

УДК 581.132:633.11

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА И ПЕРСПЕКТИВЫ ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

В.В. МОРГУН, Г.А. ПРЯДКИНА

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17
e-mail: pryadk@yandex.ru*

В обзоре рассмотрены вопросы повышения продуктивности пшеницы в аспекте улучшения характеристик фотосинтетического аппарата. Обсуждены современное состояние исследований, перспективы и стратегии, направленные на дальнейшее повышение урожайности этой важной культуры в связи с оптимизацией физиологических процессов. На основании литературных данных и результатов собственных экспериментов проанализированы закономерности формирования агроценозов с повышенной фотосинтетической продуктивностью, выделены физиологические признаки, связанные с высокой продуктивностью. Сравнительная оценка параметров фотосинтетического аппарата современных высокоинтенсивных сортов озимой пшеницы селекции Института физиологии растений и генетики НАН Украины и широко распространенного в 1970-х годах известного сорта Мироновская 808 позволила определить тесно связанный с урожайностью этой культуры показатель — хлорофилльный фотосинтетический потенциал листьев за период цветение—молочно-восковая спелость.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., урожайность, продуктивность и эффективность фотосинтеза, хлорофилл, эффективность использования радиации.

Необходимость увеличения производства продовольствия в настоящее время вызвана целым рядом причин. Численность народонаселения Земли в начале XXI ст. уже достигла 7 млрд, а, по оценкам социологов, к 2050 г. — превысит 9 млрд [149]. Кроме того, повышается спрос на продовольствие в развитых странах мира, а также растет количество людей, употребляющих только растительную продукцию. В то же время производство зерна, составляющего основу пищевого рациона около 1,5 млрд людей, увеличивается меньшими темпами, чем численность населения. Так, за последние 20 лет среднемировое производство зерна увеличилось на 24 %, а население на планете — в среднем на 33 %, в Африке — даже на 60 % [5]. В Украине производство зерна на душу населения достигает 1,23 т, в то время как среднемировой показатель в 3 раза ниже и составляет 0,36 т [5]. По прогнозам, сделанным в начале этого столетия, при таких темпах роста народонаселения планеты для обеспечения привычного уровня потребления продуктов урожайность зерновых сельскохозяйственных культур необходимо удвоить [77, 138]. А по оценкам ФАО, сделанным в конце 2010 г., для удовлетворения базовых продовольственных проблем человечества в ближайшие 10 лет необходимо повышать урожайность пшеницы более чем на 5 ц/га ежегодно [67].

© В.В. МОРГУН, Г.А. ПРЯДКИНА, 2014

ТАБЛИЦА 1. Относительный (% к началу соответствующего десятилетия) прирост урожайности наиболее важных продовольственных культур в мире за одно десятилетие в течение последних 40 лет (по данным [95, 98])

Период, годы	Относительный прирост урожайности, %		
	пшеницы	риса	кукурузы
1968—1977	30	34	35
1978—1987	32	24	20
1988—1997	20	26	30
1998—2007	1	17	35

Ситуацию усугубляет отсутствие новых площадей для пахотных земель. Более того, площади под посевами некоторых культур уменьшаются. Так, в среднем в мире за период 1996—2010 гг. посевные площади под пшеницей сократились на 5,5 % [124]. Самые значительные снижения отмечены в Китае (на 5,1 млн га), США (на 3,3), Канаде (на 1,9), Турции (на 1,2 млн га) [122]. Еще один негативный фактор, влияющий на производство продовольствия — это наблюдающиеся в последние десятилетия климатические изменения, которые проявляются в повышении температуры воздуха в период вегетации растений, выпадении осадков ливневого характера или, наоборот, их отсутствии, что также отрицательно сказывается на урожайности.

Немаловажной проблемой в начале нашего века стало торможение ежегодного прироста урожайности злаков по сравнению с концом прошлого столетия. Для целого ряда стран показано, что в последние 10 лет урожайность наиболее важных для человечества культур, таких как пшеница, рис, не повышается [118]. Например, с 1988 по 1997 г. урожайность риса в Китае выросла с 54 до 64 ц/га, а в последующие 10 лет (с 1998 по 2007) она колебалась от 62 до 64 ц/га [66], т.е. ее ежегодный прирост в первом десятилетии составлял 1 ц/год, а во втором — был недостоверным. Приведенные в табл. 1 данные свидетельствуют, что тенденция к уменьшению приростов урожайности наблюдалась не только в Китае и не только для риса [95, 98].

Относительный прирост урожайности пшеницы в мире с 1968 по 1987 г. варьировал на уровне 30—32 %, а в 1998—2007 гг. — снизился до 1 %. Уменьшение относительного ежегодного прироста урожайности было характерным и для риса: в течение последних 40 лет он снизился с 34 до 17 % (см. табл. 1). Для кукурузы его величина колебалась в пределах 20—35 %. Причем в последнее десятилетие только у этой культуры наблюдалась тенденция к увеличению прироста урожайности, что может быть обусловлено расширением использования в производстве генномодифицированных сортов [6].

Все это вместе взятое объясняет остроту проблемы повышения урожайности важнейших зерновых культур. Поиск факторов, определяющих урожай, человечество ведет с давних пор. Выявив закономерности наследования с помощью разных методов отборов и гибридизации, селекционеры ускорили процесс создания новых сортов, который, в первую очередь, направлен на рост урожайности. Во второй половине прошлого столетия повышение урожайности сельскохозяйственных культур было достигнуто, с одной стороны, агрономическими методами — оптимизацией густоты растений в ценозах, условий питания, водоснабжения

и средств защиты растений [7, 34], а с другой — зерновая продуктивность пшеницы существенно увеличилась благодаря интродукции генов полужарликовости и генов, которые повысили стойкость культуры к болезням [22, 53]. Такие сорта можно было выращивать на повышенном фоне минеральных удобрений, поскольку было исключено полегание растений, уменьшающее урожайность более старых сортов, т.е. увеличение продуктивности отдельного растения, оптимизация архитектуры посева и усовершенствование технологий выращивания способствовали реализации потенциальной продуктивности важнейших сельскохозяйственных культур во второй половине XX в. [62, 134, 151].

Следующий этап поиска путей повышения зерновой продуктивности основывался на анализе наиболее весомых факторов, определяющих урожайность. Поскольку органические вещества образуются в процессе фотосинтеза из углекислого газа и воды за счет поглощенной солнечной энергии, то продуктивность посевов зависит от их способности поглощать радиацию и преобразовывать ее в энергию химических связей для дальнейшего использования в метаболических процессах. Согласно Монтеи [106], потенциальная энергетическая урожайность агроценозов (Y , МДж/м²) обусловлена четырьмя наиболее важными составляющими:

$$Y = k S_t \varepsilon_i \varepsilon_c \varepsilon_p,$$

где k — коэффициент пересчета суммарной солнечной радиации, приходящей к поверхности посева, в фотосинтетически активную радиацию (ФАР), который мало зависит от метеорологических условий и места расположения (колеблется от 0,48 до 0,52, в среднем составляет 0,50 [13, 76, 96]); S_t — общая солнечная радиация, приходящая на верхнюю границу посева в течение вегетации; ε_i — эффективность поглощения световой энергии ценозом; ε_c — коэффициент превращения поглощенной солнечной энергии в биомассу; ε_p — коэффициент хозяйственной эффективности растения ($K_{хоз}$).

Расчеты показали, что доля антропогенной энергии в продуцировании биомассы по отношению к энергии ФАР составляет меньше 1 % [9]. Эта величина четко подчеркивает значение роли солнца в продуктивности агрофитоценозов.

В настоящее время увеличения поглощения ФАР, приходящей к верхней границе посева, добиваются путем повышения листового индекса посевов и (или) удлинением сроков вегетации. Листовой индекс посевов современных интенсивных сортов достиг предела (3,5—4,5), за которым дальнейшее его возрастание приводит только к ухудшению использования энергии солнца в результате взаимозатенения листьев. Фотосинтетическую продуктивность можно повысить разными путями, например, замедлением процессов старения фотосинтетического аппарата в онтогенезе листа [11, 129] или расширением границ солнечного спектра [52], который может быть использован для фотосинтеза. Обе эти возможности связаны с поглощением света листьями. Этот орган у растений является сложной системой, оптические характеристики которой, наличие пигментов и структура обеспечивают абсорбцию энергии солнечного света. Вследствие ускорения формирования оптимального листового индекса в начале вегетации и (или) увеличения продолжительности жизни листьев в период налива зерна доля ФАР, поглощаемой посевами, выросла [45, 96, 130].

Поглощение ФАР определяется также содержанием хлорофилла в листьях растений [92], которое варьирует в широких пределах и зависит от культуры, сорта, фазы онтогенеза, уровня минерального питания и др. Например, в листьях разных видов растений количество этого пигмента колеблется от 0,05 до 0,3 % в пересчете на сухое вещество [4, 50] или от 4 до 10 мг/дм² площади поверхности листа [30, 70, 141]. Как правило, наиболее высокое содержание хлорофилла в листьях в период цветения, т.е. при переходе растений к репродуктивному развитию. Послойное расположение хлоропластов в листе способствует максимальному использованию света во всей толщине листа [16, 113]. Важным фактором, влияющим на содержание хлорофилла, является интенсивность освещения. Так, в листьях озимой пшеницы сорта Yangmai 13 при освещении около 1400 мкмоль/(м² · с) содержание хлорофилла составляло 1,77 мг/г сырого вещества, а при его снижении в 5 раз — увеличивалось до 3,18 [152]. Две формы хлорофилла — *a* и *b* — позволяют растениям адаптироваться к изменению интенсивности и спектрального состава солнечной радиации в течение дня: в вечерние и утренние часы основной поток радиации приходится на длинноволновые участки, в дневные — на коротковолновые [3, 35].

Мнение исследователей об оптимальном количестве хлорофилла в листьях растений неоднозначно. Одни авторы считают, что его уровень должен быть невысоким — чтобы размеры светособирающих антенн не превышали оптимальных, и растения не поглощали больше света, чем им необходимо для процесса фотосинтеза [102, 110]. По оценкам Глика и Мелиса [74], минимальное число молекул хлорофилла, необходимое для сборки комплексов ядра фотосистем, составляет 37 молекул хлорофилла *a* в фотосистеме II (ФС II) и 95 — в фотосистеме I (ФС I), т.е. приблизительно 25 % обычного количества этих молекул в типичной фотосистеме растений. Меньший размер антенны, по их мнению, может не только смягчить потери, связанные с расходом энергии на нефотохимические процессы, но и увеличить поступление света в нижние слои посева или нижние слои клеток листа [101].

Справедливость гипотезы о том, что, уменьшая размер антенны, можно увеличить эффективность использования радиации (ЭИР), доказана для зеленых водорослей [101]. Результаты таких исследований на высших растениях пока противоречивы. Так, мутанты сои Clark Y9 и Y11, которые содержат примерно половину количества хлорофилла по сравнению с ее диким типом, имели более интенсивный (в некоторых случаях до 30 %) дневной фотосинтез [120]. В то же время мутант риса с низким содержанием хлорофилла *b* и высоким соотношением *a/b* (4,7), наоборот, характеризовался более низкой интенсивностью фотосинтеза [54]. По данным китайских исследователей [142], именно повышенная концентрация хлорофилла во флаговом, 2- и 3-м сверху листьях суперурожайного сорта озимой пшеницы сыграла главную роль в его высокой продуктивности. Более высокое содержание хлорофилла на единицу площади листа в фазу цветения наблюдали у карликовых сортов пшеницы (высотой менее 30 см), отличающихся повышенной интенсивностью фотосинтеза — на 20 % по сравнению с полукарликовыми [47]. Рассчитанный на основании данных о содержании хлорофилла в закончивших рост листьях разных ярусов и интенсивности их фотосинтеза у поколения F₂ близкородственных линий риса коэффициент корреляции составил 0,6, а сама зависимость была прямой [146].

В пользу гипотезы о преимуществе сортов с более высоким содержанием хлорофилла может свидетельствовать то, что снижение содержания суммарного ($a+b$) хлорофилла у мутантов сои и риса привело к существенному ослаблению синтеза хлорофилла b [54, 120]. Это, в свою очередь, может внести дисбаланс в размеры антенн ФС I и ФС II, привести к нестабильности светособирающих комплексов ФС II при отсутствии хлорофилла b и к сокращению транспорта электронов в реакционных центрах ФС II [153].

Положительную роль высокого содержания хлорофилла в листьях подтверждает и факт снижения урожайности при уменьшении содержания хлорофиллов в листьях под действием разных стрессов, вызывающих или прекращение синтеза этих пигментов, или их деградацию [41]. Таким образом, снижение количества хлорофилла в листьях может даже мешать повышению продуктивности растений.

Из представленных выше материалов видно, что роль содержания хлорофиллов и их соотношения в эффективности преобразования солнечной энергии при фотосинтезе достаточно хорошо освещена в литературе. В то же время пока мало внимания уделяется исследованию роли валового содержания хлорофилла, приходящегося на единицу площади посева, хотя именно этот аспект дает возможность охарактеризовать мощность развития фотосинтетического аппарата агрофитоценозов [33], поскольку такую сложную оптическую систему определяют иные, чем у отдельного растения, закономерности. Фотосинтетический аппарат посевов на ценоотическом уровне оценивают с помощью хлорофилльного индекса и хлорофилльного фотосинтетического потенциала [2]. Первый из этих показателей характеризует валовое содержание хлорофилла в отдельных органах или в целых растениях на единице площади подстилающей поверхности в разные фазы развития, второй — за определенный период вегетации, включающий несколько фаз [1]. В работах Андриановой [1, 2] показано, что хлорофилльные индекс и потенциал являются хорошими критериями оценки потенциальной продуктивности сельскохозяйственных растений. Наличие связи между ними обусловлено однонаправленностью изменений урожайности и показателей пигментного аппарата в разных погодных условиях [8, 25] и при различных уровнях минерального питания. Показано также, что существуют сортовые различия в развитии фотосинтетического аппарата агрофитоценозов [28]. В частности, данные трехлетнего мелкоделяночного эксперимента свидетельствуют о том, что разница по этому показателю между современными сортами и сортом селекции начала 1960-х годов была достоверной. Хлорофилльный индекс посевов пшеницы сортов Фаворитка и Володарка в фазы выхода в трубку и колошения был выше, чем у сорта Мирановская 808 на 43—54 %, а к фазе молочно-восковой спелости зерна этот разрыв увеличивался до 134—162 % (табл. 2).

Сообщения о наличии сортовых различий в поглощении ФАР растениями указывают на то, что еще одним возможным резервом увеличения поглощения света посевами может быть генетическое разнообразие сортов. Так, показано, что листья сорта яровой пшеницы поздней селекции V652 поглощали больше солнечной энергии, чем сорта ранней селекции [49]. Кроме того, установлены различия в распределении поглощенной ФАР посевами высокоурожайного и засухоустойчивого сортов озимой пшеницы. Поглощение ФАР посевом в фазу цветения первого из них превышало соответствующий показатель второго сорта как в ус-

ТАБЛИЦА 2. Относительная величина хлорофилльного индекса посевов озимой пшеницы в отдельные фазы вегетации (% значений этого показателя у сорта Мироновская 808)

Сорт	Год регистрации сорта	Фаза вегетации				
		Выход в трубку	Колошение	Цветение	Молочная спелость	Молочно-восковая спелость
Фаворитка	2005	154 ^a	150 ^a	155 ^a	177 ^a	234 ^a
Володарка	2005	147 ^a	143 ^a	172 ^a	188 ^a	262 ^a
Мироновская 808	1963	100 ^b	100 ^b	100 ^b	100 ^b	100 ^b

Примечание. Буквами а, б обозначено достоверную разницу между сортами на уровне вероятности 5 %.

ловиях засухи, так и при орошении — в среднем на 11—12 %. Разница в поглощении света верхним слоем ценоза высокоурожайного сорта пшеницы (на высоте 60—80 см от поверхности почвы) по сравнению с засухоустойчивым сортом существенно зависела от условий выращивания: в стрессовых условиях (дефицит влаги) поглощение было на 17 % выше, а в оптимальных (орошение) — разница возрастала до 61 % [76]. Следовательно, генотипические особенности сортов проявились в изменении профиля поглощения солнечной радиации. Вместе с тем считается, что дальнейшее увеличение поглощения энергии ФАР посевами маловероятно, поскольку оно уже близко к максимальным значениям [76, 153].

Доля хозяйственно-ценной части растений относительно их общей биомассы — еще один множитель уравнения Монтеи — в настоящее время также приближается к предельным значениям: до 0,5—0,6 у зерновых и 0,7—0,9 — у корнеплодов [42, 136].

Таким образом, литературные данные подтверждают, что благодаря селекции для наиболее важных сельскохозяйственных культур — кукурузы, риса, пшеницы и сои — уже достигнуты максимумы для третьего (ϵ_r) и пятого (ϵ_p) множителей уравнения Монтеи [65, 78, 137, 153].

В связи с этим в литературе дискутируется возможность увеличения продуктивности за счет повышения эффективности превращения энергии в растительную биомассу [21, 22, 24, 88, 129, 154].

Эффективность превращения поглощенной солнечной радиации в биомассу оценивают по отношению прироста биомассы за определенный период к величине ФАР за этот же промежуток времени [106]:

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

где $M_{t_2} - M_{t_1}$ — разница между массой сухого вещества надземной части растений с единицы площади посева ($\text{г}/\text{м}^2$) за период t_1-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 $\text{Дж}/\text{м}^2$).

Величина ЭИР зависит от стадии развития, вида культуры, типа фотосинтетического процесса (C_3 или C_4), уровня минерального питания, условий влагообеспеченности и др. Так, для растений овса показано, что эффективность превращения энергии в биомассу выше до цветения, чем после этой фазы, а для ячменя и пшеницы, наоборот — после нее [112]. Мы также наблюдали изменение ЭИР в зависимости от периода вегетации: ее значения в период от цветения до молочной спелости были меньшими, чем в период молочная—молочно-восковая спелость у

отличающихся по урожайности сортов озимой пшеницы. Так, по данным 2-летнего эксперимента, ЭИР высокоурожайными сортами Фаворитка и Смуглянка в первый из этих периодов составляла 2,5 г/МДж, во второй — возростала до 4,5, тогда как у менее урожайного сорта Мироновская 808 была ниже и составляла соответственно 1,4 и 2,6 г/МДж [26]. В то же время на низком фоне минерального питания межсортовые различия по ЭИР между контрастными по продуктивности сортами были незначительными, а на высоком фоне — существенными: у сортов Смуглянка и Фаворитка ЭИР была в 1,5—2,3 раза выше, чем у сорта Мироновская 808, в оба исследованных периода. Эти различия свидетельствуют о том, что современные сорта эффективнее усваивают солнечную энергию. Наличие сортовых отличий по этому показателю установлено и на яровой пшенице в разных условиях освещения [49], а также подтверждено для других культур [51].

Наиболее распространенным приемом регулирования ЭИР является внесение повышенных доз азотных удобрений. Нами, в частности, показано, что при изменении уровня минерального питания в 4—5 раз (от $N_{25}P_{25}K_{25}$ до $N_{110}P_{100}K_{100}$) ЭИР в репродуктивный период развития сортов озимой пшеницы увеличивалась в 2,4—3,5 раза [28]. Считается, что повышение эффективности использования солнечной радиации на образование растительной биомассы при увеличении доз азотного питания происходит вследствие возрастания концентрации фотосинтетических пигментов и площади светопоглощения посева [97].

Однако, поскольку, во-первых, стоимость удобрений существенно удорожает производство зерна, а, во-вторых, их количество, вносимое в течение вегетации, достаточно велико и становится небезопасным в экологическом аспекте, то дальнейшие перспективы повышения ЭИР связывают с перестройками фотосинтетического аппарата на уровне листа, клетки и хлоропласта [15, 60, 94, 103, 108, 111]. Теоретические расчеты показали, что потенциал урожайности пшеницы может быть увеличен на 50 % благодаря генетическому улучшению эффективности использования радиации [126].

На современном этапе развития теории фотосинтетической продуктивности посевов одним из возможных путей повышения урожайности считают увеличение интенсивности фотосинтеза на единицу площади листа [91, 129, 154], хотя исследования, выполненные на сортах растений, культивированных в 1960—1980-х годах, показали, что увеличение интенсивности фотосинтеза на единицу площади листа не всегда сопровождалось возрастанием урожайности и даже наоборот, указанная зависимость была обратной [46, 64]. Это подтвердил и анализ результатов работ 1980-х годов, выполненных на многих видах растений [10, 17, 19], в которых показано, что искусственное повышение продуктивности растений, вызванное их выращиванием при повышенной концентрации CO_2 , приводило к увеличению площади листьев или к усилению аттрагирующей активности акцепторов ассимилятов. При этом фотосинтетическая активность единицы площади листа или возростала незначительно, или не росла совсем. Например, при существенном повышении концентрации CO_2 (от 150 до 500 мкл/л) разница в интенсивности фотосинтеза листьев пшеницы не наблюдалась, хотя урожай зерна увеличивался существенно — с 0,5 до 1,4 кг/м² [72]. Авторы показали, что рост урожайности связан с увеличением листового индекса, и, соответственно, с повышением интенсивности фотосинтеза единицы площа-

ди посева. В то же время у хлореллы, в отличие от высших растений, длительная адаптация к повышенной концентрации CO_2 приводила к росту интенсивности фотосинтеза на единицу массы, на клетку и на хло-рофилл [18].

Таким образом, данные, полученные на сортах растений селекции 1960—1980-х годов, противоречат предположению об увеличении продуктивности растений за счет повышения интенсивности фотосинтеза. Однако в экспериментах с различными сельскохозяйственными культурами современных сортов, выращиваемых в условиях повышенного уровня CO_2 , показано возрастание интенсивности фотосинтеза единицы площади листа [15, 93, 111]. Так, для сои при одинаковой дозе ФАР (620 МДж/м²) выявлено, что эффективность поглощения радиации при обычном (380 ppm) и повышенном (550 ppm) содержании CO_2 была одинаковой (0,89 %), а интенсивность фотосинтеза и эффективность превращения света в биомассу при повышении концентрации CO_2 увеличились соответственно на 15 и 19 % [60, 108]. Аналогичное возрастание интенсивности фотосинтеза и эффективности использования радиации, вызванные повышением концентрации CO_2 (с 373 до 664 ppm), наблюдали для 17 линий яровой пшеницы [49]. Таким образом, искусственное увеличение интенсивности фотосинтеза, обусловленное высоким уровнем CO_2 , приводило к повышению урожайности растений за счет возросшей интенсивности фотосинтеза единицы площади листа, а также к улучшению эффективности превращения энергии света в биомассу.

Анализ результатов многочисленных публикаций [49, 107, 125, 128, 133] свидетельствует о том, что у сортов пшеницы, появившихся в 1990-е годы, интенсивность ассимиляции CO_2 по сравнению с сортами более ранней селекции увеличилась. Одними из первых на взаимосвязь повышения урожайности пшеницы и увеличения интенсивности фотосинтеза ее листьев в генетическом аспекте обратили внимание Джанг и соавт. [88]. Ими было обнаружено, что у сортов озимой пшеницы, выведенных в 1990-е годы, интенсивность фотосинтеза на единицу площади листа была на 44 % выше, чем у созданных в 1950-е годы. Кроме того, для шести фенологических фаз (в течение периода от выхода в трубку до молочной спелости зерна) выявлена тесная корреляционная зависимость величины урожая от интенсивности фотосинтеза листьев ($r = 0,61$) и проводимости устьиц ($r = 0,67$).

Авторами работы [48] также показано, что при световом насыщении (1500 мкмоль/(м² · с)) интенсивность фотосинтеза закончивших рост листьев современных сортов озимой пшеницы была выше, чем сортов более ранней селекции. Так, у сортов, выведенных в начале 2000-х годов, она колебалась от 17 до 22, у созданных в 1945—1965-е — от 11 до 14, в 1970—1980-е — от 14 до 18, в 1990-е — от 16 до 20 мкмоль CO_2 /(м² · с).

Используя данные, представленные в работе Бисваса и соавт. [48], а также данные об интенсивности фотосинтеза флаговых листьев и продуктивности колоса в оптимальных условиях (60 % ПВ) и при водном дефиците (30 % ПВ) двух современных высокоинтенсивных сортов озимой пшеницы (Фаворитка, Смуглянка) и одного сорта старой селекции (Мироновская 808) [12], мы построили графики зависимости урожайности от интенсивности фотосинтеза листьев этих растений (рис. 1, 2).

Коэффициенты детерминации, рассчитанные для указанных зависимостей, показали, что от 70 до 90 % урожайности определяется интенсивностью фотосинтеза листьев.

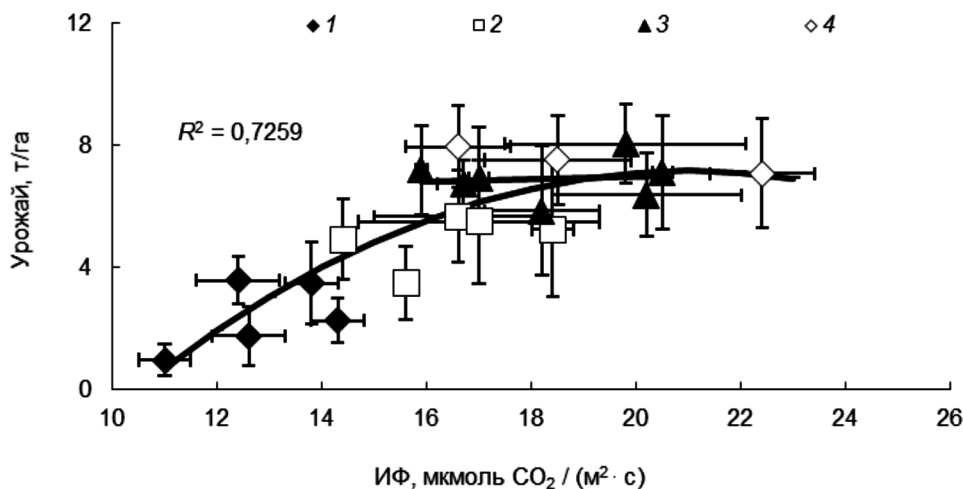


Рис. 1. Изменение интенсивности фотосинтеза (ИФ) и урожая (т/га) различных сортов озимой пшеницы, выведенных в Китае за последние 60 лет [48]:
1 — данные за 1945—1965 гг.; 2 — 1970—1989; 3 — 1990—1999; 4 — 2000—2003 гг.

Все это свидетельствует о том, что повышение урожайности современных сортов озимой пшеницы сопровождается изменениями функциональной активности фотосинтетического аппарата. На совещании Международного консорциума продуктивности пшеницы (Wheat Yield Consortium) в 2009 г., созданного по инициативе Международного центра улучшения кукурузы и пшеницы (СІММУТ), повышение продуктивности и эффективности фотосинтеза указано как один из наиболее перспективных путей роста урожайности пшеницы [126]. Среди других направлений отмечены оптимизация распределения ассимилятов и увеличение доли зерна при сохранении стойкости к полеганию, а также селекция на объединение в одном генотипе признаков высокой продуктивности и создание новой генетической плазмы.

Дальнейшее повышение фотосинтетической эффективности может быть осуществлено разными путями. Один из них связан с оптимизацией регуляторных механизмов превращения энергии в тилакоидных мембранах хлоропла-

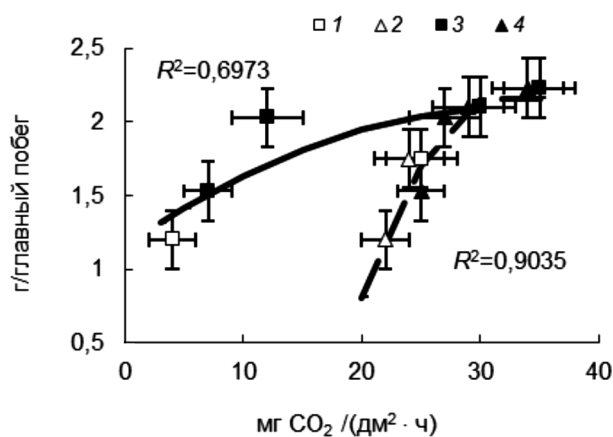


Рис. 2. Зависимость продуктивности колоса сортов озимой пшеницы старой (Мироновская 808, 1963 г.) и новой селекции (Смуглянка, 2004 г.; Фаворитка, 2005 г.) (г/главный побег) от интенсивности фотосинтеза (мг $\text{CO}_2 / (\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$) их флагового листа в разных условиях [12]:

1, 2 — сорт озимой пшеницы Мироновская 808; 3, 4 — сорта Смуглянка и Фаворитка; 2, 4 — первый день засухи; 1, 3 — четвертый день засухи

тов при изменении условий освещения [61, 117]. Фотосинтетический аппарат растений в полевых условиях испытывает значительные колебания факторов внешней среды — вследствие дневного движения солнца, степени облачности, силы и направления ветра, который изменяет положение листьев в пространстве, а также изменений температуры, влажности воздуха и пр. Несмотря на то что фотосинтез — светозависимый процесс, связь между интенсивностью фотосинтеза и уровнем освещенности имеет нелинейный характер [31]. Световая кривая фотосинтеза у C_3 -растений выходит на плато насыщения на уровне 30 % полного солнечного света. Количество молекул CO_2 , ассимилированных на 1 моль поглощенных фотонов — квантовая эффективность фотосинтеза — начинает снижаться при интенсивности освещения, составляющей только 5–10 % полного солнечного света [145]. При более высоком уровне освещенности возрастает количество закрытых фотосинтетических реакционных центров, т.е. в условиях яркого освещения скорость поглощения фотонов листьями превышает скорость ее утилизации в фотосинтетическом канале. Во избежание фоторазрушения фотосинтетического аппарата, в частности ФС II (фотоингибирование), значительная часть поглощенной фотосинтетическими пигментами световой энергии должна быть рассеяна [56, 69, 84]. Известны различные механизмы защиты от фотоингибирования. Избыток поглощенного света может быть снижен, например, движением листьев или хлоропластов [30], протонированием полипептидов ССК II [44], уменьшением размера светособирающей антенны [90] или активацией светозависимого виолаксантинового цикла (ВЦ) [59, 85, 86].

Последний механизм способствует быстрому (от секунд до минут) гашению возбужденного состояния молекул хлорофилла [82]. Диссипация неиспользованной в фотохимическом канале энергии от возбужденных молекул хлорофилла происходит вследствие светозависимых превращений ксантофиллов ВЦ [12, 57, 140, 143]. С повышением интенсивности освещения из виолаксантина, содержащего 2 атома кислорода в эпоксидной форме, через промежуточный ксантофилл — антраксантин (с одним атомом кислорода в эпоксидной форме) — образуется безэпоксидный зеаксантин, а при снижении освещенности — происходит обратная реакция цикла [29].

Зависимость между количеством зеаксантина, образующегося в ВЦ, и диссипацией поглощенной энергии впервые была показана в 1987 г. в работе Деммиг и соавт. [59]. Ее гипотеза о существовании взаимосвязи между ростом тепловой диссипации избытка поглощенной радиации и увеличением количества зеаксантина или показателя деэпоксидации цикла (отношение количества деэпоксидированных пигментов цикла к общей величине пула) получила подтверждение на разных культурах, в разных условиях выращивания и в настоящее время является общепризнанной [27, 58, 73, 75, 79, 83, 148].

Механизм фотопротекторного действия ВЦ состоит в том, что связывание зеаксантина, с участием белка PsbS, на определенных участках антенн ФС II приводит к таким конформационным изменениям пигмент-белковых комплексов тилакоидных мембран хлоропластов, которые переводят ФС II в состояние тушения с короткой длительностью жизни возбужденного состояния молекул хлорофилла [73, 83, 131].

В оптимальных для роста и развития растений условиях поддерживается определенное соотношение между скоростью транспорта электро-

нов и величиной диссипации энергии в виде теплоты, но при увеличении светового потока или задержке утилизации энергии скорость транспорта электронов уменьшается, а тепловая диссипация, наоборот, увеличивается. Это ведет к сокращению доли солнечной энергии, которая используется в фотосинтетических процессах [114, 131].

Очевидно, различия между растениями по величине использования поглощенной энергии в фотосинтетических процессах могут определяться не только действием внешних факторов, но и обуславливаться генетически. В связи с этим заслуживает внимания высказанное в работе Перри [117] предположение, что более высокая скорость ассимиляции CO_2 у высокопродуктивных сортов растений может быть обусловлена именно оптимизацией механизмов регуляции использования поглощенной энергии. В то же время данные о возможности интенсификации таким способом ассимиляционной деятельности у современных сортов культурных растений пока малочисленны. К указанным исследованиям можно отнести работу Ванга и соавт. [147], которые показали, что два суперурожайных гибрида риса характеризовались не только большей, чем у традиционного сорта, скоростью превращения виолаксантина в зеаксантин в условиях фотоингибирования, но и большими скоростью и уровнем восстановления после него.

Для проверки предположения о том, что современные сорта отличаются более высокой фотохимической активностью, нами в вегетационных и мелкоделяночных опытах с контрастными по зерновой продуктивности сортами озимой пшеницы — Фаворитка и Мироновская 808 — в репродуктивный период развития была оценена скорость изменения содержания зеаксантина во флаговом листе после 5, 15 и 30 мин освещения ярким светом по сравнению с затемненными черной тканью листьями, а также показатели дезэпоксидации (ДЭ) цикла. Содержание зеаксантина в освещенных в течение 5 мин листьях по сравнению с затемненными образцами увеличивалось у обоих сортов, но скорость его образования у сорта Фаворитка была выше, чем у Мироновской 808 [27]. Через 15 и 30 мин количество зеаксантина во флаговом листе первого сорта увеличилось незначительно, у второго — выросло соответственно на 21 и 48 %. Разная скорость превращения пигментов при изменении условий освещения также влияла на временную динамику ДЭ цикла. В прямой реакции ВЦ сорта не отличались по этому показателю лишь после 5 мин освещения, а позже у сорта Мироновская 808 он продолжал расти (до 0,52), у Фаворитки — недостоверно изменялся по сравнению с 5-минутным освещением и оставался на уровне 0,25—0,27. В обратной реакции цикла при ярком освещении ДЭ у растений обоих сортов была близкой и составляла 0,33—0,34, а через 15 мин после снижения интенсивности освещения у Фаворитки достоверно уменьшилась (на 20 %) по сравнению с ее значением в условиях яркого освещения, тогда как у Мироновской 808 за этот промежуток времени достоверных изменений не выявлено, хотя тенденция к уменьшению наблюдалась.

Учитывая наличие отрицательной связи между степенью дезэпоксидации пигментов виолаксантинового цикла с квантовой эффективностью ФС II, которая определяет долю света, поглощенного хлорофиллом, ассоциированным с этой фотосистемой, и использованного на фотохимические процессы [14], более низкая степень дезэпоксидации у высокопродуктивного сорта может свидетельствовать о том, что эффективность использования поглощенной световой энергии в процессе фотосинтеза

у него выше, тогда как у растений менее продуктивного старого сорта наблюдались большие ее потери в нефотохимических процессах, главным образом — в результате тепловой диссипации. Более высокая скорость превращения пигментов цикла при переходе из темноты к свету у растений сорта Фаворитка свидетельствует о более быстрой регуляции переключения потоков поглощенной энергии между фотохимическим и нефотохимическим путями ее трансформации.

Данные о том, что у растений современных генотипов произошли изменения на уровне первичных процессов превращения энергии, получены и на других сортах озимой пшеницы интенсивного типа. В частности, у них выявлены более высокие скорость транспорта электронов, активности ФС I и ФС II [11, 40].

Еще один из возможных путей повышения интенсивности фотосинтеза связан с увеличением содержания рибулозобисфосфата (РБФ) и повышением активности ключевого фотосинтетического фермента — рибулозобисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы (РБФК/О) [43, 71, 154]. Такое предположение обусловлено тем, что интенсивность ассимиляции CO_2 ограничивается активностью РБФК/О и (или) скоростью регенерации субстрата для первичной реакции — РБФ. Известно, что активность РБФК/О (количество ассимилированных молекул CO_2 на один реакционный центр за секунду) существенно ниже, чем у большинства других растительных ферментов, т.е. для обеспечения достаточного уровня ассимиляции CO_2 требуется высокое содержание этого фермента. Поэтому повышение удельной карбоксилазной активности РБФК/О могло бы привести к увеличению эффективности фотосинтеза [116]. Изменение соотношения карбоксилазной и оксигеназной активностей РБФК/О может быть осуществлено либо в результате поиска генотипов, отличающихся повышенной карбоксилазной активностью, либо вследствие целенаправленного мутагенеза генов, кодирующих большую и малую субъединицы этого фермента [139]. Действительно, уже найдено несколько видов C_3 -растений с относительно высокой карбоксилазной активностью РБФК/О [71, 154]. В частности, для пшеницы показано, что большая эффективность карбоксилирования РБФ сопровождалась увеличением интенсивности фотосинтеза флагового листа двух карликовых и трех полукарликовых сортов в фазу цветения [47]. В то же время попытки сайт-направленного мутагенеза пока не дали ожидаемого результата [31, 144]. Это породило сомнения в возможности искусственного улучшения природной РБФК/О [144].

На земле около 90 % растений представлено C_3 -видами, которые обычно лучше приспособлены к невысокой освещенности, но имеют более низкую эффективность фотосинтеза, чем C_4 -виды [41, 63]. Поэтому еще один путь повышения продуктивности сельскохозяйственных C_3 -растений связывают с модификацией фотосинтетического метаболизма в более эффективный (C_4 -метаболизм) [81, 99, 105] или созданием системы концентрирования CO_2 в фотосинтезирующих клетках, аналогичной у цианобактерий и водорослей [119, 132]. Такие трансформации направлены на повышение концентрации CO_2 в хлоропластах клеток мезофилла C_3 -растений, в результате чего может повыситься его концентрация в каталитическом сайте РБФК/О.

Однако эффективность первого из этих путей для пшеницы пока дискутируется, что связано не только с необходимостью изменений метаболизма, но и анатомических признаков листа, а также с возможным

повышением потребности растений в азоте для обеспечения синтеза добавочных ферментов [20, 123, 131]. В то же время известны успешные попытки трансформации генов кукурузы в растения риса. На первых этапах исследований (в работах 1990-х годов) подтверждено накопление C_4 -соединений в листьях C_3 -растений, трансформированных с помощью химерных генов C_4 -растений. Так, Мацуока и соавт. [100] ввели два химерных гена кукурузы — фосфоенолпируваткарбоксилазы (ФЕПК) *perc* и малой субъединицы РБФК/О *rbcS* — в растения риса. У модифицированных растений риса активность обоих генов в клетках мезофилла листовых пластинок и листовых влагалищ была высокой, а во всех остальных клетках — низкой или отсутствовала вовсе. Экспрессия ФЕПК в клетках мезофилла и специфичность экспрессии РБФК/О отличалась от ее значений у C_4 -растений, при этом экспрессия обоих генов регулировалась светом. Эти факты, по мнению авторов, свидетельствуют, что у C_3 -растений риса проявились признаки C_4 -растений. Гудспеч и соавт. [87] обнаружили удвоение активности ФЕПК и повышение уровня малата в зеленых листьях трансгенного табака, в которые был введен ген ФЕПК под контролем промотора гена хлорофилл *a/b*-связывающего белка (Cab промотора).

Доказательства изменений фотосинтетических способностей трансформантов показаны в работах начала нашего столетия. У растений поколения R_1 японского риса сорта Tsukiohikari, трансформированного двумя генами кукурузы (кодирующими фосфоенолпируваткарбоксикиназу (ФКК) и ФЕПК), после введения радиоактивного углерода (^{14}C) было обнаружено, что относительные количества меченой сахарозы в трансформантах приблизительно в 3 раза выше, чем у исходного сорта риса [36]. Этот факт указывает на то, что введенная ФКК функционирует в тканях зеленых листьев трансформантов риса таким образом, что диоксид углерода переходит от C_4 -соединения в C_4 -фотосинтетическом пути к циклу Кальвина—Бенсона.

Аналогичные данные получены на четырех трансгенных линиях риса со сверхэкспрессией НАДФ-маликэнзима, а также с ФЕПК и ортофосфатдикиназой кукурузы, выращенных в условиях открытого грунта. Помимо повышения активности ФЕПК (в 25 раз выше по сравнению с диким типом) и карбоангидразы (более, чем в 2 раза) у трансформантов обнаружены более высокие интенсивность фотосинтеза при световом насыщении и эффективность карбоксилирования [89]. Кроме того, анализом показателей флуоресценции хлорофилла выявлено, что трансгенные линии риса более устойчивы к фотоокислительному стрессу: как за счет рассеяния избытка световой энергии нефотохимическим путем, так и за счет большего использования поглощенного света в электрон-транспортной цепи. Урожай линий трансгенного риса с ФЕПК и ортофосфатдикиназой был на 22—24 % выше, чем у дикого типа. Таким образом, встраивание ферментов растений C_4 -типа в C_3 -тип улучшило фотосинтетическую способность растений риса вместе с повышением их устойчивости к фотоокислению. Однако попытки трансформации пшеницы генами C_4 -метаболизма пока не привели к положительным результатам [115—117].

Большую роль в повышении зерновой продуктивности пшеницы играет оптимизация донорно-акцепторных отношений, поскольку реализация потенциала продуктивности в значительной мере зависит от характера распределения ассимилированного в процессе фотосинтеза угле-

рода между отдельными органами растения [31, 110]. Также хорошо известно, что аттрагирующая способность акцепторов ассимилятов стимулирует активность фотосинтетического аппарата, что сопровождается повышением ассимиляции CO_2 .

Известно, что в период налива зерна пшеницы главным акцептором образующихся в процессе фотосинтеза ассимилятов является колос. Однако в период колошения—цветения, когда фотосинтетический аппарат имеет оптимальный размер и активно функционирует, колос еще не может потреблять большого их количества. Выводу ассимилятов из листьев до начала роста зерновок может способствовать высокий аттрагирующий потенциал стебля. После завершения фазы цветения с началом интенсивного роста зерновок в колосе образующиеся в процессе фотосинтеза ассимиляты уже используются для налива зерна. В это время стебель из акцептора ассимилятов превращается в их донор. На основании исследований взаимосвязи между донорно-акцепторными отношениями и интенсивностью фотосинтеза Калдерини и соавт. [51] предположили, что увеличение скорости фотосинтетического превращения энергии управляется потоком ассимилятов в репродуктивные органы. Это подтверждено также данными других авторов. В частности, установлена тесная положительная корреляция между емкостью стебля для ассимилятов и интенсивностью фотосинтеза флаговых листьев в период цветения [20]. Кроме того, выявлено, что у современных сортов озимой пшеницы высокая аттрагирующая способность колоса сопровождается и повышенной интенсивностью фотосинтеза флагового листа [12, 150]. При этом подчеркивается, что депонирующая функция стебля у пшеницы играет двойную роль — временного депо ассимилятов для последующего их использования в процессе налива зерна и альтернативного акцептора, аттрагирующая способность которого стимулирует активность фотосинтетического аппарата до появления зерновок.

Одна из проблем, связанных с искусственным вмешательством в работу фотосинтетического аппарата, заключается в том, что неизвестна реакция сортов с измененными свойствами на перемену условий окружающей среды. Об этом свидетельствуют данные, что в условиях умеренного стресса у отличающихся по засухоустойчивости сортов яровой пшеницы по-разному снижалась интенсивность фотосинтеза, а активность фотодыхания изменялась в противоположных направлениях: у засухоустойчивого сорта — увеличивалась, у менее устойчивого — уменьшалась [32].

Принципиально важным моментом является и то, что в фотосинтезирующей клетке функционирует высокоэнергетическая реакционная система, включающая энергию солнечных квантов, кислород и фотосенсибилизирующие пигменты. Существуют опасения, что вмешательство в эту систему, складывающуюся в течение миллионов лет, может привести к увеличению фотоокислительных повреждений [84]. Однако этим аспектам проблемы пока уделяется мало внимания [110].

Все изложенное указывает на сложность дальнейшего целенаправленного усовершенствования генетического потенциала продуктивности культурных растений. Однако исследование причин повышения урожайности современных сортов пшеницы показывает, что это возможно [20, 39, 109, 117, 135]. Проанализировав имеющиеся в литературе данные (табл. 3, 4) об изменениях параметров структуры урожая и фотосинтетических показателей у современных сортов озимой пшеницы по сравне-

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА И ПЕРСПЕКТИВЫ

ТАБЛИЦА 3. Урожай зерна и показатели его структуры, которые повысились у современных сортов озимой пшеницы по сравнению с сортами предыдущей селекции

Биомасса	Показатель структуры урожая				Литературный источник	
	Количество зерен		Масса 1000 зерен	$K_{хоз}$		Урожай зерна
	в колосе	на 1 м ²				
				+	+	[12]
+	+	+		+	+	[23]
				+	+	[38]
			+	+	+	[40]
					+	[47]
+				+		[49]
					+	[68]
+		+		+		[80]
		+		+	+	[88]
+	+	+		+	+	[104]
+	+	+			+	[127]
					+	[142]

Примечание. «+» — увеличение показателя по сравнению с сортами предыдущей селекции.

нию с сортами прежней селекции, необходимо подчеркнуть, что наиболее часто отмечаются рост урожайности и интенсивности фотосинтеза. Данные табл. 3 также демонстрируют, что у интенсивных сортов озимой пшеницы выше общая биомасса на единицу площади посева, больше количество зерен в колосе и на 1 м² посева. Увеличение количества зерен в колосе новых сортов по сравнению с сортами более ранней селекции связывают с разными факторами. В частности, для сортов испанской селекции показано, что оно обусловлено усилением аттрагирующей способности колоса как акцептора образующихся в процессе фотосинтеза ассимилятов [38]. Рейнольдс и соавт. [128] считают, что увеличение количества зерен в колосе может быть обусловлено повышением фертильности. Свидетельств возрастания массы 1000 зерен у новых сортов гораздо меньше (см. табл. 3).

Данные табл. 4 показывают, что высокие урожаи сопровождаются более высокой интенсивностью максимального фотосинтеза при световом насыщении, причем не только флагового, но и расположенных ниже листьев, большими устьичной проводимостью, активностью РБФК/О, площадью флагового листа, увеличением хлорофилльных показателей.

В то же время при сравнении данных табл. 3 и 4 видим, что позитивных изменений показателей структуры урожая отмечено больше, чем фотосинтетических. Это свидетельствует о том, что поиск физиологических показателей, связанных с повышением урожайности, необходимо вести на систематической основе. Среди перспективных физиологических показателей можно выделить такие, для которых наблюдаются значительные генетические изменения, а также которые свидетельствуют об изменениях фотосинтетической активности на уровне первичных процессов превращения энергии. К первым относятся, например, площадь флагового листа, концентрация хлорофилла в листьях, содержание водорастворимых углеводов в стебле. Ко вторым — ускорение транспорта

ТАБЛИЦА 4. Фотосинтетические параметры современных сортов озимой пшеницы, которые повысились по сравнению с сортами предыдущей селекции

Фотосинтетический параметр						Литературный источник
Интенсивность фотосинтеза при световом насыщении	Устьичная проводимость	Активность Рубиско	Площадь флагового листа	Содержание хлорофилла	Хлорофилльные* показатели	
					+	[2]
					+/-	[8]
+					+	[12]
+						[31]
+						[40]
				+		[47]
+						[49]
		+				[55]
+	+					[68]
		+				[71]
				+		[80]
+	+		+	+		[88]
			+		+	[104]
		+				[115]
				+		[121]
+			+			[127]
+						[142]

Примечание. «+» — увеличение показателя по сравнению с сортами предыдущей селекции; «-» — уменьшение. *Хлорофилльный индекс и потенциал.

электронов, повышение активности ФС I и ФС II [11, 39], ускорение превращения пигментов виолаксантинового цикла в ответ на изменение условий освещения у растений высокопродуктивного сорта [27]. Кроме того, в качестве связанных с урожайностью показателей используются проявляющиеся на ценотическом уровне.

Известно, что существование систем различных связей, в том числе и обратных, усложняет целенаправленную регуляцию метаболизма. Многие из составляющих этого процесса регулируются метаболическими сигналами, генерируемыми в разных органах и органеллах. Поэтому сохранение признаков, проявившихся в первичных процессах превращения энергии, на более высоких уровнях организации имеет важное значение [2, 20, 26, 76, 117, 129].

Представленные в данном обзоре литературные данные и результаты исследований, проведенных в Институте физиологии растений и генетики НАН Украины, показали, что значительные успехи в повышении урожайности пшеницы за последние десятилетия связаны с улучшением характеристик фотосинтетического аппарата. На основании результатов сравнительного изучения особенностей протекания физиологических процессов и закономерностей формирования продуктивности в посевах современных высокоурожайных сортов озимой пшеницы селекции ИФРГ (Фаворитка, Смуглянка, Володарка) и известного

сорта Мироновская 808 отмечены существенные отличия хлорофилльных индексов посевов пшеницы в отдельные фазы вегетации и скорости превращения пигментов в прямой и обратной реакциях виолаксантинового цикла при изменении освещенности. Обнаруженная корреляция между зерновой продуктивностью озимой пшеницы и продолжительностью функционирования ее фотосинтетического аппарата в репродуктивный период дала нам основание выделить показатель, тесно связанный с урожайностью — хлорофилльный фотосинтетический потенциал листьев за период цветение—молочно-восковая спелость [37]. Средняя ошибка прогноза урожайности в лесостепной почвенно-климатической зоне Украины для отдельных сортов колебалась от 2 до 32 %, в среднем составляла около 11 %, что подтверждает хорошую пригодность метода.

Таким образом, основой для последующего генетического совершенствования новых сортов озимой пшеницы может служить объединение исследований функционирования отдельных звеньев фотосинтетического аппарата или физиологических процессов и использование биотехнологических, генно-инженерных методов, направленных на закрепление позитивных изменений фотосинтетического аппарата.

1. Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. — М.: Наука, 2000. — 135 с.
2. Андрианова Ю.Е. Хлорофилльные индексы и хлорофилльные фотосинтетические потенциалы — критерии оценки потенциальной продуктивности сельскохозяйственных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1998. — 50 с.
3. Арабаджи В.И. О двух вопросах физики растений // Биофизика. — 1961. — 6, № 2. — С. 247—249.
4. Вечер А.С. Пластиды растений, их свойства, состав и строение. — Минск: Изд-во АН БССР, 1961. — 193 с.
5. Гаврилюк М.М. Хліб із пшениць Київщини // Насінництво. — 2012. — № 6. — С. 1—7.
6. Гапоненко А. Прогресс в биотехнологии пшеницы и рост финансирования исследований по пшенице, наблюдаемые во всем мире, России пока недоступны (02/02/13, 15:30, для BSBA, Черноморская биотехнологическая ассоциация).
7. Гуляев Б.И. Обоснование путей повышения фотосинтетической продуктивности посевов: Фотосинтез и продукционный процесс. — М.: Наука, 1988. — С. 218—222.
8. Дуденко Н.В., Андрианова Ю.Е., Максютова Н.Н. Формирование хлорофилльного фотосинтетического потенциала пшеницы в сухой и влажный годы // Физиология растений. — 2002. — 49, № 5. — С. 684—687.
9. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство: эколого-генетические основы. — Кишинев: Штиинца, 1990. — 432 с.
10. Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. 37-е Тимирязевское чтение. — Л.: Наука, 1977. — С. 3—56.
11. Кершанская О.И. Концепция оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы в оптимизации селекционного процесса // Вестн. Башкир. ун-та. — 2001. — № 2(1). — С. 39—41.
12. Кірізій Д.А., Шадчина Т.М., Стасик О.О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимої пшениці. — К.: Основа, 2011. — 416 с.
13. Клімат України / за ред. В.М. Ліпінського, В.А. Дячук, В.М. Бабіченко. — К.: Вид-во Раєвського, 2003. — 343 с.
14. Корнеев Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. — Киев: Альтерпрес, 2002. — 188 с.
15. Кособрюхов А.А. Адаптационные изменения фотосинтеза при повышенной концентрации CO₂: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2008. — 50 с.
16. Кочубей С.М., Шевченко В.В., Корнеев Д.Ю. Структурная организация и функциональные особенности световой фазы фотосинтеза. — Киев: Логос, 2007. — 176 с.
17. Маевская С.Н., Андреева Т.Ф., Воеводская С.Ю. и др. Влияние повышенной концентрации CO₂ на фотосинтез и азотный обмен растений горчицы // Физиология растений. — 1990. — 37, № 5. — С. 921—928.

18. Мокронос А.Т., Некрасова Г.Ф., Пояркова Н.М. Формирование фотосинтетического аппарата хлореллы при разных концентрациях CO₂; Проблемы создания биолого-технических систем жизнеобеспечения человека. — М.: Наука, 1975. — С. 73—79.
19. Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. — М.: Наука, 1981. — 196 с.
20. Моргун В.В., Кірізій Д.А. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення її продуктивності // Физиология и биохимия культ. растений. — 2012. — **44**, № 6. — С. 463—483.
21. Моргун В.В., Шадчина Т.М., Кірізій Д.А. Физиолого-генетичні проблеми селекції рослин у зв'язку з глобальними змінами клімату // Там само. — 2006. — **38**, № 5. — С. 371—389.
22. Моргун В.В., Швартау В.В., Киризий Д.А. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков // Там же. — 2010. — **42**, № 5. — С. 371—392.
23. Петрова Л.Н. Активность фотосинтетического аппарата различающихся по продуктивности сортов озимой пшеницы // Докл. РАСХН. — 2002. — № 2. — С. 11—13.
24. Применение физиологии растений в селекции пшеницы [Пер. с англ. под ред. В.В. Моргуна]. — Киев: Логос, 2007. — 492 с.
25. Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Связь между показателями мощности развития фотосинтетического аппарата и зерновой продуктивностью озимой пшеницы в разные по погодным условиям годы // Физиология и биохимия культ. растений. — 2009. — **41**, № 2. — С. 59—68.
26. Прядкина 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.
27. Прядкина Г.О. Особливості функціонування віолаксантинового циклу в листках контрастних за продуктивністю сортів озимі пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. — 2011. — **43**, № 1. — С. 65—71.
28. Прядкіна Г.О. Фотосинтетичні пігменти, ефективність використання сонячної радіації та продуктивність рослин у агроценозах: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2013. — 44 с.
29. Сапожников Д.И., Красовская Т.А., Маевская А.Н. Изменение соотношения основных каротиноидов пластид зеленых листьев при действии света // Докл. АН СССР. — 1957. — **113**, № 2. — С. 465—467.
30. Сиваш А.А., Золотарева Е.К. Эволюция пигментной системы в ходе адаптации фотосинтезирующих организмов к изменяющимся условиям освещения // Физиология растений: проблемы и перспективы розвитку. — Т. 1. — К.: Логос, 2009. — С. 113—137.
31. Стасик О.О., Кірізій Д.А. Регуляторні зв'язки і лімітувальні чинники в системі фотосинтезу—продукційний процес та перспективи їх оптимізації // Физиология и биохимия культ. растений. — 2011. — **43**, № 3. — С. 226—238.
32. Стасик О.О., Соколовская О.Г., Гуляев Б.И. Реакция фотосинтеза и фотодыхания разных по засухоустойчивости сортов яровой пшеницы на нарастающую почвенную засуху // Там же. — 2002. — **34**, № 4. — С. 297—304.
33. Тарчевский И.А., Андрианова Ю.Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений. — 1980. — **27**, № 2. — С. 341—347.
34. Тооминг Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. — Л.: Гидрометеоздат, 1984. — 264 с.
35. Шульгин И.А. К вопросу об адаптации зеленых растений к спектральному составу солнечной радиации // Физиология растений. — 1967. — **14**, вып. 4. — С. 592—602.
36. Патент RU 2159813, МПК C12N15/00. С-4 цикл ФКК типа / М. Араи, С. Сузуки, Н. Мураи, С. Ямада, С. Охта, Д.Н. Бернелл. — Опубл. 27.11.2000.
37. Патент UA 67232, МПК A01G 7/00 A01G 1/00. Спосіб прогнозування врожайності озимої пшениці / Г.О. Прядкіна, О.О. Стасик. — Опубл. 10.02.12, Бюл. № 3.
38. Acreche M.M., Briceno-Felix G., Sanchez J.A.M. et al. Physiological bases genetic gains in Mediterranean bread wheat yield in Spain // Eur. J. Agr. — 2008. — **28**, N 3. — P. 162—170.
39. Acreche M.M., Slafer G.A. Grain weight, radiation interception and use efficiency as affected by sink-strength in Mediterranean wheats released from 1940—2005 // Field Crops Res. — 2009. — **110**, N 2. — P. 98—105.
40. Ashraf M., Bashir A. Relation of photosynthetic capacity at the vegetative stage and during grain development with grain yield of two hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars // Eur. J. Agr. — 2003. — **19**, N 2. — P. 277—287.
41. Ashraf M., Harris P.J.C. Photosynthesis under stressful environment: An overview // Photosynthetica. — 2013. — **51**, N 2. — P. 163—190.
42. Austin R.B., Bingham J., Blackwell R.D. et al. Genetic improvement in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes // J. Agr. Sci. — 1980. — **94**. — P. 675—689.

43. Azizov I.V., Khanisheva M. Pigment content and activity of chloroplasts of wheat genotypes grown under salinity environment // Proc. ANAS (Biol. Sci.). — 2010. — **65**, N 5–6. — P. 96–98.
44. Bassi R., Sadona D., Croce R. Novel aspects of chlorophyll *a/b*-binding proteins // *Physiol. Plant.* — 1997. — **100**. — P. 769–779.
45. Beadle C.L., Long S.P. Photosynthesis: is it limiting to biomass production? // *Biomass.* — 1985. — **8**. — P. 119–168.
46. Berdahl J., Rasmusson D., Moss D.N. Effect of leaf area on photosynthetic rate, light penetration and grain yield in barley // *Crop Sci.* — 1972. — **12**. — P. 177–180.
47. Bishop D.L., Bugbee B.G. Photosynthetic capacity and dry mass partitioning in dwarf and semi-dwarf wheat (*Triticum aestivum* L.) // *J. Plant Physiol.* — 1998. — **153**, N 5–6. — P. 558–565.
48. Biswas D.K., Xu H., Li J.G. et al. Genotypic difference in leaf biochemical, physiological, and growth responses to ozone in 20 winter wheat cultivars over the past 60 years // *Global Change Biol.* — 2008. — **14**, N 1. — P. 46–59.
49. Blum A. Variation among wheat cultivars in the response of leaf gas exchange to light // *J. Agr. Sci.* — 1990. — **115**, N 3. — P. 305–311.
50. Bojovic B., Stojanovic J. Chlorophyll and carotenoid content in cultivars as a function of mineral nutrition // *Arch. Biol. Sci.* — 2005. — **57**, N 4. — P. 283–290.
51. 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.
52. Chen M. A fifth type of the ubiquitous pigment has been found on the coast of Australia // *Chem. and Engineer. News.* — 2010. — **88**, N 34. — P. 7.
53. Cox T.S., Shroyer R.J., Ben-Hui L. et al. Genetic improvement in agronomic traits of hard red winter wheat cultivars from 1919 to 1987 // *Crop Sci.* — 1988. — **28**. — P. 756–760.
54. 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.
55. Delgado E., Medrano H., Keys A.J., Parry M.A.J. Species variation in Rubisco specificity factor // *J. Exp. Bot.* — 1995. — **46**. — P. 1775–1777.
56. Demmig-Adams B., Adams III W.W. Harvesting sunlight safely // *Nature.* — 2000. — **403**. — P. 371–374.
57. Demmig-Adams B., Adams III W.W., Logan B.A. et al. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress // *Austr. J. Plant Physiol.* — 1995. — **22**. — P. 249–260.
58. Demmig-Adams B., Gilmore A.M., Adams W.W. In vivo function of carotenoids in higher plants // *FASEB J.* — 1996. — **10**. — P. 403–412.
59. Demmig B., Winter K., Kruger A. et al. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy // *Plant Physiol.* — 1987. — **84**, N 2. — P. 218–224.
60. 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? // *Global Change Biol.* — 2008. — **14**. — P. 556–564.
61. Dodd I.C., Whalley W.R., Ober E.S. et al. Genetic and management approaches to boost UK wheat yields by ameliorating water deficits // *J. Exp. Bot.* — 2011. — **62**. — P. 5241–5248.
62. Dyson M., Fang Q.X., Chen Y.H. et al. Effect of soil moisture on radiation utilization during late grown stages and water use efficiency of winter wheat // *Acta Agron. Sin.* — 2006. — **32**. — P. 861–866.
63. Ehleringer J.R., Sage R.F., Flanagan L.B., Pearcy R.W. Climate changes and the evolution of C₄ photosynthesis // *Trends Ecol. Evol.* — 1991. — **6**. — P. 95–99.
64. Evans J.R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Plant Physiol.* — 1983. — **72**. — P. 297–302.
65. Evans L.T. Crop evolution, adaptation and yield. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1993. — 500 p.
66. FAOSTAT. — FAO statistical databases. Food and Agriculture Organization of United Nations. — Rome, Italy. — 2007: [http // www.fao.org](http://www.fao.org).
67. FAOSTAT. — FAO statistical databases. Food and Agriculture Organization of United Nations. — Rome, Italy. — 2009: [http // www.fao.org](http://www.fao.org).
68. Fisher R.A., Rees D., Sayre K.D. et al. Wheat yield progress is associated with higher stomatal conductance, higher photosynthetic rate and cooler canopies // *Crop. Sci.* — 1998. — **38**. — P. 1467–1475.
69. Frank H.A., Cua A., Chyhvat V. et al. Photophysics of the carotenoids associated with xanthophyll cycle in photosynthesis // *Photosynth. Res.* — 2001. — **41**. — P. 387–395.
70. Gabrielsen E.K. Effects of different chlorophyll concentration on photosynthesis in foliage leaves // *Physiol. Plant.* — 1997. — **99**. — P. 197–209.

71. *Galmes J., Flexas J., Keys A.J. et al.* Rubisco specificity factor tends to be larger in plant species from drier habitats and in species with persistent leaves // *Plant Cell Environ.* — 2005. — **28**. — P. 571–579.
72. *Gifford R.M., Thorne J.H., Hitz W.D. et al.* Crop productivity and photoassimilate partitioning // *Science.* — 1984. — **225**. — P. 801–808.
73. *Gilmor A.M.* Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plants chloroplasts and leaves // *Physiol. Plant.* — 1997. — **99**. — P. 197–209.
74. *Glick R.E., Melis A.* Minimum photosynthetic unit size in system-I and system-II of barley chloroplasts // *BBA.* — 1988. — **934**. — P. 151–155.
75. *Govindjee R.* A role for a light-harvesting antenna complex of photosystem II in photoprotection // *Plant Cell.* — 2002. — **14**. — P. 1663–1668.
76. *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.
77. *Hawkesford M.J., Araus J.-L., Park R. et al.* Prospect of doubling global wheat yields // *Food Energy Security.* — 2013. — **2(1)**. — P. 34–48.
78. *Hay R.K.M.* Harvest index — a review of its use in plant breeding and crop physiology // *Ann. Appl. Biol.* — 1995. — **126**. — P. 197–216.
79. *Heber U., Bukhov N.G., Shuvalov V.A. et al.* Protection of photosynthetic apparatus against damage by excessive illumination in homoiohydric leaves and poikilohydric mosses and lichens // *J. Exp. Bot.* — 2001. — **52**, N 363. — P. 1999–2006.
80. *He Z.H., Xia X.C., Bonjean A.P.A.* Wheat improvement in China: Cereals in China. Eds.: Z.H. He, A.P.A. Bonjean. — CYMMIT, Mexico, 2010. — P. 51–68.
81. *Hibberd J.M., Covshoff S.* The regulation of gene expression required for C₄ photosynthesis // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2010. — **61**. — P. 181–207.
82. *Holt N.E., Fleming G.R., Niyogi K.K.* Toward an understudying of the mechanism of non-photochemical quenching in green plants // *Biochemistry.* — 2004. — **43**, N 26. — P. 8281–8289.
83. *Horton P.* Are grana necessary for regulation of light harvesting? // *Aust. J. Plant Physiol.* — 1999. — **26**. — P. 659–669.
84. *Horton P.* Prospects for crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: morphological and biochemical aspects of light capture // *J. Exp. Bot.* — 2000. — **51**. — P. 475–485.
85. *Horton P., Ruban A.V., Walters R.G.* Regulation of light harvesting in green plants // *Annu. Rev. Plant Physiol. Biol.* — 1996. — **47**. — P. 655–684.
86. *Horton P., Ruban A., Wentworth M.* Allosteric regulation of the light harvesting system of photosystem II // *Phil. Trans. Royal. Soc. Lond. B.* — 2000. — **355**. — P. 1361–1370.
87. *Hudspeth R.L., Grula J.W., Dai Z. et al.* Expression of maize phosphoenolpyruvate carboxylase in transgenic tobacco: effects on biochemistry and physiology // *Plant Physiol.* — 1992. — **98**. — P. 458–464.
88. *Jiang G.M., Sun J.Z., Lui H.Q. 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.
89. *Jiao D., Huang X., Li X. et al.* Photosynthetic characteristics and tolerance to photo-oxidation of transgenic rice expressing C₄ photosynthesis enzymes // *Photosynth. Res.* — 2002. — **72**, N 1. — P. 85–93.
90. *Jin E.S., Yokthongwattana K., Polle J.E.W. et al.* Role of the reversible xanthophyll cycle in the photosystem II damage and repair cycle in *Dunaliella salina* // *Plant Physiol.* — 2003. — **132**. — P. 352–364.
91. *Kettle J.* Climate change could be fatal to global crop yield [электронный ресурс] // (April 29, 2005): <http://www.edie.net>.
92. *Larcher W.* Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. — New York: Springer, 1995. — 355 p.
93. *Leakey A.B.D., Xu F., Gillespie K.M. et al.* Genomic basis for stimulated respiration by plants growing under elevated carbon dioxide? // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* — 2009. — **106**. — P. 3597–3602.
94. *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 // *Agr. Water Manage.* — 2008. — **95**. — P. 469–476.
95. *Long S.P., Ort D.R.* More than taking the heat: crops and global change // *Plant Biol.* — 2010. — **13**. — P. 241–248.
96. *Long S.P., Zhu X.G., Naidu S.L. et al.* Can improvement in photosynthesis increase crop yields? // *Plant Crop. Environ.* — 2006. — **29**, N 3. — P. 315–330.
97. *Makino A.* Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat // *Plant Physiol.* — 2011. — **155**. — P. 125–129.

98. Masuda T., Goldsmith P.D. World soybean production: Area harvested, yield, and long-term projections // Int. Food Agribus. Management Rev. — 2009. — **12**, N 4. — P. 143–162.
99. Matsuoka M., Furbank R.T., Fukayama H. et al. Molecular engineering of C₄ photosynthesis // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 2001. — **52**. — P. 297–314.
100. Matsuoka M., Kyojuka J., Shimamoto K., Kano-Murakami Yu. The promoters of two carboxylases in a C₄ plant (maize) direct cell-specific, light-regulated expression in a C₃ plant (rice) // Plant J. — 1994. — **6**, N 3. — P. 311–319.
101. 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.
102. Melis A. Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: Minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency // Plant Sci. — 2009. — **17**. — P. 272–280.
103. 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.
104. Miri R.H. Grain yield and morpho-physiological changes from 60 years of genetic improvement of wheat in Iran // Exp. Agr. — 2009. — **45**, N 2. — P. 149–163.
105. Miyao M. Molecular evolution and genetic engineering of C₄-enzymes // J. Exp. Bot. — 2003. — **54**. — P. 179–189.
106. Monteith J.L. Climate and efficiency of crop production in Britain // Phil. Trans. Royal. Soc. Lond. B. — 1977. — **281**. — P. 277–294.
107. Morgan J.A., LeCain D.R., McCraig T.N., Quick J.S. Carbon isotope discrimination and productivity in winter wheat // J. Agr. Crop Sci. — 1993. — **171**. — P. 289–297.
108. 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 // Global Change Biol. — 2005. — **11**. — P. 1856–1865.
109. Murchie E.H., Niyogi K.K. Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis // Plant Physiol. — 2011. — **155**, N 1. — P. 86–92.
110. Murchie E.H., Pinto M., Horton P. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research // New Phytol. — 2009. — **181**, N 1. — P. 532–552.
111. 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.
112. Muirinen 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.
113. Nishio J.N. Why are higher plants green? Evolution of the higher plant photosynthetic pigment complement // Plant Cell Environ. — 2000. — **23**, N 3. — P. 539–548.
114. Niyogi K.K. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1999. — **50**. — P. 333–359.
115. Parry M.A.J., Andralojc P.J., Scales C. et al. Rubisco activity and regulation as targets for crop improvement // J. Exp. Bot. — 2013. — **64**. — P. 717–730.
116. Parry M.A.J., Madgwick P.J., Carvalho J.F.C., Andralojc P.J. Prospects for increasing photosynthesis by overcoming the limitation of Rubisco // J. Agr. Sci. — 2007. — **145**, N 1. — P. 31–43.
117. Parry M.A.J., Reynolds M., Salvucci M.E. Raising yield potential in wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency // J. Exp. Bot. — 2011. — **62**, N 4. — P. 453–467.
118. Peng S.V., Tang Q., Zou Y. Current status and challenges of rice production in China // Plant Product. Sci. — 2009. — **12**. — P. 3–8.
119. Peterhansel C., Maurino V.G. Photorespiration redesigned // Plant Physiol. — 2011. — **155**, N 1. — P. 49–55.
120. 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.
121. Pleijel H., Eriksen A.B., Danielson H. et al. Differential ozone sensitivity in an old and a modern Swedish wheat cultivar — grain yield and quality, leaf chlorophyll and stomatal conductance // Environ. Exp. Bot. — 2006. — **56**. — P. 63–71.
122. Presidential Commission Calls for More Ag. Research. Funds. <http://www.wheatworld.org/news-events/2012/12/presidential-science-commission-calls-for-more-ag-research-funds/>
123. Price G.D., Badger M.R., Woodger F.J., Long B.M. Advances in understanding the cyanobacterial CO₂-concentration mechanism (CCM): functional components, C_i transporters, diversity, genetic regulation and prospects for engineering into plants // J. Exp. Bot. — 2008. — **59**. — P. 1441–1461.

124. Ray D.K., Ramankutty N., Mueller N.D. *et al.* Recent patterns of crop yield growth and stagnation // Nature Commun. — 2012. — 3, number article: 1293.
125. Reynolds M., Balota M., Delgado M.I.B. *et al.* Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions // Aust. J. Plant Physiol. — 1994. — 21. — P. 717–730.
126. Reynolds M., Bonnetti 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.
127. Reynolds M., Foulkes J., Furbank R.T. *et al.* Achieving yield gains in wheat // Plant Cell Environ. — 2012. — 35. — P. 1799–1823.
128. Reynolds M., Rajaram S., Sayre K.D. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand // Crop. Sci. — 1999. — 39. — P. 1611–1621.
129. Reynolds M., 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.
130. Richards R.A. Selectable trains to increase crop photosynthesis and yield of grain crops // Ibid. — 2000. — 51, N 90001. — P. 447–458.
131. Ruban A.V., Jonson M.P., Duffy C.D. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna // Biochim. Biophys. Acta. — 2012. — 1817, N 1. — P. 167–181.
132. Ruban C., Shao H., da Silva J.A.T. A critical review on the improvement of photosynthetic carbon assimilation in C₃ plants using genetic engineering // Crit. Rev. Biotechnol. — 2012. — 32. — P. 1–21.
133. Sadras V.O., Lawson C. Genetic gain in yield and associated changes in phenotype, trait plasticity and competitive ability of South Australian wheat varieties released between 1958 and 2007 // Crop. Pasture Sci. — 2011. — 62. — P. 533–549.
134. Shearman V.J., Sylvester-Bradley R., Scott R.K. *et al.* Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK // Crop. Sci. — 2005. — 45. — P. 175–185.
135. Shewry P.R. Wheat // J. Exp. Bot. — 2009. — 60, N 6. — P. 1537–1553.
136. Sinclair T.R. Historical changes in harvest index and crop nitrogen accumulations // Crop. Sci. — 1998. — 38. — P. 638–643.
137. Sinclair T.R., Muchow R.C. Radiation-use efficiency // Adv. Agr. — 1999. — 65. — P. 215–265.
138. Smil V. Feeding the world: a challenge for the 21-st century // Cambridge: MIT Press, 2000. — 392 p.
139. 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.
140. Stuhfauth T., Steuer B., Fock H. Chlorophylls and carotenoids under water stress and their relation to primary metabolism // EMBO J. — 2005. — 24. — P. 919–928.
141. Sudhir P., Muthy S.D.S. Effect of salt stress on basic process of photosynthesis // Photosynthetica. — 2004. — 42, N 4. — P. 481–486.
142. Sui N., Li M., Meng Q.-W. *et al.* Photosynthetic characteristics of a super high yield cultivar of winter wheat during late grown period // Agricult. Sci. in China. — 2010. — 9, N 3. — P. 346–354.
143. Tardy F., Havaux M. Thylakoid membrane fluidity and thermostability during the operation of the xanthophyll cycle in higher-plant chloroplasts // BBA. — 1997. — 1330. — P. 179–193.
144. 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. — 106, N 19. — P. 7246–7251.
145. Von Caemmerer S. Biochemical models of leaf photosynthesis. — Canberra: CSIRO Publish., 2000. — 195 p.
146. Wang F., Wang G., Li X. *et al.* Heredity, physiology and mapping of a chlorophyll content gene of rice (*Oryza sativa* L.) // J. Plant Physiol. — 2008. — 165. — P. 3244–3330.
147. Wang Z., Fu J., He M. *et al.* PS II photochemistry and xanthophylls cycle in two super-high-yield rice hybrids Liagyoupeijiu and Huaan 3 during photoinhibition and subsequent restoration // Acta Bot. Sinica. — 2002. — 44. — P. 1297–1302.
148. Wentworth M., Ruban A.V., Horton P. Thermodynamic investigation into the mechanism of the functional significance of the chlorophyll fluorescence quenching in isolated photosystem II light-harvesting complexes // J. Biol. Chem. — 2003. — 278, N 24. — P. 21845–21850.
149. www.un.org/ru/development/surveys/docs.population2011.pdf
150. Xue G.P., McIntyre C.L., Jenkins C.L.D. Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat // J. Plant Physiol. — 2002. — 159, N 8. — P. 441–454.

151. Xu Z.Z., Yu Z.W., Wang D. Nitrogen accumulation and translocation for winter wheat under different irrigation regimes // J. Agr. Crop Sci. — 2005. — **191**, N 6. — P. 439–449.
152. Zheng Y., Mai B., Wu R. et al. Acclimation of winter wheat (*Triticum aestivum*, cv. Yangmai 13) to low levels of solar irradiance // Photosynthetica. — 2011. — **49**, N 3. — P. 426–434.
153. 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.
154. Zhu X.-G., Portis A.R.Jr., Long S.P. Would transformation of C-3 crop plants with foreign Rubisco increase productivity? A computational analysis extrapolating from kinetic properties to canopy photosynthesis // Plant Cell Environ. — 2004. — **27**, N 1. — P. 155–165.

Получено 04.04.2014

ЕФЕКТИВНІСТЬ ФОТОСИНТЕЗУ І ПЕРСПЕКТИВИ ПІДВИЩЕННЯ
ПРОДУКТИВНОСТІ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

В.В. Моргун, Г.О. Прядкіна

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

В огляді розглянуто питання підвищення продуктивності пшениці в аспекті поліпшення характеристик фотосинтетичного апарату. Обговорено сучасний стан досліджень, перспективи та стратегії, спрямовані на подальше підвищення врожайності цієї важливої культури у зв'язку з оптимізацією фізіологічних процесів. На підставі літературних даних і результатів власних експериментів проаналізовано закономірності формування агроценозів з підвищеною фотосинтетичною продуктивністю, виділено фізіологічні ознаки, пов'язані з високою продуктивністю. Порівняльна оцінка параметрів фотосинтетичного апарату сучасних високоінтенсивних сортів озимої пшениці селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України та значно поширеного в 1970-х роках відомого сорту Миронівська 808 дала змогу визначити тісно пов'язаний з урожайністю цієї культури показник — хлорофільний фотосинтетичний потенціал листків за період цвітіння—молочно-воскова стиглість.

PHOTOSYNTHETIC EFFICIENCY AND PERSPECTIVES OF WINTER WHEAT
PRODUCTIVITY INCREASING

V.V. Morgun, G.A. Pryadkina

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

The review covers the issues of improving the productivity of wheat in terms of improving the characteristics of the photosynthetic apparatus. The current status of research, perspectives and modern strategies to further increase the yield of this important crop due to optimization of physiological processes are discussed. Based on the literature data and our own experiments patterns of canopies formation with high photosynthetic efficiency are analyzed and the physiological traits associated with high productivity are highlighted. Comparative evaluation of the photosynthetic apparatus parameters of modern high-intensity winter wheat varieties breeding in Institute of Plant Physiology and Genetics and widespread in the 1970s known variety Mironovskaya 808 allowed to define closely related to yield of this crop index — the value of leaves chlorophyll photosynthetic potential over period flowering — milky-wax ripeness.

Key words: *Triticum aestivum* L., yield, productivity and efficiency of photosynthesis, chlorophyll, radiation use efficiency.