

<https://doi.org/10.15407/frg2021.02.160>

УДК 581.132

## ФОТОСИНТЕЗ І ПРОДУКТИВНІСТЬ: ОСНОВНІ НАУКОВІ ДОСЯГНЕННЯ ТА ІННОВАЦІЙНІ РОЗРОБКИ

О.О. СТАСИК, Д.А. КІРІЗІЙ, Г.О. ПРЯДКІНА

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України  
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17  
e-mail: phot-ecol@ifrg.kiev.ua*

Фотосинтез становить основу продукційного процесу рослин, тому дослідження структури фотосинтетичного апарату та механізмів його функціонування і регуляції важливі для пошуку шляхів підвищення продуктивності сільськогосподарських культур. У статті узагальнено результати досліджень науковців Інституту фізіології рослин і генетики НАН України у глобальному контексті вивчення ролі фотосинтезу в продукційному процесі та формуванні врожайності сільськогосподарських культур. Показана важливість раннього періоду досліджень у формуванні методичних засад вивчення процесу фотосинтезу рослин у лабораторних і природних умовах та з урахуванням його взаєморегуляції з процесами росту і розвитку, забезпеченістю мінеральним живленням тощо, що заклав основи вітчизняної наукової школи з фізіології, біохімії та екології фотосинтезу. Висвітлено результати фундаментальних досліджень та інноваційні розробки, удостоєні Державних премій СРСР і УРСР, а також премій ім. М.Г. Холодного НАН України. Науковцями ІФРГ НАН України комплексно схарактеризовано структурно-функціональні особливості фотосинтетичного апарату на рівнях організації від субклітинного до ценотичного та механізми регуляції в донорно-акцепторній системі рослини у сучасних сортів озимої пшениці і визначено характеристики, що можуть слугувати фізіологічними маркерами високої продуктивності і посухостійкості. Встановлено, що висока продуктивність сучасних сортів озимої пшениці забезпечується подовженою тривалістю функціонування асиміляційного апарату ценозів у репродуктивний період вегетації, підвищеною активністю фотосинтезу та ефективністю використання сонячної радіації на рівні листка і посіву, а також поліпшеною здатністю стебла депонувати фотоасиміляти з подальшим їх використанням для наливання зерна. На основі отриманих результатів сформульовано і розвинуто концепцію авторегуляції фотосинтезу і стратегії розподілу асимілятів у донорно-акцепторній системі рослин як факторів оптимізації функціонування фотосинтетичного апарату та підвищення врожайності. Результати досліджень, проведених у ІФРГ НАН України, свідчать, що для подальшого генетичного вдосконалення нових сортів озимої пшениці необхідне підвищення активності фотосинтетичного апарату на рівні листка і посіву в тісному взаємозв'язку з оптимізацією росту і розподілу біомаси між органами рослини з урахуванням онтогенетичної динаміки продукційного процесу.

**Ключові слова:** фотосинтез, фотодихання, Рубіско, донорно-акцепторні відносини, ефективність використання світлової енергії, продуктивність, пшениця.

Цитування: Стасик О.О., Кірізій Д.А., Прядкіна Г.О. Фотосинтез і продуктивність: основні наукові досягнення та інноваційні розробки. *Фізіологія рослин і генетика*. 2021. 53, № 2. С. 160–184. <https://doi.org/10.15407/frg2021.02.160>

Фотосинтез — унікальний процес синтезу органічної речовини з використанням і запасанням енергії світла, що лежить в основі практично всіх трофічних і енергетичних ланцюгів у біосфері Землі. Оскільки близько 95 % органічної маси рослини створюється в процесі фотосинтезу, з моменту його відкриття і до наших днів проблема «Фотосинтез і продуктивність рослин» викликає значний теоретичний і практичний інтерес. Як наукова проблема вона має кілька аспектів, серед яких можна виділити екологічний, агрофізіологічний і фізіолого-генетичний. Перший із них пов'язаний з вивченням потоків вуглецю, кисню та енергії в природних біоценозах і екосистемах різного рівня, з'ясуванням потенціалу їх фотосинтетичної продуктивності, останнім часом переважно у зв'язку з глобальними кліматичними змінами. Другий стосується досліджень фотосинтезу на різних рівнях його організації (від молекулярного до ценотичного) з метою пошуку шляхів підвищення продуктивності сільськогосподарських культур і розробки способів керування продукційним процесом. Третій аспект — розкриття молекулярно-генетичних механізмів організації і функціонування процесу фотосинтезу і визначення можливостей його генетичного поліпшення. Останні два аспекти особливо важливі у прикладному значенні, оскільки з успіхами в їх розкритті пов'язана можливість подальшого підвищення продуктивності сільськогосподарських культур для забезпечення харчових потреб населення Землі.

Збільшення виробництва продовольства — одне з найфундаментальніших завдань, необхідність вирішення якого супроводжує людство протягом практично всієї історії. Нині воно стає життєво важливим в силу цілої низки причин. Чисельність населення Землі вже досягла 7,8 млрд і, за оцінками експертів ООН, до 2050 р. перевищить 9 млрд [1, 2]. Крім того, збільшується попит на продовольство в країнах світу з високою чисельністю населення, що бурхливо розвиваються в останні десятиліття, таких як Китай та Індія [3]. Згідно з прогнозами, за таких темпів зростання народонаселення планети для забезпечення звичного рівня споживання продуктів виробництво головних зернових сільськогосподарських культур до 2050 р. має зрости на 70 % [4].

Ситуацію погіршує вичерпання резервів розширення площ орних земель. Більш того, площі під посівами деяких культур зменшуються. Так, у світі з 1996 по 2010 рр. посівні площі під пшеницею зменшилися в середньому на 5,5 % [5], найбільшою мірою в Китаї (на 5,1 млн га), США (на 3,3), Канаді (на 1,9), Туреччині (на 1,2 млн га).

Ще один негативний чинник, що впливає на виробництво продовольства — глобальні кліматичні зміни, які виявляються в підвищенні температури повітря в період вегетації рослин, недостатній кількості опадів або, навпаки, їх зливовому характері, що негативно позначається на врожайності [6]. Наприклад, показано, що внаслідок несприятливих кліматичних змін втрати врожаю пшениці в Австралії з 1990 по 2015 рр. становили близько 27 %, незважаючи на значні успіхи в селекційному підвищенні потенціалу продуктивності культури [7].

Загрозливою тенденцією стало уповільнення щорічного приросту врожайності більшості злакових культур на початку нинішнього століття. Для цілої низки країн показано, що в останні роки вро-

жайність найважливіших для людства культур, таких як пшениця і рис, не збільшується [8]. Протягом останніх 40 років відносний щорічний приріст урожайності рису знизився з 34 до 17 %. Відносний приріст урожайності пшениці у світі в період 1968—1987 рр. варіював у межах 30—32 %, а в 1998—2017 рр. — знизився до 1 %.

Пшениця — найпоширеніша сільськогосподарська культура, основа підтримання глобальної продовольчої безпеки, оскільки становить п'яту частину калорійності харчового раціону людства [1]. Для вирішення продовольчої проблеми особливо важливо подолати кризу в подальшому підвищенні її врожайності [9—11]. У зв'язку з цим був заснований Міжнародний консорціум з урожайності пшениці (Wheat Yield Consortium, WYC), основною метою якого є розробка конкретних шляхів підвищення генетичного потенціалу продуктивності пшениці на 50 % протягом наступних 20 років [12].

На думку експертів консорціуму, уповільнення темпів зростання врожайності пшениці пов'язане з вичерпанням можливостей її підвищення за рахунок факторів, що забезпечили ривок збільшення продуктивності пшениці в результаті «зеленої революції». Її досягнення базуються на поліпшенні розподілу біомаси рослини на користь більшого колоса і підвищення відносної частки зерна у масі надземної частини ( $K_{\text{госп}}$ ) внаслідок укорочення стебла, а також зростання площі листків, що дає можливість формувати посіви з високими параметрами поглинання сонячної радіації [13]. Однак величини  $K_{\text{госп}}$  і листового індексу посівів у сучасних сортів уже досягли гранично можливих значень, перевищення яких негативно впливає на продуктивність. Тому в широкому колі дослідників сформувався консенсус, згідно з яким одним з найбільш значущих чинників подальшого підвищення потенціалу продуктивності пшениці та інших зернових культур є збільшення активності фотосинтезу та ефективності використання світлової енергії посівами [8, 13, 14].

Стратегії поліпшення врожайності активізацією фотосинтетичного апарату на рівнях від супрамолекулярного до ценотичного широко дискутуються у світовій і вітчизняній літературі [3, 9, 15—19]. Серед найперспективніших підходів виділяють: підвищення активності рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксилази/оксигенази (Рубіско) внаслідок зростання вмісту ферменту в листку і поліпшення його кінетичних параметрів; збільшення швидкості регенерації рибулозобісфосфату (РБФ) у циклі Кальвіна; трансформацію  $C_3$ -шляху асиміляції  $CO_2$  в  $C_4$ ; підвищення інтенсивності фотосинтезу внаслідок оптимізації донорно-акцепторних відносин; збільшення ефективності поглинання світлової енергії посівом і перетворення її на біомасу.

Важливо зазначити, що стратегія подальших успіхів у селекції пшениці на продуктивність, що її розробляє консорціум, розглядає активізацію фотосинтезу в комплексі зі змінами процесів росту і розвитку рослини і наголошує на необхідності поглиблення існуючих уявлень про їх взаємозв'язки та інтегрованість у продукційному процесі [12, 19].

Вагомим внеском у розвиток теорії взаємозв'язку фотосинтезу і продукційного процесу сільськогосподарських культур, зокрема пше-

ниці, є роботи, проведені в Інституті фізіології рослин і генетики (ІФРГ) НАН України. Відмінною рисою цих досліджень є системний підхід, основи якого були закладені в працях А.С. Оканенка і розвинені Б.І. Гуляєвим [20, 21]. При цьому фотосинтетичну функцію вивчають як складову продукційного процесу рослин у тісному взаємозв'язку з процесами росту і розвитку, забезпеченістю мінеральним живленням з урахуванням комплексності зв'язків між структурно-функціональними показниками самого фотосинтетичного апарату на різних рівнях його організації від субклітинного до агрофітоценозів. Важливість системного підходу при вивченні ролі фотосинтезу у формуванні врожайності рослин зумовлена багатоетапністю фотосинтетичного процесу, різною чутливістю окремих етапів до змін чинників зовнішнього середовища, необхідністю підтримання балансу синтезу асимілятів та їх використання в донорно-акцепторній системі рослини, а також специфічністю регуляторних зв'язків на різних рівнях структурної організації фотосинтетичного апарату.

Розглянемо основні досягнення науковців ІФРГ НАН України у вивченні взаємозв'язків фотосинтезу і продукційного процесу, а також перспективи поліпшення активності фотосинтезу та ефективності використання сонячної радіації посівами для підвищення продуктивності сільськогосподарських культур, зокрема пшениці.

**Дослідження фотосинтезу і продукційного процесу рослин у відділі фізіології та екології фотосинтезу ІФРГ НАН України.** З моменту організації відділу чільне місце в дослідженнях його науковців посів агрофізіолого-екологічний аспект проблеми «Фотосинтез і продуктивність рослин».

Відділ фізіології та екології фотосинтезу був створений у 1959 р. в Інституті фізіології рослин і агрохімії УРСР (нині — Інститут фізіології рослин і генетики НАН України) на базі лабораторії фізіології фотосинтезу, заснованої в 1956 р. під керівництвом кандидата хімічних наук Х.М. Починка. Першим завідувачем відділу був чл.-кор. АН УРСР А.С. Оканенко — учень видатного українського фізіолога рослин академіка АН УРСР Є.П. Вотчала. У подальшому відділ очолювали д-р біол. наук, професор, лауреат Державної премії УРСР Б.І. Гуляєв (1979—2000), д-р біол. наук Т.М. Шадчина (2000—2009). Із 2009 р. відділом керує чл.-кор. НАН України, д-р біол. наук О.О. Стасик.

Основним завданням лабораторії та відділу у перші роки його існування було продовження і розвиток піонерських робіт академіка Є.П. Вотчала, які сформували методичні основи вивчення процесу фотосинтезу в природних умовах у зв'язку з продуктивністю сільськогосподарських культур. Коло наукових інтересів А.С. Оканенка було доволі широким, а Державну премію СРСР у 1970 р. йому було присуджено за цикл робіт із проблеми підвищення цукристості цукрових буряків. Однак уже з перших років наукової діяльності його зацікавило питання фотосинтезу в зв'язку з продуктивністю рослин. Одна з найраніших праць А.С. Оканенка (1923) була присвячена вивченню вмісту хлорофілу в листках цукрових буряків різних генотипів

у зв'язку з можливістю використання цього показника як селекційної ознаки на продуктивність і цукристість [22]. Результати досліджень фотосинтезу в природних умовах він лаконічно узагальнив в опублікованій у 1954 р. брошурі «Фотосинтез и урожай» [23]. Дослідження, проведені під керівництвом А.С. Оканенка, заклали основи вітчизняної наукової школи з фізіології, біохімії та екології фотосинтезу. Головна спрямованість досліджень відділу з моменту його заснування простежується за назвами тематичних збірок, виданих у 1965—1967 рр.: «Фотосинтез и продуктивность растений» (1965), «Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза» (1966, 1967), а також монографій колективу авторів «Фотосинтез и продукционный процесс» [20] і «Фотосинтез, продукционный процесс и продуктивность растений» [21]. Протягом останніх 30 років головним науковим напрямом відділу є вивчення фотосинтетичних процесів і механізмів їх регуляції на рівні фотосистеми—хлоропласт—листок—рослина—ценоз у зв'язку з продуктивністю рослин різних генотипів залежно від умов вирощування з метою подальшого розвитку теорії продукційного процесу і способів підвищення продуктивності.

Методичною основою роботи відділу протягом усієї історії його існування є вимірювання газообміну  $\text{CO}_2$ , що проводяться на рівнях листок—рослина—ценоз за контролювання всіх найважливіших зовнішніх і внутрішніх чинників, які впливають на фотосинтез. Створена у відділі Х.М. Починком переносна газометрична апаратура, яка працювала за принципом хімічного поглинання  $\text{CO}_2$ , дала можливість його співробітникам виконати велику серію робіт із вивчення впливу різних чинників на інтенсивність фотосинтезу сільськогосподарських культур: ґрунтової посухи і водного дефіциту листків, елементів мінерального живлення і різних його рівнів, фізіологічно активних речовин як у лабораторних, так і в польових умовах. На початку 1970-х років Б.І. Гуляєв створив автоматизовану газометричну установку із застосуванням інфрачервоних газоаналізаторів, що дала змогу поставити на сучасний рівень дослідження статичних і динамічних характеристик газообміну рослин (фотосинтезу, дихання, транспірації як окремих листків, так і цілих рослин та ценозів) за варіювання найважливіших чинників зовнішнього середовища й умов вирощування рослин, аналізувати роль окремих складових дифузійного опору листка в лімітуванні швидкості асиміляції вуглекислого газу.

Розвиток досліджень у відділі мав свою тенденцію. На перших етапах (1959—1963) переважав феноменологічний підхід, спрямований на вивчення впливу окремих чинників зовнішнього середовища та умов вирощування на інтенсивність фотосинтезу листка, її зв'язку з продуктивністю рослин. У той період було проведено серію робіт із вивчення фотосинтезу листків кукурудзи і цукрових буряків за польових умов. З'ясувалося, що на полях, де створювалися ліпші умови мінерального живлення рослин, інтенсивність фотосинтезу листків була вищою, ніж на інших полях у тому ж господарстві. Тоді ж в лабораторних умовах було всебічно досліджено залежність інтенсивності фотосинтезу від вологості ґрунту і водного дефіциту листків.

У 1960-ті роки в рамках Міжнародної біологічної програми співробітники відділу виконали серію робіт із вивчення ефективності засвоєння фотосинтетично активної радіації (ФАР) посівами різних сільськогосподарських культур, а також змішаними й поукісними посівами. В цей період досліджували також радіаційний режим посівів, у результаті чого було розроблено напівемпіричну модель радіаційного режиму агроценозу і статичну модель фотосинтезу агроценозу, за якими можна розраховувати поглинання ФАР його окремими шарами і фотосинтез рослинного покриву в цілому за світловими кривими фотосинтезу листків.

В усі наступні роки дослідження фотосинтезу в посівах сільськогосподарських культур у зв'язку з показниками росту і продуктивністю посідали важливе місце в роботі відділу. Спочатку їх проводили з використанням газометричної установки Х.М. Починка, потім — за допомогою розробленої співробітниками автоматизованої польової лабораторії на базі інфрачервоного газоаналізатора. Високий методичний рівень цих робіт ґрунтувався на ідеях математичного моделювання продукційного процесу. На результати польових дослідів плідно вплинула співпраця з агрометеорологами з лабораторії актинометричних досліджень Українського науково-дослідного гідрометеорологічного інституту. Ці роботи були завершені створенням агрометеорологічної моделі продукційного процесу в посівах озимої пшениці. Результати багаторічних досліджень, виконаних на Рівненській сільськогосподарській дослідній станції, узагальнені в монографії «Оптимізація умовий возделывания озимой пшеницы по интенсивной технологии» (1990). Встановлено залежність параметрів світлових кривих середньої інтенсивності фотосинтезу листків у посівах озимої пшениці від водного дефіциту і мінерального живлення в онтогенезі, вивчено роль фотосинтезу листків, стебел і колосів у формуванні зернової продуктивності цієї культури.

В лабораторних умовах за допомогою вегетаційного методу проведено багаторічні дослідження щодо з'ясування ролі калію у фотосинтезі й фотофосфорилуванні у рослин цукрових буряків, результати яких викладено в монографії «Калій, фотосинтез і фосфорний метаболізм у буряків» (1969). Сформульовано концепцію про поліфункціональну роль цього макроелемента у фізіологічних процесах у рослині.

У 1980—1990 рр. ґрунтовно системно досліджено фотосинтез посівів кукурудзи з метою з'ясування механізмів ценотичної взаємодії рослин у посівах різних гібридів для розробки теоретичних основ оптимізації оптичної структури посівів цієї культури з урахуванням фізіологічних особливостей і властивостей її генотипів. Показано, що в умовах достатньої вологозабезпеченості й оптимального мінерального живлення сучасні гібриди відрізняються від гібридів старої селекції набагато вищою стійкістю до загущення в посіві, а також до затінення і посухи. Згідно з отриманими даними, стійкість до цих несприятливих чинників зумовлена однозначним (незалежно від особливостей гібридів) зв'язком між озерненістю рослин і добовими приростами сухої речовини в критичний період їх розвитку.

Встановлено, що важливу роль у забезпеченні високого потенціалу продуктивності сільськогосподарських рослин сучасних генотипів відіграє також їх ремонтантність — здатність зберігати більшу частину листкового апарату в фотосинтетично активному стані до фази повної стиглості. Внаслідок цього, якщо протягом вегетаційного періоду відмінностей за інтенсивністю фотосинтезу в розрахунку на одиницю площі посіву за листкового індексу, близького до оптимального, практично немає, то в період наливання зерна фотосинтез у ремонтантних генотипів знижується значно повільніше, ніж у неремонтантних. У результаті цих досліджень розроблено й захищено авторськими свідоцтвами спосіб оцінювання рослин кукурудзи за стійкістю до загущення в посіві і спосіб вирощування кукурудзи на зерно та силос.

У лабораторних умовах за допомогою автоматизованої установки для вивчення статичних і динамічних характеристик газообміну листків рослин проведено велику серію досліджень кількісної залежності фотосинтезу й дифузійних опорів листків цукрових буряків і кукурудзи від інтенсивності світла, концентрації  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ , температури, водного дефіциту, ролі продихового і мезофільного опорів листків у лімітуванні швидкості асиміляції вуглекислого газу. На підставі отриманих даних розроблено напівемпіричну модель фотосинтезу листка у  $\text{C}_3$ - і  $\text{C}_4$ -рослин.

Велику увагу приділено порівняльному вивченню генотипів сільськогосподарських культур (видів, сортів, гібридів) за показниками фотосинтезу на рівні листок—рослина—ценоз, росту і розвитку рослин з метою встановлення значущості окремих параметрів у детермінації їх відмінностей за продуктивністю. У дослідженнях на рівні організму за основу було взято концепцію, згідно з якою рослинний організм розглядають як систему source—sink (джерело—стік) або донорно-акцепторну систему. В рамках цієї концепції у відділі досліджено авторегуляцію фотосинтезу, ріст і розвиток рослин, темнове дихання, а також отримали подальший розвиток ідеї математичного моделювання продукційного процесу. Опубліковано монографію «Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений» [46].

Останні два десятиліття дослідження зосереджені на з'ясуванні особливостей функціонування фотосинтетичного апарату рослин різних генотипів за дії різноманітних стресових чинників з метою розкриття захисних механізмів, які зм'якшують їх негативний вплив і тим самим сприяють реалізації генетичного потенціалу продуктивності за змінних умов довкілля. Особливу увагу приділяють пошуку фізіологічних маркерів високої продуктивності та стійкості до дії стресорів, які можуть бути використані в селекційних програмах.

Науковці відділу встановили механізми неспецифічної стійкості фотосинтетичного апарату в донорно-акцепторній системі рослин до дії стресових чинників [24], дослідили особливості функціонування механізмів регуляції енергетичного і пластичного балансів на різних рівнях організації фотосинтетичного апарату в рослин різних генотипів за оптимальних і стресових умов. На прикладі пшениці встановлено, що в умовах дефіциту азотного живлення, високої температури, засолення ґрунту і посухи збільшується частка поглиненої

енергії світла, яка не бере участі у фотохімічних процесах і розсіюється у вигляді теплоти. Доведено, що збільшення втрат енергії таким шляхом має адаптивний характер і зумовлене регуляторними механізмами, пов'язаними з функціонуванням ксантофільного циклу й енергетичними переходами фотосинтетичних мембран стан 1—стан 2.

Вперше було показано, що стійкість фотосинтезу до високих температур у сортів пшениці степового екотипу зумовлена здатністю зберігати в умовах стресу і після нього високий ступінь активації Рубіско й активність регенерації РБФ у циклі Кальвіна. При цьому в менш стійких сортів лісостепового екотипу рівень інгібування ФС II за дії високої температури визначається зниженням карбоксилазної активності Рубіско.

Дослідження співробітників відділу істотно розвинули й поглибили сучасні уявлення про механізми взаєморегуляції фотосинтезу і росту в донорно-акцепторній системі рослин за оптимальних і стресових умов. Зокрема отримано нові дані про характер регуляції фотосинтезу і розподілу асимілятів у донорно-акцепторній системі рослин шляхом гальмування або стимуляції росту окремих органів за різних умов освітлення та азотного живлення.

Розкрито фізіологічну роль фотодихання в регуляції фотосинтезу, продукційного процесу і стійкості рослин до абіотичних стресів. На прикладі роду *Triticum* показано, що фотодихання не є головним чинником міжвидових і міжсортних відмінностей за інтенсивністю фотосинтезу, проте сприяє збереженню високої активності фотосинтетичного апарату протягом репродуктивного періоду розвитку рослин, чим забезпечує ліпшу виповненість зерна і високу зернову продуктивність колоса.

Нині основний акцент у дослідженнях відділу зроблено на вивченні особливостей регуляторних механізмів у системі фотосинтезу—продукційний процес у нових високоінтенсивних сортів озимої пшениці, створених в ІФРГ НАН України під керівництвом академіка НАН України В.В. Моргуна. Дослідження нещодавно створених високоінтенсивних сортів, здатних формувати рекордні врожаї на поліпшених фонах мінерального живлення, порівняно зі старими сортами мають велике наукове значення для з'ясування основних закономірностей формування агроценозів із підвищеною фотосинтетичною продуктивністю, виявлення структурно-функціональних параметрів, що забезпечують високу продуктивність, прогнозування нових тенденцій у селекційно-генетичному поліпшенні культури.

Встановлено, що генотипи з високою зерною продуктивністю містять велику кількість хлоропластів у клітинах, мають підвищений вміст хлорофілу в одному хлоропласті порівняно з менш продуктивними. Доведено, що зернова продуктивність рослин різних генотипів тісно корелює з фотосинтетичним потенціалом, що характеризує рівень накопичення хлорофілу в листках протягом вегетації, залежить від тривалості функціонування листків та активності фотосинтетичного апарату в репродуктивний період.

У нових високопродуктивних сортів озимої пшениці виявлено підвищену інтенсивність фотосинтетичної асиміляції CO<sub>2</sub> в розрахунку на одиницю поверхні листка і фотохімічну активність ФС II на



світлі, меншу частку нефотохімічних втрат поглиненої світлової енергії порівняно з менш продуктивними сортами старої селекції. Крім того, високопродуктивні сорти характеризуються більшими атрагувальною силою і депонувальною ємністю стебла, що дає змогу підтримувати високий рівень фотосинтетичної асиміляції у фазі колосіння і цвітіння в період ще слабого запиту з боку основного акцептора асимілятів — колоса, а також забезпечує додатковий ресурс у період наливання зерна.

Результати цих досліджень та великий обсяг сучасних літературних даних із зазначених питань узагальнені у фундаментальній три томній монографії «Фотосинтез» (2014—2015). В унікальному виданні розглянуто фізіолого-біохімічні механізми процесу асиміляції вуглекислого газу, особливості регуляції фотосинтетичних процесів на всіх рівнях організації — від хлоропластного до ценотичного. Значну увагу приділено процесу фотодихання та його ролі в захисті фотосинтетичного апарату за відхилення чинників зовнішнього середовища від оптимуму. Розглянуто закономірності регуляції фотосинтезу в донорно-акцепторній системі цілої рослини і питання розподілу асимілятів між органами. Наведено дані щодо характеру формування і функціонування фотосинтетичного апарату агроценозів залежно від чинників зовнішнього середовища й генотипних особливостей культури, обговорено шляхи підвищення ефективності фотосинтетичної асиміляції  $\text{CO}_2$  посівами, проблеми пошуку фотосинтетичних показників — маркерів високої продуктивності. Викладено можливості сучасних спектральних методів дистанційного моніторингу стану посівів і прогнозування їх продуктивності.

Загалом результати досліджень науковців відділу опубліковані в 16 монографіях, захищені 30 авторськими свідоцтвами і патентами, відзначені Державною премією СРСР (А.С. Оканенко, 1969), Державною премією УРСР (Б.І. Гуляєв, Б.О. Митрофанов 1987), двічі удостоєні премії ім. М.Г. Холодного НАН України (Б.І. Гуляєв, Б.О. Митрофанов, 1989; Д.А. Кірізій, Т.М. Шадчина, О.О. Стасик 2009). У відділі за час його існування підготовлено 45 кандидатів і 10 докторів наук, які працювали і працюють у наукових установах і вищих навчальних закладах України та інших країн СНД.

Розглянемо деякі актуальні питання проблеми «Фотосинтез і потенційна продуктивність рослин», вивчення яких є основним змістом сучасного етапу досліджень.

**Перспективи і стратегії інтенсифікації фотосинтезу в зв'язку з проблемою підвищення продуктивності рослин.** *Підвищення ефективності молекулярних і клітинних систем асиміляції  $\text{CO}_2$ .* Інтенсивність асиміляції  $\text{CO}_2$  на клітинному рівні визначається активністю ключового фотосинтетичного ферменту Рубіско та (або) швидкістю регенерації субстрату первинної реакції — РБФ [25]. Обидва ці чинники розглядають серед найперспективніших для подальшого підвищення фотосинтетичної активності та продуктивності рослин.

Рубіско становить до 50 % усіх розчинних білків у листку  $\text{C}_3$ -рослин і містить понад 25 % усього азоту листка [26]. Вважають, що така кількість ферменту пов'язана з низькою ефективністю каталітичної функції Рубіско й неможливістю уникнути оксигеназної реакції в

умовах сучасної атмосфери [27, 28]. Активність ферменту, розрахована як кількість асимільованого  $\text{CO}_2$  на один реакційний центр за секунду ( $k_{\text{кат}}$ ), істотно нижча, ніж більшості інших рослинних ферментів, що потребує високого вмісту Рубіско для забезпечення необхідного рівня асиміляції  $\text{CO}_2$ .

Разом з тим збільшення вмісту Рубіско в отриманих до сьогодні генетично модифікованих рослин, як правило, не супроводжується підвищенням інтенсивності фотосинтезу. Так, у рослин рису, які містять на 30 % більше Рубіско порівняно з рослинами дикого типу внаслідок надекспресії малої субодиниці ферменту, інтенсивність фотосинтезу за умов світлового насичення не змінювалась за низьких і навіть знижувалась за високих концентрацій  $\text{CO}_2$  [29]. При цьому питома активність ферменту в трансформантів залишалася незмінною, але істотно знижувався ступінь активації. Автори припустили, що перерозподіл азоту на користь Рубіско навіть за достатнього забезпечення цим елементом призводить до функціонального дисбалансу з іншими компонентами фотосинтетичного апарату і зниження його ефективності в цілому. Аналіз метаболізму фотосинтезуючих листків підтвердив, що в рослин із підвищеним вмістом Рубіско лімітувальною ланкою асиміляції  $\text{CO}_2$  була регенерація РБФ у циклі Кальвіна незалежно від вмісту АТФ [30].

Вивчення особливостей фотосинтезу в трансгенних рослин зі зменшеною кількістю окремих ферментів циклу Кальвіна або компонентів електронтранспортного ланцюга показало, що регенерація РБФ може лімітуватися цитохромним комплексом *b/f* та активністю седогептулозо-1,7-бісфосфатази (СБФ) [18]. Лімітувальну роль СБФ було підтверджено в дослідженнях трансгенних рослин тютюну з підвищеним вмістом цього ферменту. Надекспресія гена СБФ арабідопсису в листках тютюну спричинювала істотне підвищення інтенсивності асиміляції  $\text{CO}_2$  за насичувальних рівнів ФАР, пришвидшувала ріст листків і на 30 % збільшувала масу сухої речовини рослин. У трансформованих рослин тютюну з підвищеною експресією ціанобактеріальної СБФ інтенсивність фотосинтезу і маса сухої речовини наприкінці досліду були відповідно на 50 і 24 % більшими порівняно з диким типом. Разом з тим у рослин рису з підвищеним вмістом цього ферменту інтенсивність фотосинтезу була вищою порівняно з диким типом тільки за стресових умов.

Із результатів цих робіт випливає, що для підвищення інтенсивності асиміляції  $\text{CO}_2$  необхідне одночасне збалансоване збільшення активностей Рубіско і регенерації РБФ. Справді, дослідження чинників, що лімітують фотосинтез у різних видів і сортів озимої та ярої пшениці, проведені науковцями ІФРГ НАН України, показали, що за природної концентрації  $\text{CO}_2$  інтенсивність фотосинтезу, як правило, лімітується спільно (колімітується) як активністю Рубіско, так і швидкістю регенерації РБФ незалежно від плоїдності, продуктивності, окультуреності й періоду селекції [31, 32]. Отже, підвищення інтенсивності асиміляції  $\text{CO}_2$  новими високоврожайними сортами порівняно зі старими менш урожайними забезпечувалося збалансованим зростанням обох чинників. Очевидно, генетичні підходи підвищення інтенсивності фотосинтезу, що базуються на збільшенні

активності (вмісту) Рубіско, принаймні у рослин пшениці, мають враховувати необхідність скоординованого зростання швидкості регенерації РБФ у циклі Кальвіна.

Крім того, результати наших досліджень зв'язків інтенсивності фотосинтезу з активністю і вмістом Рубіско в листках контрастних за продуктивністю сортів озимої пшениці показали, що їх характер може змінюватися залежно від фази розвитку рослин. Так, у молодих рослин у період експоненціального росту за відсутності лімітування з боку акцепторів асимілятів інтенсивність фотосинтезу в різних за продуктивністю сортів тісно позитивно корелювала з активністю Рубіско [33]. При цьому в усіх сортів ступінь активації реакційних центрів (карбамілювання) перевищував 94 %. Однак характер зв'язку інтенсивності фотосинтезу і вмісту Рубіско у прапорцевому листку цих сортів істотно різнився залежно від фази розвитку. У фазу цвітіння вміст ферменту в листку був максимальним і не корелював з інтенсивністю асиміляції  $\text{CO}_2$ . В процесі старіння рівень Рубіско в листку знижувався внаслідок ремобілізації азоту для наливання зерна. Ступінь зниження був більший у менш продуктивного сорту й у варіанті з нижчим фоном мінерального живлення. При цьому питома активність ферменту, розрахована за даними  $\text{CO}_2$ -газообміну, підвищувалася обернено пропорційно зниженню його вмісту. У фазі молочної та молочно-воскової стиглості спостерігали дуже тісну позитивну кореляцію ( $r = 0,97$ ) між вмістом Рубіско та інтенсивністю фотосинтезу.

Отримані нами дані та результати інших дослідників [34] свідчать, що накопичення максимальних рівнів Рубіско у прапорцевому листку рослин пшениці у фазу цвітіння пов'язане з депонуванням азоту перед наливанням зерна, а не з потребами фотосинтетичної асиміляції. Однак під час наливання зерна низький вміст Рубіско в листку стає лімітувальним чинником, який визначає інтенсивність фотосинтезу і тим самим впливає на забезпеченість асимілятами зернівок, що ростуть. Тому для пшениці високий вміст або активність Рубіско в листку в період наливання зерна є важливим чинником підвищення продуктивності. З погляду балансу азоту та ефективності його використання рослиною ліпшим варіантом є підвищення питомої активності ферменту, ніж його вмісту.

У літературі активно обговорюється можливість інтенсифікації фотосинтезу методами генетичної інженерії шляхом поліпшення кінетичних характеристик Рубіско — підвищення каталітичної ефективності ( $k_{\text{кат}}$ ) і (або) зміни співвідношення швидкостей карбоксилазної та оксигеназної реакції (фактора специфічності  $S_{c/o}$ ) [35]. Для отримання Рубіско з поліпшеними кінетичними параметрами використовують два підходи: 1) пошук форм серед існуючих генотипів (зазвичай видів, що ростуть в екстремальних умовах навколишнього середовища) для подальшої трансформації культурних рослин; 2) спрямований мутагенез генів, що кодують малу і велику субодиниці ферменту. Однак у ході досліджень широкого кола фотосинтезуючих організмів від бактерій до вищих рослин включно з мутантами зі зміненою структурою Рубіско з'ясувалося, що величина  $S_{c/o}$

тісно негативно корелює з  $k_{\text{кат}}$ , тобто великі значення співвідношення активностей карбоксилазної реакції до оксигеназної супроводжуються нижчою питомою активністю [27, 28]. Отже, чим вища активність ферменту, тим сильніше знижується ефективність карбоксилювання за рахунок посилення фотодихання.

На основі аналізу структури і функціональних особливостей Рубіско з рослин із різним типом метаболізму і структурою ферменту зроблено висновок, що каталітичні властивості природної Рубіско практично неможливо поліпшити [28, 36]. При цьому взаємопов'язані відмінності за величиною  $S_{c/o}$  й  $k_{\text{кат}}$  у різних видів є результатом оптимального пристосування фотосинтетичного апарату до конкретних умов зростання. Цікаво зазначити, що комп'ютерне моделювання залежності фотосинтетичної активності посіву від кінетичних характеристик Рубіско показало більші величини асиміляції  $\text{CO}_2$  для  $\text{C}_3$ -рослин зі зниженими значеннями  $S_{c/o}$ , а отже, вищим відносним рівнем фотодихання, але з підвищеними значеннями  $k_{\text{кат}}$  [37].

*Роль фотодихання.* Зниження інтенсивності фотодихання багато дослідників розглядає як перспективний, фізіологічно можливий спосіб істотного поліпшення продуктивності рослин [18, 38]. Моделювання впливу фотодихання на продуктивність реального посіву за поточних кліматичних умов США показало, що його наявність зменшує теоретично можливу врожайність сої та пшениці в середньому відповідно на 36 та 20 % [39]. При цьому зниження втрат продуктивності цих культур через фотодихання лише на 5 % у США може принести додатково приблизно 500 млн дол. щороку.

Разом з тим спроби генетичних модифікацій окремих ферментів і ферментних систем гліколатного метаболізму з метою підвищення інтенсивності фотосинтезу, зроблені в 1990-ті роки, не дали очікуваних результатів [40]. Незважаючи на це, останнім часом активно досліджують нові можливості уповільнення або зменшення енерговитратності фотодихання методами генетичної інженерії.

Було реалізовано наукові проекти, в яких використано принципово іншу ідеологію зміни метаболізму з метою зменшення негативного впливу фотодихання на квантову ефективність фотосинтезу [38]. У геном рослин тютюну було перенесено бактеріальні гени ферментів гліоксилаткарболігази і гідроксипіруватізомерази, що уможливило перетворення гліоксилату на гідроксипіруват у клітині, обминувши реакцію синтезу серину з двох молекул гліцину, та уникнення енергетично витратної реасиміляції  $\text{NH}_3$ . Однак отримані трансгенні рослини виявилися гіперчутливими до фотоокиснення і страждають від фотопшкодження фотосинтетичного апарату за вирощування при яскравому освітленні та атмосферній концентрації  $\text{CO}_2$ .

Подібні роботи проведено з рослинами арабідопсису. П'ять бактеріальних генів, що кодують гліколатдегідрогеназу, гліоксилаткарболігазу і тартроніксеміальдегіддегідрогеназу, перенесли в геном арабідопсису. Це дало змогу реалізувати безпосередньо в хлоропластах трансформованих рослин перетворення гліколевої кислоти на гліцеринову, обминувши пероксисомальні й мітохондріальні етапи гліколатного циклу. Введення альтернативного шляху зменшило метаболізацію гліколату через повний цикл, але не припинило її зовсім.

Трансгенні рослини за лабораторних умов відрізнялися швидшим ростом, великим накопиченням біомаси пагона і кореня, мали вищий вміст вуглеводів порівняно з диким типом. Однак невідомо, чи зберігалася перевага трансформованих рослин порівняно з диким типом за вирощування в змінних умовах природного середовища. Сумніви в ефективності цього підходу генетичної трансформації зумовлені наявними в літературі даними про значення реакції перетворення гліцину на серин для регуляції енергетичного балансу та анаболізму фотосинтезувальної клітини в цілому [41, 42].

У роботах, проведених в ІФРГ НАН України на широкій вибірці дикорослих і слабоокультурених видів, а також сортах культурних видів пшениці різної продуктивності, показано, що інтенсивність фотодихання значно тісніше й стабільніше корелює із зерною продуктивністю, ніж інтенсивність фотосинтезу [43]. Встановлено, що фотодихання є важливим регуляторним механізмом фотосинтетичного метаболізму в умовах мінливого довкілля, сприяє збереженню високої активності фотосинтетичного апарату протягом репродуктивного періоду розвитку рослин, що забезпечує ліпшу виповненість зерна і більшу зернову продуктивність. Енерговитратність фотодихання в умовах абіотичних стресів, що спричинюють закриття продихів і зменшення надходження  $\text{CO}_2$  всередину листка, збільшує споживання продуктів світлової фази фотосинтезу, чим підтримує її активність, сприяє зменшенню фотоінгібування і фотопшкодження клітинних структур. Вперше встановлено, що роль фотодихання в реакції фотосинтетичного апарату на підвищення температури залежить від адаптивних властивостей сорту — висока активність фотодихання сприяє підтриманню фотосинтезу у стійких сортів і, навпаки, пригніченню фотосинтезу у чутливих сортів [44]. Цікаво, що вплив фотодихання при цьому пов'язаний перш за все зі змінами активності Рубіско і швидкості регенерації РБФ у циклі Кальвіна, а не з підтриманням активності транспорту електронів.

Результати наших досліджень фотодихання і літературні дані [45] свідчать, що гліколатний цикл є важливою складовою метаболізму фотосинтезувальних клітин  $\text{C}_3$ -рослин, що сформувалася в ході еволюції, фізіологічне значення якої особливо зростає за дії несприятливих чинників зовнішнього середовища. Залучення цих знань, очевидно, було б корисним для розробки перспективних проєктів генетичних трансформацій рослин із метою модифікації фотодихання і підвищення продуктивності.

*Оптимізація донорно-акцепторних відносин.* Важливою складовою системного підходу до вивчення ролі фотосинтезу в продукційному процесі, що розвивається в ІФРГ НАН України, є концепція донорно-акцепторних відносин [20, 46]. Велике значення у формуванні продуктивності рослин, особливо господарсько-цінних їх частин, мають процеси розподілу асимільованого вуглецю, які контролюються складною системою прямих і зворотних зв'язків між органами — постачальниками і споживачами асимілятів.

Аналіз літературних даних і результати наших досліджень підтвердили наявність важливих регуляторних зв'язків між інтенсив-

ністю функціонування фотосинтетичного апарату рослин пшениці й особливостями донорно-акцепторних відносин між органами пагона, зокрема атрагувальною здатністю головних акцепторів — стебла і колоса [9, 47].

Забезпеченість колоса асимілятами перед і під час цвітіння впливає на кількість життєздатних зав'язей, а звідси — і зернівок у колосі, що є одним із чинників, які визначають його атрагувальну здатність протягом наливання зерна [48]. На позитивний ефект для підвищення продуктивності пшениці можна також очікувати від зростання фонду резервних вуглеводів, які накопичуються в стеблах до та під час цвітіння (переважно фруктани, сахароза, фруктоза і глюкоза), для стабілізації забезпечення початкового етапу росту зернівок і, таким чином, підвищення їх виживаності після запліднення [49], а також як джерело вуглецю для подальшого наливання зерна [50]. Припускають, що показник вмісту вуглеводів у стеблі після цвітіння можна використовувати як селекційний критерій для стабілізації продуктивності зернових злаків за змінних умов довкілля [51—53].

У з'ясування цих фундаментальних питань, які активно обговорюються у світовій науковій літературі, науковцями Інституту зроблено вагомий внесок.

Показано, що нові високоінтенсивні сорти озимої пшениці, оригіномом яких є ІФРГ НАН України, характеризуються вищою інтенсивністю фотосинтезу прапорцевого листка в період цвітіння і тривалим збереженням його функціональної активності протягом періоду наливання зерна, ніж менш продуктивні сорти ранішньої селекції. Зазначено важливу роль інтенсифікації фотосинтезу для підвищення продуктивності пшениці, цю ознаку запропоновано використовувати як додатковий критерій при селекції сортів пшениці з високим потенціалом продуктивності.

Згідно із загальними уявленнями концепції донорно-акцепторних відносин, маса окремої зернівки визначається потужністю донора вуглецю в рослині та здатністю до синтезу й накопичення запасних речовин у самій зернівці [54]. Доступність джерела асимілятів визначається інтенсивністю фотосинтезу після цвітіння, а також ремобілізацією вуглеводів і азотовмісних сполук із вегетативних органів до зерна [55], тоді як здатність до синтезу запасних речовин у зернівці зумовлена генотипними особливостями. Вважають, що ремобілізація вуглеводів, накопичених у стеблі пшениці до та під час цвітіння, відіграє помітну роль у постачанні зернівок асимілятами. Особливого значення цей процес набуває в разі дії на рослину несприятливих чинників у період наливання зерна [49], тому депонування асимілятів у вегетативних органах перед наливанням зерна найчастіше розглядають як один із механізмів стабілізації врожайності за мінливих умов навколишнього середовища [56].

Разом з тим результати проведених нами досліджень дають підставу стверджувати, що депонувальна функція стебла у рослин пшениці виконує ще одну роль, а саме — резервного акцептора асимі-

лятів [25]. Як уже зазначалося, асиміляти у стеблі накопичуються переважно в період колосіння—цвітіння. В цей час фотосинтетичний апарат рослини вже повністю сформований і може працювати з максимальною віддачею, але можливості для утилізації асимілятів обмежені, оскільки головний акцептор — зернівки — ще не утворився, а ріст вегетативних частин майже завершений. Якби рослині не було куди виводити асиміляти з листків, їх фотосинтетична активність неминуче знизилася б унаслідок закономірностей, добре відомих з теорії донорно-акцепторних відносин [46]. Це безпосередньо підтвердили і результати наших дослідів зі штучним блокуванням відтоку асимілятів із листків [57]. Для запобігання такому зниженню фотосинтезу асиміляти тимчасово депонуються в стеблі у вигляді запасних полімерних форм вуглеводів (фруктанів), які забезпечують накопичення значних їх кількостей без порушення осмотичного стану клітин. Надалі ці запасні форми здатні легко гідролізуватися для ремобілізації в зернівки.

Отже, стебло є альтернативним акцептором асимілятів, який запобігає гальмуванню активності фотосинтетичного апарату до появи головного акцептора (зернівок). Це експериментально підтвердив виявлений нами тісний зв'язок між депонувальною здатністю стебла та інтенсивністю фотосинтезу прапорцевих листків у період цвітіння в різних сортів пшениці [25]. Формулювання гіпотези про роль стебла як альтернативного акцептора асимілятів для стабілізації функціонування донорно-акцепторної системи пшениці в репродуктивний період, а також її експериментальні підтвердження в роботах науковців ІФРГ НАН України мають пріоритетний характер.

Відомо, що надмірне накопичення асимілятів у листку не тільки гальмує фотосинтез, а й пришвидшує його старіння. Логічно припустити, що депонувальна функція стебла, що підтримує активність фотосинтетичного апарату на високому рівні в період цвітіння, має більш «продовговану» дію і гальмує тим самим його старіння в подальшому. Дані наших дослідів підтвердили, що у нових високопродуктивних сортів пшениці тривале збереження інтенсивності фотосинтезу на вищому рівні протягом періоду наливання зерна відповідало і більшій депонувальній здатності стебла порівняно з менш продуктивним сортом старої селекції, а блокування відтоку асимілятів пришвидшувало старіння листків [25, 57].

Виявлено, що ефективність використання азоту в процесах фотосинтетичної асиміляції  $\text{CO}_2$  в листках пшениці сучасних високоінтенсивних сортів вища, ніж у менш продуктивного сорту старої селекції [58]. У процесі старіння листків протягом періоду росту зернівок ефективність використання азоту для потреб фотосинтезу зменшується. Це зумовлено деградацією білкових компонентів фотосинтетичного апарату і збільшенням частки транспортних форм азоту, які ремобілізуються в зернівки. Між ефективністю використання азоту та інтенсивністю фотосинтезу існує позитивний кореляційний зв'язок, опосередкований провідністю мезофілу для  $\text{CO}_2$ , а отже, активністю Рубіско.

Отже, в результаті циклу досліджень, проведених у ІФРГ НАН України, встановлено, що перевага за зерновою продуктивністю но-

вих високоінтенсивних сортів пшениці над старим сортом, створеним до початку «зеленої революції», забезпечується вищою інтенсивністю фотосинтезу протягом генеративної фази розвитку, особливо в період наливання зерна, підвищеною депонувальною здатністю стебла та ефективністю ремобілізації асимілятів наприкінці вегетації, високою атрагувальною здатністю колоса. Літературні дані [12, 13] та результати наших дослідів свідчать, що резерви поліпшення цих ознак селекційним шляхом ще не вичерпані, і це може стати фізіологічною підставою для подальшого підвищення продуктивності пшениці.

Таким чином, дослідження особливостей функціонування донорно-акцепторної системи рослин пшениці в зв'язку з їх продуктивністю, проведені в ІФРГ НАН України, є вагомим внеском у розвиток теорії продукційного процесу цієї найважливішої сільськогосподарської культури і мають практичне значення при пошуку шляхів подальшого підвищення її врожайності, в тому числі генетичними методами.

*Ефективність використання посівами світлової енергії і перспективи збільшення їх продуктивності.* За оптимальних умов вирощування потенційна врожайність культурних рослин значною мірою залежить від надходження сумарної сонячної радіації до поверхні посіву впродовж вегетації, кількості поглиненої фотосинтетично активної радіації та ефективності її перетворення на біомасу [59, 60]. Оцінка можливостей підвищення кожної з цих складових для пшениці показала, що нині одним з реальних шляхів підвищення врожайності залишається збільшення ефективності використання поглиненої радіації на створення рослинної біомаси [61].

Особливо актуальна проблема збільшення ефективності використання радіації посівами пшениці — провідної продовольчої культури світу. За умов достатнього водозабезпечення та надходження протягом вегетаційного періоду до поверхні посівів близько 1600 МДж/м<sup>2</sup> сонячної радіації, ефективності використання ФАР на рівні 1,4 г/МДж та  $K_{\text{госп}}$  близько 0,50 потенційна врожайність пшениці сягає 13 т/га [62]. Як уже зазначалося, проблеми підвищення продуктивності агроценозів шляхом порівняльного вивчення змін фотосинтетичного апарату, систем регуляції енергетичного балансу фотосинтетичного процесу та ефективності використання поглиненої сонячної радіації при створенні нових генотипів сільськогосподарських культур досліджуються в ІФРГ НАН України протягом багатьох років. Останнім часом ці дослідження зосереджені на головній зерновій культурі — пшениці.

Ефективність використання радіації (ЕВР) характеризує відношення приросту біомаси за певний період до кількості ФАР за цей самий проміжок часу [59]. ЕВР залежить від культури, стадії розвитку, типу фотосинтетичного процесу, рівня мінерального живлення, умов вологозабезпечення тощо [63—65]. Показано позитивну кореляцію ефективності перетворення сонячної радіації на біомасу з врожайністю пшениці за різних умов вирощування [66—68].

На початку наших досліджень було виявлено, що в різних за врожайністю сортів озимої пшениці значення ЕВР у період від цвітіння до молочної стиглості були меншими, ніж у період молочно—



молочно-воскова стиглість [69]. Встановлено також, що за низького фону мінерального живлення міжсортів особливості щодо ЕВР між контрастними за продуктивністю сортами були незначними, проте на високому фоні у більш продуктивного сорту Фаворитка в обидва досліджених періоди ЕВР була вищою, ніж у менш урожайного сорту Миронівська 808. ЕВР на утворення біомаси за підвищення доз азотного живлення збільшувалась унаслідок підвищення вмісту фотосинтетичних пігментів і площі поглинання світла посівом, тобто наявність генотипних відмінностей за цими показниками за умов високого рівня мінерального живлення свідчить, що рослини сучасних генотипів здатні до ефективнішого засвоєння сонячної енергії.

Інші автори також виявили генотипні відмінності між сортами пшениці за ЕВР [70—72]. Зокрема показано, що у п'яти сучасних сортів пшениці, які істотно різнились за фенологічним розвитком, висотою рослин, листовим індексом посіву, накопиченням сухої речовини та врожайністю, ефективність використання сонячної радіації також відрізнялась [72]. У більш врожайних сортів вона була вищою.

Разом з тим низку важливих аспектів впливу ЕВР на продуктивність пшениці досліджено недостатньо. Так, традиційно для підвищення поглинання світлової енергії за рахунок росту площі асиміляційної поверхні посіву збільшують дози азотних добрив. Однак необхідність зменшення антропогенного навантаження на довкілля потребує пошуку інших підходів до збільшення площі асиміляційної поверхні, до яких зокрема належать позакореневі підживлення рослин як макро-, так і мікроелементами. Ефективним для збільшення вмісту хлорофілу в листках вважають позакореневе підживлення карбамідом, що містить амідну форму азоту, яка швидко проникає крізь листову поверхню рослин. Площа асиміляційної поверхні різних культур збільшується також під впливом обробок рослин магнієм, залізом та комплексами мікроелементів [73—75].

Ми встановили, що позакореневе підживлення рослин як мікроелементним комплексом аватар-1, створеним за допомогою нанотехнологій, так і його сумішшю з карбамідом сприяло зростанню листового індексу посіву та накопиченню біомаси рослин пшениці порівняно з необробленими [65]. Вищими значеннями обох показників вирізнявся високоврожайний сорт Астарта. Виявлено також, що як сортові особливості, так і обробка рослин впливали на ефективність використання фотосинтетично активної радіації посівами. Найвищою ЕВР протягом періоду цвітіння—молочна стиглість також вирізнявся сорт Астарта в усіх варіантах досліду. В період молочна—молочно-воскова стиглість ЕВР посівом цього сорту істотно перевищувала відповідні значення сортів Смуглянка та Малинівка за обробки рослин карбоксилатом мікроелементів. Виявлено також пряму позитивну кореляцію між урожаєм озимої пшениці та ефективністю використання радіації.

Отже з'ясовано, що обробка рослин пшениці мікроелементним комплексом аватар-1 та його сумішшю з карбамідом істотно збільшувала ефективність використання ФАР посівами пшениці. Разом з тим

кореляційним аналізом виявлено, що вплив сорту на ЕВР був сильніший, ніж дія обробок.

Оскільки комплекс аватар-1 має низький вміст металів-мікроелементів, ми припустили, що його позитивний вплив може бути зумовлений дією на окремі регуляторні механізми фотосинтетичного процесу. Зокрема на рослинах арабідопсису встановлено, що магній може впливати на експресію генів, пов'язаних із фотозахисними системами фотосинтетичного апарату [76]. Виявлено також підвищення відносного рівня експресії антиоксидантних ферментів (супероксиддисмутази та пероксидази) в оброблених цинком рослин пшениці за умов посухи порівняно з контролем [77]. Отже, позакореневе підживлення рослин комплексом мікроелементів та сумісне застосування з карбамідом може бути важливим інструментом впливу на формування врожаю та складовою біоекологічних технологій наступного покоління.

Ще один важливий аспект досліджень зв'язку між зерною продуктивністю пшениці та ЕВР — виявлення міжсорткових відмінностей у вегетативний період розвитку, оскільки переважна більшість таких робіт стосується або репродуктивного періоду, або всього періоду вегетації [68, 72, 78]. Аналіз ЕВР сортами озимої пшениці у період вихід у трубку—колосіння в різні за погодними умовами роки показав, що у більш урожайних сортів Городниця, Київська 17 та Почайна вона була вищою, ніж у менш урожайних сортів Краснопілка, Смуглянка та Порадниця [79]. У перших трьох сортів у цей період були також більшими листовий індекс посіву, маса надземної частини і збільшена кількість зерен з квадратного метра наприкінці вегетації. Очевидно, більша продуктивність сортів з вищою ефективністю перетворення світлової енергії у вегетативний період розвитку пов'язана із тим, що в них закладалась більша кількість зерен у колосі. Отже, ЕВР у період до цвітіння може впливати на кількість зерен з одиниці площі посіву.

Питання про те, чим зумовлена висока ефективність перетворення світлової енергії на біомасу ще залишається відкритим. Зокрема вважають, що вона може бути пов'язана з архітектонікою рослин, зі швидшим відновленням від фотоінгібування, з посиленням експресії генів, що впливають на регуляцію фотосинтезу і залежного від нього метаболізму [80—84].

Одним із найперспективніших шляхів підвищення фотосинтезу вважають посилення експресії генів, пов'язаних з ефективнішим використанням світла [83]. Зокрема показано, що у високопродуктивного сорту озимої пшениці регуляція енергетичного балансу фотосинтетичного процесу ефективніша, ніж у менш продуктивного сорту [69]. Встановлено також, що внаслідок збільшення експресії генів, пов'язаних із пігментами віолаксантинового циклу, які беруть участь у захисті фотосинтетичного апарату від надлишку освітлення, маса сухої речовини генетично модифікованих рослин тютюну збільшилась на 15 % [81, 82], тобто ефективніше використання світла в процесі фотосинтезу позитивно впливає на продукування біомаси.

На контрастних за зерною продуктивністю сортах озимої пшениці ми встановили, що за різних умов вирощування сучасний сорт Фаворитка вирізнявся меншими значеннями показника деепоксидації пігментів віолаксантинового циклу прапорцевих листків, ніж сорт Миронівська 808 [85–87]. Оскільки за збільшення світлового потоку або затримки утилізації енергії швидкість транспорту електронів сповільнюється, а теплова дисипація, навпаки, зростає, то частка сонячної енергії, яка використовується у фотосинтетичних процесах, зменшується [88]. Тому нижчий ступінь деепоксидації у високопродуктивного сорту свідчить про вищу ефективність використання поглиненої світлової енергії в процесі фотосинтезу, тоді як у рослин менш продуктивного сорту були більшими її втрати у нефотохімічному каналі. Крім того, ці сорти відрізнялися за швидкістю змін деепоксидації у прямій і зворотній реакціях циклу. В прямій реакції циклу після 10-хвилинного освітлення у сорту Миронівська 808 деепоксидація зростала, у сорту Фаворитка змінювалась недостовірно порівняно з 5-хвилинним освітленням. У зворотній реакції циклу через 15 хв після зниження інтенсивності освітлення показник деепоксидації у сорту Фаворитка достовірно зменшувався порівняно з його значенням за умов яскравого освітлення, тоді як у сорту Миронівська 808 за цей період часу достовірних змін не виявлено [86, 89]. Вища швидкість перетворення пігментів циклу за переходу від темряви до світла у рослин сорту Фаворитка зумовлює ефективнішу регуляцію перемикавання потоків поглиненої енергії між фотохімічним і нефотохімічним шляхами її використання. Поліпшення механізмів регулювання використання поглиненої фотосинтетичним апаратом енергії сонячної радіації може сприяти вищій ефективності її перетворення на біомасу і в кінцевому підсумку — збільшенню продуктивності рослин.

Отже, результати досліджень, проведених у ІФРГ НАН України, та літературні дані свідчать, що значні успіхи в підвищенні врожайності сільськогосподарських культур і зокрема пшениці за останні десятиліття пов'язані з поліпшенням характеристик фотосинтетичного апарату. Основою для подальшого генетичного вдосконалення нових сортів озимої пшениці може бути підвищення активності фотосинтетичного апарату на рівні листка і посіву в тісному взаємозв'язку з оптимізацією росту й розподілу біомаси між органами рослини з урахуванням онтогенетичної динаміки продукційного процесу.

#### REFERENCES

1. FAO. How to feed the world in 2050. 2009: <http://www.fao.org>.
2. Crist, E., Mora, C. & Engelman, R. (2017). The interaction of human population, food production, and biodiversity protection. *Science*, 356, pp. 260-264.
3. Morgun, V.V. & Pryadkina, G.A. (2014). The efficiency of photosynthesis and the prospects for increasing the productivity of winter wheat. *Fiziol. rast. genet.*, 46, No. 4, pp. 279-301 [in Russian].
4. Stewart, B.A. & Lal, R. (2018). Increasing world average yields of cereal crops: it's all about water. *Advances in Agronomy*, 151, pp. 1-44.

5. Ray, D.K., Ramankutty, N., Mueller, N.D., West, P.C. & Foley, J.A. (2012). Recent patterns of crop yield growth and stagnation. *Nature Communications*, 3, number article: 1293.
6. Elbehri, A., Challinor, A., Verchot, L., Angelsen, A., Hess, T., Ouled Belgacem, A., Clark, H., Badraoui, M., Cowie, A., De Silva, S., Erickson, J., Joar Hegland, S., Iglesias, A., Inouye, D., Jarvis, A., Mansur, E., Mirzabaev, A., Montanarella, L., Murdiyarso, D., Notenbaert, A., Obersteiner, M., Paustian, K., Pennock, D., Reisinger, A., Soto, D., Soussana, J.-F., Thomas, R., Vargas, R., Van Wijk, M. & Walker, R. (2017). *FAO-IPCC expert meeting in climate change, land use and food security: final meeting report*. January 23-25, 2017. FAO HQ Rome. FAO and IPCC.
7. Hochman, Z., Gobbett, D.L. & Horan, H. (2017). Climate trends account for stalled wheat yields in Australia since 1990. *Global Change Biology*, 23, pp. 2071-2081.
8. Evans, J.R. & Lawson, T. (2020). From green to gold: agricultural revolution for food security. *J. Exp. Bot.*, 71, No. 7, pp. 2211-2215.
9. Morgun, V.V. & Kiriziy, D.A. (2012). Prospects and modern strategies of wheat physiological traits improvement for increasing productivity. *Physiol. biochem. cult. plants*, 44 (6), pp. 463-483 [in Ukrainian].
10. Morgun, V.V. & Rybalka, O.I. (2017). Strategy of genetic improvement of cereals for the purpose of food safety, medical and preventive nutrition and needs of the processing industry. *Visnyk NAN Ukrayiny*, 3, pp. 54-64 [in Ukrainian].
11. Furbank, R.T., Jimenez-Berni, J.A., George-Jaeggli, B., Potgieter, A.B. & Deery, D.M. (2019). Field crop phenomics: enabling breeding for radiation use efficiency and biomass in cereal crops. *New Phytologist*, 223, pp. 1714-1727.
12. Reynolds, M., Bonnett, D., Chapman, S.C., Furbank, R.T., Manes, Y., Mather, D.E. & Parry, M.A.J. (2011). Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies. *J. Exp. Bot.*, 62, No. 2, pp. 439-452.
13. Reynolds, M.P., Foulkes, J., Furbank, R., Griffiths, S., King, J., Murchie, E., Parry, M. & Slafer, G. (2012). Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environ.*, 35, No. 10, pp. 1799-1823.
14. Furbank, R.T., Sharwood, R., Estavillo, G.M., Silva-Perez, V. & Condon, A.G. (2020). Photons to food: genetic improvement of cereal crop photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 71, No. 7, pp. 2226-2238.
15. Zhu, X.-G. (2010). Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 61, pp. 235-261.
16. Carmo-Silva, E., Scales, J.C., Madgwick, P.J. & Parry, M.A. (2015). Optimising Rubisco and its regulation for greater resource use efficiency. *Plant Cell Environ.*, 38, No. 9, pp. 1817-1832.
17. Ort, D.R., Merchant, S.S., Alric, J., Barkan, A., Blankenship, R.E., Bock, R., Croce, R., Hanson, M.R., Hibberd, J.M., Long, S.P., Moore, T.A., Moroney, J., Niyogi, K.K., Parry, M.A., Peralta-Yahya, P.P., Prince, R.C., Redding, K.E., Spalding, M.H., van Wijk, K.J., Vermaas, W.F., von Caemmerer, S., Weber, A.P., Yeates, T.O., Yuan, J.S. & Zhu, X.G. (2015). Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 112, No. 28, pp. 8529-8536.
18. Simkin, A.J., Lopez-Calcano, P.E. & Raines, C.A. (2019). Feeding the world: improving photosynthetic efficiency for sustainable crop production photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 70, No. 4, pp. 1119-1140.
19. Paul, M.J., Watson, A. & Griffiths, C.A. (2020). Linking fundamental science to crop improvement through understanding source and sink traits and their integration for yield enhancement. *J. Exp. Bot.*, 71, No. 7, pp. 2270-2280.
20. Gulyaev, B.I., Ilyashuk, E.M. & Mitrofanov, B.A. (1983). *Photosynthesis and production process*. Kiev: Nauk. dumka [in Russian].
21. Gulyaev, B.I., Rozhko, I.I., Rogachenko, A.D. & Mitrofanov, B.A. (1989). *Photosynthesis, production process and plant productivity*. Kiev: Naukova dumka [in Russian].
22. Okaneneko, A.S. (1923). On the question of the amount of chlorophyll in sugar beet and its significance. *Byulleten sortovogo semennogo upravleniya Sakharotresta*, No. 6, pp. 49-75 [in Russian].

23. Okanenکو, A.S. (1954). Photosynthesis and yield. Kiev: AN URSR [in Russian].
24. Shadchina, T.M., Gulyaev, B.I., Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Pryadkina, G.O. & Storozhenko, V.O. (2006). Regulation of photosynthesis and productivity of plants. Physiological and ecological aspects. Kyiv: Ukrainian Phytosociological Center [in Ukrainian].
25. Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Pryadkina, G.A. & Shadchina, T.M. (2014). Photosynthesis. Vol. 2. Assimilation of CO<sub>2</sub> and the mechanisms of its regulation. Kyiv: Logos [in Russian].
26. Parry, M.A.J., Andralojc, P.J., Scales, J.C., Salvucci, M.E., Carmo-Silva, A.E., Alonso, H. & Whitney, S.M. (2013). Rubisco activity and regulation as a targets for crop improvement. *J. Exp. Bot.*, 64, No. 3, pp. 717-730.
27. Tcherkez, G. (2013). Modelling the reaction mechanism of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and consequences for kinetic parameters. *Plant Cell Environ.*, 36, No. 9, pp. 1586-1596.
28. Flamholz, A.I., Prywes, N., Moran, U., Davidi, D., Bar-On, Y.M., Oltrogge, L.M., Alves, R., Savage, D. & Milo, R. (2019). Revisiting trade-offs between rubisco kinetic parameters. *Biochemistry*, 58, pp. 3365-3376.
29. Suzuki, Yu., Ohkubo, M., Hatakeyama, H., Ohashi, K., Yoshizawa, R., Kojima, S., Hayakawa, T., Yamaya, T., Mae, T. & Makino, A. (2007). Increased Rubisco content in transgenic rice transformed with the 'sense' rbcS gene. *Plant Cell Physiol.*, 48, No. 4, pp. 626-637.
30. Suzuki, Yu., Fujimori, T., Kanno, K., Sasaki, A., Ohashi, Y. & Makino, A. (2012). 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.*, 35, No. 8, pp. 1369-1379.
31. Stasik, O.O. (2007). Analysis of internal factors of intergenotypic variability of photosynthesis intensity in the genus *Triticum* according to gasometric studies. *Physiology and biochemistry cult. plants*, 39, No. 6, pp. 488-495 [in Ukrainian].
32. Stasik, O.O. (2008). Limiting factors of CO<sub>2</sub> photosynthetic assimilation in two contrasting yield varieties of winter wheat. *Visnyk Ukr. Tov-va henetykiv i selektsioneriv*, 6, No. 1, pp. 145-149 [in Ukrainian].
33. Kiriziy, D.A., Shadchyna, T.M., Stasyk, O.O., Pryadkina, G.O., Sokolovska-Sergiienko, O.G., Gulyaev, B.I. & Sytnyk, S.K. (2011). Peculiarities of photosynthesis and production process in high-intensity genotypes of winter wheat. Kyiv: Osnova [in Ukrainian].
34. Theobald, J.C., Mitchel, R.A.C., Parry, M.A.J. & Lawlor, D.W. (1998). Estimating the excess investment in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of spring wheat grown under elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Physiol.*, 118, No. 3, pp. 945-955.
35. Galmes, J., Capo-Bauca, S., Niinemets, U. & Iniguez, C. (2019). Potential improvement of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in crops by exploiting the natural variation in the temperature response of Rubisco catalytic traits. *Current Opinion in Plant Biol.*, 49, pp. 60-67.
36. Tcherkez, G.G.B., Farquhar, G.D. & Andrews, T.J. (2006). Despite slow catalysis and confused substrate specificity, all ribulose bisphosphate carboxylases may be nearly perfectly optimized. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103, No. 19, pp. 7246-7251.
37. Zhu, X.-G., Portis, A.R.Jr. & Long, S.P. (2004). Would transformation of C<sub>3</sub> crop plants with foreign Rubisco increase productivity? A computational analysis extrapolating from kinetic properties to canopy photosynthesis. *Plant Cell Environ.*, 27, No. 1, pp. 155-165.
38. Weber, A.P.M. & Bar-Even, A. (2019). Update: improving the efficiency of photosynthetic carbon reactions. *Plant Physiol.*, 179, pp. 803-812.
39. Walker, B.J., VanLoocke, A., Bernacchi, C.J. & Ort, D.R. (2016). The costs of photorespiration to food production now and in the future. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 67, pp. 107-129.
40. Somerville, C.R. (2001). An early Arabidopsis demonstration. Resolving a few issues concerning photorespiration. *Plant Physiol.*, 125, No. 1, pp. 20-24.

41. Stasik, O.O. (2014). Photorespiration: Metabolism and the Physiological Role. In *Modern Photosynthetic Problems*. Vol. 2 (pp. 505-535), Moscow—Izhevsk: Institute for Computer Research [in Russian].
42. Timm, S. & Arrivault, S. (2021). Regulation of central carbon and amino acid metabolism in plants. *Plants*, 10, p. 430. <https://doi.org/10.3390/plants10030430>
43. Stasik, O.O. (2009). The role of photorespiration in the regulation of photosynthesis, productivity and resistance of plants to abiotic stresses (Extended abstract of Doctor thesis). Institute of Plant Physiology and Genetics, Kyiv, Ukraine [in Ukrainian].
44. Stasik, O. & Jones, H.G. (2007). Response of photosynthetic apparatus to moderate high temperature in contrasting wheat cultivars at different oxygen concentrations. *J. Exp. Bot.*, 58, No. 8, pp. 2133-2143.
45. Timm, S. (2021). The impact of photorespiration on plant primary metabolism through metabolic and redox regulation. *Biochem. Soc. Trans.*, 48, No. 6, pp. 2495-2504. <https://doi.org/10.1042/BST20200055>
46. Kiriziy, D.A. (2004). Photosynthesis and plant growth in terms of source-sink relationships. Kiev: Logos [in Russian].
47. Kiriziy, D.A. (2015). Photosynthesis and source-sink relations as a component of the wheat production process. *Fiziol. rast. genet.*, 47, No. 5, pp. 393-419 [in Russian].
48. Fischer, R.A. (2008). The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Res.*, 105, No. 1-2, pp. 15-21.
49. Ehdaie, B., Alloush, G.A. & Waines, J.G. (2008). Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Res.*, 106, No. 1, pp. 34-43.
50. Robinson, S., Warburton, K., Seymour, M., Clench, M. & Thomas-Oates, J. (2007). Localization of water-soluble carbohydrates in wheat stems using imaging matrix-assisted laser desorption ionization mass spectrometry. *New Phytol.*, 173, No. 2, pp. 438-444.
51. Madani, A., Shirani-Rad, A., Pazoki, A., Nourmohammadi, G. & Zarghami, R. (2010). Wheat (*Triticum aestivum* L.) grain filling and dry matter partitioning responses to source:sink modifications under postanthesis water and nitrogen deficiency. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 32, No. 1, pp. 145-151.
52. Saint Pierre, C., Trethowan, R. & Reynolds, M. (2010). Stem solidness and its relationship to water-soluble carbohydrates: association with wheat yield under water deficit. *Functional Plant Biology*, 37, No. 2, pp. 166-174.
53. Morgun, V.V., Priadkina, G.A. & Zborivska, O.V. (2019). Depositing ability of stem of winter wheat varieties of different period of selection. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 10, No. 2, pp. 240-245. <https://doi.org/10.15421/021936>.
54. Pan, J., Zhu, Y. & Cao, W.X. (2007). Modeling plant carbon flow and grain starch accumulation in wheat. *Field Crop Res.*, 101, No. 3, pp. 276-284.
55. Alvaro, F., Royo, C., del Moral, L.F. & Villegas, D. (2008). Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat. *Crop Sci.*, 48, No. 4, pp. 1523-1531.
56. Morgun, V.V., Priadkina, G.A. & Zborivska, O.V. (2018). Dependence of main shoot ear grain from stem deposited ability of winter wheat varieties. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8, No. 3, pp. 111-116.
57. Kiriziy, D.A., Frantiychuk, V.V. & Stasik, O.O. (2015). Content of soluble carbohydrates and senescence of wheat flag leaf induced by experimental assimilates outflow interruption. *Fiziol. rast. genet.*, 47, No. 2, pp. 136-146 [in Russian].
58. Kiriziy, D.A. (2013). Photosynthetic nitrogen use efficiency in wheat leaves. *Physiology and biochemistry cult. plants*, 45, No. 4, pp. 296-305 [in Russian].
59. Monteith, J.L. (1977). Climate and efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 281, pp. 277-294.
60. Hay, R.K.M. & Porter, J.R. (2006). *The Physiology of Crop Yield*. Oxford, U.K.: Blackwell Publishing Company.
61. Slattery, R.A. & Ort, D.R. (2015). Photosynthetic Energy Conversion Efficiency: Setting a Baseline for Gauging Future Improvements in Important Food and Biofuel Crops. *Plant Physiol.*, 168, pp. 383-392.

62. Sinclair, T.R. (2013). Transpiration: Moving from semi-empirical approaches to first principles. Proceedings of the Symposium Improving tools to assess climate change effects on crop response: Modeling approaches and applications (4 November 2013), Madison.
63. Reynolds, M., Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Berry, P., Parry, M.A.J., Snape, J.W. & Angus, W.J. (2009). Raising yield potential in wheat. *J. Exp. Bot.*, 60, No. 7, pp. 1899-1918. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp016>
64. Pradhan, S., Sehgal, V.K., Bandyopadhyay, K.K., Panigrahi, P., Parihar, C.M. & Jat, S.L. (2018). Radiation interception, extinction coefficient and use efficiency of wheat crop at various irrigation and nitrogen levels in a semi-arid location. *Indian J. Plant Physiol.*, 23, No. 3, pp. 416-425. <https://doi.org/10.1007/s40502-018-0400-x>
65. Priadkina, G.O., Stasik, O.O., Kapitanska, O.S., Yarmolska, O.E. & Tsukrenko, N.V. (2019). Efficiency of use of photosynthetically active radiation in winter wheat crops. *Visnyk Kharkivskoho natsionalnoho ahrarnoho universytetu*, No. 1, pp. 23-34 [in Ukrainian].
66. Chen, Y.H., Yu, S.L. & Yu, Z.W. (2003). Relationship between amount or distribution of PAR interception and grain output of wheat communities. *Acta Agron. Sinica*, 29, pp. 730-734.
67. Li, Q.Q., Chen, Y.H., Liu, M.Y., Xunbo, Z., Songlie, Y. & Baodi, D. (2008). Effect of irrigation and planting patterns on radiation use efficiency and yield of winter wheat in North China. *Agricultural Water Management*, Elsevier, 95 (4), pp. 469-476.
68. Lollato, R.P. & Edwards, J.T. (2015). Maximum Attainable Wheat Yield and Resource-Use Efficiency in the Southern Great Plains. *Crop Sci.*, 55, pp. 2863-2876.
69. Priadkina, G.A. (2012). Solar radiation use efficiency in two winter wheat varieties with contrasting grain productivity. *Zemledeliye i selektsiya v Belarusi*, 48, pp. 265-270 [in Russian].
70. Shearman, V.J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K. & Foulkes, M.J. (2005). Physiological Processes Associated with Wheat Yield Progress in the UK. *Crop Sci.*, 45, pp. 175-185. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0175>
71. Chaudhary, J.L., Patel, S.R., Verma, P.K., Manikandan, N. & Khavse, R. (2016). Thermal and radiation effect studies of different wheat varieties in Chhattisgarh plains zone under rice-wheat cropping system. *Mausam*, 67, pp. 677-682.
72. Awal, M.A., Amin, M.R., Rhaman, M.S., Shelley, I.J. & Rahman, M.Sh. (2017). Canopy Characters and Light-Use Efficiency of Some Modern Wheat Varieties. *Bangladesh J. Agriculture and Ecology Research International*, 11, No. 1, pp. 1-16. <https://doi.org/10.9734/JAERI/2017/31744>
73. Rawashdeh, H. & Sala, F. (2014). Influence of iron foliar fertilization on some growth and physiological parameters of wheat at two growth stages. *Scientific Papers. Series A. Agronomy*, LVII, pp. 306-309.
74. Amirani, D.Sh. & Kasraei, P. (2015). The effect of foliar application of microelements on phenological and physiological characteristics of Mung bean under drought stress. *Int. J. Agron. and Agric. Research*, 7, pp. 1-8.
75. Jung, S., Faust, F.E. & Schubert, S. (2017). Limiting physiological processes for maize growth under Mg deficiency. Proceedings of the XVIII International Plant Nutrition Colloquium (pp. 227-228), Copenhagen.
76. Verbruggen, N. & Hermans, Ch. (2013). Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants. *Plant Soil*, 368, pp. 87-99. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1589-0>
77. Ma, D., Sun, D., Wang, Ch., Ding, H., Qin, H., Hou, J., Ding, H., Qin, H., Hou, J., Huang, X., Xie, Y. & Guo, T. (2017). Physiological responses and yield of wheat plants in Zinc-mediated alleviation of drought stress. *Front Plant Sci.*, 8, pp. 1-12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00860>
78. Tao, Zh.-q., Wang, D.-m., Ma, Sh.-k., Yang, Y.-sh., Zhao, G.-c. & Chang, X.-H. (2018). Light interception and radiation use efficiency response to tridimensional uniform sowing in winter wheat. *J. Integrative Agriculture*, 17, pp. 566-578. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(17\)61715-5](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(17)61715-5)

79. Priadkina, G.A., Stasik, O.O., Polevoy, A.N., Yarmolskaya, E.E. & Kuzmova, K. (2020). Radiation use efficiency of winter wheat canopy during vegetative growth. *Fiziol. rast. genet.*, 52, No. 3, pp. 208-223. <https://doi.org/10.15407/frg2020.03.208>
80. Cabrera-Bosquet, L., Fournier, C., Brichet, N., Welcker, C., Suard, B. & Tardieu, F. (2016). High-throughput estimation of incident light, light interception and radiation-use efficiency of thousands of plants in a phenotyping platform. *New Phytologist*, 212, No. 1, pp. 269-281. <https://doi.org/10.1111/nph.14027>
82. Leonelli, L., Erickson, E., Lyska, D. & Niyogi, K.K. (2016). Transient expression in *Nicotiana benthamiana* for rapid functional analysis of genes involved in non-photochemical quenching and carotenoid biosynthesis. *Plant J.*, 88, No. 3, pp. 375-386. <https://doi.org/10.1111/tpj.13268>
83. Furbank, R.T., Quick, P.W. & Sirault, X.R.R. (2015). Improving photosynthesis and yield potential in cereal crops by targeted genetic manipulation: Prospects, progress and challenges. *Field Crop Res.*, 182, pp. 19-29.
84. Ambavaram, M.M.R., Ali, A., Ryan, K.P., Peoples, O., Shell, K.D. & Somleva, M.N. (2018). Novel transcription factors PvBMY1 and PvBMY3 increase biomass yield in greenhouse-grown switchgrass (*Panicum virgatum* L.). *Plant Sci.*, 273, pp. 100-109. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.04.003>
85. Priadkina, G.A. (2009). Features of the reaction of xanthophylls of the violaxanthin cycle to soil drought in two varieties of winter wheat with contrasting grain productivity. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta*, Vol. 4, Pt. 2, pp. 209-215 [in Russian].
86. Priadkina, G.O. (2011). Peculiarities of violaxanthin cycle functioning in leaves of winter wheat varieties contrasting in productivity. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*, 43, No. 1, pp. 65-71 [in Ukrainian].
87. Priadkina, G.A. (2012). Changes in the donor-acceptor balance and de-epoxidation of pigments in the violaxanthin cycle of the flag leaf of winter wheat. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*, 44, No. 1, pp. 58-63 [in Russian].
88. Niyogi, K.K. (1999). Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.*, 50, pp. 333-359.
89. Priadkina, G.O. (2013). Photosynthetic pigments, solar radiation use efficiency and plant productivity in agrocenoses (Extended abstract of Doctor thesis). Institute of Plant Physiology and Genetics, Kyiv, Ukraine [in Ukrainian].

Received 01.03.2021

#### PHOTOSYNTHESIS AND PRODUCTIVITY: MAIN SCIENTIFIC ACHIEVEMENTS AND INNOVATIVE DEVELOPMENTS

*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  
e-mail: phot-ecol@ifrg.kiev.ua

Photosynthesis is the basis of the production process of plants, thus the study of the structure of the photosynthetic apparatus and the mechanisms of its functioning and regulation are important for unveiling ways to increase crop productivity. The paper summarizes the results of research by scientists of the Institute of Plant Physiology and Genetics (IPPG) of the National Academy of Sciences of Ukraine in the global context of studying the role of photosynthesis in the production process and the formation of crop yields. The importance of the early period of research in the formation of methodological bases for studying the plant photosynthesis at laboratory and field conditions as well as taking into account its interaction with growth and development, mineral nutrition, etc. is emphasized; this laid the foundations of the national scientific school of physiology, biochemistry and ecology of photosynthesis. The results of main research and innovative developments, awarded by the State



Prizes of USSR and Ukrainian SSR, as well as the Prizes M.G. Kholodny of NAS of Ukraine are presented. Scientists of IPPG NAS of Ukraine comprehensively characterized the structural and functional features of the photosynthetic apparatus at the levels of organization from subcellular to coenotic, and mechanisms of regulation in the sink-source system of plants in modern winter wheat varieties, and identified traits that can serve as physiological markers of productivity and drought-tolerance. It is established that high productivity of modern winter wheat varieties is related to prolonged duration of leaves assimilation apparatus during reproductive vegetation, increased photosynthesis activity and efficiency of solar radiation use at leaf and canopy levels, as well as improved stem depositing ability for water soluble carbohydrates. Based on the obtained results, the concept of autoregulation of photosynthesis and the strategy of assimilate distribution in the sink-source system of plants as factors of optimizing the functioning of the photosynthetic apparatus and increasing yield are formulated and developed. The results of research conducted in IPPG show that further genetic improvement of new varieties of winter wheat can come about through the increase in activity of the photosynthetic apparatus at the leaf and canopy levels in the close connection with optimizing growth and ontogenetic dynamics of biomass distribution in whole plant.

*Key words:* photosynthesis, photorespiration, Rubisco, source-sink relations, light energy use efficiency, productivity, wheat.