

УДК 581.132

ФОТОСИНТЕЗ И ПРОБЛЕМЫ ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ 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*

Рассмотрены ключевые характеристики фотосинтетического аппарата, определяющие продуктивность и эффективность фотосинтеза. На основе литературных данных и результатов, полученных в отделе физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины, проанализированы перспективы генетического улучшения фотосинтетического аппарата растений C_3 -типа с целью повышения продуктивности сельскохозяйственных культур, в частности озимой пшеницы. Показано, что для реализации этой цели необходим учет взаимосвязи фотосинтетической функции с процессами роста и ее зависимости от факторов внешней среды.

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

Фотосинтез — уникальный процесс, составляющий основу жизни на Земле и продуктивности сельскохозяйственных культур. За счет фотосинтеза формируется примерно 90 % массы сухого вещества растения, что обуславливает ведущую роль этого процесса при проектировании путей повышения продуктивности растений.

Отмечено, что темпы роста урожайности основных сельскохозяйственных культур в последние годы существенно снизились [41]. Особенно это проявилось для пшеницы, наиболее важной культуры в продовольственном обеспечении обширных регионов Евразии, Америки и Австралии [64]. Средний за десятилетие рост мирового производства пшеницы за последние 30 лет снизился с более чем 30 до 1 %, что связано, в первую очередь, с падением темпов увеличения генетического потенциала урожайности новых сортов. По мнению экспертов Международного Пшеничного Консорциума это связано с исчерпанием возможностей повышения урожайности за счет факторов, обеспечивших бурный рост продуктивности пшеницы после «зеленой революции» — улучшения распределения биомассы растения в пользу более крупного колоса и увеличения относительной массы зерна ($K_{x_{03}}$), а также возрастания площади листьев, что позволило формировать посевы с высокой эффективностью поглощения солнечной радиации [62, 64]. Эксперты Консорциума подсчитали, что для удовлетворения потребностей растущего населения Земли необходимо увеличить потенциал продуктивности пшеницы на 50 % в течение ближайших 20 лет. В качестве одного из наиболее значимых факторов для достижения этой цели было названо увеличение мощности и эффективности фотосинтетического аппарата.

Стратегии улучшения урожайности путем повышения продуктивности фотосинтеза широко дискутируются в мировой и отечественной литературе [7, 25, 57]. Среди наиболее перспективных подходов выделяют: повышение активности РБФКО (за счет возрастания содержания фермента в листе и улучшения его кинетических параметров); увеличение скорости регенерации 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.

Весомый вклад в развитие теории взаимосвязи фотосинтеза и продукционного процесса сельскохозяйственных культур, в частности пшеницы, сделан работами, проведенными в отделе физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины [1–3]. Выдающиеся успехи, достигнутые в селекции пшеницы на продуктивность, позволяют использовать сорта разных периодов селекции как информативный объект исследований для углубления понимания роли фотосинтеза в формировании продуктивности. В последнее время в ИФРГ НАН Украины под руководством академика НАН Украины В.В. Моргуна созданы принципиально новые высокоинтенсивные сорта озимой пшеницы с рекордными показателями урожайности. Сравнительное изучение особенностей фотосинтетического аппарата старых и новых сортов, контрастно отличающихся по зерновой продуктивности, дает возможность выявить ключевые звенья, лимитирующие продуктивность, выявить структурно-функциональные характеристики фотосинтетического аппарата, которые обеспечивают высокую фотосинтетическую активность растений в условиях посева, определить пути их оптимизации генетическими и агротехническими методами.

Отличительной чертой исследований отдела физиологии и экологии фотосинтеза является системный подход, развитый работами Б.И. Гуляева, заключающийся в том, что фотосинтетическая функция изучается в тесной взаимосвязи с процессами роста и развития растений на разных уровнях организации от агрофитоценозов до субклеточного, принимая также во внимание комплексность связей между структурно-функциональными показателями самого фотосинтетического аппарата [1, 2]. 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 в донорно-акцепторной системе растения, а также специфичностью регуляторных связей на различных уровнях структурной организации фотосинтетического аппарата.

В данной статье рассмотрены важнейшие факторы, обеспечивающие формирование высокой фотосинтетической продуктивности посева в течение вегетации, с целью оценки перспектив повышения продуктивности сельскохозяйственных культур, в частности пшеницы.

Внутренние лимитирующие факторы фотосинтетического аппарата. Исследования, проведенные в отделе физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины, выявили, что более высокая продуктивность новых высокоинтенсивных сортов, созданных в ИФРГ НАН Украины, по сравнению с менее урожайными сортами и линиями связана с повышенной интенсивностью ассимиляции CO_2 [3]. Согласно общепризнанной теории, интенсивность фотосинтеза определяется активностью клю-

чегового фотосинтетического фермента РБФКО и/или скоростью регенерации субстрата первичной реакции — РБФ [78]. Оба эти фактора рассматриваются среди наиболее перспективных для дальнейшего повышения фотосинтетической активности и продуктивности растений.

РБФКО составляет от 30 до 50 % всего растворимого белка в листьях C_3 -растений [54]. Концентрация фермента в строме хлоропластов обычно очень высока и, как показывают расчеты, может достигать величин, присущих его кристаллическому состоянию [35]. Считается, что это связано с низкой эффективностью каталитической функции РБФКО и невозможностью избежать оксигеназной реакции в условиях современной атмосферы [76]. $K_{\text{кат}}$ РБФКО (количество ассимилированного CO_2 на один реакционный центр в секунду) существенно ниже, чем у большинства других растительных ферментов, что требует высокого содержания фермента для обеспечения необходимого уровня ассимиляции CO_2 .

К настоящему времени для нескольких видов растений получены и исследованы генетически трансформированные формы с измененным содержанием РБФКО [54]. Отмечено, что у растений с антисмысловой последовательностью малой субъединицы и пониженным содержанием фермента максимальная интенсивность фотосинтеза тесно коррелировала с содержанием РБФКО при высокой интенсивности освещения и атмосферной концентрации CO_2 в листьях, хотя в условиях слабого освещения или при повышенных концентрациях CO_2 эта корреляция была незначительной. Вместе с тем увеличение содержания РБФКО благодаря сверхэкспрессии малой субъединицы у генетически трансформированных растений, как правило, не сопровождалось повышением интенсивности фотосинтеза. У растений риса, содержащих на 30 % больше РБФКО по сравнению с растениями дикого типа, интенсивность фотосинтеза в условиях светового насыщения не менялась при низких, но снижалась при высоких концентрациях CO_2 [74]. При этом удельная активность фермента у трансформантов оставалась неизменной, но существенно уменьшалась степень его активации. Авторы предполагают, что перераспределение азота в пользу РБФКО даже при достаточном обеспечении этим элементом приводит к функциональному дисбалансу с другими звеньями (ферментами) фотосинтетического процесса и снижению его эффективности в целом. Анализ метаболома фотосинтезирующих листьев подтвердил, что у растений с повышенным содержанием РБФКО лимитирующим звеном ассимиляции CO_2 была регенерация РБФ в цикле Кальвина, независимая от содержания АТФ [73].

Изучение особенностей фотосинтеза трансгенных растений со сниженным количеством отдельных ферментов цикла Кальвина или компонентов электронтранспортной цепи показало, что регенерация РБФ может лимитироваться цитохромным комплексом b/f [25] и активностью седогептулозо-1,7-бисфосфатазы (СБФ) [61]. Лимитирующая роль СБФ была подтверждена в исследованиях трансгенных растений табака с повышенным содержанием данного фермента. Сверхэкспрессия гена СБФ арабидопсиса в листьях табака приводила к существенному повышению интенсивности ассимиляции CO_2 при насыщающих уровнях ФАР, ускорила 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 была соответственно на 50 и 24 % больше по сравнению с диким типом. Вместе с тем у растений риса с повышенным

содержанием данного фермента интенсивность фотосинтеза была больше по сравнению с диким типом только в стрессовых условиях [26].

Из результатов представленных работ следует, что для повышения интенсивности ассимиляции CO_2 необходимо одновременное сбалансированное увеличение активностей РБФКО и регенерации РБФ. Действительно, наши исследования лимитирующих факторов фотосинтеза у разных видов и сортов озимой и яровой пшеницы показали, что при естественной концентрации CO_2 интенсивность фотосинтеза, как правило, лимитируется совместно (колимитируется) как активностью РБФКО, так и скоростью регенерации РБФ независимо от плоидности, продуктивности, окультуренности или периода селекции [13, 14]. 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) РБФКО, по крайней мере у растений пшеницы, должны учитывать необходимость скоординированного повышения скорости регенерации РБФ в цикле Кальвина.

Кроме изменения содержания РБФКО в литературе также рассматривается потенциальная возможность усиления активности ассимиляции CO_2 методами генетической инженерии за счет улучшения кинетических характеристик РБФКО — повышения каталитической эффективности, $k_{\text{кат}}$, и/или изменения соотношения скоростей карбоксилазной и оксигеназной реакций (фактора специфичности, $S_{\text{с/о}}$) [55, 79]. Для получения РБФКО 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 оказалось, что величина $S_{\text{с/о}}$ тесно отрицательно коррелирует с $k_{\text{кат}}$, то есть большее сродство фермента к CO_2 сопровождается более низкой удельной активностью [25, 76]. У высших растений C_3 -виды имеют большее сродство к CO_2 , чем C_4 -виды, что позволяет им минимизировать оксигеназную активность. Наоборот, C_4 -виды, обеспечивающие большую концентрацию CO_2 для РБФКО, имеют более высокую скорость оборота фермента $k_{\text{кат}}$. Вместе с тем удалось обнаружить виды C_3 -растений, имеющие несколько лучшее по сравнению с другими соотношение $S_{\text{с/о}}$ и $k_{\text{кат}}$ [30, 83].

Установлено, что структура большой субъединицы РБФКО очень консервативна, у высших растений разница в последовательности аминокислот составляет не более 10—20 % [71]. Тем не менее выделены два участка полипептида, С-конец и так называемая петля 6, где замена аминокислотных остатков вызывает повышение фактора специфичности фермента. Оказалось, что у растений флавории замена всего лишь одной аминокислоты метионина в позиции 309 лейцином изменяет кинетические характеристики РБФКО с C_3 -типа на C_4 . Однако многочисленные попытки улучшения структуры фермента с помощью сайт-направленного мутагенеза пока не дали ожидаемого результата. Полученные образцы РБФКО по соотношению $S_{\text{с/о}}$ и $k_{\text{кат}}$, как правило, были хуже, чем естественные формы [56, 77, 83].

Хотя РБФКО по своим кинетическим характеристикам является более «медленным», чем другие растительные ферменты, Черкез и соавт. [76, 77] на основе анализа структуры и функциональных особенностей РБФКО растений с различным типом метаболизма пришли к выводу, что естественную РБФКО практически невозможно улучшить. При этом взаимосвязанные различия по величине $S_{c/o}$ и $k_{кат}$ у разных видов являются результатом оптимального приспособления фотосинтетического аппарата к конкретным условиям произрастания. Интересно отметить, что компьютерное моделирование зависимости фотосинтетической активности посева от кинетических характеристик РБФКО показало более высокие величины ассимиляции CO_2 для C_3 -растений с пониженными значениями $S_{c/o}$, а значит более высоким относительным уровнем фотодыхания, но с большими значениями $k_{кат}$ [83].

Роль фотодыхания. Снижение интенсивности фотодыхания рассматривается многими исследователями как перспективный, физиологически возможный способ существенного улучшения продуктивности растений [57, 81]. Согласно расчетам, приведенным в работе [81], фотодыхание на половину снижает эффективность конверсии световой энергии в биомассу у C_3 -растений. Однако попытки генетических модификаций отдельных ферментов и ферментных систем гликолатного метаболизма с целью уменьшения его интенсивности и за счет этого увеличения эффективности фотосинтеза оказались unsuccessfulными и скорее способствовали накоплению знаний о физиологическом значении фотодыхания [16]. Тем не менее в последние годы активно проводятся исследования новых возможностей модификации фотодыхательного метаболизма методами генетической инженерии, предусматривающими перенос бактериальных генов и конструирование метаболических путей в обход наиболее энергозатратных реакций. К настоящему времени получены и охарактеризованы растения с тремя типами таких модификаций [58]. В одном из них в геном растений табака были перенесены бактериальные гены ферментов глиоксилаткарболигазы и гидроксипировуватизомеразы, позволяющие осуществить преобразование глиоксилата в гидроксипировуват в клетке, минуя реакцию синтеза серина из двух молекул глицина, и избежать энергетически затратной реассимиляции NH_3 [56]. Однако полученные трансгенные растения оказались гиперчувствительными к фотоокислению и не способны расти в условиях яркого освещения и атмосферной концентрации CO_2 . В двух других бактериальные гены, кодирующие 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. Введение альтернативного пути уменьшило метаболизацию гликолата через полный цикл, но не прекратило его совсем. Трансгенные растения при выращивании в условиях климатической камеры и лимитированного освещения отличались более быстрым ростом, большим накоплением биомассы побега и корня и имели более высокое содержание углеводов по сравнению с диким типом [58]. Однако неизвестно, сохранится ли преимущество трансформированных растений по сравнению с диким типом при выращивании в переменных условиях естественной окружающей среды. Сомнения в эффективности данного подхода генетической трансформации обусловлены имеющимися в ли-

температуре данными о значении реакции превращения глицина в серин для регуляции энергетического баланса и анаболизма фотосинтезирующей клетки в целом [16]. Как показали исследования, гетерозиготные мутанты ячменя с пониженной активностью преобразования глицина в серин не отличались по фотосинтетическим параметрам от дикого типа при оптимальных условиях выращивания, но при умеренной засухе в них значительно сильнее подавлялась интенсивность ассимиляции CO_2 , чем у нормальных растений [80].

В работах, проведенных в отделе физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины на широкой выборке дикорастущих и слабоокультуренных видов и сортах культурных видов пшеницы различной продуктивности, показано, что интенсивность фотодыхания значительно теснее и стабильнее коррелирует с зерновой продуктивностью, чем интенсивность фотосинтеза [15]. 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. В условиях абиотических стрессов, вызывающих смыкание устьиц и снижение скорости поступления CO_2 внутрь листа, энергозатратность фотодыхания обеспечивает поддержку активности процессов световой фазы фотосинтеза и способствует уменьшению фотоингибирования и фотоповреждений. Впервые было 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 [72]. Интересно отметить, что влияние фотодыхания при этом связано, в первую очередь, с изменениями активности РБФКО и скорости регенерации РБФ в цикле Кальвина, а не с поддержанием активности транспорта электронов.

Результаты современных исследований фотодыхания, полученные в отделе физиологии и экологии фотосинтеза, и литературные данные [29] 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 перспективных проектов генетических модификаций растений с целью подавления фотодыхания и повышения продуктивности.

Эффективность использования световой энергии. Основой продуктивности растений является поглощение энергии солнечного излучения, поскольку главная функция их фотосинтетического аппарата состоит в превращении световой энергии в химическую для дальнейшего ее использования в метаболических процессах. В процессе фотосинтеза растения используют энергию квантов солнечного света в диапазоне длин волн 380—710 нм. Эта часть солнечного спектра носит название фотосинтетически активной радиации (ФАР). Доля ФАР составляет приблизительно половину всего солнечного потока (от 48 до 52 %) и мало зависит от метеорологических условий и месторасположения [4, 34, 42].

Повышение урожайности пшеницы во второй половине XX в. было связано с увеличением доли хозяйственно-ценной части урожая в общей биомассе растения и эффективности поглощения солнечной радиации

посевами [7, 8, 66]. 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 [8, 9].

Поскольку поглощение энергии ФАР посевами сейчас уже достигло максимальных значений — до 90 % возможного — дальнейшее его увеличение маловероятно [34, 81]. В связи с этим среди исследователей превагирует мнение о том, что одной из оставшихся возможностей, с помощью которой можно увеличить продуктивность агрофитоценозов, является повышение эффективности превращения энергии в растительную биомассу [8, 9, 37, 66, 82].

Эффективность использования радиации (ЭИР) или превращения поглощенной солнечной энергии в биомассу оценивают по отношению прироста биомассы за определенный период к величине ФАР за этот же промежуток времени [48]:

$$\text{ЭИР} = (M_{t_2} - M_{t_1}) / \Sigma \text{ФАР}_{t_1-t_2},$$

где $M_{t_2} - M_{t_1}$ — разница масс сухого вещества надземной части растений с единицы площади посева ($\text{г}/\text{м}^2$) за период вегетации от даты t_1 до t_2 ; $\Sigma \text{ФАР}_{t_1-t_2}$ — суммарное значение ФАР, приходящей на верхнюю границу посева за этот же временной интервал ($\text{моль}/\text{м}^2$ или $\text{Дж}/\text{м}^2$).

Эту величину можно рассчитать и за весь период вегетации: как отношение энергии, содержащейся в сухом веществе (включая массу листьев, стеблей, корней и зерна) в фазу полной спелости, к количеству ФАР за вегетацию. В этом случае общая энергия растительного организма вычисляется на основании данных об энергетической насыщенности каждого отдельного органа [60].

Известно, что величина ЭИР зависит от стадии развития и культуры, типа фотосинтетического процесса, уровня минерального питания, условий влагообеспечения и др. Так, для растений овса показано, что значения эффективности превращения энергии в биомассу были более высокими до цветения, чем после этой фазы, а для ячменя и пшеницы — наоборот [51]. Нами также отмечено изменение ЭИР в репродуктивный период вегетации: у отличающихся по урожайности сортов озимой пшеницы ее значения в период от цветения до молочной спелости были меньшими, чем в период молочная—молочно-восковая спелость. Так, у высокоурожайного сорта Фаворитка величина ЭИР в первый из этих периодов составляла $2,02 \pm 0,13$ г/МДж, у менее урожайного сорта Мироновская 808 — $0,87 \pm 0,08$, а во второй — возрастала соответственно до $2,74 \pm 0,41$ и $1,87 \pm 0,32$ г/МДж [11].

По литературным данным, максимум эффективности использования энергии ФАР на создание биомассы у C_3 -видов составляет 9,4 %, у C_4 — 12,3 % [18]. Это то, что остается после учета затрат на отражение и пропускание солнечной радиации (около 5 %), нефотохимические процессы (7 %), термодинамические ограничения (7 %), биосинтез углеводов (13 для C_3 и 17 % — для C_4), фотодыхание (соответственно 6 и 0 %), дыхание (соответственно 2 и 3 %) [82]. Вместе с тем реальные средние величины ЭИР составляют только около одной трети его теоретического значения: у C_3 — 2,9 %, у C_4 — 4,2 % [48]. Максимальное ре-

альное значение ЭИР было зафиксировано у экваториальной амазонской травы *Miscanthus giganteus* — 7,8 % [18].

Регулировать ЭИР можно путем внесения повышенных доз азотных удобрений. Действительно, на высоких фонах минерального питания ЭИР сортов в репродуктивный период развития озимой пшеницы было в среднем в 2,5–3,5 раза выше, чем на низком [10]. Однако количество удобрений, вносимых в течение вегетации при интенсивных технологиях, в настоящее время достаточно велико и дальнейшее его увеличение становится нецелесообразным, а также небезопасным в экологическом аспекте.

Поэтому перспективы повышения ЭИР сейчас связывают с перестройками фотосинтетического аппарата [5, 22, 40, 46, 49, 50]. Свидетельством того, что изменение параметров фотосинтетического аппарата может способствовать усилению эффективности использования радиации являются работы по изучению влияния повышенного по сравнению с обычным содержания углекислого газа в атмосфере на эффективность превращения энергии в биомассу [22, 39, 70]. В частности, в экспериментах с растениями сои, которые выращивали при обычной (380 ppm) и повышенной (550 ppm) концентрации CO₂, показано, что интенсивность фотосинтеза возросла примерно на 23 % в варианте с повышенным содержанием углекислого газа, а эффективность превращения света в биомассу — до 3,8 %, тогда как при обычной она составляла 3,2 % [22, 49]. Аналогично при выращивании 17 линий риса при концентрации углекислого газа 664 ppm величина ЭИР составляла в среднем 3,5 %, тогда как при 373 ppm она была меньше — 3 % [84]. На фоне таких увеличений ЭИР был отмечен 15–50 % рост урожайности [19, 22, 84].

Представления о том, какими именно должны быть структурные перестройки фотосинтетического аппарата, разнятся. Например, Глик и Мелис связывают повышение эффективности ЭИР с меньшим размером антенны светособирающего комплекса [44]. По их оценкам, минимальное число молекул хлорофилла, необходимое для сборки комплексов ядра фотосистем, составляет 37 молекул хлорофилла *a* в ФС II и 95 — в ФС I, то есть приблизительно 25 % обычного количества этих молекул в типичной ФС растений [32]. Подтверждение гипотезы о том, что, уменьшая размер антенны, можно увеличить ЭИР, получено на зеленых водорослях [44, 45].

Результаты исследований на высших растениях пока противоречивы. Например, мутанты сои Clark Y9 та Y11, имеющие примерно половину от содержания хлорофилла в диком типе, отличались более высоким (в некоторых случаях до 30 %) дневным фотосинтезом [59], а мутант риса с низким содержанием хлорофилла *b*, наоборот, характеризовался более низкой интенсивностью фотосинтеза [21]. При этом предполагается, что уменьшение размера светособирающей антенны как фактор повышения ЭИР может не только минимизировать потери, связанные с нефотохимическим тушением флуоресценции хлорофилла, но и увеличивать передачу света в нижние слои клеток [45]. Однако уменьшение содержания суммарного (*a+b*) хлорофилла, кроме того, может привести к существенному сокращению синтеза хлорофилла *b*, т. е. повышению отношения *a/b* [5, 21, 59]. Этот дисбаланс в размерах антенн ФС I и II, нестабильность ССК II при отсутствии хлорофилла *b* и сокращение скорости транспорта электронов в реакционных центрах ФС II, наоборот, могут даже препятствовать увеличению ЭИР [82].

Имеются данные и о том, что величина ЭИР у отдельных сортов культурных растений с высоким содержанием хлорофилла в листьях выше, чем с меньшей его концентрацией [20, 32]. Показано также, что увеличение эффективности использования радиации на образование растительной биомассы при повышении доз азотного питания происходит за счет повышения концентрации фотосинтетических пигментов и площади светопоглощения посева [51, 52]. По данным многолетних экспериментов, у высокопродуктивных сортов озимой пшеницы Смуглянка и Фаворитка содержание хлорофилла на единицу площади листьев главного побега в репродуктивный период вегетации было в 1,2—1,5 раза больше, чем у менее продуктивного сорта старой селекции Мироновская 808, а эффективность превращения энергии в биомассу — в 1,5—2,3 раза [10]. Повышение содержания фотосинтетических пигментов у первых двух сортов сопровождалось увеличением удельной массы их листьев, что способствовало более полному поглощению света наиболее активно фотосинтезирующими верхними листьями. Кроме того, у этих сортов наблюдали более высокую эффективность использования поглощенной световой энергии в процессе фотосинтеза, тогда как Мироновская 808 характеризовалась большими ее потерями в нефотохимических процессах, главным образом — в результате тепловой диссипации, что сопряжено со снижением скорости транспорта электронов [38, 53].

На основании исследований взаимосвязи между накоплением биомассы и ЭИР Калдерини и соавт. [20] предложили еще один возможный механизм увеличения эффективности превращения поглощенной солнечной энергии в биомассу у растений с высокими показателями фотосинтетической активности путем аккумуляции высокого уровня ассимилятов и увеличения скорости фотосинтетического превращения энергии, управляемого потоком ассимилятов в репродуктивные органы.

Таким образом, структурные перестройки фотосинтетического аппарата обеспечивают повышение эффективности использования поглощенной солнечной радиации на образование биомассы и, в конечном итоге, увеличение продуктивности растений.

Оптимизация донорно-акцепторных отношений и распределения ассимилятов в растении. 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. Генетическое повышение потенциала урожайности основных сельскохозяйственных культур в процессе «зеленой революции» было достигнуто увеличением $K_{хоз}$, в основном за счет укорочения стебля и удлинения периода цветения [31, 75], но возможности этого приема почти исчерпаны. Так, у новых короткостебельных сортов пшеницы $K_{хоз}$ приближается к теоретической границе (около 0,6), и дальнейшее укорочение стебля может привести к уменьшению площади ассимилирующей поверхности, а следовательно — и продуктивности растения.

В настоящее время в качестве наиболее перспективного пути увеличения урожайности зерновых культур, в том числе пшеницы, рассматриваются различные способы повышения производительности фотосинтетического аппарата растений [57]. Анализ литературных данных свидетельствует 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 [6].

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 [28, 66]. Положительного эффекта можно ожидать и от увеличения 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 [24], а также в качестве источника углерода для дальнейшего налива зерна [67].

В литературе есть свидетельства, что различия в концентрации водорастворимых углеводов в стебле среди генотипов пшеницы являются одним из генетических факторов, которые влияют на зерновую продуктивность, особенно в неблагоприятных условиях. Так, при исследовании широкого спектра сортов пшеницы показано, что ремобилизация ассимилятов, накопленных перед цветением, обеспечивала образование соответственно 25, 27 и 33 % массы зерна у старых, средних и новых сортов [17]. Запрос со стороны главного акцептора — колоса — определял эффективность ремобилизации сухого вещества, которая контролировалась стеблем. Предполагается, что содержание углеводов в стебле после цветения может быть использовано как селекционный критерий для стабилизации продуктивности зерновых злаков в изменяющихся условиях окружающей среды [24, 36, 43, 68].

Следует отметить, что способность стебля к временному депонированию ассимилятов перед цветением кроме дальнейшего их использования для налива зерна имеет еще один, по нашему мнению, не менее важный аспект, который в литературе практически не освещен. Проведенные нами исследования дают основание утверждать, что депонирующая функция стебля у растений пшеницы выполняет еще одну роль, а именно — резервного акцептора ассимилятов [3]. Дело в том, что накопление ассимилятов в стебле происходит преимущественно в период колосения—цветения. В это время фотосинтетический аппарат растения уже полностью сформирован и может работать с максимальной отдачей, но возможности для утилизации ассимилятов ограничены, поскольку главный акцептор — зерновки — еще не образовались, 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. Это непосредственно подтверждают и результаты наших опытов с удалением колоса в период молочной спелости [12]. 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 эксперимен-

тально подтверждает выявленная нами тесная связь между депонирующей способностью стебля и интенсивностью фотосинтеза флаговых листьев в период цветения у различных сортов пшеницы [3].

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 на более высоком уровне на протяжении налива зерна отвечало и большей депонирующей способности стебля по сравнению с менее продуктивным старым сортом.

Вместе с тем в период налива зерна важным фактором стимуляции работы фотосинтетического аппарата выступает аттрагирующая сила колоса, обусловленная количеством зерен, образовавшихся после оплодотворения, и относительной скоростью их роста. Многие исследователи объясняют повышенную интенсивность фотосинтеза в этот период у современных высокопродуктивных сортов пшеницы именно увеличением запроса на ассимилянты со стороны большого колоса, который содержит большее количество зерен по сравнению со старыми сортами с меньшим колосом [27, 63]. Показано, что интенсивность фотосинтеза после цветения и накопление растением массы сухого вещества увеличились вместе с увеличением количества зерен в колосе в процессе селекции [27]. При этом короткостебельные сорта пшеницы имеют больше фертильных цветков в колосе, чем старые высокорослые сорта, что является следствием усиления распределения ассимилятов в колос в период перед цветением [23, 46]. В свою очередь, повышение обеспеченности растения ассимилятами связано с увеличением эффективности использования ФАР, в частности вследствие возрастания количества элементов фотосинтетического аппарата на единицу площади листа [69].

Важность сбалансированности донорно-акцепторных отношений между фотосинтетическим аппаратом и аттрагирующими органами иллюстрируют результаты исследования китайскими учеными гибридной озимой пшеницы (XN 901), которая имела сильный эффект гетерозиса по потенциалу биологической продуктивности, а ее листья и стебли оставались зелеными даже при полной спелости семян [33]. Изучением фотосинтеза и транспорта ассимилятов показано, что в период налива зерна экспорт ассимилятов из листьев у этого гибрида происходил значительно медленнее, чем у обычного сорта. Кроме того, гибрид имел более длинный (на 6 сут) период налива зерна. Его зерновая продуктивность была на 15 % большей, а $K_{\text{хоз}}$ — на 19 % меньшим. Эффективность реутилизации ассимилятов у этого гибрида была низкой, много неиспользованных ассимилятов оставалось в соломе. Авторы пришли к выводу, что для лучшей реализации потенциала хозяйственной продуктивности гибрида необходимо увеличение массы и количества зерен в колосе, которые определяют его аттрагирующую силу.

В результате проведенного нами цикла исследований с новыми высокопродуктивными сортами пшеницы селекции Института физиологии растений и генетики НАН Украины показано, что они характеризуются более высокой интенсивностью фотосинтеза листьев на протяжении он-

тогенеза растений по сравнению со старым менее продуктивным сортом. В свою очередь, повышенная интенсивность фотосинтеза соответствует лучшей обеспеченности растений ассимилятами как по их удельному содержанию в расчете на единицу массы тканей, так и по валовым количествам в отдельных органах и целом побеге [3].

Лучшее снабжение ассимилятами способствует более полной реализации генетического потенциала растений высокопродуктивных сортов. Так, уже в фазу выхода в трубку в их колосе закладывается большее количество цветков, что является генетически обусловленным признаком, но поддержание их жизнедеятельности требует и большего количества ассимилятов. В период налива зерна повышенная интенсивность фотосинтеза листьев и более длительное ее поддержание до конца онтогенеза обеспечивают наполнение большего количества зерновок в колосе. Частичный вклад в налив зерна делает и стебель за счет ассимилятов, накопленных в период цветения, когда рост вегетативных органов уже практически закончился, но зерновки еще не образовались. Выявлено, что у новых сортов эффективность ремобилизации временно депонированных ассимилятов выше, чем у старого.

Сделан вывод, что преимущество по зерновой продуктивности новых высокоинтенсивных сортов пшеницы перед старым сортом, созданным до начала «зеленой революции», обеспечивается более высокой интенсивностью фотосинтеза на протяжении репродуктивного периода развития, особенно во время налива зерна, повышенной депонирующей способностью стебля и эффективностью ремобилизации из него ассимилятов в конце вегетации, высокой аттрагирующей способностью колоса.

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют, что повышение фотосинтетической продуктивности может быть существенным фактором увеличения урожайности сельскохозяйственных растений и резервы улучшения связанных с фотосинтезом признаков генетическими методами еще не исчерпаны. Вместе с тем для реализации этой цели необходим учет сложности и многоуровневости организации фотосинтетического аппарата, комплексности взаимосвязи фотосинтетической функции с процессами роста, минерального питания и водного обмена, зависимости фотосинтеза от факторов внешней среды.

1. Гуляев Б.И., Ильшук Е.М., Митрофанов Б.А. и др. Фотосинтез и продукционный процесс. — Киев: Наук. думка, 1983. — 144 с.
2. Гуляев Б.И., Рожко И.И., Рогаченко А.Д. и др. Фотосинтез, продукционный процесс и продуктивность растений. — Киев: Наук. думка, 1989. — 152 с.
3. Кірізій Д.А., Шадчина Т.М., Стасик О.О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимої пшениці. — Київ: Основа, 2011. — 416 с.
4. Клімат України /За ред. В.М. Ліпінського, В.А. Дячук, В.М. Бабіченко. — К.: Вид-во Раєвського, 2003. — 343 с.
5. Кособрюхов А.А. Адаптационные изменения фотосинтеза при повышенной концентрации CO₂: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2008. — 50 с.
6. Моргун В.В., Кірізій Д.А. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення продуктивності // Физиология и биохимия культ. растений. — 2012. — 44, № 6. — С. 463—483.
7. Моргун В.В., Киризий Д.А., Шадчина Т.М. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата // Там само. — 2010. — 42, №1. — С. 3—22.
8. Моргун В.В., Швартау В.В., Киризий Д.А. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков // Там же. — № 5. — С. 371—392.

9. *Применение физиологии растений в селекции пшеницы* /Пер. с англ. под ред. В.В. Моргуна. — Киев: Логос, 2007. — 492 с.
10. *Прядкіна Г.О. Фотосинтетичні пігменти, ефективність використання сонячної радіації та продуктивність рослин у агроценозах: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук.* — К., 2013. — 44 с.
11. *Прядкіна Г.А. Эффективность использования фотосинтетически активной радиации у двух контрастных по зерновой продуктивности сортов озимой пшеницы // Земледелие и селекция в Беларуси.* — 2012. — № 48. — С. 263—270.
12. *Соколовська-Сергієнко О.Г., Кірізії Д.А., Стасик О.О. Роль антиоксидантних ферментів хлоропластів і фотодихання у захисті фотосинтетичного апарату за порушення донорно-акцепторного балансу рослин озимої пшениці // Физиология и биохимия культур растений.* — 2012. — **44**, № 2. — С. 140—146.
13. *Стасик О.О. Аналіз внутрішніх чинників міжгенотипної варіабельності інтенсивності фотосинтезу в роді *Triticum* за даними газометричних досліджень // Там же.* — 2007. — **39**, № 6. — С. 488—495.
14. *Стасик О.О. Лімітуючі чинники фотосинтетичної асиміляції CO₂ в двох контрастних за продуктивністю сортів озимої пшениці // Вісн. Укр. т-ва генетиків і селекціонерів.* — 2008. — **6**, № 1. — С.145—149.
15. *Стасик О.О. Роль фотодихання в регуляції фотосинтезу, продуктивності та стійкості рослин до абіотичних стресів: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук.* — К., 2009. — 42 с.
16. *Стасик О.О. Фотодихання і його фізіологічне значення // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку. Т. 1.* — К.: Логос, 2009. — С.170—199.
17. *Alvaro F., Royo C., Moral del 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.
18. *Beadle C.L., Long S.P. Can perennial C-4 grasses attain efficiencies of radiant energy-conversion in cool climates // Plant Cell. Environ.* — 1995. — **18**. — P. 641—650.
19. *Blum A. Variation among wheat cultivars in the response of leaf gas exchange to light // J. Agric. Sci.* — 2009. — **115**, N 3. — P. 305—311.
20. *Calderini D.F., Dreccer M.F., Slafer G.A. Consequences of plant breeding on biomass growth, radiation interception and radiation use efficiency in wheat // Field Crops Res.* — 1997. — **52**. — P. 271—281.
21. *Dai X.B., Xu X.M., Lu W. et al. Photoinhibition characteristics of a low chlorophyll *b* mutant of high yield rice // Photosynthetica.* — 2003. — **41**. — P. 57—60.
22. *Dermody O., Long S. P., McConnaughay K. et al. How do elevated CO₂ and O₃ affect the interception and utilization of radiation by a soybean canopy? // Glob. Change Biol.* — 2008. — **14**. — P. 556—564.
23. *Dotlacil L., Hermuth J., Stehno Z. et al. How can wheat landraces contribute to present breeding? // Czech J. Gen. Plant Breed.* — 2010. — **46**. — P. 70—74.
24. *Ehdaie 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.
25. *Evans J.R. Improving photosynthesis // Plant Physiol.* — 2013. — **162**, N 4. — P. 1780—1793.
26. *Feng L., Han Y., Liu G. et al. Overexpression of sedoheptulose-1,7-bisphosphatase enhances photosynthesis and growth under salt stress in transgenic rice plants // Funct. Plant Biol.* — 2007. — **34**, N 9. — P. 822—834.
27. *Fischer R.A., Rees D., Sayre K.D. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate and cooler canopies // Crop Sci.* — 1998. — **38**. — P. 1467—1475.
28. *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.
29. *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.
30. *Galmes J., Flexas J., Keys A.J et al. Rubisco specificity factors tends to be larger in plant species from drier habitats and in species with persistent leaves // Plant Cell Environ.* — 2005. — **28**, N 5. — P. 571—579.
31. *Giunta F., Motzo R., Pruneddu G. Has long-term selection for yield in durum wheat also induced changes in leaf and canopy traits? // Field Crops Res.* — 2008. — **106**, N 1. — P. 68—76.
32. *Glick R.E., Melis A. Minimum photosynthetic unit size in system-I and system-II of barley chloroplasts // BBA.* — 1988. — **934**. — P. 151—155.
33. *Gong Y.H., Zhang J., Gao J.F. et al. Slow export of photoassimilate from stay-green leaves during late grain-filling stage in hybrid winter wheat (*Triticum aestivum* L.) // Agr. Crop. Sci.* — 2005. — **191**, N 4. — P. 292—299.

34. Han H., Li Z., Ning T. et al. Radiation use efficiency and yield of winter wheat under deficit irrigation in North China // Plant Soil Environ. — 2008. — **54**, N 7. — P. 313–319.
35. Harris G.C., Koniger M. The 'high' concentrations of enzymes within the chloroplast // Photosynth. Res. — 1997. — **54**, N 1. — P. 5–23.
36. Hossain M.A., Takahashi T., Jinno H. et al. Grain filling mechanisms in two wheat cultivars, Haruyutaka and Daichinominori, grown in Western Japan and in Hokkaido // Plant Prod. Sci. — 2010. — **13**, N 2. — P. 156–163.
37. Jiang G.M., Sun J.Z., Lui Q.N. et al. Changes in rates of photosynthesis accompanying the yield increase in wheat cultivars released in the past 50 years // J. Plant Res. — 2003. — **16**, N 5. — P. 347–354.
38. Jonson M.P., Davidson P.A., Ruban A.V. et al. The xanthophylls pool size controls the kinetics of non-photochemical quenching in *Arabidopsis thaliana* // FEBS Lett. — 2008. — **582**. — P. 262–266.
39. Leakey A.B.D., Xu F., Gillespie K.M. et al. Genomic basis for stimulated respiration by plants growing under elevated carbon dioxide // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 2009. — **106**. — P. 3597–3602.
40. Li Q.Q., Chen Y.H., Liu M.Y. et al. Effect of irrigation and planting patterns on radiation use efficiency and yield of winter wheat in North China // Agric. Water Manage. — 2008. — **95**. — P. 469–476.
41. 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.
42. Long S.P., Zhu X.G., Naidu S.L. et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? // Plant. Cell. Environ. — 2006. — **29**, N 3. — P. 315–330.
43. Madani A., Shirani-Rad A., Pazoki A. et al. Wheat (*Triticum aestivum* L.) grain filling and dry matter partitioning responses to source: sink modifications under postanthesis water and nitrogen deficiency // Acta Scientiarum-Agronomy. — 2010. — **32**, N 1. — P. 145–151.
44. Melis A., Neidhardt J., Benemann J.R. *Dunaliella salina* (Chlorophyta) with small chlorophyll antenna sizes exhibit higher photosynthetic productivities and photon use efficiency than normally pigmented cells // J. Appl. Phycol. — 1998. — **10**. — P. 515–525.
45. Melis A. Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: Minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency // Plant Sci. — 2009. — **17**. — P. 272–280.
46. Miralles D.J., Katz S.D., Colloca A., Slafer G.A. Floret development in near isogenic wheat lines differing in plant height // Field Crops Res. — 1998. — **59**. — P. 21–30.
47. Miralles D.J., Slafer G.A. Radiation interception and radiation use efficiency of near-isogenic wheat lines with different height // Euphytica. — 1997. — **97**. — P. 201–208.
48. Monteith J.L. Climate and efficiency of crop production in Britain // Phil. Trans. R. Soc. Lond. — 1977. — **281**. — P. 277–294.
49. Morgan P.B., Bolero G.A., Nelson R.L. et al. Smaller than predicted increase in aboveground net primary production and yield of field-grown soybean under fully open-air [CO₂] elevation // Glob. Change Biol. — 2005. — **11**. — P. 1856–1865.
50. Murchie E.H., Sarrobert C., Contard P. et al. Overexpression of sucrose-phosphate synthase in tomato plants grown with CO₂ enrichment leads to decreased foliar carbohydrate accumulation relative to untransformed controls // Plant Physiol. Biochem. — 1999. — **37**. — P. 251–260.
51. Muurinen S., Peltonen-Sainio P. Radiation-use efficiency of modern and old spring cereal cultivars and its response to nitrogen in northern growing conditions // Field Crop. — 2006. — **96**. — P. 363–373.
52. Muurinen S., Slafer G. A., Peltonen-Sainio P. Breeding effects on nitrogen use efficiency of spring cereals under Northern conditions // Crop. Sci. — 2006. — **46**. — P. 561–568.
53. Niyogi K.K., Rosenberg V., Jung H-S. Is PsbS the site of non-photochemical quenching in photosynthesis? // J. Exp. Bot. — 2005. — **56**. — P. 375–382.
54. Parry M.A.J., Andralojc P.J., Mitchel R.A.C. et al. Manipulation of Rubisco: the amount, activity, function and regulation // Ibid. — 2003. — **54**, N 386. — P. 1321–1333.
55. Parry M.A.J., Andralojc P.J., Scales J.C. et al. Rubisco activity and regulation as a targets for crop improvement // Ibid. — 2013. — **64**, N 3. — P. 717–730.
56. Parry M.A.J., Madgwick P.J., Carvalho J.F.C., Andralojc P.J. Prospects for increasing photosynthesis by overcoming the limitations of Rubisco // J. Agr. Sci. — 2007. — **145**, N 1. — P. 31–43.
57. Parry M.A., Reynolds M., Salvucci M.E. et al. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency // J. Exp. Bot. — 2011. — **62**, N 2. — P. 453–467.
58. Peterhansel C., Blume C., Offermann S. Photorespiratory bypasses: how can they work? // Ibid. — 2013. — **64**, N 3. — P. 709–715.
59. Pettigrew W.T., Hesketh J.D., Peters D.B. et al. Characterization of canopy photosynthesis of chlorophyll-deficient soybean isolines // Crop. Sci. — 1989. — **29**. — P. 1025–1029.

60. *Plenet D., Mollier A., Pelerin S.* Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. II. Radiation use efficiency and yield components // *Plant Soil*. — 2000. — **224**. — P. 259–272.
61. *Raines C. A.* Increasing photosynthetic carbon assimilation in C₃ plants to improve crop yield: current and future strategies // *Plant Physiol*. — 2011. — **155**, N 1. — P. 36–42.
62. *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.
63. *Reynolds M.P., Calderini D.F., Condon A.G., Rajaram S.* Physiological basis of yield gains in wheat associated with the LR19 translocation from *Agropyron elongatum* // *Euphytica*. — 2001. — **119**. — P. 137–141.
64. *Reynolds M.P., Foulkes J., Furbank R. et al.* Achieving yield gains in wheat // *Plant Cell Environ.* — 2012. — **35**, N 10. — P. 1799–1823.
65. *Reynolds M.P., van Gincel M., Ribaut J.-M.* Avenue for genetic modification of radiation use efficiency in wheat // *J. Exp. Bot.* — 2000. — **51**, Spec. Is. — P. 459–473.
66. *Richards R.A.* Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops // *Ibid.* — 2000. — **51**. — P. 447–458.
67. *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.
68. *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.
69. *Shearman V.J., Sylvester-Bradley R., Scott R.K., Foulkes M.* Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK // *Crop. Sci.* — 2005. — **45**. — P. 175–185.
70. *Sinclair T.R., Muchow R.C.* Radiation-use efficiency // *Advances in Agronomy*. Ed.: D.L. Sparks. — New York: Acad. Press, 1999. — P. 215–265.
71. *Spreitzer R.J., Salvucci M.E.* Rubisco: structure, regulatory interactions, and possibility for a better enzyme // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2002. — **53**. — P. 449–475.
72. *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.
73. *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.
74. *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.
75. *Swaminathan M.S.* An evergreen revolution // *Crop. Sci.* — 2006. — **46**. — P. 2293–2303.
76. *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. Nat. Acad. Sci. USA*. — 2006. — **103**, N 19. — P. 7246–7251.
77. *Tcherkez G.* Modelling the reaction mechanism of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase and consequences for kinetic parameters // *Plant Cell Environ.* — 2013. — **36**, N 9. — P. 1586–1596.
78. *Von Caemmerer S.* Biochemical models of leaf photosynthesis. — Canberra: CSIRO Publishing, 2000. — 195 p.
79. *Whitney S.M., Houtz R.L., Alonso H.* Advancing our understanding and capacity to engineer nature's CO₂-sequestering enzyme, Rubisco // *Plant Physiol*. — 2011. — **155**, N 1. — P. 27–35.
80. *Wingler A., Lea P.J., Quick W.P., Leegood R.C.* Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection // *Phil. T. Roy. Soc. B*. — 2000. — **355**. — P. 1517–1529.
81. *Zhu X.-G., Long S.P., Ort D.R.* Improving photosynthetic efficiency for greater yield // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2010. — **61**. — P. 235–261.
82. *Zhu X.-G., Long S.P., Ort D.R.* What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass // *Curr. Opin. Biotechnol.* — 2008. — **19**. — P. 153–159.
83. *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.
84. *Ziska L.H., Manalo P.A., Ordonez R.A.* Intraspecific variation in the response of rice (*Oryza sativa* L.) to increased CO₂ and temperature: growth and yield response of 17 cultivars // *J. Exp. Bot.* — 1996. — **47**, N 302. — P. 1353–1359.

Отримано 18.10.2013

ФОТОСИНТЕЗ І ПРОБЛЕМИ ПІДВИЩЕННЯ ПРОДУКТИВНОСТІ РОСЛИН

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

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України

Розглянуто ключові характеристики фотосинтетичного апарату, що визначають продуктивність і ефективність фотосинтезу. На основі літературних даних і результатів, отриманих у відділі фізіології та екології фотосинтезу ІФРГ НАН України, проаналізовано перспективи генетичного покращення фотосинтетичного апарату рослин C_3 -типу з метою підвищення продуктивності сільськогосподарських культур, зокрема озимої пшениці. Показано, що для реалізації цієї мети необхідне врахування взаємозв'язку фотосинтетичної функції з процесами росту та її залежності від чинників зовнішнього середовища.

PHOTOSYNTHESIS AND PROBLEMS OF RAISING CROP YIELD

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

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

The key features of the photosynthetic apparatus determining the capacity and efficiency of photosynthesis were assessed as targets of genetic improvement. The opportunities of genetic improvement of the photosynthetic apparatus of C_3 -type to increase the productivity of crops, particularly wheat, were analyzed on the basis of world published data and the results obtained in the department of physiology and ecology of photosynthesis of IFRG NASU. The role of sink-source relations and assimilates allocation in further photosynthesis improvement is highlighted and taking into consideration of photosynthesis dependence on environmental factors is emphasized.

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