у различных сортов пшеницы [8]. Формулировка гипотезы о роли стебля как альтернативного акцептора

ассимилятов для стабилизации функционирования донорно-акцепторной системы пшеницы в репродуктивный период, а также ее экспериментальное подтверждение в работах отдела физиологии и экологии фотосинтеза имеют приоритетный характер.

Известно, что избыточное накопление ассимилятов в листьях не только тормозит фотосинтез, но и ускоряет их старение. Можно предположить, что депонирующая функция стебля, поддерживая активность фотосинтетического аппарата на высоком уровне в период цветения, имеет более «продолжительное» действие, тормозя тем самым его старение в дальнейшем. Данные наших опытов свидетельствуют, что у новых высокопродуктивных сортов длительное сохранение интенсивности фотосинтеза листьев на более высоком уровне на протяжении налива зерна отвечало и большей депонирующей способности стебля по сравнению с менее продуктивным старым сортом, а блокирование оттока ассимилятов ускоряло их старение [8, 10].

Таким образом, в результате цикла исследований, проведенных в отделе, показано, что преимущество по зерновой продуктивности новых высокоинтенсивных сортов пшеницы перед старым сортом, созданным до начала «зеленой революции», обеспечивается более высокой интенсивностью фотосинтеза на протяжении генеративной фазы развития, повышенной депонирующей способностью стебля, эффективностью ремобилизации ассимилятов в конце вегетации, высокой аттрагирующей способностью колоса. Литературные данные [15] и результаты наших опытов свидетельствуют, что резервы улучшения этих признаков селекционным путем не исчерпаны, и это может стать физиологическим основанием для дальнейшего повышения продуктивности пшеницы.

Другой важный аспект при формировании полноценного урожая — обеспечение растущих зерновок азотом. Поскольку белковость зерна является одним из определяющих факторов его рыночной цены, а белки — основные азотсодержащие соединения, то генотипические особенности поглощения и распределения азота в растениях пшеницы привлекают пристальное внимание исследователей [19]. В отличие от углеводов, главным источником которых при нормальных условиях в течение периода налива зерна является флаговый лист, а резервы стебля играют вспомогательную и страховочную роль, перераспределение азотсодержащих соединений имеет свои особенности. Накопление белка в зерне происходит за счет использования двух источников азотистых соединений: реутилизации азота, накопленного в вегетативных органах (преимущественно листьях и стебле) до цветения, а также поглощения азота из почвы в период созревания зерна [38]. Известно, что более 60—70 % азота, содержащегося в спелом зерне, обеспечивается ремобилизацией этого элемента, накопленного в растении перед цветением [41]. Любое повышение урожая должно сопровождаться увеличением поглощения растением азота и эффективности его использования [51, 84].

У пшеницы реутилизация азота из стебля и листьев в зерно зависит от экологических факторов, внесения удобрений и генотипа [49, 51]. Повышение эффективности использования азота является важным условием создания новых сортов пшеницы. Для этого надо уменьшить конкуренцию между вегетативными и генеративными органами за азот после цветения и усилить его поглощение [62].

Нашими исследованиями показано, что эффективность использования азота в процессах ассимиляции CO_2 в листьях пшеницы современных высокоинтенсивных сортов выше, чем у менее продуктивного сор-

та старой селекции [12]. При старении листьев в течение периода роста зерновок эффективность использования азота в процессе фотосинтеза уменьшается. Это обусловлено деградацией белковых компонентов фотосинтетического аппарата и увеличением доли транспортных форм азота, которые ремобилизуются в зерновки. Между эффективностью использования азота и интенсивностью фотосинтеза существует положительная корреляционная связь, опосредованная проводимостью мезофилла для CO_2 , а следовательно, активностью РБФК/О.

В последние годы в ИФРГ НАН Украины созданы новые сорта пшеницы интенсивного типа с высоким потенциалом продуктивности, для раскрытия которого необходимы, в частности, улучшенные условия минерального питания [13]. Однако известно, что, с одной стороны, избыток азотного питания приводит к снижению эффективности использования этого элемента, и хотя урожайность повышается, содержание белка в зерне не увеличивается [56]. С другой стороны, в литературе отмечается важность исследований по эффективности использования азота на низком уровне минерального питания [37], поскольку, во-первых, в производстве не всегда могут быть созданы надлежащие условия, а, во-вторых, считается, что растения с лучшими показателями при низком уровне питания сохраняют свое преимущество и при высоком.

Нашими исследованиями показано, что коэффициенты реутилизации азота в процессе налива зерна (K_p), рассчитанные для целого побега, у растений новых сортов при высоком фоне минерального питания были выше, чем у старого сорта [7]. Снижение уровня питания привело к уменьшению K_p у всех сортов, однако преимущество высокоинтенсивных сортов над сортом более ранней селекции по этому показателю сохранилось. Выявлено, что в таких условиях новые сорта еще имели определенные дополнительные резервы для обеспечения зерна азотом кроме накопленных в побеге в период цветения. Это может быть лучшее использование азота из почвы, о чем косвенно свидетельствует более высокое содержание азота в сухом веществе побега новых сортов.

Расчеты коэффициентов реутилизации азота для отдельных вегетативных органов выявили, что у листьев всех сортов показатель K_p был выше, чем у стебля и целого побега. Это связано в основном с высоким содержанием азота в листьях в фазу цветения. Полученные результаты хорошо согласуются с литературными данными о решающем вкладе листьев в обеспечение зерна пшеницы азотом [87]. Вместе с тем на высоком фоне минерального питания разница между сортами по K_p для листьев была не такой значительной, как для целого побега. Однако по этому показателю для стебля новые сорта значительно превышали сорт более ранней селекции. Следовательно, преимущество новых сортов над старым по эффективности реутилизации азота из целого побега обусловлено лучшим использованием резервов стебля.

Таким образом, исследования особенностей функционирования донорно-акцепторной системы растений пшеницы в связи с их продуктивностью, проведенные в отделе физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины, являются весомым вкладом в развитие теории продукционного процесса этой важнейшей сельскохозяйственной культуры и имеют большое практическое значение при поиске путей дальнейшего повышения ее урожайности, в том числе генетическими методами.

Эффективность использования посевами световой энергии и перспективы увеличения их продуктивности. Повышение урожайности пшеницы

во второй половине XX ст. было связано с увеличением доли хозяйственно-ценной части урожая в общей биомассе растения и эффективности поглощения солнечной радиации посевами [15, 17, 74]. Последнее было достигнуто увеличением продолжительности функционирования ассимиляционного аппарата: оптимизацией листового индекса посевов в начале вегетации, удлинением продолжительности жизни листьев и сохранением высокого содержания хлорофилла в них в период налива зерна, а также изменениями в архитектонике растений.

Исследования проблем повышения продуктивности посевов на базе изучения изменений фотосинтетического аппарата, систем регуляции энергетического баланса фотосинтеза и эффективности использования солнечной радиации ведутся в отделе физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины многие годы. Инструментом для проведения таких исследований был сравнительный анализ показателей фотосинтетического аппарата сортов озимой пшеницы современной и более ранней селекции. В качестве последнего использовали сорт Мироновская 808, районированный в 1963 г. и бывший долгое время стандартом, а современные — высокоурожайные сорта озимой пшеницы селекции Института физиологии растений и генетики НАН Украины и Мироновского института пшеницы им. В.Н. Ремесло, районированные с 2005 по 2010 гг. Исследования проводили в вегетационных, мелкоделяночных и полевых экспериментах в разных условиях выращивания: при контрастных уровнях минерального питания, действии почвенной засухи, засоления, нарушении донорно-акцепторного баланса растений.

Важная роль в формировании продуктивности растений отводится основному компоненту растительных фотосистем — хлорофиллу, который обеспечивает поглощение фотонов и определяет эффективность использования их энергии [50]. В ходе изучения пигментного аппарата у сортов озимой пшеницы, отличающихся сроками регистрации, было установлено, что высокопродуктивные сорта в репродуктивный период развития характеризовались более высоким содержанием хлорофилла в разных условиях выращивания [69, 70]. Фотосинтетический аппарат высокопродуктивных сортов в репродуктивный период развития также характеризовался большими удельной массой листьев и длительностью поддержания их функциональной активности [28].

Если влияние содержания хлорофилла на фотосинтез и продуктивность растений достаточно хорошо освещено в литературе, то роль валового количества хлорофилла, приходящегося на единицу площади посева, изучена меньше. Однако именно этот показатель позволяет охарактеризовать мощность развития фотосинтетического аппарата агрофитоценозов, которые имеют иную, чем у отдельного растения, оптическую систему [33]. Фотосинтетический аппарат посевов на ценогическом уровне оценивают с помощью хлорофилльного индекса и хлорофилльного фотосинтетического потенциала [1]. Первый из этих показателей характеризует валовое количество хлорофилла в органах или целых растениях на единицу площади подстилающей поверхности в отдельные фазы развития, второй — за определенный период вегетации, включающий несколько фаз.

Работами Андриановой [1] показано, что хлорофилльные индекс и потенциал являются хорошими критериями оценки потенциальной продуктивности различных сельскохозяйственных растений. Нами выявлено наличие такой связи для озимой пшеницы в разных погодных усло-

виях и на разных уровнях минерального питания [22, 23]. Установлено также, что существуют сортовые различия по величине хлорофилльного индекса: в отдельные фазы репродуктивного периода развития у современных сортов этот показатель был выше, чем у сорта Мироновская 808, и с течением вегетации разница между ними увеличивалась [28].

На основании данных сравнительного изучения особенностей протекания физиологических процессов и закономерностей формирования продуктивности в посевах современных высокоурожайных сортов озимой пшеницы и сорта Мироновская 808 был выделен ряд показателей, связанных с высокой урожайностью. Это хлорофилльные индексы листьев посевов пшеницы в фазы цветения и молочно-восковой спелости, их соотношения в отдельные фазы вегетации, хлорофилльный потенциал за период от цветения до молочно-восковой спелости, а также хлорофилльный индекс стеблей в фазу молочно-восковой спелости [22, 25, 35]. Тесная положительная корреляция данных показателей с урожаем свидетельствует о том, что сорта с большей мощностью ассимиляционного аппарата в репродуктивный период более продуктивны. Таким образом, повышение урожайности современных сортов обусловлено увеличением фотосинтетического усвоения света посевами, вызванным ростом площади ассимиляционной поверхности.

Вместе с тем, поскольку поглощение энергии ФАР посевами уже достигло максимальных значений, среди исследователей превалирует мнение, что одной из оставшихся возможностей увеличения продуктивности агрофитоценозов является повышение эффективности превращения солнечной энергии в растительную биомассу [52, 88]. Эффективность использования радиации (ЭИР) оценивают по отношению прироста биомассы за определенный период к количеству ФАР за этот же промежуток времени [60]. Этот показатель зависит от фазы развития и культуры, уровня минерального питания, условий влагообеспеченности и др. Нами выявлено, что у отличающихся по урожайности сортов озимой пшеницы значения ЭИР в период от цветения до молочной спелости были меньшими, чем в период молочная—молочно-восковая спелость [24]. Установлено также, что на низком фоне минерального питания межсортовые особенности по ЭИР между контрастными по продуктивности сортами в целом были незначительными, а на высоком его уровне — ЭИР у современного сорта Фаворитка в оба исследованных периода была выше, чем у сорта Мироновская 808. ЭИР при повышении доз азотного питания возрастает, очевидно, за счет увеличения содержания фотосинтетических пигментов и площади светопоглощения посева. Наличие генотипических различий по эффективности использования поглощенной энергии для создания биомассы в условиях высокого уровня минерального питания может свидетельствовать, что растения современных сортов способны к более эффективному усвоению солнечной энергии.

Лучшее использование солнечной энергии на образование биомассы может быть связано с перестройками фотосинтетического аппарата [61], в частности, с оптимизацией регуляторных механизмов превращения энергии в тилакоидных мембранах хлоропластов при изменении условий освещения [67]. Поскольку интенсивность потока солнечной радиации, проходящей на отдельный лист, может колебаться в значительных пределах даже в течение короткого промежутка времени, быстрая реакция фотосинтетического аппарата на изменение условий освещения важна для оптимизации механизмов регуляции использова-

ния поглощенной энергии. Несмотря на то что фотосинтез — светозависимый процесс, связь между интенсивностью фотосинтеза и уровнем освещенности имеет нелинейный характер [8]. Квантовая эффективность фотосинтеза начинает снижаться при интенсивности освещенности, составляющей только 5—10 % полного солнечного света [85]. При более высоком уровне освещенности возрастает количество закрытых фотосинтетических реакционных центров, т.е. в условиях яркого освещения скорость поглощения фотонов листьями превышает скорость утилизации энергии в фотосинтетическом канале. Во избежание фоторазрушения фотосинтетического аппарата, в частности ФС II, значительная часть поглощенной световой энергии должна быть рассеяна [54]. Один из быстрых механизмов защиты от фотоингибирования связан с активацией светозависимого виолаксантинового цикла [40, 55].

В опытах с контрастными по зерновой продуктивности сортами озимой пшеницы — Фаворитка и Мироновская 808 — в репродуктивный период их развития было показано, что современный сорт отличался меньшими значениями показателя дезоксидации виолаксантинового цикла флаговых листьев в разных условиях выращивания [20, 23, 26]. Известно, что при увеличении светового потока или задержке утилизации энергии скорость транспорта электронов уменьшается, а тепловая диссипация поглощенной энергии, наоборот, увеличивается. Это ведет к сокращению части солнечной энергии, которая используется в фотосинтетических процессах [63]. Поэтому более низкая степень дезоксидации у высокопродуктивного сорта может свидетельствовать о более высокой эффективности использования световой энергии в процессе фотосинтеза, тогда как у растений менее продуктивного сорта — большими были ее потери в нефотохимических процессах.

Кроме того, были оценены скорости изменения дезоксидации в прямой и обратной реакциях цикла. В прямой реакции сорта не отличались по этому показателю после 5-минутного освещения, а после 10-минутного — у сорта Мироновская 808 он продолжал расти, у Фаворитки — недостоверно изменился по сравнению с 5-минутным освещением [26]. В обратной реакции цикла (через 15 мин после снижения интенсивности освещения) показатель дезоксидации у сорта Фаворитка достоверно уменьшался по сравнению с его значением в условиях яркого освещения, тогда как у сорта Мироновская 808 достоверных изменений не зафиксировано, хотя также отмечена тенденция к его уменьшению [28]. Более высокая скорость превращения пигментов цикла при переходе от темноты к свету у растений сорта Фаворитка свидетельствует о более быстрой регуляции переключения потоков поглощенной энергии между фотохимическим и нефотохимическим каналами.

Таким образом, улучшение эффективности регуляции использования поглощенной энергии солнечной радиации в период налива зерна может обеспечить большую эффективность ее превращения в биомассу, и в конечном итоге — увеличение продуктивности растений.

Поскольку на эффективность и активность фотосинтеза агроценозов могут влиять не только генетические свойства современных сортов культурных растений, но и условия выращивания, в отделе проводятся исследования влияния обработок семян и растений озимой пшеницы хелатированными микроудобрениями на показатели активности фотосинтетического аппарата посевов. Микроэлементы влияют на окислительно-восстановительные процессы, фотосинтез, азотный и углеводный обмены,

поскольку являются необходимой составной частью активных центров ферментов [2, 14]. Поэтому их использование может способствовать повышению эффективности физиологических процессов в растительном организме, в том числе и фотосинтетических.

Важными показателями, характеризующими скорость образования первичной продукции в растительных ценозах, являются накопление массы сухого вещества надземной части посева и чистая продуктивность фотосинтеза [18, 58]. Последняя отражает количество биомассы, синтезируемой в течение суток единицей листовой поверхности. Нами показано, что накопление массы сухого вещества и чистая продуктивность фотосинтеза зависели от условий года, сортовых особенностей и типа микроудобрений [5]. Так, в мелкоделяночном опыте на песчаной почве, где не наблюдался эффект переувлажнения, для всех хелатированных удобрений установлено положительное влияние обработки растений на накопление массы надземной части посева озимой пшеницы в течение периода от цветения до фазы молочно-восковой спелости. В полевом эксперименте на легкосуглинистых почвах в условиях их переувлажнения такой эффект наблюдался лишь для короткостебельного сорта Смуглянка. Обработка растений хелатами микроэлементов увеличивала чистую продуктивность фотосинтеза на 25—100 %, но их влияние на урожайность было меньшим — от 11 % в полевых условиях до 16—20 % в мелкоделяночных опытах. Положительный эффект хелатированных микроудобрений на урожай озимой пшеницы может быть обусловлен повышением активности ее фотосинтетического аппарата.

Таким образом, литературные данные и результаты исследований, проведенных в отделе, показали, что успехи в повышении урожайности сельскохозяйственных культур, в частности пшеницы, за последние десятилетия связаны с улучшением характеристик фотосинтетического аппарата. Основой для последующего генетического совершенствования новых сортов озимой пшеницы может служить повышение активности фотосинтетического аппарата на уровне листа и посева в тесной взаимосвязи с оптимизацией роста и распределения биомассы между органами растения с учетом онтогенетической динамики продукционного процесса.

1. Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. — М.: Наука, 2000. — 135 с.
2. Власюк П.А., Жидков В.А., Ивченко В.И. и др. Участие микроэлементов в обмене веществ растений // Биологическая роль микроэлементов. — М.: Наука, 1983. — 38 с.
3. Гуляев Б.И., Ильяшук Е.М., Митрофанов Б.А. и др. Фотосинтез и продукционный процесс. — Киев: Наук. думка, 1983. — 144 с.
4. Гуляев Б.И., Рожко И.И., Рогаченко А.Д. и др. Фотосинтез, продукционный процесс и продуктивность растений. — Киев: Наук. думка, 1989. — 152 с.
5. Капитанская О.С., Прядкина Г.А. Повышение продуктивности продовольственных культур путем применения карбоксилатов микроэлементов, полученных с помощью нанотехнологий // Тр. Междунар. науч.-практ. конф. «Ауэзовские чтения-13: «Нурлы Жол» — стратегический шаг на пути индустриально-инновационного и социально-экономического развития страны». — Шымкент, 2015. — Т. 3. — С. 175—179.
6. Киризий Д.А. Роль акцепторов ассимилятов в регуляции фотосинтеза и распределения углерода в растении // Физиология и биохимия культ. растений. — 2003. — 35, № 5. — С. 382—391.
7. Киризий Д.А., Рыжикова П.Л. Сортовые особенности эффективности использования азота при фотосинтезе у растений пшеницы // Сб. статей Междунар. науч. конф. «Актуальность идей В.Н. Хитрово в исследовании биоразнообразия России» и Круглого стола «Продукционный процесс растений и его регуляция». — Орел, 18—20 сент. 2014. — С. 153—157.

8. Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции. — Киев: Логос, 2014. — 480 с.
9. Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. — Киев: Логос, 2004. — 192 с.
10. Киризий Д.А., Франтийчук В.В., Стасик О.О. Содержание растворимых углеводов и старение флагового листа пшеницы при экспериментальном блокировании оттока ассимилятов // Физиология растений и генетика. — 2015. — 47, № 2. — С. 136–146.
11. Кірізій Д.А., Шадчина Т.М., Стасик О.О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимої пшениці. — К.: Основа, 2011. — 416 с.
12. Киризий Д.А. Эффективность использования азота при фотосинтетической ассимиляции CO₂ в листьях пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. — 2013. — 45, № 4. — С. 296–305.
13. Клуб 100 центнерів. Сорти озимої пшениці Інституту фізіології рослин і генетики НАН України та система захисту компанії «Сингента» / В.В. Моргун, Є.В. Санін, В.В. Швартау та ін. — К.: Логос, 2011. — 122 с.
14. Коць С.Я., Петерсон Н.В. Мінеральні елементи і добрива в живленні рослин. — К.: Логос, 2009. — 182 с.
15. Моргун В.В., Кірізій Д.А. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення її продуктивності // Физиология и биохимия культ. растений. — 2012. — 44, № 6. — С. 463–483.
16. Моргун В.В., Киризий Д.А., Шадчина Т.М. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата // Там же. — 2010. — 42, № 1. — С. 3–22.
17. Моргун В.В., Прядкина Г.А. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы // Физиология растений и генетика. — 2014. — 46, № 4. — С. 279–301.
18. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности // Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. — М.: Наука, 1972. — С. 511–527.
19. Починок В.М., Кірізій Д.А. Продуктивність і якість зерна пшениці у зв'язку з особливостями розподілу азоту в рослині // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — 42, № 5. — С. 393–402.
20. Прядкина Г.А. Изменение донорно-акцепторного баланса и деэпоксидации пигментов виолаксантинового цикла флагового листа озимой пшеницы // Там же. — 2012. — 44, № 1. — С. 58–63.
21. Прядкина Г.А. Особенности реакции ксантофиллов виолаксантинового цикла на почвенную засуху у двух контрастных по зерновой продуктивности сортов озимой пшеницы // Тр. Белорус. гос. ун-та. — 2009. — Т. 4, ч. 2. — С. 209–215.
22. Прядкина Г.А., Стасик О.О., Михальская Л.Н., Швартау В.В. Связь между величиной хлорофилльного фотосинтетического потенциала и урожайностью озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при повышенных температурах // С.-х. биология. — 2014. — 5. — С. 88–95.
23. Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Связь между показателями мощности развития фотосинтетического аппарата и зерновой продуктивностью озимой пшеницы в разные по погодным условиям годы // Физиология и биохимия культ. растений. — 2009. — 41, № 1. — С. 59–68.
24. Прядкина Г.А. Эффективность использования солнечной радиации у двух контрастных по зерновой продуктивности сортов озимой пшеницы // Земледелие и селекция в Беларуси. — 2012. — Вып. 48. — С. 265–270.
25. Прядкіна Г.О., Маслюківська О.В., Стасик О.О., Оксьом В.П. Зв'язок вмісту хлорофілу в листках і хлорофільного індексу посівів озимої пшениці в період наливання зерна // Физиология растений и генетика. — 2015. — 47, № 2. — С. 167–174.
26. Прядкіна Г.О. Особливості функціонування виолаксантинового циклу в листках контрастних за продуктивністю сортів озимої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. — 2011. — 43, № 1. — С. 65–71.
27. Прядкіна Г.О., Стасик О.О., Косовець О.О. Ефективність використання фотосинтетично активної радіації в посівах сортів озимої пшениці за різного рівня мінерального живлення // Досягнення і проблеми генетики, селекції і біотехнології. — Зб. наук. праць. — Т. 3. — К.: Логос, 2012. — С. 534–539.
28. Прядкіна Г.О. Фотосинтетичні пігменти, ефективність використання сонячної радіації та продуктивність рослин у агроценозах: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Київ, 2013. — 44 с.

29. Стасик О.О. Аналіз внутрішніх чинників міжгенотипної варіабельності інтенсивності фотосинтезу в роді *Triticum* за даними газометричних досліджень // Физиология и биохимия культ. растений. — 2007. — **39**, № 6. — С. 488—495.
30. Стасик О.О. Лімітуючі чинники фотосинтетичної асиміляції CO₂ в двох контрастних за продуктивністю сортів озимої пшениці // Вісник Укр. т-ва генетиків і селекціонерів. — 2008. — **6**, № 1. — С. 145—149.
31. Стасик О.О. Роль фотодихання в регуляції фотосинтезу, продуктивності та стійкості рослин до абіотичних стресів: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Київ, 2009. — 42 с.
32. Стасик О.О. Фотодыхание: метаболизм и физиологическая роль // Современные проблемы фотосинтеза. Т. 2. / Под ред. С.И. Аллахвердиева, А.Б. Рубина, В.А. Шувалова. — М.-Ижевск: Ин-т компьют. исследований, 2014. — С. 505—535.
33. Тарчевский И.А., Андрианова Ю.Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений. — 1980. — **27**, № 2. — С. 341—347.
34. Шадчина Т.М., Гуляев Б.И., Кірізіій Д.А. та ін. Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин. Фізіологічні та екологічні аспекти. — К.: Укр. фітосоціол. центр, 2006. — 383 с.
35. Патент UA 67232, МПК A01G 7/00 A01G 1/00. Спосіб прогнозування врожайності озимої пшениці / Г.О. Прядкіна, О.О. Стасик. — Опубл. 10.02.12, Бюл. № 3.
36. Alvaro F., Royo C., del Moral L.F., Villegas D. Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat // Crop. Sci. — 2008. — **48**, N 4. — P. 1523—1531.
37. Aranjuelo I., Cabrera-Bosquet L., Araus J.L., Nogues S. Carbon and nitrogen partitioning during the post-anthesis period is conditioned by N fertilisation and sink strength in three cereals // Plant Biol. — 2013. — **15**, N 1. — P. 135—143.
38. Barraclough P.B., Lopez-Bellido R., Hawkesford M.J. Genotypic variation in the uptake, partitioning and remobilization of nitrogen during grain-filling in wheat // Field Crops Res. — 2014. — **156**. — P. 242—248.
39. Carmo-Silva E., Scales J.C., Madgwick P.J., Parry M.A. Optimising Rubisco and its regulation for greater use efficiency // Plant Cell Environ. — 2015. — **38**, N 9. — P. 1817—1832.
40. Demmig B., Winter K., Kruger A. et al. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy // Plant Physiol. — 1987. — **84**, N 2. — P. 218—224.
41. Dordas C. Dry matter, nitrogen and phosphorus accumulation, partitioning and remobilization as affected by N and P fertilization and source-sink relations // Eur. J. Agr. — 2009. — **30**, N 2. — P. 129—139.
42. Ehdai B., Alloush G.A., Waines J.G. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat // Field Crops Res. — 2008. — **106**, N 1. — P. 34—43.
43. Evans J.R. Improving photosynthesis // Plant Physiol. — 2013. — **162**, N 4. — P. 1780—1793.
44. FAO. How to feed the world in 2050. — 2009: <http://www.fao.org>.
45. Fischer R.A. The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson // Field Crops Res. — 2008. — **105**, N 1—2. — P. 15—21.
46. Fischer R.A. Understanding the physiological basis of yield potential in wheat // J. Agr. Sci. — 2007. — **145**, N 2. — P. 99—113.
47. Foyer C.H., Bloom A.J., Queval G., Noctor G. Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetics, and redox signaling // Annu. Rev. Plant Biol. — 2009. — **60**. — P. 455—484.
48. Furbank R.T., Quick P.W., Sirault X.R.R. Improving photosynthesis and yield potential in cereal crops by targeted genetic manipulation: Prospects, progress and challenges // Field Crops Res. — 2015. — **182**. — P. 19—29.
49. Gaju O., Allard V., Martre P. et al. Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars // Ibid. — 2014. — **155**. — P. 213—223.
50. Golovko T., Tabalenkova G. Pigments and productivity of the crop plants // Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology. — Syktyvkar, 2014. — P. 207—220.
51. Gooding M.J., Gregory P.J., Ford K.E., Pepler S. Fungicide and cultivar affect post-anthesis patterns of nitrogen uptake, remobilization and utilization efficiency in wheat // J. Agr. Sci. — 2005. — **143**. — P. 503—518.
52. Han H. Radiation use efficiency and yield of winter wheat under deficit irrigation in North China // Plant Soil Environ. — 2008. — **54**, N 7. — P. 313—319.
53. Hawkesford M.J., Araus J.-L., Park R. et al. Prospect of doubling global wheat yields // Food Energy Security. — 2013. — **2**, N 1. — P. 34—48.
54. Horton P. Prospects for crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: morphological and biochemical aspects of light capture // J. Exp. Bot. — 2000. — **51**. — P. 475—485.

55. Horton P., Ruban A.V., Walters R.G. Regulation of light harvesting in green plants // Annu. Rev. Plant Physiol. Biol. — 1996. — **47**. — P. 655–684.
56. Kong L.G., Wang F.H., Zhang R.T. High nitrogen rate inhibits proteolysis and decreases the export of leaf pre-stored proteins to grains in wheat (*Triticum aestivum*) // Int. J. Agr. Biol. — 2012. — **14**, N 6. — P. 1009–1013.
57. Long S.P., Ort D.R. More than taking the heat: crops and global change // Curr. Opin. Plant Biol. — 2010. — **13**, N 3. — P. 241–248.
58. Long S.P., Zhu X.G., Naidu S.L. et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yield? // Plant Crop. Environ. — 2006. — **29**, N 3. — P. 315–330.
59. Madani A., Shirani-Rad A., Pazoki A. et al. Wheat (*Triticum aestivum* L.) grain filling and dry partitioning responses to source:sink modifications under postanthesis water and nitrogen deficiency // Acta Sci.-Agr. — 2010. — **32**, N 1. — P. 145–151.
60. Monteith J.L. Climate and efficiency of crop production in Britain // Phil. Trans. Royal. Soc. London. — 1977. — **281**. — P. 277–294.
61. Murchie E.H., Pinto M., Horton P. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research // New Phytol. — 2009. — **181**, N 1. — P. 532–552.
62. Muurinen S., Kleemola J., Peltonen-Sainio P. Accumulation and translocation of nitrogen in spring cereal cultivars differing in nitrogen use efficiency // Agr. J. — 2007. — **99**, N 2. — P. 441–449.
63. Niyogi K.K. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1999. — **50**. — P. 333–359.
64. Ort D.R., Merchant S.S., Alric J. et al. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2015. — **112**, N 28. — P. 8529–8536.
65. Pan J., Zhu Y., Cao W.X. Modeling plant carbon flow and grain starch accumulation in wheat // Field Crops Res. — 2007. — **101**, N 3. — P. 276–284.
66. Parry M.A.J., Andralojc P.J., Scales J.C. et al. Rubisco activity and regulation as a targets for crop improvement // J. Exp. Bot. — 2013. — **64**, N 3. — P. 717–730.
67. Parry M.A.J., Reynolds M., Salvucci M.E. Raising yield potential in wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency // Ibid. — 2011. — **62**, N 4. — P. 453–467.
68. Powell N., Ji X., Ravash R. et al. Yield stability for cereals in a changing climate // Funct. Plant Biol. — 2012. — **39**, N 7. — P. 539–552.
69. Priadkina G. Effects of climatic change upon parameters of photosynthetic apparatus at contrast winter wheat varieties // Abstract book NATO Advanced research workshop on «Climate change and its effect on water resources — Issues of national and global security» Editors: Alper Baba, Goknem Tayfur, Irem Shahin (Izmir, Turkey 1–4 Sept. 2010). — P. 51.
70. Priadkina G. Influence of long-temp increase of air temperature onto a photosynthetic apparatus capacity and yield of contrasting winter wheat varieties // Innovations and technologies News. — 2011. — N 1 (10). — P. 3–9.
71. Raines C.A. Increasing photosynthetic carbon assimilation in C₃ plants to improve crop yield: current and strategies // Plant Physiol. — 2011. — **155**, N 1. — P. 36–42.
72. Ray D.K., Ramankutty N., Mueller N.D. et al. Recent patterns of crop yield growth and stagnation // Nature communication. — 2012. — 3, number article: 1293.
73. Reynolds M., Bonnett D., Chapman S.C. et al. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies // J. Exp. Bot. — 2011. — **62**, N 2. — P. 439–452.
74. Reynolds M.P., Foulkes J., Furbank R. et al. Achieving yield gains in wheat // Plant Cell Environ. — 2012. — **35**, N 10. — P. 1799–1823.
75. Robinson S., Warburton K., Seymour M. et al. Localization of water-soluble carbohydrates in wheat stems using imaging matrix-assisted laser desorption ionization mass spectrometry // New Phytol. — 2007. — **173**, N 2. — P. 438–444.
76. Saint Pierre C., Trethowan R., Reynolds M. Stem solidness and its relationship to water-soluble carbohydrates: association with wheat yield under water deficit // Funct. Plant Biol. — 2010. — **37**, N 2. — P. 166–174.
77. Somerville C.R. An early Arabidopsis demonstration. Resolving a few issues concerning photorespiration // Plant Physiol. — 2001. — **125**, N 1. — P. 20–24.
78. Stasik O., Jones H.G. Response of photosynthetic apparatus to moderate high temperature in contrasting wheat cultivars at different oxygen concentrations // J. Exp. Bot. — 2007. — **58**, N 8. — P. 2133–2143.
79. Suzuki Yu., Fujimori T., Kanno K. et al. Metabolome analysis of photosynthesis and the related primary metabolites in the leaves of transgenic rice plants with increased and decreased Rubisco content // Plant Cell Environ. — 2012. — **35**, N 8. — P. 1369–1379.
80. Suzuki Yu., Ohkubo M., Hatakeyama H. et al. Increased Rubisco content in transgenic rice transformed with the 'sense' rbcS gene // Plant Cell Physiol. — 2007. — **48**, N 4. — P. 626–637.

81. *Tcherkez G.G.B., Farquhar G.D., Andrews T.J.* Despite slow catalysis and confused substrate specificity, all ribulose biphosphate carboxylases may be nearly perfectly optimized // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* — 2006. — **103**, N 19. — P. 7246–7251.
82. *Tcherkez G.* Modelling the reaction mechanism of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and consequences for kinetic parameters // *Plant Cell Environ.* — 2013. — **36**, N 9. — P. 1586–1596.
83. *Theobald J.C., Mitchel R.A.C., Parry M.A.J., Lawlor D.W.* Estimating the excess investment in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of spring wheat grown under elevated CO₂ // *Plant Physiol.* — 1998. — **118**, N 3. — P. 945–955.
84. *Vaguseviciene I., Burbulis N., Jonytiene V., Vasinauskiene R.* Influence of nitrogen fertilization on winter wheat physiological parameters and productivity // *J. Food Agric. Environ.* — 2012. — **10**, N 3–4. — P. 733–736.
85. *von Caemmerer S.* Biochemical models of leaf photosynthesis. — Canberra: CSIRO Publish., 2000. — 195 p.
86. *Whitney S.M., Houtz R.L., Alonso H.* Advancing our understanding and capacity to engineer nature's CO₂-sequestrating enzyme, Rubisco // *Plant Physiol.* — 2011. — **155**, N 1. — P. 27–35.
87. *Zhang Y.H., Sun N.N., Hong J.P. et al.* Effect of source-sink manipulation on photosynthetic characteristics of flag leaf and the remobilization of dry mass and nitrogen in vegetative organs of wheat // *J. Integr. Agric.* — 2014. — **13**, N 8. — P. 1680–1690.
88. *Zhu X.-G.* Improving photosynthetic efficiency for greater yield // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2010. — **61**. — P. 235–261.
89. *Zhu X.-G., Portis A.R.Jr., Long S.P.* Would transformation of C₃ crop plants with foreign Rubisco increase productivity? A computational analysis extrapolating from kinetic properties to canopy photosynthesis // *Plant Cell Environ.* — 2004. — **27**, N 1. — P. 155–165.

Получено 10.02.2016

ФОТОСИНТЕЗ І ПРОДУКТИВНІСТЬ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ РОСЛИН

О.О. Стасик, Д.А. Кіризій, Г.О. Прядкіна

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

Узагальнено результати досліджень, проведених у відділі фізіології та екології фотосинтезу ІФРГ НАН України у глобальному контексті вивчення ролі фотосинтезу в продукційному процесі рослин. Проаналізовано перспективи і стратегії активування фотосинтетичних процесів на різних рівнях організації — від молекулярного до ценотичного — з метою підвищення продуктивності сільськогосподарських рослин, особливо озимої пшениці. Наголошено на важливості застосованого системного підходу для пошуку лімітувальних чинників фотосинтезу і продукційного процесу рослин.

PHOTOSYNTHESIS AND CROP PRODUCTIVITY

O.O. Stasik, D.A. Kiriziy, G.O. Priadkina

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The results of researches conducted in the department of physiology and ecology of photosynthesis of Institute of Plant Physiology and Genetics of National Academy of Sciences of Ukraine in the context of global studies of the role of photosynthesis in the crop formation and plant productivity are reviewed. The prospects and strategies for improving photosynthesis at different levels of the organization — from molecular to coenosis — in order to increase the productivity of crops, especially winter wheat, were analyzed. Usefulness of systems approach, employed in the department's studies, to search for the limiting factors of photosynthesis and yield formation is highlighted.

Key words: productivity, photosynthesis, photorespiration, Rubisco, source-sink relation, radiation use efficiency.