

УДК 581.132+632.111.8

## УЧАСТЬ ФОТОДИХАННЯ В РЕАКЦІЇ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ ЛИСТКІВ ПШЕНИЦІ НА ПІДВИЩЕННЯ ТЕМПЕРАТУРИ

О.О. СТАСИК,<sup>1</sup> Х.Г. ДЖОНС<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України  
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17  
e-mail: o.stasik@yandex.ru

<sup>2</sup>Університет Данді, DD2 5DA Інвергаврі, Данді, Велика Британія

У двох контрастних за стійкістю сортів м'якої озимої пшениці порівнювали реакцію фотосинтетичної асиміляції CO<sub>2</sub> і квантової ефективності ФС II (фФС II) на помірно високу температуру при освітленні 1500 мкмоль/(м<sup>2</sup>·с) ФАР за активного функціонування фотодихання (21 % O<sub>2</sub> в повітрі) та його відсутності (2 % O<sub>2</sub> в повітрі). Встановлено, що підвищення температури листка від 25 до 38 °С за вмісту в повітрі 21 % O<sub>2</sub> спричинює короточасний різкий сплеск активності гліколатного метаболізму (в 3—3,5 раза), зумовлений кінетичними властивостями РБФК/О. Активування фотодихання було основною причиною швидкого інгібування асиміляції CO<sub>2</sub> і підтримання високого рівня фФС II на початкових етапах прогрівання в обох сортів пшениці. За тривалого прогрівання (20—60 хв) фотодихання сприяло підтриманню активності ФС II у стійкого сорту і, навпаки, посилювало інгібування фотосинтезу в менш стійкого сорту. Обговорено сортоспецифічний характер впливу фотодихання на інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub> за помірного високотемпературного стресу.

*Ключові слова:* *Triticum aestivum* L., фотосинтез, фотодихання, висока температура.

Висока температура є одним із найістотніших несприятливих чинників довкілля, що погіршують реалізацію потенціалу продуктивності сільськогосподарських культур [1]. Її ушкоджувальний вплив на продуктивність агрофітоценозів, згідно з науково обґрунтованими глобальними метеорологічними прогнозами, в найближчі десятиліття збільшуватиметься.

Зростання температури листка вище за оптимальну призводить до зниження інтенсивності асиміляції CO<sub>2</sub>, що може бути проявом температурної залежності окремих ланок фотосинтетичного процесу (зворотні зміни) та (або) наслідком пошкоджень певних структурних елементів фотосинтетичного апарату чи порушень їх функції (відносно або повністю незворотні зміни) [4]. Серед першої групи причин найважливішими вважають зменшення відношення карбоксилазної й оксигеназної активностей РБФК/О (фактора специфічності) та збільшення відношення розчинностей O<sub>2</sub> і CO<sub>2</sub> в стромі хлоропластів, внаслідок чого інтенсивність видимого фотосинтезу знижується, а інтенсивність фотодихання зростає, принаймні відносно рівня фотосинтезу [6, 12]. Зменшення фактора специфічності РБФК/О з підвищенням температури є характерною властивістю цього ферменту, яка зумовлена різною величиною змін енергії активації реакцій карбоксилювання й оксигенування РБФ [10].

Водночас навіть помірно високі температури (35—40 °С) істотно гальмують інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub> і фотосинтетичного транспорту електронів незалежно від рівня активізації фотодихання [7]. Інгібування фотосинтезу пов'язують зі зниженням активізації РБФК/О, високою термочутливістю реакційного центру ФС II та блокуванням міжсистемного переносу електронів внаслідок посилення циклічного транспорту через ФС I. Оскільки транспорт електронів і асиміляція CO<sub>2</sub> тісно поєднані системою прямих і зворотних регуляторних зв'язків, вважають, що інгібування фотосинтезу загалом може визначатися реакцією окремої найчутливішої ланки. Який саме із зазначених процесів є лімітуючим за умов високотемпературного стресу досі нез'ясовано і це є предметом гострих дискусій [5, 8, 14].

Активування реакцій гліколатного циклу, очевидно, може істотно впливати на розвиток стресової реакції фотосинтетичного апарату за підвищення температури. Відомо, що за дії таких абіотичних стресорів, як посуха і засолення значущість фотодихання в підтриманні активності транспорту електронів через ФС II і захист її від фотоінгібування помітно зростає [13]. Разом з тим ми виявили, що при прогріванні листка упродовж 60 хв при 38 °С за відсутності фотодихання (2 % O<sub>2</sub> в повітрі) в рослин високостійких сортів озимої пшениці степового екотипу фотосинтез інгібувався сильніше, ніж за активного фотодихання (21 % O<sub>2</sub> в повітрі), а в менш стійких сортів лісостепового екотипу, навпаки, за відсутності фотодихання інгібування фотосинтезу зменшувалось [11]. Можна припустити, що посилення фотодихання з підвищенням температури впливає на співвідношення активностей лімітуючих чинників фотосинтезу — карбоксилювання й транспорту електронів, і його дія залежить від стійкості рослин певного генотипу до стресора.

Мета цієї роботи — порівняльне дослідження динаміки асиміляції CO<sub>2</sub> й транспорту електронів через ФС II за підвищення температури листка в двох контрастних за стійкістю сортів озимої пшениці за високої активності фотодихання при 21 % O<sub>2</sub> в повітрі і за його відсутності при 2 % O<sub>2</sub>.

### Методика

Об'єктами дослідження слугували 3—4-тижневі рослини двох сортів озимої пшениці — Одеська 51 і Вікторія одеська, які в попередніх експериментах виявились відповідно високостійкими і менш стійкими до підвищеної температури. Рослини вирощували в посудинах об'ємом 2 л, заповнених компостною сумішшю (F2, Levington, Horticulture Ltd., Ipswich, UK), в кліматичній камері SGC097 (Sanyo Gallenkamp PLC, UK) за освітленості 700 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с) ФАР на рівні листків, температури 25/20 °С і фотоперіоду 16/8 (день/ніч). Експерименти проводили на невідокремленому, повністю сформованому 3- або 4-му листку. Показники CO<sub>2</sub>- і H<sub>2</sub>O-газообміну вимірювали за допомогою портативного інфрачервоного газоаналізатора CIRAS-1 (PP Systems, Hitchin, UK), параметри флуоресценції хлорофілу — PAM-флуориметром Hansatech FMS (Hansatech, King's Lynn, UK) за стандартними протоколами, як описано в праці [11]. Температуру листка контролювали засобами CIRAS-1. Роль фотодихання досліджували порівнянням дії підвищеної температури за вмісту 21 і 2 % O<sub>2</sub> в повітрі. Повітря зі зниженою концентрацією O<sub>2</sub> створювали змішуванням атмосферного повітря з чистим азотом за до-

помогою регулятора газового потоку FC 260 (Tylan Gen. Ltd., UK). Концентрацію кисню вимірювали за допомогою гальванічного кисневого сенсора KE 25 (Figaro Engineering Inc., Osaka, Japan).

На початку експерименту середню частину листка вміщували в листкову камеру, витримували в темряві за температури 25 °С протягом 30 хв і вимірювали інтенсивність темного дихання. Після цього вмикали світло і через 30—45 хв за досягнення стаціонарного рівня визначали інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub> та діючу квантову ефективність ФС II (фФС II) за інтенсивності світла 1500 мкмоль/(м<sup>2</sup>·с) ФАР, 25 °С, 350 ppm CO<sub>2</sub>, вмісту 21 і 2 % O<sub>2</sub> в повітрі (контроль). Визначивши стаціонарні показники фотосинтезу за вмісту 21 або 2 % O<sub>2</sub>, температуру листка упродовж 2 хв підвищували до 38 °С і підтримували на цьому рівні протягом 60 хв, реєструючи параметри CO<sub>2</sub>-газообміну з інтервалом 2 хв, флуоресценції хлорофілу — з інтервалом 3 хв.

Швидкість оксигеназної реакції РБФК/О ( $V_o$ ), яка визначає інтенсивність фотодихання, розраховували за даними газометричних вимірювань за формулою, запропонованою Шаркі [9], що ґрунтується на кінетичних властивостях РБФК/О:

$$V_o = (A + R_d) / [(C_i / 2\Gamma^*) - 0,5],$$

де  $A$  — інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub>;  $R_d$  — інтенсивність темного дихання на світлі;  $C_i$  — внутрішньолисткова концентрація CO<sub>2</sub>;  $\Gamma^*$  — вуглекислотний компенсаційний пункт за відсутності темного дихання.

Параметр  $R_d$  за 25 °С брали таким, що дорівнює стаціонарному значенню інтенсивності дихання адаптованого до темряви листка. Значення  $R_d$  і  $\Gamma^*$  за підвищених температур розраховували за загальноприйнятою моделлю [3].

Повторність вимірювань 4—5-разова, статистична обробка результатів — стандартна. В таблиці і на рисунках наведено середньоарифметичні значення та їх похибки.

## Результати та обговорення

Високотемпературний стрес по-різному знижував фотосинтетичну активність листків досліджених сортів пшениці. Інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub> за нормальної концентрації O<sub>2</sub> в повітрі в листках рослин сорту Одеська 51 після 60 хв прогрівання за 38 °С знижувалась на 18, у сорту Вікторія одеська — на 63 % (таблиця). При цьому значення фФС II — параметра, що характеризує інтенсивність лінійного транспорту електронів у хлоропластах — у сорту Одеська 51 зменшувалось приблизно в такій самій пропорції, що й асиміляція CO<sub>2</sub> — на 16 %, у сорту Вікторія одеська дещо менше за асиміляцію — на 39 %.

Функціонування фотодихання істотно сповільнювало асиміляцію CO<sub>2</sub> в листках рослин пшениці. Так, за зниження концентрації O<sub>2</sub> в повітрі до 2 % при оптимальній температурі інтенсивність засвоєння CO<sub>2</sub> в листках рослин досліджених сортів зростала на 32—37 %. В умовах високотемпературного стресу ступінь активування CO<sub>2</sub>-газообміну низькою концентрацією O<sub>2</sub> (ефект Варбурга) в листках пшениці сорту Одеська 51 підвищувався до 45 %, у сорту Вікторія одеська — не змінювався. Водночас параметр фФС II залежно від концентрації O<sub>2</sub> змінювався дуже мало і виявляв певну тенденцію до зниження за відсутності фотодихання.

Зниження фотосинтетичної активності в листках пшениці за дії високої температури мало різну часову динаміку залежно від сорту і наявності

УЧАСТИЕ ФОТОДЫХАНИЯ В РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

Інтенсивність асиміляції  $CO_2$  і діюча квантова ефективність  $\Phi C II$  на світлі в листках озимої пшениці за оптимальної температури та після 60 хв прогрівання при 38 °С залежно від концентрації  $O_2$  в повітрі (ефект Варбурга)

Параметр	25 °С		38 °С	
	21 % $O_2$	2 % $O_2$	21 % $O_2$	2 % $O_2$
Одеська 51				
A, мкмоль $CO_2/(m^2 \cdot c)$	26,8 ± 1,2	37,0 ± 2,1	22,0 ± 1,6	32,0 ± 2,1
$\phi\Phi C II$ , ум.од.	0,38 ± 0,02	0,35 ± 0,03	0,32 ± 0,02	0,29 ± 0,02
Вікторія одеська				
A, мкмоль $CO_2/(m^2 \cdot c)$	26,4 ± 0,8	35,0 ± 0,9	9,7 ± 0,5	12,8 ± 0,8
$\phi\Phi C II$ , ум.од.	0,38 ± 0,01	0,35 ± 0,01	0,23 ± 0,02	0,21 ± 0,02

фотодихання (рис. 1). Підвищення температури листка за вмісту 21 %  $O_2$  в повітрі спричинювало швидке зниження інтенсивності асиміляції  $CO_2$  на 13—20 % упродовж 4 хв в листках обох сортів. З подальшим прогріванням асиміляція  $CO_2$  в сорту Одеська 51 знижувалась неістотно, а в сорту Вікторія одеська інтенсивність  $CO_2$ -газообміну продовжувала знижуватись зі спадною швидкістю. Відсутність фотодихання за 2 %  $O_2$  в повітрі майже не змінювала реакцію асиміляції  $CO_2$  на підвищення температури в сорту Одеська 51 за винятком появи короткого лаг-періоду впродовж перших 2 хв прогрівання. В сорту Вікторія одеська при 2 %  $O_2$  асиміляція  $CO_2$  практично переставала знижуватись після 10 хв прогрівання, відносна інтенсивність  $CO_2$ -газообміну стабілізувалась на рівні 60 % контролю — значно вищому, ніж за вмісту 21 %  $O_2$ .

Зміни  $CO_2$ -газообміну з підвищенням температури в листках рослин досліджених сортів не були зумовлені провідністю продихів. Як видно з рис. 1, б, підвищення температури спричинювало різке короточасне зниження провідності продихів у всіх варіантах, але вже після 6 хв прогрівання вона стабілізувалась (із невеликим трендом у бік підвищення) на різних рівнях залежно від концентрації кисню в повітрі і сорту рослин. При

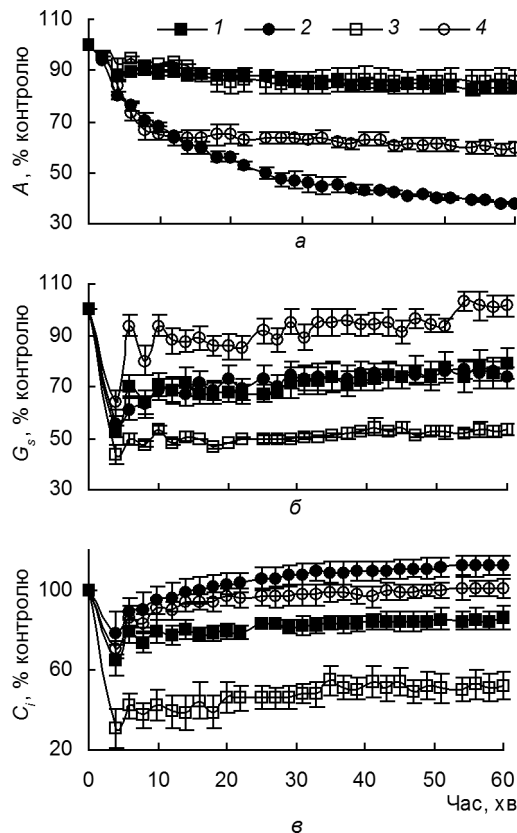


Рис. 1. Реакція інтенсивності асиміляції  $CO_2$  (а), продихової провідності (б) і внутрішньо-листякової концентрації  $CO_2$  (в) у листках пшениці на підвищення температури від 25 до 38 °С. Тут і на рис. 2—4:

1 — Одеська 51 (21 %  $O_2$  в повітрі); 2 — Вікторія одеська (21 %  $O_2$ ); 3 — Одеська 51 (2 %  $O_2$ ); 4 — Вікторія одеська (2 %  $O_2$  в повітрі)

цьому за вмісту 21 % O<sub>2</sub> в повітрі зменшення провідності продихів у листках обох сортів пшениці було практично однаковим, а за відсутності фотодихання продихова провідність після завершення прогрівання дорівнювала контрольній у сорту Вікторія одеська, але була вдвічі меншою від початкового рівня в сорту Одеська 51. Змикання продихів у перші хвилини після підвищення температури спричинювало різке зниження внутрішньолистової концентрації CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>) в усіх варіантах (див. рис. 1, е). За тривалого прогрівання в чутливого до високої температури сорту Вікторія одеська параметр C<sub>i</sub> підвищувався, досягав контрольного рівня у варіанті з низькою концентрацією O<sub>2</sub> і був на 12 % вищим від контрольного за нормальної концентрації O<sub>2</sub>. У стійкішого сорту Одеська 51 параметр C<sub>i</sub> під час прогрівання залишався нижчим від контрольного з відносними значеннями наприкінці прогрівання 85 і 50 % відповідно за вмісту 21 і 2 % O<sub>2</sub>.

Згідно з результатами розрахунків швидкості оксигеназної реакції РБФК/О, підвищення температури призводило до значних змін інтенсивності фотодихання (рис. 2). На відміну від фотосинтезу інтенсивність гліколатного метаболізму в перші хвилини стресу різко зростала — приблизно в 3 і 3,5 раза відповідно в сортів Вікторія одеська й Одеська 51. Після цього короткочасного сплеску активність фотодихання знижувалась упродовж прогрівання й наприкінці експерименту була на 10 % нижчою від контрольного значення в сорту Вікторія одеська, але залишалась в 1,8 раза вищою від контрольного рівня в сорту Одеська 51.

Характер змін активності ФС II на світлі з підвищенням температури за нормальної концентрації O<sub>2</sub> істотно відрізнявся від реакції інтенсивності асиміляції CO<sub>2</sub>

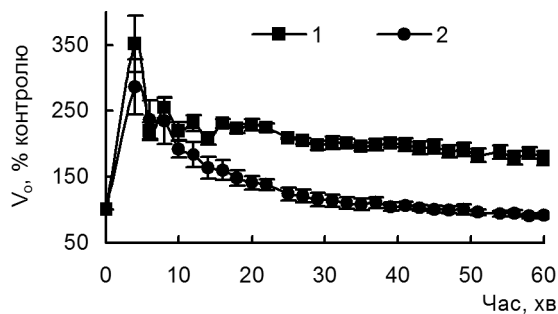


Рис. 2. Вплив підвищення температури листка на швидкість оксигеназної реакції РБФК/О в листках пшениці

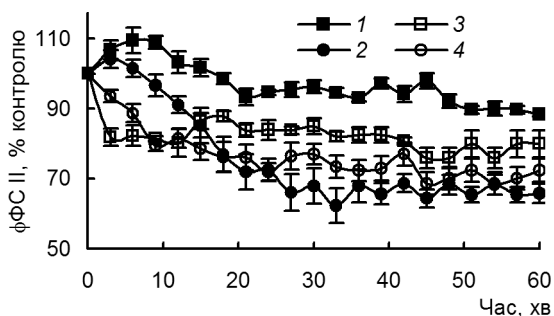


Рис. 3. Реакція діючої квантової ефективності ФС II (φФС II) у листках пшениці на підвищення температури

інтенсивності асиміляції CO<sub>2</sub> (рис. 3). У сорту Одеська 51 в перші 6—9 хв прогрівання параметр φФС II зростав і тільки після цього знижувався й досягав рівня, нижчого від контрольного, наприкінці експерименту. В листках менш стійкого сорту Вікторія одеська теж спостерігалась слабка тенденція до підвищення φФС II упродовж перших 3 хв, але потім його значення різко зменшувалось і після 30 хв прогрівання стабілізувалось на рівні, значно нижчому за контрольний.

Підвищення температури за відсутності фотодихання (2 % O<sub>2</sub> в повітрі), навпаки, спричинювало різке інгібування активності ФС II вже на початку прогрівання. В сорту Одеська 51 параметр φФС II упродовж 3 хв знижувався май-

же на 20 % і після незначних коливань стабілізувався приблизно на цьому ж рівні наприкінці досліду. В листках рослин сорту Вікторія одеська активність ФС II також найшвидше знижувалась упродовж перших 9 хв прогрівання, після чого зниження уповільнювалось і параметр фФС II стабілізувався на рівні близько 70 % контрольного.

Отримані результати підтвердили, що сорти озимої пшениці істотно різняться за стійкістю фотосинтетичного апарату до помірно високої температури. При цьому міжсортіві відмінності за ступенем інгібування асиміляції  $\text{CO}_2$  були значно більшими, ніж за активністю ФС II.

Зміни продихової провідності не були визначальним чинником в інгібуванні асиміляції  $\text{CO}_2$  за підвищеної температури. Слід відмітити здатність до підтримання доволі високої активності асиміляції  $\text{CO}_2$  за низьких значень  $C_i$  в листках рослин стійкого сорту Одеська 51. Очевидно, ця властивість сорту може зумовлювати підвищену ефективність використання води в польових умовах. Цікавою є також різна чутливість продихів у листках рослин досліджених сортів до високої температури за відсутності фотодихання, однак ця залежність потребує додаткового вивчення.

Як видно з рис. 1, а, зменшення інтенсивності асиміляції  $\text{CO}_2$  на самому початку розвитку високотемпературного стресу було зумовлене посиленням фотодихання, цей ефект не спостерігався за вмісту в повітрі 2 %  $\text{O}_2$ . Різкий сплеск інтенсивності фотодихання на початкових етапах високотемпературного стресу пов'язаний, в основному, з особливостями біфункціональної каталітичної активності РБФК/О, відносно повільним зниженням активаційного статусу ферменту й, до певної міри — зниженням  $C_i$ . Останній чинник, а також підтримання високої активності РБФК/О зумовлювали вищу інтенсивність фотодихання впродовж прогрівання рослин сорту Одеська 51 порівняно як із контролем, так і менш стійким сортом Вікторія одеська. Слід зазначити, що результати розрахунків змін інтенсивності фотодихання з підвищенням температури в досліджених сортах узгоджуються з наведеними в таблиці даними прямих вимірювань ефекту Варбурга.

Активне функціонування фотодихання чинило визначальний вплив на розвиток термоіндукованих змін активності ФС II. Посилення інтенсивності фотодихання в перші хвилини після підвищення температури було одним із найвагоміших чинників забезпечення енергетичного балансу фотосинтезуючих клітин. На основі загальноприйнятої стехіометрії синтезу РБФ у циклі Кальвіна й гліколатним шляхом [12] можна оцінити, що використання відновлювальних еквівалентів для асиміляції  $\text{CO}_2$  в цей період зростало приблизно вдвічі. Наведений факт чітко пояснює різну спрямованість індукованих підвищенням температури змін фФС II за нормальної і низької концентрації  $\text{O}_2$ . В умовах проведення даних експериментів за високої інтенсивності освітлення ( $1500 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ) лінійний транспорт електронів перебував у стані динамічного фотоінгібування і значна частина реакційних центрів ФС II знаходилась у «закритому» стані й була нездатною здійснювати фотохімічний процес [2]. Збільшення утилізації електронів за підвищеної активності фотодихання в перші хвилини стресу сприяло окисненню компонентів ЕТЛ хлоропластів і зростанню інтенсивності перенесення електронів через ФС II. За відсутності фотодихання, навпаки, швидкість лінійного транспорту в хлоропластах різко знижувалась відразу ж після підвищення температури. Висока інтенсивність фотодихання сприяла підтриманню транспор-

ту електронів через ФС II у стійкішого сорту впродовж прогрівання, чим зумовлювала істотні відмінності ступеня інгібування ФС II за різних концентрацій O<sub>2</sub> при однаковому рівні пригнічення видимого CO<sub>2</sub>-газообміну.

Складнішою і менш зрозумілою є роль фотодихання в термоіндукованій реакції асиміляції CO<sub>2</sub>. В попередніх експериментах з іншими сортами м'якої пшениці ми виявили протекторну дію фотодихання за умов високотемпературного стресу в стійких сортів степового екотипу і, навпаки — пошкоджувальну в менш стійких сортів лісостепового екотипу [2, 11]. Сильніше інгібування асиміляції CO<sub>2</sub> помірно високими температурами за відсутності фотодихання спостерігали також інші дослідники на бавовнику [5]. В нашому експерименті перебіг реакцій фотодихання посилював інгібування асиміляції CO<sub>2</sub> в чутливого сорту пшениці. У стійкого сорту інгібувальний ефект високої температури був однаковим за наявності і відсутності фотодихання, хоча з урахуванням зростання інтенсивності фотодихання в умовах стресу зниження активності карбоксилювання (справжнього фотосинтезу) в стійкого сорту все ж було меншим за нормальної концентрації O<sub>2</sub>. Очевидно, відсутність прояву захисної дії фотодихання на асиміляцію CO<sub>2</sub> в рослин сорту Одеська 51 пов'язана з високою здатністю РБФК/О-активази підтримувати активіційний статус РБФК/О за умов високотемпературного стресу незалежно від інтенсивності фотодихання.

Різний вплив фотодихання на інтенсивність транспорту електронів через ФС II й асиміляцію CO<sub>2</sub> за підвищення температури у відмінних за стійкістю сортів був вагомим чинником змін співвідношення цих процесів (рис. 4). У стійкого сорту відношення активності ФС II до інтенсивності асиміляції CO<sub>2</sub> (фФС II/А) зростало з підвищенням температури і залишалось більшим за контрольне значення впродовж прогрівання саме внаслідок активування фотодихання. Водночас зменшення відношення фФС II/А з підвищенням температури за вмісту в повітрі 2 % O<sub>2</sub> вказує на відносно більшу чутливість транспорту електронів до високої температури порівняно з карбоксилюванням у цього сорту, принаймні за зазначених умов. У менш стійкого сорту відношення фФС II/А збільшувалось із підвищенням температури як за наявності, так і за відсутності фотодихання, тобто активність карбоксилювання спадала швидше і сильніше, ніж інтенсивність транспорту електронів через ФС II. Очевидно, основною причиною ослаблення фотосинтезу в менш стійкого сорту була нездатність підтримувати високий рівень активування

РБФК/О, а зменшення параметра фФС II зумовлювалось динамічним фотоінгібуванням ФС II.

Отримані результати свідчать, що в досліджених сортах пшениці фотосинтез за підвищеної температури може лімітуватися різними чинниками: у стійкого сорту — інтенсивністю транспорту електронів, в менш стійкого — активністю РБФК/О. Раніше ми вияви-

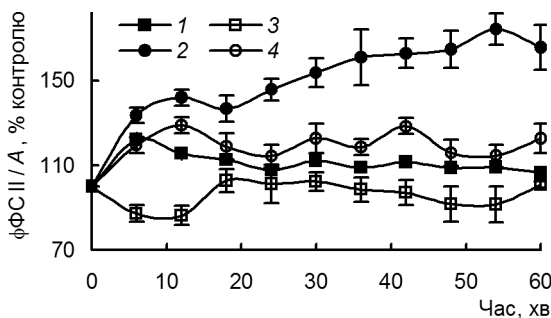


Рис. 4. Динаміка співвідношення активності ФС II на світлі та інтенсивності асиміляції CO<sub>2</sub> (фФС II/А) після підвищення температури в листках пшениці

ли, що в чутливих до високої температури сортів пшениці лісостепового екотипу фотосинтез за умов помірного високотемпературного стресу лімітується активністю РБФК/О, а в стійкіших сортів степового екотипу внаслідок збереження високого рівня активування РБФК/О — швидкістю регенерації РБФ, яка визначається інтенсивністю лінійного транспорту електронів [11]. Результати нещодавніх досліджень температурної залежності фотосинтезу в 11 видів рослин вказують на те, що в холодолюбних видів фотосинтез за високих температур лімітується активністю РБФК/О, а в теплолюбних — швидкістю регенерації РБФ [15].

Отже, зумовлене головно кінетичними властивостями РБФК/О значне активування фотодихання за підвищення температури є вагомим первинним чинником розвитку стресової реакції фотосинтетичного апарату листків пшениці, який істотно змінює співвідношення світлових і темнових реакцій фотосинтезу. Збільшення інтенсивності фотодихання, з одного боку, є основною причиною різкого гальмування асиміляції  $\text{CO}_2$  під час підвищення температури і на початкових етапах прогрівання, проте з іншого — посилення фотодихання підтримує високий рівень активності ФС II внаслідок утилізації відновних еквівалентів у стромі хлоропластів й ослаблення динамічного фотоінгібування. Вплив фотодихання на інтенсивність асиміляції  $\text{CO}_2$  за помірного високотемпературного стресу має сортоспецифічний характер, залежить від адаптивних властивостей сорту й, очевидно, є результатом взаємодії з іншими регуляторними системами фотосинтезуючих клітин.

1. Моргул В.В., Киризи́й Д.А., Шадчина Т.М. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — 42, № 1. — С. 3—22.
2. Шадчина Т.М., Гуляев Б.И., Киризи́й Д.А. та ін. Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин. Фізіологічні та екологічні аспекти. — К.: Укр. фітосоціоцентр, 2006. — 383 с.
3. Bernacchi C.J., Singaas E.L., Pimentel C. et al. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis // Plant Cell Environ. — 2001. — 24, N 2. — P. 253—259.
4. Berry J., Bjorkman O. Photosynthetic response and acclimation to temperature in higher plants // Annu. Rev. Plant Physiol. — 1980. — 33. — P. 491—543.
5. Crafts-Brandner S.J., Salvucci M.E. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and  $\text{CO}_2$  // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2000. — 97, N 24. — P. 13430—13435.
6. Jordan D.V., Ogren W.L. The  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase: dependence on ribulosebisphosphate concentration, pH and temperature // Planta. — 1984. — 161, N 4. — P. 308—313.
7. Sage R.F., Kubien D.S. The temperature response of  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  photosynthesis // Plant Cell Environ. — 2007. — 30, N 9. — P. 1086—1106.
8. Sage R.F., Way D.A., Kubien D.S. Rubisco, Rubisco activase, and global climate change // J. Exp. Bot. — 2008. — 59, N 7. — P. 1581—1599.
9. Sharkey T.D. Estimating the rate of photorespiration in leaves // Physiol. Plant. — 1988. — 73, N 1. — P. 147—152.
10. 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.
11. Stasik O.O., Jones H.G. Response of photosynthetic apparatus to moderate high temperature in contrasting wheat cultivars at different oxygen concentrations // J. Exp. Bot. — 2007. — 58, N 8. — P. 2133—2143.
12. Von Caemmerer S. Biochemical models of leaf photosynthesis. — Canberra: CSIRO Publ. — 2000. — 195 p.
13. Wingler A., Lea P.J., Quick W.P., Leegood R.C. Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection // Phil. Trans. Roy. Soc. B. — 2000. — 355. — P. 1517—1529.
14. Wise R.R., Olson A.J., Schrader S.M., Sharkey T.D. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature // Plant Cell Environ. — 2004. — 27, N 6. — P. 717—724.



15. Yamori W., Noguchi K., Hikosaka K., Terashima I. Phenotypic plasticity in photosynthetic temperature acclimation among crop species with different cold tolerances // *Plant Physiol.* — 2010. — **152**, N 1. — P. 388—399.

Отримано 11.01.2010

#### УЧАСТИЕ ФОТОДОДЫХАНИЯ В РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ НА ПОВЫШЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

О.О. Стасик,<sup>1</sup> Х.Г. Джонс<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев  
<sup>2</sup>Университет Данди, DD2 5DA Инвергаври, Данди, Великобритания

У двух контрастных по устойчивости сортов мягкой озимой пшеницы сравнивали реакцию фотосинтетической ассимиляции CO<sub>2</sub> и квантовой эффективности ФС II (фФС II) на умеренно высокую температуру при освещении 1500 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с) ФАР в условиях активного функционирования фотодыхания (21 % O<sub>2</sub> в воздухе) и его отсутствия (2 % O<sub>2</sub> в воздухе). Установлено, что повышение температуры листа от 25 до 38 °С при содержании в воздухе 21 % O<sub>2</sub> вызывает резкий кратковременный всплеск активности гликолатного метаболизма (в 3–3,5 раза), обусловленный кинетическими свойствами РБФК/О. Активизация фотодыхания была основной причиной быстрого ингибирования ассимиляции CO<sub>2</sub> и поддержания высокого уровня фФС II на начальных этапах прогрева у обоих сортов пшеницы. При продолжительном прогревании (20–60 мин) фотодыхание способствовало поддержанию активности ФС II у устойчивого сорта и, наоборот, усиливало ингибирование фотосинтеза у менее устойчивого сорта. Обсужден сортоспецифичный характер влияния фотодыхания на интенсивность ассимиляции CO<sub>2</sub> в условиях умеренного высокотемпературного стресса.

#### THE ROLE OF PHOTORESPIRATION IN RESPONSE OF PHOTOSYNTHESIS TO TEMPERATURE INCREASE IN WHEAT LEAVES

О.О. Stasik,<sup>1</sup> H.G. Jones<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine  
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

<sup>2</sup>Division of Plant Science, University of Dundee at SCRI, Invergowrie, Dundee DD2 5DA, UK

The responses of photosynthesis to moderately high temperature in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in their thermo-tolerance were compared at photorespiratory and non-photorespiratory conditions (21 and 2 % O<sub>2</sub> in air respectively). The temperature increase from 25 to 38 °C at 21 % O<sub>2</sub> caused the sharp burst of Rubisco oxygenation activity as estimated from the measured data of CO<sub>2</sub> exchange rate using Rubisco kinetic properties by the Farquhar — von Caemmerer — Berry model (1980). The acceleration of photorespiration was the main reason for rapid reduction of CO<sub>2</sub> assimilation and maintenance of high level of фPS II at the initial stages of heating (up to 15 min) in both cultivars. At the longer heating (20–60 min), the photorespiration contributed essentially for PS II activity maintenance in thermo-tolerant cultivar but exacerbated photosynthesis inhibition in sensitive cultivar. The specificity of photorespiration influence on the CO<sub>2</sub> assimilation heat-response in contrasting cultivars is discussed.

*Key words:* *Triticum aestivum* L., photosynthesis, photorespiration, high temperature.