

Пигменты, эффективность фотосинтеза и продуктивность пшеницы

Г. А. Прядкина

Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, ул. Васильковская, 31/17, г. Киев, 03022, Украина, e-mail: galpryadk@gmail.com

Цель. Проанализировать показатели пигментного аппарата и фотосинтетической эффективности пшеницы в связи с перспективами повышения урожайности. **Методы.** Полевой, мелкоделяночный, морфометрический, спектрофотометрический, высокоэффективная жидкостная хроматография, статистический. **Результаты.** Представлены результаты сравнительных исследований показателей фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации (хлоропласт, лист, посев) двух сортов озимой пшеницы, с более чем 40-летней разницей в сроках создания. В разных условиях выращивания показано, что сорт современной селекции 'Фаворитка' отличался как более высоким содержанием основного фотосинтетического пигмента – хлорофилла, так и его валовым количеством в листьях, а также удельной массой листьев и более длительным функционированием фотосинтетического аппарата посева на поздних этапах вегетации, чем сорт более ранней селекции 'Мироновская 808'. На основании изменений показателя дезоксидации ксантофиллов в виолаксантиновом цикле на смену условий освещения установлено большую эффективность работы фотосинтетического аппарата сорта 'Фаворитка'. Все эти отличия, в конечном итоге, способствовали более эффективному использованию поглощенной световой энергии на образование биомассы у этого сорта. На основании анализа собственных данных и литературных источников показано, что повышение эффективности фотосинтеза является перспективной стратегией увеличения продуктивности растений. **Выводы.** Установлено, что рост урожайности современного сорта озимой пшеницы 'Фаворитка', по сравнению с сортом селекции 60-х годов 'Мироновская 808', сопровождался увеличением содержания и валового количества хлорофилла, а также удлинением периода функционирования фотосинтетического аппарата посева в репродуктивный период. Кроме того, современный сорт отличался повышением фотосинтетической продуктивности, обусловленным более эффективным использованием поглощенной световой энергии.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., продуктивность, хлорофилл, ксантофиллы, эффективность использования радиации, эффективность работы фотосинтетического аппарата.

Введение

Среди основных глобальных проблем особое место занимает продовольственная [1–4]. Ее обострение в современных условиях, обусловленное целым рядом социально-экономических факторов, свидетельствует о необходимости повышения урожайности культурных растений для увеличения производства продовольствия.

Известно, что существенное влияние на урожай оказывают сортовые особенности растений и технологии их выращивания [5, 6]. Основой урожайности растений является

фотосинтез – уникальный биологический процесс, в котором происходит преобразование световой энергии в химическую [7]. В тоже время, именно отсутствие значительных изменений фотосинтетических параметров в повышении урожайности, отмеченном за последние полвека, позволяет предположить, что именно изменение фотосинтеза остается перспективной стратегией повышения урожайности [7, 8]. А ключом к увеличению генетического потенциала зерновой продуктивности считают повышение эффективности фотосинтеза [9–14]. В частности, теоретические расчеты показывают, что оптимизация работы фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации может увеличить зерновую продуктивность на 10–60% [12, 15].

Halina Priadkina
<http://orcid.org/0000-0002-4548-1747>

Цель исследований – анализ показателей пигментного аппарата и фотосинтетической эффективности пшеницы в связи с перспективами повышения урожайности.

Материалы и методы исследований

Объектом исследований служили контрастные по зерновой продуктивности сорта озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): современный высокоурожайный сорт ‘Фаворитка’ и менее урожайный сорт селекции 60-х годов XX в. ‘Мироновская 808’.

Исследования проведены в мелкоделяночных и полевых экспериментах. Первые из них выполняли на территории Института физиологии растений и генетики (ИФРГ) НАН Украины (г. Киев), вторые – на участках сортоиспытаний отдела генетического улучшения растений Института (пгт Глеваха, Киевская обл.). Учетная площадь участков в разные годы, соответственно, составляла 1,6–3 и 10–20 м², в 3–4-х повторностях. Почвы в полевых экспериментах – светло-серые, оподзоленные легкосуглинистые, в мелкоделяночных – светло-серые, супесчаные. Варианты внесения минеральных удобрений (по действующему веществу): в мелкоделяночных опытах – N₂₅P₂₅K₂₅, N₂₆P₂₆K₂₆, N₁₁₀P₁₀₀K₁₀₀ и N₁₂₀P₁₁₀K₁₁₀, в полевых – N₉₀P₆₀K₆₀ и N₁₄₅P₉₀K₉₀. Агротехника – общепринятая для посевов озимой пшеницы в лесостепной агроклиматической зоне. Норма высева семян составляла 5,5–6 млн зерен/га.

Среднюю пробу формировали из 20 отобранных подряд побегов (главных и боковых) – по 5 шт. в каждой из 4-х повторностей. Показатели структуры урожая в фазу полной спелости зерна определяли на всех побегах, отобранных из рядков метровой длины в 4-разовой повторности. Фенологические наблюдения за фазами развития растений проводили согласно Ф. М. Куперман [16].

Удельную массу листьев (УМЛ) оценивали по отношению массы их сухого вещества к площади [17]. Содержание хлорофилла в листьях определяли по методике А. Р. Wellburn [18] – экстракцией пигментов диметилсульфоксидом с последующим определением коэффициентов поглощения полученных растворов на спектрофотометре СФ-26 (ЛОМО, Ленинград). Величины хлорофилльных индексов (Хл И) рассчитывали, как произведение содержания хлорофилла в средней пробе листьев на их массу и количество побегов на единице площади почвы [19].

Для экстрагирования ксантофиллов виолаксантинного цикла (ВЦ) высечки из флаг-листа фиксировали в жидком азоте и

до проведения анализа сохраняли при температуре -18 °С. Разделение пигментов проводили с помощью жидкостного хроматографа, укомплектованного насосом высокого давления НРР 4001 (Laboratorni Pistroje, Чехия) смесью ацетонитрила, метанола и дистиллированной воды в соотношении 70 : 9,6 : 3 на колонке 3×150 мм, наполненной Separon TM SG XC18 (Lachema, Чехия) с размером частичек 5 мкм, при длине волны 436 нм по модифицированной [20] методике Н. К. Choudhury с соавторами [21]. Величину дезоксидации (ДЭ) пигментов ВЦ рассчитывали, как отношение части дезоксидированных ксантофиллов к их общему пулу [22]: $ДЭ = (Z + 0,5 A)/(V+A+Z)$, где V, A, Z – содержание виолаксантина, антраксантина и зеаксантина соответственно.

Интенсивность солнечного освещения на уровне флагового листа измеряли радиометром LI-250 (Lincoln, Nebraska, USA, 1996).

Статистическая обработка полученных данных проведена с помощью программ Microsoft Excel, дисперсионный анализ выполнен по Б. А. Доспехову [23].

Результаты исследований

Многочисленные литературные данные указывают на большую, по сравнению с ранее выведенными сортами, зерновую продуктивность сортов пшеницы современной селекции [24–28]. Наличие такой разницы дает возможность методом сравнительного анализа установить показатели, связанные с продуктивностью. С целью выявления признаков, связанных с формированием высокой урожайности озимой пшеницы, был проведен сравнительный анализ фотосинтетических и пигментных показателей двух сортов озимой пшеницы со значительной разницей во времени селекции. Одним из них был широко распространенный ранее сорт ‘Мироновская 808’, выведенный в Мироновском институте селекции и семеноводства пшеницы и районированный в 60-х гг. XX в., вторым – современный сорт ‘Фаворитка’ селекции Института физиологии растений и генетики НАН Украины и Мироновского института пшеницы имени В. Н. Ремесло НААН Украины, внесенный в реестр сортов в 2005 г. Исследования проведены в полевых и мелкоделяночных опытах на разных уровнях минерального питания.

Современный сорт в разных условиях выращивания на 49–90% превышал сорт более ранней селекции по урожайности (табл. 1).

Таблица 1

Зерновая продуктивность двух сортов озимой пшеницы, отличающихся сроком селекции, в разных условиях минерального питания [Полевые эксперименты – пгт Глеваха, Киевская обл. (2006–2008 гг.), мелкоделяночные эксперименты – территория ИФРГ, г. Киев (2011–2012 гг.)]

Вариант	Сорт		% от сорта Фаворитка
	Фаворитка	Мироновская 808	
Зерновая продуктивность в мелкоделяночных экспериментах, г/м ²			
N ₂₆ P ₂₆ K ₂₆	374±22a	335±6b	90
N ₁₁₀ P ₁₀₀ K ₁₀₀	869±31a	451±36b	52
N ₁₂₀ P ₁₁₀ K ₁₁₀	1020±20a	680±34b	67
Урожай в полевых опытах, т/га			
N ₉₀ P ₆₀ K ₆₀	8,24±0,72a	4,04±0,20b	49
N ₁₄₅ P ₉₀ K ₉₀ *	12,45±0,93a	8,55±0,19b	69
N ₁₄₅ P ₉₀ K ₉₀ **	10,41±0,55a	6,05±0,11b	58

Примечание. Разными буквами обозначены достоверные различия между сортами при $p \leq 0,05$.

*, ** – соответственно, в годы с благоприятными для роста и развития пшеницы условиями и с повышенной во время летней вегетации температурой воздуха.

Содержание хлорофилла как во флаговом листе, так и в средней пробе всех листьев главного побега растений сорта 'Мироновская 808' в репродуктивный период развития в разных погодных условиях и при контрастных уровнях минерального питания также было ниже, чем у сорта 'Фаворитка' [29, 30]. При этом разница между ними увеличивалась на поздних этапах онтогенеза. В частности, в год с благоприятными для роста и развития пшеницы условиями, при выращивании на фоне N₁₄₅P₉₀K₉₀ содержание хлорофилла в листьях сорта 'Мироновская 808' в фазе выхода в трубку составляло 88% его значений у сорта 'Фаворитка', а в фазе молочно-восковой спелости снижалось до 64% (табл. 2).

Хотя хлорофилл как основной составной компонент растительных фотосистем может оказывать влияние на их урожайность, отмечают, что его содержание в листьях высокопродуктивных сортов пшеницы может быть как высоким, так и невысоким [10, 31, 32]. Так, в ряде исследований обнаружено, что высокое содержание этого пигмента в листьях позитивно влияло на урожайность злаков. В частности, показано, что повышенная концентрация хлорофилла во флаговом и двух ниже расположенных листьях высокоурожайного сорта озимой пшеницы сыграла основную роль в его высокой продуктивности [33]. Урожайность современных сортов риса с высоким содержанием хлорофилла также была выше [34]. В тоже время, мутант твер-

Таблица 2

Содержание хлорофилла в листьях главного побега растений двух сортов озимой пшеницы в отдельные фазы вегетации в год с благоприятными для ее роста и развития условиями (Киевская обл., пгт Глеваха, 2008 г.)

Фаза вегетации	Содержание хлорофилла		
	мг/дм ²		% от сорта 'Фаворитка'
	'Фаворитка'	'Мироновская 808'	
Выход в трубку	3,74±0,10a	3,29±0,08b	88
Колошение	3,90±0,22a	3,17±0,04b	81
Цветение	4,07±0,22a	3,07±0,03b	77
Молочная спелость	3,51±0,26a	2,65±0,05b	76
Молочно-восковая спелость	3,02±0,29a	1,92±0,06b	64

Примечание. Здесь и в таблицах 3, 4 разными буквами обозначены достоверные различия между сортами при $p \leq 0,05$.

дой пшеницы с низким содержанием этого пигмента не отличался от исходного сорта по урожайности [35]. Оценка влияния содержания хлорофилла во флаговых листьях 30 яровых генотипов на их урожайность в отдельные фазы репродуктивного периода также показала отсутствие существенной зависимости между ними в разных режимах влагообеспечения [36]. По данным J. Gu с соавторами [10], невысокая концентрация этого пигмента оказала положительное влияние на фотосинтетические показатели риса, но отрицательное на зерновую продуктивность: у генотипа с бледно-зелеными листьями эффективность фотосистемы II была выше, чем у нормально пигментированного контроля, но урожайность – ниже.

Очевидно, такая неоднозначность данных о взаимосвязи содержания хлорофилла в листьях пшеницы и ее урожайности может свидетельствовать о разных механизмах влияния пигментов на конечную продуктивность. Так, невысокое содержание хлорофилла и связанное с ним снижение размера светособирающих антенн может способствовать более эффективной работе фотосинтетического аппарата, поскольку уменьшение количества поглощенного листом света способствует предупреждению разрушения фотосинтетического аппарата избытком поглощенной энергии [37–39]. В тоже время, растения с более высоким уровнем хлорофилла поглощают больше энергии и, вследствие этого, имеют более высокую интенсивность фотосинтеза, что связывают с продуцированием большей биомассы [32, 40–42]. Все это свидетельствует о необходимости дальнейшего исследования генетических вариаций пиг-

ментов как одного из ресурсов для улучшения сельскохозяйственных культур.

Среди определяющих факторов высокой зерновой продуктивности пшеницы выделяют хлорофилльный фотосинтетический потенциал (ХлФП) посева за весь период вегетации или его часть, который характеризует суммарное количество хлорофилла в листьях или целых растениях на единичной площади посева, соответственно за вегетацию или определенный ее период. Тесную положительную связь между ХлФП в течение репродуктивного периода и урожаем пшеницы отмечают многие исследователи [43–45]. Высокая степень такой корреляции обусловлена тем, что этот показатель учитывает динамику формирования биомассы и эффективность поглощения фотосинтетически активной радиации посевами в процессе вегетации.

Сравнение хлорофилльных индексов (ХлИ) листьев, характеризующих количество хлорофилла в листьях растений, произрастающих на единице площади почвы, в отдельные фазы развития как в экспериментах с контрастным уровнем минерального питания, так и различным температурным режимом периода летней вегетации, показало, что они были существенно выше у сорта ‘Фаворитка’, чем у сорта ‘Мионовская 808’ (табл. 3). Значительная разница (в 1,4–2,8 раза) между ними свидетельствует о сохранении активного функционирования фотосинтетического аппарата и, вследствие этого, увеличении количества поглощенной ими ФАР у более урожайного сорта ‘Фаворитка’ в период налива зерна.

Считается, что растения с более высокой удельной массой листьев (УМЛ) отличаются большей интенсивностью фотосинтеза и/или относительной скоростью роста [46]. Этот важный физиологический признак, характеризующий массу сухого вещества единичной

площади листа, связан со стратегиями получения и использования ресурсов [47, 48]. Несмотря на то, что УМЛ достаточно вариативный показатель, исследованию его изменений уделяют большое значение, поскольку с ним связаны адаптивные реакции растений, особенно к условиям освещения. Оптимальные значения этого показателя имеют широкие границы и зависят от культуры, светового режима агроценозов, этапа онтогенеза, уровня минерального питания [49]. В наших экспериментах на низком фоне минерального питания ($N_{26}P_{26}K_{26}$) удельная масса листьев в отдельные фазы репродуктивного периода у обоих сортов была примерно одинаковой: 40–46 г/м² (табл. 4).

На высоком уровне питания ($N_{120}P_{110}K_{110}$) удельная масса листьев сорта ‘Мионовская 808’ варьировала примерно в таком же интервале значений, что и на низком фоне – от 41 до 44 г/м². У сорта ‘Фаворитка’ ее величина в таких условиях питания была выше: в фазе цветения она составляла 52 г/м², а после нее – 67 г/м². Вероятной причиной такого повышения может быть большая интенсивность фотосинтеза у этого сорта, в результате чего растение обеспечено достаточным количеством ассимилятов и на утолщение листовой пластинки, и на налив зерна. В пользу такого предположения косвенно свидетельствуют более высокая интенсивность фотосинтеза флаговых листьев у сорта ‘Фаворитка’, чем у ‘Мионовской 808’, в вегетационных опытах [50].

Кроме этого, у сорта ‘Фаворитка’ выявлено и более эффективное использование солнечной радиации на высоком уровне питания (рис. 1). Эффективность использования радиации этого сорта была выше, чем у ‘Мионовской 808’ на 69% в период от цветения до молочной спелости зерна и на 107% – от молочной до молочно-восковой.

Таблица 3

Хлорофилльный индекс листьев, г хлорофилла/м², посевов двух сортов озимой пшеницы, отличающихся сроком селекции, в отдельные фазы вегетации в разных условиях выращивания
(Эксперименты с разным фоном минерального питания – территория ИФРГ, г. Киев, 2012 г.; с разным температурным режимом – Киевская обл., пгт Глеваха, 2008, 2010 гг.)

Вариант	Сорт	Хлорофилльный индекс, г хл./м ² , в фазе		
		цветения	молочной спелости	молочно-восковой спелости
Минеральное питание				
$N_{25}P_{25}K_{25}$	Фаворитка	0,62±0,04a	0,38±0,02a	0,27±0,02a
	Мионовская 808	0,47±0,03b	0,26±0,01b	0,13±0,01b
$N_{110}P_{100}K_{100}$	Фаворитка	1,63±0,13a	1,21±0,09a	0,92±0,08a
	Мионовская 808	1,23±0,08b	0,89±0,07b	0,35±0,06b
Температурный режим периода «выход в трубку–молочная спелость»				
Близкий к оптимальному	Фаворитка	1,81±0,13a	1,48±0,08a	1,26±0,10a
	Мионовская 808	1,25±0,11b	0,90±0,07b	0,67±0,06b
Повышенный	Фаворитка	1,38±0,20a	1,27±0,03a	1,11±0,21a
	Мионовская 808	0,82±0,24b	0,71±0,17b	0,40±0,26b

Таблица 4

Удельная масса листьев, г/м², сортов озимой пшеницы, отличающихся сроком селекции, в зависимости от уровня минерального питания (г. Киев, 2011 г.)

Вариант	Сорт	Фаза		
		цветения	молочной спелости	молочно-восковой спелости
N ₂₆ P ₂₆ K ₂₆	Мироновская 808	42±1a	44±1a	40±3a
	Фаворитка	43±1a	47±4a	46±7a
N ₁₂₀ P ₁₁₀ K ₁₁₀	Мироновская 808	41±1a	42±3a	44±8b
	Фаворитка	52±1b	67±1b	67±1b
		относительно сорта Фаворитка, %		
N ₂₆ P ₂₆ K ₂₆	Мироновская 808	98	94	87
N ₁₂₀ P ₁₁₀ K ₁₁₀		79	63	66

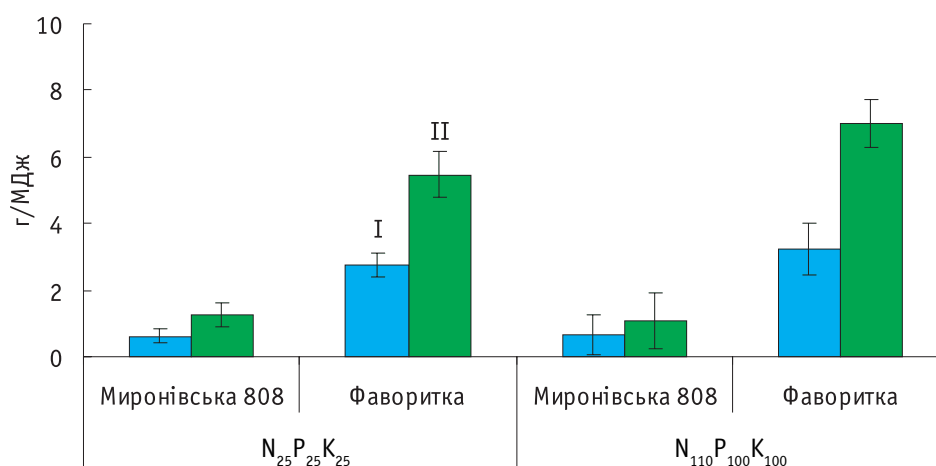


Рис. 1. Эффективность использования солнечной радиации (г/МДж) сортами озимой пшеницы 'Фаворитка' и 'Мироновская 808' за периоды цветение–молочная спелость (I) и молочная–молочно-восковая спелость (II) на разных уровнях минерального питания

Таким образом, современный сорт отличался продуцированием большего количества сухого вещества единицей площади листьев в сутки, чем сорт более ранней селекции. При этом эффективность использования радиации фотосинтетическим аппаратом сорта 'Фаворитка', по сравнению с 'Мироновской 808', могла быть обусловлена различными причинами. Это может быть связано с различным габитусом этих сортов – низкорослостью первого и высокорослостью второго. Так, по данным анализа распределения меченых продуктов фотосинтеза показано, что низкорослые генотипы озимой пшеницы эффективнее, чем высокорослые использовали синтезированные в фазе молочной спелости метаболиты на налив зерна [51, 52].

Возможно также, что различия в эффективности преобразования поглощенной световой энергии в биомассу могли быть обусловлены изменениями организации первичных фотосинтетических процессов. Несмотря на то, что свет обеспечивает растения энергией, сами эти процессы могут быть уязвимы для реакционноспособных форм кис-

лорода, вызванных избытком света [53, 54]. Хотя механизмы процессов, задействованных в тепловой диссипации избытка поглощенной энергии, еще обсуждаются, известно, что в процессе нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла происходят конформационные изменения в тилакоидных мембранах хлоропластов, связанные с изменением люменального pH, наличием субъединицы ФС II S (белка PsbS) и светозависимых превращений пигментов в виолаксантиновом цикле (ВЦ) [11, 55–60]. В частности, в ответ на увеличение освещенности с участием ферментов виолаксантиндеэпоксидазы и зеаксантинэпоксидазы происходит снижение содержания виолаксантина и рост зеаксантина. При уменьшении интенсивности солнечной радиации наблюдается обратная реакция цикла – эпоксилирования зеаксантина до виолаксантина.

Очевидно, что важным для функционального состояния фотосистем является не только быстрая реакция на увеличение освещенности, но и обратный переход при снижении интенсивности солнечной радиации.

Обусловлено это тем, что фотосинтетический аппарат в полевых условиях работает в условиях значительных колебаний факторов внешней среды. Интенсивность потока солнечной радиации на отдельный листок в полевых условиях может значительно варьировать даже в пределах короткого промежутка времени в результате дневного хода солнца, изменений облачности и ветра. При оптимальных для роста и развития растений условиях поддерживается определенное соотношение между скоростью транспорта электронов и величиной диссипации избытка энергии в виде тепла, но при увеличении светового потока или задержке утилизации энергии скорость их транспорта уменьшается, а тепловая диссипация, наоборот, возрастает. Это приводит к сокращению доли солнечной энергии, используемой в фотосинтетических процессах [11, 53, 60–62]. Поскольку фотоингибирование и восстановление после него связаны со значительными потерями эффективности фотосинтеза, это может снижать урожайность культур [10]. И, возможно, те растения, которые смогут быстрее адаптироваться к таким изменениям, могут быть и более продуктивными. В пользу такого предположения, в частности, свидетельствуют данные об увеличении биомассы у двух высокоурожайных гибридов риса, которые характеризовались большей, чем у традиционного сорта, скоростью превращения пигментов не только в прямой реакции виолаксантинового цикла, но и в обратной [63], а также обнаруженная разница в кинетике показателя дезоксидации (ДЭ) мутантов *Arabidopsis* с разным размером пула пигментов цикла [64].

В тоже время, данные о реализации возможности интенсификации ассимиляционной деятельности у современных сортов

культурных растений до недавнего времени были малочисленными. Для изучения особенностей функционирования первичных звеньев фотосинтетического процесса сортов озимой пшеницы, отличающихся сроком селекции, были исследованы изменения показателя дезоксидации цикла в фазе молочной спелости в обратной реакции виолаксантинового цикла в мелкоделяночных опытах в условиях естественного освещения [65, 66]. Через 15 минут после искусственного снижения (путем затенения растений несколькими слоями бумаги) интенсивности освещения в 10 раз (с 1700 до 170 мкЭ/м²·с) у сорта ‘Фаворитка’ показатель ДЭ ксантофиллов ВЦ достоверно уменьшился (на 20% по сравнению с его значением в условиях яркого освещения), а у сорта ‘Мироновская 808’ наблюдалось только тенденция к его уменьшению (табл. 5). Аналогичные данные были получены при снижении интенсивности освещения в 3 раза (с 1000 до 300 мкЭ/м²·с), но в условиях значительного превышения среднесуточной температуры воздуха по сравнению со средней многолетней (на 7,8 °С): через 15 минут после уменьшения уровня освещения показатель ДЭ во флаговых листьях растений сорта ‘Фаворитка’ как в варианте с высоким уровнем минерального питания, так и с низким снижался в 1,6 раза, по сравнению с его значениями при ярком освещении. У сорта ‘Мироновская 808’ эти изменения были меньшими – в 1,3–1,4 раза (табл. 5).

Более быстрая реакция пигментного аппарата на изменение условий освещения в листьях первого сорта может свидетельствовать об эффективной регуляции переключения потоков поглощенной энергии между фотохимическим и нефотохимическим путями ее использования.

Таблица 5

Величина дезоксидации пула пигментов виолаксантинового цикла во флаговых листьях двух сортов озимой пшеницы в фазе молочной спелости при разной интенсивности освещения
(г. Киев, 2011, 2012 гг.)

Вариант	Сорт	Дезоксидация пула при освещенности, мкЭ/м ² ·с		Соотношение ДЭ при изменении условий освещения
		1700	170	
N ₁₂₀ P ₁₁₀ K ₁₁₀	Фаворитка	0,34±0,03а	0,27±0,02b	1,3
	Мироновская 808	0,33±0,02а	0,30±0,02а	1,1
		1000	300	
N ₂₆ P ₂₆ K ₂₆	Фаворитка	0,39±0,05а	0,25±0,07b	1,6
	Мироновская 808	0,57±0,06а	0,45±0,06а	1,3
N ₁₁₀ P ₁₀₀ K ₁₀₀	Фаворитка	0,25±0,03а	0,16±0,01b	1,6
	Мироновская 808	0,38±0,02а	0,28±0,02b	1,4

Примечание. Разными буквами обозначены достоверные различия между величинами одного сорта в разных условиях освещения при p≤0,05.

Подтверждение гипотезы о том, что эффективность такой регуляции влияет на биологическую продуктивность, недавно было получено на растениях табака. Впервые как в тепличных, так и в полевых условиях показано, что у гомозиготного потомства T2 трансформированных линий *Nicotiana tabacum* за счет увеличения экспрессии генов виолаксантиндеэпоксидазы (10-кратного), зеаксантиндеэпоксидазы (в шесть раз) и белка PsbS (втрое) увеличивались масса листьев, стеблей и корней. В результате, общая сухая масса целого растения была больше, чем у дикого типа, на 14–20% [67, 68]. Кроме того, у этих линий отмечен рост площади листьев и высоты растений относительно дикого типа. Следовательно, биологическая продуктивность генемодифицированных растений табака была существенно увеличена за счет повышения экспрессии трех разных генов, которые изменяли эффективность использования света в процессе фотосинтеза.

Таким образом, как собственные, так и литературные данные подтверждают, что перспективной стратегией увеличения продуктивности растений является повышение эффективности фотосинтеза.

Выводы

Сравнительный анализ литературных данных и результатов собственных исследований показателей фотосинтетического аппарата сортов озимой пшеницы, отличающихся сроком селекции, свидетельствует о том, что рост урожайности сортов новой селекции сопровождается улучшением характеристик фотосинтетического аппарата. Особую актуальность ныне приобретают исследования механизмов реализации интенсификации фотосинтеза, повышение эффективности которого считают частью новой зеленой революции.

Установлено, что увеличение урожайности современного сорта озимой пшеницы ‘Фаворитка’, по сравнению с сортом селекции 60-х годов ‘Мироновская 808’, сопровождалось повышением как содержания, так и количества хлорофилла в листьях, а также удлинением периода функционирования фотосинтетического аппарата посева в репродуктивный период. Кроме того, у этих сортов выявлены отличия в эффективности регуляции потоков поглощенной энергии в фотосинтетических процессах: соотношение дезоксидации пула пигментов виолаксантинового цикла в ответ на изменение интенсивности освещения у сорта ‘Фаворитка’ было выше,

чем у сорта ‘Мироновская 808’. Это свидетельствует о повышении фотосинтетической продуктивности современного сорта, обусловленном более эффективным использованием поглощенной световой энергии.

Использованная литература

1. Brown L. R. World of the edge: How to prevent environmental and economic collapse. New York, NY : W. W. Norton & Co, 2011. 256 p.
2. Ковалев Е. Глобальная продовольственная проблема. *Мировая экономика и международные отношения*. 2004. № 10. С. 26–34.
3. Рост народонаселения. Продовольственная и энергетическая проблемы. URL: <http://ecology-education.ru/index.php?action=full&id=197>.
4. Adams S. Climate Changes: The Critical Topic Presidential debates are living out. URL: <http://www.wri.org/blog/2016/03/climate-change-critical-topic-presidential-debates-are-leaving-out>.
5. Моргун В. В. Генетичне поліпшення рослин – основа сучасного агропробудництва. *Вісн. НАН України*. 2015. № 10. С. 3–8.
6. Calderini D. F., Slafer G. A. Has yield stability changed with genetic improvement of wheat yield? *Euphytica*. 1999. Vol. 107, Iss. 1. P. 51–59. doi: 10.1023/A:1003579715714
7. Zhu X.-G., Long S. P., Ort D. R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annu. Rev. Plant. Biol.* 2010. Vol. 61. P. 235–261. doi: 10.1146/annurev-arplant-042809-112206
8. Ort D. R., Merchant S. S., Alric J. et al. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2015. Vol. 112, Iss. 28. P. 8529–8536. doi: 10.1073/pnas.1424031112
9. Furbank R. T., Quick W. P., Sirault X. R. R. Improving photosynthesis and yield potential in cereal crops by targeted genetic manipulation: prospects, progress and challenges. *Field. Crop Res.* 2015. Vol. 182. P. 19–29. doi: 10.1016/j.fcr.2015.04.009
10. Gu J., Yin X., Stomph T. J., Struik P. C. Can exploiting natural genetic variation in leaf photosynthesis contribute to increasing rice productivity? A simulation analysis. *Plant Cell Environ.* 2014. Vol. 37, Iss. 1. P. 22–34. doi: 10.1111/pce.12173
11. Horton P. Prospects for crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: morphological and biochemical aspects of light capture. *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51. P. 475–485. doi: 10.1093/jexbot/51.suppl_1.475
12. Long S. P., Marshall-Colon A., Zhu X.-G. Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential. *Cell*. 2015. Vol. 161, Iss. 1. P. 56–66. doi: 10.1016/j.cell.2015.03.019
13. Parry M. A. J., Reynolds M., Salvucci M. E. Raising yield potential in wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. *J. Exp. Bot.* 2011. Vol. 62, No. 2. P. 453–467. doi: 10.1093/jxb/erq304
14. Yin X., Struik P. C. Constraints to the potential efficiency of converting solar radiation into phytoenergy in annual crops: from leaf biochemistry to canopy physiology and crop ecology. *J. Exp. Bot.* 2015. Vol. 66, No. 2. P. 6535–6549. doi: 10.1093/jxb/erv371
15. Parry M. A. J., Hawkesford M. J. An integrated approach to crop genetic improvement. *J. Integr. Plant Biol.* 2012. Vol. 54, Iss. 4. P. 250–259. doi: 10.1111/j.1744-7909.2012.01109.x
16. Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений. 3-е изд., перераб. и доп. Москва : Высшая шк., 1977. 288 с.
17. Плохинский Н. А. Биометрия. 2-е изд. Москва : Изд-во МГУ, 1970. 367 с.

18. Wellburn A. P. The spectral determination of chlorophyll *a* and *b*, as well as carotenoids using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant. Physiol.* 1994. Vol. 144, Iss. 3. P. 307–313. doi: 10.1016/S0176-1617(11)81192-2
19. Тарчевский И. А., Андрианова Ю. Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы. *Физиология растений.* 1980. Т. 27, № 2. С. 341–347.
20. Прядкина Г. А., Лихолат Д. А. Определение ксантофиллов методом жидкостной хроматографии в изократическом режиме. *Физиология и биохимия культ. растений.* 2006. Т. 38, № 1. С. 75–82.
21. Choudhury N. K., Choe H. T., Huffaker R. C. Ascorbate induced zeaxanthin formation in wheat leaves and photoprotection of pigment and photochemical activities during aging of chloroplasts in light. *J. Plant Physiol.* 1993. Vol. 141, Iss. 5. P. 551–556. doi: 10.1016/S0176-1617(11)80455-4
22. Demmig-Adams B., Adams III W.W. Harvesting sunlight safely. *Nature.* 2000. Vol. 403. P. 371–374. doi: 10.1038/35000315
23. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд., доп. и перераб. Москва : Агропромиздат, 1985. 351 с.
24. Application of physiology in wheat breeding / M. P. Reynolds, J. I. Ortiz-Monasterio, A. McNab (eds). Mexico, D.F. : CIMMYT, 2001. 242 p.
25. Прядкина Г. А., Моргун В. В. Пигменты фотосинтетического аппарата и продуктивность озимой пшеницы. *Физиология растений и генетика.* 2016. Т. 48, № 4. С. 310–323.
26. Ahlemeyer J., Friedt W. Progress in winter wheat yield in Germany – What's the share of the genetic gain? *Ertrag vs. Qualität bei Getreide, Öl und Eiweispflanzen. Wheat stress : Tagungsband der 61. Jahrestagung der Vereinigung der Pflanzenzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs / A. Brandstetter, M. Goppner, H. Grausgruber, K. Buchgraber (eds).* (23–25 November 2010, Raumberg-Gumpenstein, Österreich). Irdning, 2011. P. 19–24.
27. Bell M. A., Fisher R. A., Byerlee D., Sayre K. Genetic and agronomic contribution on yield gains: a case study for wheat. *Field Crop Research.* 1995. Vol. 44. P. 675–689. doi: 10.1016/0378-4290(95)00049-6
28. Mackay I., Horwell A., Garner J. et al. Reanalysis of the historical series of UK variety trials to quantify the contributions of genetic and environmental factors to trends and variability in yield over time. *Theor. Appl. Genet.* 2011. Vol. 122, Iss. 1. P. 225–238. doi: 10.1007/s00122-010-1438-y
29. Моргун В. В., Прядкина Г. А. Показатели пигментного аппарата у контрастных по продуктивности сортов озимой пшеницы. *Биотехнологические приемы в биоразнообразии и селекции растений : сб. статей Междунар. науч. конф. (г. Минск, 18–20 августа 2014).* Минск, 2014. С. 176–179.
30. Моргун В. В., Прядкина Г. О. Зернова продуктивність та фотосинтетичні показники сортів озимі пшениці різного періоду селекції. *Фізіологія рослин: досягнення та нові напрямки розвитку.* Київ : Логос, 2017. С. 14–28.
31. Bahar B. Relationships among flag leaf chlorophyll content, agronomical traits, and some physiological traits of winter wheat genotypes. *DUFED.* 2015. Vol. 4, Iss. 1. P. 1–5.
32. Luo P. G., Ren Z. L. Wheat leaf chlorophyll controlled by a single recessive gene. *J. Plant Physiol. Mol. Biol. Sin.* 2006. Vol. 32, Iss. 3. P. 330–338.
33. Sui N., Li M., Meng Q.-W. et al. Photosynthetic characteristics of a super high yield cultivar of winter wheat during late grown period. *Agric. Sci. China.* 2010. Vol. 9, Iss. 3. P. 346–354. doi: 10.1016/S1671-2927(09)60103-6
34. Teng S., Qian Q., Zeng D. et al. QTL analysis of leaf photosynthetic rate and related physiological traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica.* 2004. Vol. 135, Iss. 1. P. 1–7. doi: 10.1023/B:EUPH.0000009487.89270.e9
35. Triolo L., Giacomelli M., Polito A. Light interception, canopy temperature and photosynthesis in a yellow-green mutant of durum wheat. *Acta Agron. Acad. Sci. Hung.* 1985. Vol. 34, Iss. 3/4. P. 304–309.
36. Ping L. I., Pute W. U., Chen J. Evaluation of flag leaf chlorophyll content index in 30 spring wheat genotypes under three irrigation regimes. *Austr. J. Crop Sci.* 2012. Vol. 6, Iss. 6. P. 1123–1130.
37. Kauser R., Athar H.-U.-R., Ashraf M. Chlorophyll fluorescence: a potential indicator for rapid assessment of water stress tolerance in canola (*Brassica napus* L.). *Pak. J. Bot.* 2006. Vol. 38, Iss. 5. P. 1501–1509.
38. Melis A. Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: Minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency. *Plant. Sci.* 2009. Vol. 17. P. 272–280. doi: 10.1016/j.plantsci.2009.06.005
39. Murchie E. H., Pinto M., Horton P. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research. *New Phytol.* 2009. Vol. 181, Iss. 3. P. 532–552. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02705.x
40. Khodadadi M., Dehghani H., Fotokian M. H., Rain B. Genetic diversity and heritability of chlorophyll content and photosynthetic indexes among some Iranian wheat genotypes. *J. Bio. Env. Sci.* 2014. Vol. 4, No. 1. P. 12–23.
41. Lawlor D. W. Musings about the effects of environment on photosynthesis. *Ann. Bot.* 2009. Vol. 103, Iss. 4. P. 543–549. doi: 10.1093/aob/mcn256
42. Zhang K., Fang Z., Liang Y., Tian J. Genetic dissection of chlorophyll content at different stages in common wheat. *J. Genet.* 2009. Vol. 88, Iss. 2. P. 183–189. doi: 10.1007/s12041-009-0026-x
43. Андрианова Ю. Е., Тарчевский И. А. Хлорофилл и продуктивность растений. Москва : Наука, 2000. 135 с.
44. Дуденко Н. В., Андрианова Ю. Е., Максютова Н. Н. Формирование хлорофилльного фотосинтетического потенциала пшеницы в сухой и влажной годы. *Физиология растений.* 2002. Т. 49, № 5. С. 684–687.
45. Ерошенко Ф. В. Фотосинтетическая продуктивность растений озимой пшеницы высокорослых и низкорослых сортов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : спец. 03.01.05 «Физиология и биохимия растений» / Ставропольский НИИСХ РСХА. Ставрополь, 2011. 42 с.
46. Shipley B. Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis. *Funct. Ecol.* 2006. Vol. 20, Iss. 4. P. 565–574. doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01135.x
47. Grime J. P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2nd ed. Chichester, UK : John Wiley & Sons, 2001. 417 p.
48. Vendramini F., Diaz S., Gurvich D. E. et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytol.* 2002. Vol. 154, Iss. 1. P. 147–157. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00357.x
49. Amanullah. Specific leaf area and specific leaf weight in small grain crops wheat, rye, barley, and oats differ at various growth stages and NPK source. *J. Plant Nutr.* 2015. Vol. 38, Iss. 11. P. 1694–1708. doi: 10.1080/01904167.2015.1017051
50. Кірізій Д. А., Шадчина Т. М., Стасик О. О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимі пшениці. Київ : Основа, 2011. 416 с.
51. Алиев Д. А., Керимов С. Х., Джангиров А. А., Ахмедов А. А. Транспорт и распределение ¹⁴C-ассимилятов у генотипов пшеницы, различных по фотосинтетическим признакам и урожайности. *Физиология растений.* 1996. Т. 43, № 1. С. 57–61.
52. Morgan J. A., Zerbi G., Martin M. et al. Carbon isotope discrimination and productivity in winter wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 1993. Vol. 171, Iss. 5. P. 289–297. doi: 10.1111/j.1439-037X.1993.tb00143.x
53. Horton P., Ruban A. W., Wentworth M. Allosteric regulation of the light harvesting system of photosystem II. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2000. Vol. 355, Iss. 1402. P. 1361–1370. doi: 10.1098/rstb.2000.0698
54. Ruban A. V., Jonson M. P., Duffy C. D. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. *Biochim. Biophys. Acta.* 2012. Vol. 1817, Iss. 1. P. 167–181. doi: 10.1016/j.bbabi.2011.04.007

55. Demmig-Adams B., Adams W. W., Logan B. A., Verhoeven A. S. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress. *Austr. J. Plant Physiol.* 1995. Vol. 22, Iss. 2. P. 249–260. doi: 10.1071/PP9950249
56. Demmig-Adams B., Gilmore A. M., Adams W. W. Carotenoids 3: *in vivo* function of carotenoids in higher plants. *FASEB J.* 1996. Vol. 10, Iss. 4. P. 403–412. doi: 10.1096/fasebj.10.4.8647339
57. Foyer C. H., Shigeoka S. Understanding of oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. *Plant Physiol.* 2011. Vol. 155, Iss. 1. P. 93–100. doi: 10.1104/pp.110.166181
58. Gilmore A. M. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plants chloroplasts and leaves. *Physiol. Plant.* 1997. Vol. 99, Iss. 1. P. 197–209. doi: 10.1111/j.1399-3054.1997.tb03449.x
59. Murchie E. H., Niyogi K. K. Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis. *Plant Physiol.* 2011. Vol. 155, Iss. 1. P. 86–92. doi: 10.1104/pp.110.168831
60. Niyogi K. K. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.* 1999. Vol. 50. P. 333–359. doi: 10.1146/annurev.arplant.50.1.333
61. Avenson T. J., Cruz J. A., Kanazawa A., Kramer D. Regulating the proton budget of higher plant photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2005. Vol. 102, Iss. 27. P. 9709–9713. doi: 10.1073/pnas.0503952102
62. Zhu X. G., Ort D. R., Whitmarsh J., Long S. P. The slow reversibility of photosystem II thermal energy dissipation on transfer from high to low light may cause large losses in carbon gain by crop canopies: a theoretical analysis. *J. Exp. Bot.* 2004. Vol. 55, Iss. 400. P. 1167–1175. doi: 10.1093/jxb/erh141
63. Wang, Q., Zhang, Q.-D., Zhu, X.-G. et al. (2002). PS II photochemistry and xanthophyll cycle in two superhigh-yield rice hybrids Liangyoupeijiu and Hua-an 3 during photoinhibition and subsequent restoration. *Acta Bot. Sin.*, Vol. 44, Iss. 1. 1297–1302.
64. Jonson M. P., Davidson P. A., Ruban A. V., Horton P. The xanthophyll pool size controls the kinetic of non-photochemical quenching in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett.* 2008. Vol. 582, Iss. 2. P. 262–266. doi: 10.1016/j.febslet.2007.12.016
65. Прядкина Г. А., Соколовская-Сергиенко О. Г. Активность антиоксидантных ферментов хлоропластов и превращения пигментов в виолаксантинном цикле у контрастных по продуктивности сортов озимой пшеницы. «Физиология растений – теоретическая основа инновационных агро- и фитобиотехнологий»: матер. Междунар. науч. конф. и школы молодых ученых. (г. Калининград, 19–25 мая 2014 г.). Калининград, 2014. Ч. 2. С. 376–378.
66. Соколовська-Сергієнко О. Г., Прядкіна Г. О., Рижикова П. Л., Поліщук Г. І. Генотипічні особливості перетворень у виолаксантинному циклі та активності антиоксидантних ферментів у контрастних за зерновою продуктивністю сортів озимієї пшениці. *Досягнення і проблеми генетики, селекції і біотехнології*: зб. наук. пр. Київ : Логос, 2012. Т. 3. С. 560–564.
67. Kromdijk J., Głowacka K., Leonelli L. et al. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science.* 2016. Vol. 354, Iss. 6314. P. 857–861. doi: 10.1126/science.aai8878
68. Leonelli L., Erickson E., Lyska D., Niyogi K. K. Transient expression in *Nicotiana benthamiana* for rapid functional analysis of genes involved in non-photochemical quenching and carotenoid biosynthesis. *Plant J.* 2016. Vol. 88, Iss. 3. P. 375–386. doi: 10.1111/tpj.13268
3. Rost narodonaseleniya. *Prodovol'stvennaya i energeticheskaya problemy* [Population growth. Food and energy problems]. Retrieved from <http://ecology-education.ru/index.php?action=full&id=197>
4. Adams, S. (2016). *Climate Changes: The Critical Topic Presidential debates are living out*. Retrieved from <http://www.wri.org/blog/2016/03/climate-change-critical-topic-presidential-debates-are-leaving-out>
5. Morgun, V. V. (2015). *Genetychna polipshennia roslyn – osnova suchasno ahrovyrobnytstva* [Genetic improvement of plants as the basis of modern agricultural production]. *Visn. Nac. Akad. Nauk Ukr.* [Herald of National Academy of Sciences of Ukraine], 10, 3–8. [in Ukrainian]
6. Calderini, D. F., & Slafer, G. A. (1999). Has yield stability changed with genetic improvement of wheat yield? *Euphytica*, 107(1), 51–59. doi: 10.1023/A:1003579715714
7. Zhu, X.-G., Long, S. P., & Ort, D. R. (2010). Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 61, 235–261. doi: 10.1146/annurev-arplant-042809-112206
8. Ort, D. R., Merchant, S. S., Alric, J., Barkan, A., Blankenship, R. E., Bock, R., ... Zhu, X. G. (2015). Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 112(28), 8529–8536. doi: 10.1073/pnas.1424031112
9. Furbank, R. T., Quick, W. P., & 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, 19–29. doi: 10.1016/j.fcr.2015.04.009
10. Gu, J., Yin, X., Stomph, T. J., & Struik, P. C. (2014). Can exploiting natural genetic variation in leaf photosynthesis contribute to increasing rice productivity? A simulation analysis. *Plant Cell Environ.*, 37(1), 22–34. doi: 10.1111/pce.12173
11. Horton, P. (2000). Prospects for crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: morphological and biochemical aspects of light capture. *J. Exp. Bot.*, 51, 475–485. doi: 10.1093/jexbot/51.suppl_1.475
12. Long, S. P., Marshall-Colon, A., & Zhu, X.-G. (2015). Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential. *Cell.*, 161(1), 56–66. doi: 10.1016/j.cell.2015.03.019
13. Parry, M. A. J., Reynolds, M., & Salvucci, M. E. (2011). Raising yield potential in wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. *J. Exp. Bot.*, 62(2), 453–467. doi: 10.1093/jxb/erq304
14. Yin, X., & Struik, P. C. (2015). Constraints to the potential efficiency of converting solar radiation into phytoenergy in annual crops: from leaf biochemistry to canopy physiology and crop ecology. *J. Exp. Bot.*, 66(21), 6535–6549. doi: 10.1093/jxb/erv371
15. Parry, M. A. J., & Hawkesford, M. J. (2012). An integrated approach to crop genetic improvement. *J. Integr. Plant Biol.*, 54(4), 250–259. doi: 10.1111/j.1744-7909.2012.01109.x
16. Kuperman, F. M. (1977). *Morfofiziologiya rasteniy. Morfologicheskii analiz etapov organogeneza razlichnykh zhiznennykh form pokryosemennykh rasteniy* [Plant morphophysiology. Morphophysiological analysis of organogenesis stages of various life forms of angiosperms]. (3rd ed., rev.). Moscow: Vysshaya shkola. [in Russian]
17. Plohinskiy, N. A. (1970). *Biometriya* [Biometrics]. (2nd ed.). Moscow: Isdatelstvo MGU. [in Russian]
18. Wellburn, A. P. (1994). The spectral determination of chlorophyll *a* and *b*, as well as carotenoids using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant. Physiol.*, 144(3), 307–313. doi: 10.1016/S0176-1617(11)81192-2
19. Tarchevskiy, I. A., & Andrianova, Yu. E. (1980). Pigment content as an indicator of wheat photosynthetic apparatus development power. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology], 27(2), 341–347. [in Russian]
20. Priadkina, G. A., & Liholat, D. A. (2006). Determination of xanthophylls by liquid chromatography in isocratic mode. *Fiziologiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy* [Physiology and biochemistry of cultivated plants], 38(1), 75–82. [in Russian]

References

1. Brown, L. R. (2011). *World of the edge: How to prevent environmental and economic collapse*. New York: W. W. Norton & Co.
2. Kovalev, E. (2004). The global food problem. *Mirovaya ekonomika i mezhdunarodnye otnosheniya* [World economy and international relations], 10, 26–34. [in Russian]

21. Choudhury, N. K., Choe, H. T., & Huffaker, R. C. (1993). Ascorbate induced zeaxanthin formation in wheat leaves and photoprotection of pigment and photochemical activities during aging of chloroplasts in light. *J. Plant Physiol.*, *141*(5), 551–556. doi: 10.1016/S0176-1617(11)80455-4
22. Demmig-Adams, B., & Adams III, W. W. (2000). Harvesting sunlight safely. *Nature*, *403*, 371–374. doi: 10.1038/35000315
23. Dospelkov, B. A. (1985). *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy)* [Methods of field experiment (with the basics of statistical processing of research results)]. (5th ed., rev.). Moscow: Agropromizdat. [in Russian]
24. Reynolds, M. P., Ortiz-Monasterio, J. I., & McNab, A. (Eds.). (2001). *Application of physiology in wheat breeding*. Mexico, D.F.: CIMMYT.
25. Pryadkina, G. A., & Morgun, V. V. (2016). Pigments of photosynthetic apparatus and productivity of winter wheat. *Fiziologiya Rasteni i Genetika* [Plant physiology and genetics], *48*(4), 310–323. [in Russian]
26. Ahlemeyer, J., & Friedt, W. (2011). Progress in winter wheat yield in Germany – What's the share of the genetic gain? In A. Brandstetter, M. Geppner, H. Grausgruber, K. Buchgraber (Eds.), *Ertrag vs. Qualität bei Getreide, Öl und Eiweisspflanzen. Wheat stress: Tagungsband der 61. Jahrestagung der Vereinigung der Pflanzenzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs* (pp. 19–24). Nov. 23–25, 2010, Raumberg-Gumpenstein, Österreich.
27. Bell, M. A., Fisher, R. A., Byerlee, D., & Sayre, K. (1995). Genetic and agronomic contribution on yield gains: a case study for wheat. *Field Crop Research*, *44*, 675–689. doi: 10.1016/0378-4290(95)00049-6
28. Mackay, I., Horwell, A., Garner, J., White, J., McKee, J., & Philpott, H. (2011). Reanalysis of the historical series of UK variety trials to quantify the contributions of genetic and environmental factors to trends and variability in yield over time. *Theor. Appl. Genet.*, *122*(1), 225–238. doi: 10.1007/s00122-010-1438-y
29. Morgun, V. V., & Pryadkina, G. A. (2014). Parameters of the pigment apparatus in contrasting for their productivity winter wheat varieties. In *Biotechnologicheskije priemy v bioraznobrazii i selektsii rasteniy: sb. statey Mezhdunar. nauchn. konf.* [Biotechnological methods in biodiversity and plant breeding] (pp. 176–179). Aug. 18–20, 2014, Minsk, Belarus. [in Russian]
30. Morhun, V. V., & Priadkina, H. O. (2017). Grain productivity and photosynthetic traits in winter wheat varieties of different period of breeding. *Fiziologhiia roslyn: dosiahnennia ta novi napriamky rozvytku* [Plant physiology: achievements and new directions of development] (pp. 14–28). Kyiv: Lohos. [in Ukrainian]
31. Bahar, B. (2015). Relationships among flag leaf chlorophyll content, agronomical traits, and some physiological traits of winter wheat genotypes. *DUFED*, *4*(1), 1–5.
32. Luo, P. G., & Ren, Z. L. (2006). Wheat leaf chlorophyll controlled by a single recessive gene. *J. Plant Physiol. Mol. Biol. Sin.*, *32*(3), 330–338.
33. Sui, N., Li, M., Meng, Q.-W., Tian J.-CH., & Zhao Sh.-J. (2010). Photosynthetic characteristics of a super high yield cultivar of winter wheat during late grown period. *Agric. Sci. China*, *9*(3), 346–354. doi: 10.1016/S1671-2927(09)60103-6
34. Teng, S., Qian, Q., Zeng, D., Kunihiro, Y., Fujimoto, K., Huang, D., & Zhu, L. (2004). QTL analysis of leaf photosynthetic rate and related physiological traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, *135*(1), 1–7. doi: 10.1023/B:EUPH.0000009487.89270.e9
35. Triolo, L., Giacomelli, M., & Polito, A. (1985). Light interception, canopy temperature and photosynthesis in a yellow-green mutant of durum wheat. *Acta Agron. Acad. Sci. Hung.*, *34*(3/4), 304–309.
36. Ping, L. I., Pute, W. U., & Chen, J. (2012). Evaluation of flag leaf chlorophyll content index in 30 spring wheat genotypes under three irrigation regimes. *Austr. J. Crop Sci.*, *6*(6), 1123–1130.
37. Kausar, R., Athar, H.-U.-R., & Ashraf, M. (2006). Chlorophyll fluorescence: a potential indicator for rapid assessment of water stress tolerance in canola (*Brassica napus* L.). *Pak. J. Bot.*, *38*(5), 1501–1509.
38. Melis, A. (2009). Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: Minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency. *Plant. Sci.*, *17*, 272–280. doi: 10.101/j.plantsci.2009.06.005
39. Murchie, E. H., Pinto, M., & Horton, P. (2009). Agriculture and the new challenges for photosynthesis research. *New Phytol.*, *181*(3), 532–552. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02705.x
40. Khodadadi, M., Dehghani, H., Fotokian, M. H., & Rain, B. (2014). Genetic diversity and heritability of chlorophyll content and photosynthetic indexes among some Iranian wheat genotypes. *J. Bio. Env. Sci.*, *4*(1), 12–23.
41. Lawlor, D. W. (2009). Musings about the effects of environment on photosynthesis. *Ann. Bot.*, *103*(4), 543–549. doi: 10.1093/aob/mcn256
42. Zhang, K., Fang, Z., Liang, Y., & Tian, J. (2009). Genetic dissection of chlorophyll content at different stages in common wheat. *J. Genet.*, *88*(2), 183–189. doi: 10.1007/s12041-009-0026-x
43. Andrianova, Yu. E., & Tarchevskiy, I. A. (2000). *Khlороfill i produktivnost' rasteniy* [Chlorophyll and plant productivity]. Moscow: Nauka. [in Russian]
44. Dudenko, N. V., Andrianova, Yu. E., & Maksyutova, N. N. (2002). Formation of chlorophyll photosynthetic potential of wheat during dry and wet years. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology], *49*(5), 684–687. [in Russian]
45. Eroshenko, F. V. (2011). *Fotosinteticheskaya produktivnost' rasteniy ozimoy pshenitsy vysokoroslykh i nizkoroslykh sortov* [Photosynthetic productivity of winter wheat plants of tall- and short-growing varieties] (Extended abstract of Dr. Biol. Sci. Diss.). Stavropol Scientific Research Institute of Agriculture, Stavropol, Russia. [in Russian]
46. Shipley, B. (2006). Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis. *Funct. Ecol.*, *20*(4), 565–574. doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01135.x
47. Grime, J. P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. (2nd ed.). Chichester, UK: John Wiley & Sons.
48. Vendramini, F., Diaz, S., Gurvich, D. E., Wilson, P. J., Thompson, K., & Hodgson, J. G. (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytol.*, *154*(1), 147–157. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00357.x
49. Amanullah. (2015). Specific leaf area and specific leaf weight in small grain crops wheat, rye, barley, and oats differ at various growth stages and NPK source. *J. Plant Nutr.*, *38*(11), 1694–1708. doi: 10.1080/01904167.2015.1017051
50. Kiriziy, D. A., Shadchina, T. M., Stasik, O. O., Priadkina, H. O., Sokolovska-Serhiienko, O. H., Huliaiev, B. I., & Sytnyk, S. K. (2011). *Osoblyvosti fotosyntezy i produktsiinoho protsesu u vysokointensyvnykh henotypiv ozymoi pshenitsy* [Peculiarities of photosynthesis and production process in high intensity genotypes of winter wheat]. Kyiv: Osnova. [in Ukrainian]
51. Aliev, D. A., Kerimov, S. Kh., Dzhangirov, A. A., & Akhmedov, A. A. (1996). Transport and distribution of ¹⁴C-assimilates in wheat genotypes to be various for photosynthetic traits and yields. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology], *43*(1), 57–61. [in Russian]
52. Morgan, J. A., Zerbi, G., Martin, M., Mujahid, M. Y., & Quick, J. S. (1993). Carbon isotope discrimination and productivity in winter wheat. *J. Agron. Crop Sci.*, *171*(5), 289–297. doi: 10.1111/j.1439-037X.1993.tb00143.x
53. Horton, P., Ruban, A. W., & Wentworth, M. (2000). Allosteric regulation of the light harvesting system of photosystem II. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, *355*(1402), 1361–1370. doi: 10.1098/rstb.2000.0698
54. Ruban, A. V., Jonson, M. P., & Duffy, C. D. (2012). The photo-protective molecular switch in the photosystem II antenna. *Biochim. Biophys. Acta.*, *1817*(1), 167–181. doi: 10.1016/j.bbabi.2011.04.007

55. Demmig-Adams, B., Adams, W. W., Logan, B. A., & Verhoeven, A. S. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress. *Austr. J. Plant Physiol.*, 22(2), 249–260. doi: 10.1071/PP9950249
56. Demmig-Adams, B., Gilmore, A. M., & Adams, W. W. (1996). Carotenoids 3: *in vivo* function of carotenoids in higher plants. *FASEB J.*, 10(4), 403–412. doi: 10.1096/fasebj.10.4.8647339
57. Foyer, C. H., & Shigeoka, S. (2011). Understanding of oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. *Plant Physiol.*, 155(1), 93–100. doi: 10.1104/pp.110.166181
58. Gilmore, A. M. (1997). Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plants chloroplasts and leaves. *Physiol. Plant.*, 99(1), 197–209. doi: 10.1111/j.1399-3054.1997.tb03449.x
59. Murchie, E. H., & Niyogi, K. K. (2011). Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis. *Plant Physiol.*, 155(1), 86–92. doi: 10.1104/pp.110.168831
60. Niyogi, K. K. (1999). Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.*, 50, 333–359. doi: 10.1146/annurev.arplant.50.1.333
61. Avenson, T. J., Cruz, J. A., Kanazawa, A., & Kramer, D. M. (2005). Regulating the proton budget of higher plant photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 102(27), 9709–9713. doi: 10.1073/pnas.0503952102
62. Zhu, X. G., Ort, D. R., Whitmarsh, J., & Long, S. P. (2004). The slow reversibility of photosystem II thermal energy dissipation on transfer from high to low light may cause large losses in carbon gain by crop canopies: a theoretical analysis. *J. Exp. Bot.*, 55(400), 1167–1175. doi: 10.1093/jxb/erh141
63. Wang, Q., Zhang, Q.-D., Zhu, X.-G., Lu, C.-M., Kuang, T.-Y., & Li Ch.-Q. (2002). PS II photochemistry and xanthophyll cycle in two superhigh-yield rice hybrids Liagyoupeijiu and Hua-an 3 during photoinhibition and subsequent restoration. *Acta Bot. Sin.*, 44(4), 1297–1302.
64. Jonson, M. P., Davidson, P. A., Ruban, A. V., & Horton, P. (2008). The xanthophyll pool size controls the kinetic of non-photochemical quenching in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett.*, 582(2), 262–266. doi: 10.1016/j.febslet.2007.12.016
65. Pryadkina, G. A., & Sokolovskaya-Sergienko, O. G. (2014). The chloroplasts antioxidant enzymes activity and the transformation of xanthophyll cycle pigments in winter wheat varieties contrasting for their productivity. In *Fiziologiya rasteniy – teoreticheskaya osnova innovatsionnykh agro- i fitobiotekhnologii: Materialy Mezhdunar. nauchnoy konf. i shkoly molodykh uchenykh* [Plant Physiology as a Theoretical Basis for Innovative Agricultural and Phytobiotechnologies: Materials of the International Scientific Conference and School of Young Scientists] (part. 2, pp. 376–378). May 19–25, 2014, Kaliningrad, Russia. [in Russian]
66. Sokolovska-Serhienko, O. H., Priadkina, H. O., Ryzhykova, P. L., & Polishchuk, H. I. (2012). Genotypic features of transformations in the xanthophyll cycle and the activity of antioxidant enzymes in winter wheat varieties contrasting for grain yields. In *Dosiahnennia i problemy henetyky, seleksii i biotekhnolohii* [Achievements and problems of genetics, breeding and biotechnology] (Vol. 3, pp. 560–564). Kyiv: Lohos. [in Ukrainian]
67. Kromdijk, J., Głowacka, K., Leonelli, L., Gabilly, S. T., Iwai, M., Niyogi, K. K., & Long, S. P. (2016). Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science*, 354(6314), 857–861. doi: 10.1126/science.aai8878
68. 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(3), 375–386. doi: 10.1111/tpj.13268

УДК (581.132+575.21): 633.11

Прядкіна Г. О. Пігменти, ефективність фотосинтезу і продуктивність пшениці. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018. Т. 14, № 1. С. 97–108. <https://doi.org/10.21498/2518-1017.14.1.2018.126524>

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, вул. Васильківська, 17/31, м. Київ, 03022, Україна, e-mail: galpryadk@gmail.com

Мета. Проаналізувати показники пігментного апарату і фотосинтетичної ефективності пшениці у зв'язку з перспективами підвищення врожайності. **Методи.** Польовий, дрібноділянковий, морфометричний, спектрофотометричний, високоефективна рідинна хроматографія, статистичний. **Результати.** Представлено результати порівняльних досліджень показників фотосинтетичного апарату на різних рівнях його організації (хлоропласт, листок, посів) двох сортів озимої пшениці, з більш ніж 40-річною різницею в термінах створення. У різних умовах вирощування виявлено, що сорт сучасної селекції 'Фаворитка' відрізнявся як вищим вмістом основного фотосинтетичного пігменту – хлорофілу, так і його валовою кількістю в листках, а також питомою масою листків та тривалішим функціонуванням фотосинтетичного апарату посіву на пізніх етапах вегетації, ніж сорт більш ранньої селекції 'Миронівська 808'. На підставі змін показника депоксидації ксантофілів у віолаксантиновому циклі на зміну умов освітлення встановлено більшу ефективність

роботи фотосинтетичного апарату сорту 'Фаворитка'. Всі ці зміни, в кінцевому підсумку, сприяли ефективнішому використанню поглинутої світлової енергії на утворення біомаси у цього сорту. На основі аналізу власних даних і літературних джерел показано, що підвищення ефективності фотосинтезу є перспективною стратегією збільшення продуктивності рослин. **Висновки.** Встановлено, що зростання врожайності сучасного сорту озимої пшениці 'Фаворитка', порівняно із сортом селекції 60-х років 'Миронівська 808', супроводжувалося збільшенням вмісту і валової кількості хлорофілу, а також подовженням періоду функціонування фотосинтетичного апарату посіву в репродуктивний період. Крім того, сучасний сорт відрізнявся підвищенням фотосинтетичної продуктивності, зумовленим ефективнішим використанням поглинутої світлової енергії.

Ключові слова: *Triticum aestivum L.*, продуктивність, хлорофіл, ксантофіли, ефективність використання радіації, ефективність роботи фотосинтетичного апарату.

UDC (581.132+575.21): 633.11

Priadkina, H. A. (2018). Pigments, efficiency of photosynthesis and winter wheat productivity. *Plant Varieties Studying and Protection*, 14(1), 97–108. <https://doi.org/10.21498/2518-1017.14.1.2018.126524>

Institute of Plant Physiology and Genetics, NAS of Ukraine, 31/17 Vasylykivska Str., Kyiv, 03022, Ukraine, e-mail: galpryadk@gmail.com

Purpose. To analyze characteristics of pigment apparatus and photosynthetic efficiency of wheat in connection with the perspectives to increase yielding capacity. **Methods.** Field, small-plot, morphometric, spectrophotometric, high-performance liquid chromatography, statistical ones. **Results.** The results of comparative studies of the photosynthetic apparatus characteristics of two winter wheat varieties at different levels of its organization (chloroplast, leaf, and crop), with more than 40 years difference of breeding time, are presented. It was shown that under different growing conditions the modern variety 'Favorytka' differed both by higher content of chlorophyll as the main photosynthetic pigment and its gross amount in the leaves, as well as specific leaves weight and longer functioning of crop photosynthetic apparatus at the late stages of vegetation than old variety 'Myronivska 808'. Based on the changes of the de-epoxidation state of xanthophyll cycle pigments, caused by variation of light conditions, the better photo-

synthetic apparatus efficiency of variety 'Favorytka' was established. All these changes ultimately contributed to more efficient use of absorbed light energy for biomass formation of this variety. Found on the analysis of the own data and literature, it is shown that increasing the efficiency of photosynthesis is a promising strategy for raising plant productivity. **Conclusions.** It was found that the increase of yield of modern winter wheat variety 'Favorytka', as compared with variety 'Myronivska 808' to be bred in the 60s, was accompanied with a rise of content and gross amount of chlorophyll and a prolongation of functioning of crop photosynthetic apparatus during the reproductive period. In addition, the modern variety was characterized by an increase in photosynthetic productivity due to more efficient use of absorbed light energy.

Keywords: *Triticum aestivum L., productivity, chlorophyll, xanthophylls, radiation use efficiency, efficiency of photosynthetic apparatus.*

Надійшла / Received 22.12.2017
Погоджено до друку / Accepted 26.01.2018