

УДК 581.132

РЕГУЛЯТОРНІ ЗВ'ЯЗКИ І ЛІМІТУВАЛЬНІ ЧИННИКИ В СИСТЕМІ ФОТОСИНТЕЗ—ПРОДУКЦІЙНИЙ ПРОЦЕС ТА ПЕРСПЕКТИВИ ЇХ ОПТИМІЗАЦІЇ

О.О. СТАСИК, Д.А. КІРІЗІЙ

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

Проаналізовано сучасний стан досліджень регуляторних зв'язків, лімітувальних чинників фотосинтезу та продукційного процесу рослин. Висвітлено внесок відділу фізіології та екології фотосинтезу ІФРГ НАН України у розвиток теорії регуляції фотосинтетичної функції рослин як складової продукційного процесу в аспекті донорно-акцепторних відносин. Розглянуто роль оптимізації фотосинтетичних процесів і регуляторних механізмів у подальшому генетичному поліпшенні врожайності рослин.

Ключові слова: продуктивність, фотосинтез, фотодихання, донорно-акцепторні відносини, квантова ефективність фотосинтезу.

Фотосинтетична асиміляція CO_2 є основою продукційного процесу рослин, близько 90 % маси сухої речовини яких формується у результаті фотосинтезу. Величина господарського врожаю визначається сумарною за вегетацію фотосинтетичною продуктивністю посіву та ефективністю розподілу асимілятів на формування господарсько-цінних органів ($K_{\text{госп}}$) [2]. Підвищення врожайності як селекційно-генетичними методами, так і агротехнічними заходами прямо чи опосередковано досягається внаслідок зростання внеску цих двох чинників.

Загострення продовольчої проблеми в планетарному масштабі в останні роки, зумовлене ростом народонаселення, зменшенням посівних площ, погіршенням кліматичних умов, висуває нові вимоги підвищення продуктивності агроценозів. Зокрема, за деякими оцінками, для задоволення базових продовольчих потреб людства в найближчі 10 років необхідно забезпечити щорічне підвищення врожайності пшениці більш ніж на 5 ц/га [38]. Оскільки в багатьох культурах, у тім числі й пшениці $K_{\text{госп}}$ на сьогодні наближається до теоретичної межі, для підвищення потенційної врожайності найперспективнішим підходом вважають збільшення маси рослин, тобто посилення фотосинтетичної активності [47, 50].

Можливості поліпшення врожайності через активізацію фотосинтезу широко дискутуються в світовій і вітчизняній літературі [7, 38, 65]. Вагомим внеском у розвиток теорії взаємоз'язку фотосинтезу і продукційного процесу сільськогосподарських культур, зокрема пшениці, є роботи, виконані у відділі фізіології та екології фотосинтезу ІФРГ НАН України [1, 2, 14]. Основні дослідження тут проводяться з пшеницею —

однією з найважливіших сільськогосподарських культур як у світовому масштабі, так і для України зокрема. Видатні успіхи, досягнуті в селекції пшениці на продуктивність, дають можливість використовувати її як інформативний об'єкт досліджень для розвитку загальної теорії регуляції зв'язку фотосинтезу і продуктивності. Останнім часом в Інституті фізіології рослин і генетики Національної академії наук України під керівництвом академіка НАН України В.В. Моргуна створено принципово нові високоінтенсивні сорти озимої пшениці з рекордними показниками врожайності. Порівняльним вивченням особливостей перебігу фізіологічних процесів у старих і нових високопродуктивних генотипів рослин можна з'ясувати ключові ланки, що лімітують продуктивність, виявити структурно-функціональні характеристики фотосинтетичного апарату, які забезпечують високу фотосинтетичну активність рослин в умовах посіву, визначити шляхи їх оптимізації генетичними й агротехнічними методами [6, 7].

Основою досліджень відділу фізіології та екології фотосинтезу є системний підхід, впроваджений працями Б.І. Гуляєва. Він полягає в тому, що фотосинтетичну функцію вивчають у тісному взаємозв'язку з процесами росту і розвитку рослин на різних рівнях структурної організації — від агрофітоценозу до субклітинного з урахуванням комплексності зв'язків між структурно-функціональними показниками самого фотосинтетичного апарату [1, 2]. Важливість системного підходу при вивченні ролі фотосинтезу в формуванні врожайності рослин зумовлена багатоетапністю фотосинтетичного процесу, різною чутливістю окремих етапів до змін чинників довкілля, необхідністю підтримання балансу між синтезом асимілятів та їх використанням у донорно-акцепторній системі рослини, а також специфічністю регуляторних зв'язків на різних рівнях структурної організації фотосинтетичного апарату.

Застосування системного підходу уможливило визначення найважливіших чинників, що забезпечують формування високої фотосинтетичної активності посіву впродовж вегетації і мають велике значення для поліпшення продуктивності агротехнічними чи генетико-селекційними методами [2, 14]. Нині основну увагу дослідників привертають внутрішні чинники, які обмежують функціональну активність фотосинтетичного апарату, регуляція фотосинтезу в донорно-акцепторній системі рослини і регуляторні механізми, що забезпечують стабільність фотосинтетичної активності за змінних умов довкілля.

Внутрішні лімітувальні чинники активності фотосинтетичного апарату. Згідно із загально визнаною теорією, інтенсивність асиміляції CO_2 в C_3 -рослин обмежується активністю ключового фотосинтетичного ферменту РБФК/О і (або) швидкістю регенерації субстрату первинної реакції — РБФ, яка, у свою чергу, може визначатися інтенсивністю лінійного транспорту електронів і (або) активністю певних ферментів циклу Кальвіна [59]. У результаті досліджень, проведених у відділі фізіології та екології фотосинтезу ІФРГ НАН України, виявлено, що за атмосферної концентрації CO_2 в повітрі інтенсивність фотосинтезу в листках високопродуктивних сучасних сортів пшениці Фаворитка і Смуглянка, створених в ІФРГ НАН України, і менш продуктивного старого сорту Миронівська 808 узгоджено детермінувалась як активністю РБФК/О, так і швидкістю синтезу РБФ [12]. Водночас абсолютні значення цих параметрів були істотно вищими в сучасних сортах, що зумовило їх перевагу за інтенсивністю асиміляції CO_2 над сортом Миронівська 808 більш як на 20 %.

Можливості підвищення карбоксилазної активності РБФК/О з метою поліпшення ефективності фотосинтезу інтенсивно вивчають в останні роки [42]. Характерною особливістю цього ферменту є його високий вміст у фотосинтезуючих органах — від 30 до 50 % всього розчинного білка в листках C_3 -рослин [41]. Його концентрація в стромі хлоропластів може сягати величин, властивих кристалічному стану [26]. Вважають, що це пов'язано з низькою ефективністю каталітичної функції РБФК/О й неможливістю запобігти оксигеназній реакції за природних умов. Величина $k_{\text{кат}}$ (кількість асимільованого CO_2 на один реакційний центр за секунду) для РБФК/О істотно нижча, ніж у більшості інших рослинних ферментів, і це потребує високого вмісту ферменту для забезпечення необхідного рівня асиміляції CO_2 .

Для перевірки гіпотези щодо лімітувальної ролі РБФК/О в процесі асиміляції CO_2 досліджено генетично трансформовані рослини різних видів з антисмисловою послідовністю малої субодиниці, які характеризувалися зниженим вмістом ферменту [42]. В рослин, вирощених за високої інтенсивності освітлення й атмосферної концентрації CO_2 , максимальна інтенсивність фотосинтезу тісно корелювала з вмістом РБФК/О у листках. Водночас спроби збільшення вмісту РБФК/О в результаті надекспресії малої субодиниці не привели до створення рослин із підвищеною інтенсивністю фотосинтезу [41]. У трансформованих рослин рису, що містили на 30 % більше РБФК/О порівняно з рослинами дикого типу, інтенсивність фотосинтезу за світлового насичення не змінювалась за низьких, але знижувалась за високої внутрішньолистякової концентрації CO_2 (C_i) [55]. При цьому питома активність ферменту в трансформантів залишалась незмінною, але істотно знижувався ступінь його активування. Автори припустили, що посилення перерозподілу азоту в РБФК/О навіть за умов адекватного забезпечення цим елементом призводить до функціонального дисбалансу з іншими ланками (ферментами) фотосинтетичного процесу і зниження його ефективності.

Регенерація РБФ в C_3 -рослин залежить від узгодженої активності ферментів циклу Кальвіна, забезпечення АТФ і НАДФН з боку реакцій світлової фази фотосинтезу та метаболізації гліколату до 3-фосфогліцеринової кислоти (3-ФГК). Вивченням особливостей фотосинтезу в трансгенних рослин зі зниженим вмістом окремих ферментів чи компонентів електронтранспортного ланцюга виявлено, що регенерація РБФ потенційно може лімітуватися в двох точках: це цитохромний комплекс b_6/f і седогептулозо-1,7-біс-фосфатаза (СБФ) [44, 45]. Лімітувальна роль СБФ підтверджена в дослідженнях трансгенних рослин тютюну з підвищеним вмістом цього ферменту. Надекспресія гена СБФ арабідопсису в листках тютюну призводила до істотного підвищення інтенсивності асиміляції CO_2 за насичувальних рівнів ФАР, пришвидшувала ріст листків і на 30 % збільшувала масу сухої речовини рослин [31]. У трансформованих рослин тютюну з підвищеною експресією ціанобактеріальної СБФ інтенсивність фотосинтезу і маса сухої речовини наприкінці досліду була відповідно на 50 і 24 % більшою порівняно з диким типом [36].

У літературі також розглянуто потенційну можливість збільшення активності асиміляції CO_2 внаслідок поліпшення кінетичних характеристик РБФК/О [42, 53]. Вирішення цього завдання прямо чи опосередковано торкається оксигеназної функції РБФК/О та регуляції фотодихання.

Фотодихання. Зниження інтенсивності фотодихання багато дослідників розглядає як перспективний фізіологічно можливий спосіб

істотного поліпшення продуктивності рослин [32, 42]. Згідно з розрахунками, наведеними в праці [32], повна елімінація оксигеназної активності РБФК/О може на 43 % збільшити ефективність використання світлової енергії для асиміляції CO_2 в C_3 -рослин. Наприкінці минулого століття було отримано мутантні і трансгенні форми арабідопсису, гороху, тютюну, ячменю з відсутньою або зниженою активністю окремих ферментів гліколатного метаболізму [61]. Однак рослини, в яких не відбувались якісь із реакцій гліколатного шляху, могли рости тільки за низьких концентрацій O_2 і (або) підвищених концентрацій CO_2 за зниженої інтенсивності освітлення й були нездатні сформувати насіння в разі вирощування за природних умов. Хоча результати цих досліджень не є господарсько-цінними, вони дають унікальну можливість з'ясування природи гліколатного метаболізму та його фізіологічного значення [52]. За результатами вивчення особливостей фотодихальних мутантів зроблено висновок, що блокування потоку вуглецю по гліколатному шляху на будь-якому з його етапів порушує еволюційно усталену узгодженість обміну речовин у клітині, призводить до накопичення проміжних метаболітів і гальмування асиміляції CO_2 , а тому не може бути корисним для отримання високопродуктивних форм [61].

Втім нові можливості генетичної модифікації рослин, пов'язані з успіхами генетичної інженерії в останні роки, стимулюють активний пошук альтернативних способів уповільнення чи зменшення енерговитратності фотодихання. Нещодавно опубліковано результати наукових проєктів, в яких реалізована принципово інша ідеологія зміни метаболізму з метою зменшення негативного впливу фотодихання на квантову ефективність фотосинтезу [43]. Так, у геном рослин тютюну були перенесені бактеріальні гени ферментів гліоксилаткарболігази і гідроксипіруватізомерази, які дають змогу перетворити гліоксилат на гідроксипіруват, обминаючи реакцію синтезу серину з двох молекул гліцину, й запобігти енергетично витратній реасиміляції NH_3 [42]. Однак отримані трансгенні рослини виявилися гіперчутливими до фотоокиснення і потерпають від фотопошкоджень фотосинтетичного апарату в разі вирощування за умов інтенсивного освітлення й атмосферної концентрації CO_2 .

Подібну, але радикальнішу, модифікацію здійснено на рослинах арабідопсису [29]. П'ять бактеріальних генів що кодують гліколатдегідрогеназу, гліоксилаткарболігазу і тартроніксеміальдегіддегідрогеназу, були перенесені в геном арабідопсису. Це уможливило перетворення безпосередньо в хлоропластах трансформованих рослин гліколевої кислоти на гліцерінову, обминаючи пероксисомальні й мітохондріальні етапи гліколатного циклу. Введення альтернативного шляху зменшило метаболізацію гліколату через повний цикл, хоча не припинило її зовсім. Трансгенні рослини відзначалися швидшим ростом, більшим накопиченням біомаси пагона і кореня, містили більше вуглеводів порівняно з диким типом. Проте наразі невідомо, чи зберігали трансформовані рослини арабідопсису перевагу за показниками продуктивності над диким типом при вирощуванні в умовах змінного природного середовища, і чи вдалося за цього підходу модифікувати господарсько значущі рослини.

Сумніви щодо ефективності зазначених генетичних трансформацій пов'язані з численними даними про важливість реакції перетворення гліцину на серин для регуляції енергетичного балансу й анаболізму фотосинтезуючої клітини загалом [13]. Наприклад, гетерозиготні мутанти ячменю зі зниженою активністю перетворення гліцину на серин не

відрізняються за показниками фотосинтезу і росту від дикого типу в оптимальних умовах вирощування, але за помірної посухи у них значно сильніше пригнічується інтенсивність асиміляції CO_2 , ніж у нормальних рослин [61].

Однією з найперспективніших стратегій підвищення інтенсивності фотосинтезу в культурних рослин вважають зміну співвідношення карбоксилазної й оксигеназної активностей РБФК/О (фактора специфічності $S_{c/o}$) методами генетичної інженерії [42, 53]. Щоб отримати РБФК/О зі збільшеними значеннями $S_{c/o}$, використовують два підходи: 1) пошук серед існуючих генотипів (зазвичай видів, що ростуть в екстремальних умовах довкілля); 2) спрямований мутагенез генів, які кодують малу і велику субодиниці РБФК/О.

У результаті досліджень широкого кола фотосинтезуючих організмів — від бактерій до вищих рослин — виявлено, що величина $S_{c/o}$, як правило, негативно корелює з питомою активністю ферменту — $k_{\text{кат}}$ [46]. Як уже зазначалось, РБФК/О є відносно “повільним” ферментом із $k_{\text{кат}}$ значно нижчим, ніж у більшості інших рослинних ферментів, тому ця кореляція має істотне значення для забезпечення необхідного рівня асиміляції CO_2 . Проте було знайдено кілька видів C_3 -рослин із дещо кращими порівняно з іншими співвідношеннями $S_{c/o}$ і $k_{\text{кат}}$ [24, 65]. Виявлено окремі ділянки поліпептиду великої субодиниці РБФК/О, заміна амінокислотних залишків в яких спричинювала підвищення $S_{c/o}$ [53]. Однак численні спроби поліпшення структури ферменту за допомогою сайт-спрямованого мутагенезу не дали очікуваного результату. Отримані зразки РБФК/О були гіршими за співвідношенням $S_{c/o}$ і $k_{\text{кат}}$, ніж природні форми [42, 46, 65].

На основі аналізу структури і функціональних особливостей РБФК/О рослин із різним типом метаболізму Черкез та співавт. [57] дійшли висновку, що природну РБФК/О практично неможливо поліпшити. При цьому взаємозалежні відмінності за величинами $S_{c/o}$ і $k_{\text{кат}}$ у різних видів є результатом оптимального пристосування фотосинтетичного апарату до конкретних умов місцезростання. Цікаво зазначити, що комп’ютерне моделювання залежності фотосинтетичної активності посіву від кінетичних характеристик РБФК/О показало перевагу за активністю асиміляції CO_2 для C_3 -рослин зі зниженими значеннями $S_{c/o}$, й отже, вищим відносним рівнем фотодихання, але більшими значеннями $k_{\text{кат}}$ [65].

У дослідженнях, проведених у відділі фізіології та екології фотосинтезу ІФРГ НАН України на широкій вибірці дикорослих і слабоокультурених видів, а також сортах культурних видів пшениці різної продуктивності, було показано, що інтенсивність фотодихання значно тісніше й стабільніше корелює із зерною продуктивністю, ніж інтенсивність фотосинтезу [11]. Встановлено, що фотодихання слугує важливим регуляторним механізмом фотосинтетичного метаболізму за змінних умов довкілля, сприяє збереженню високої активності фотосинтетичного апарату впродовж репродуктивного періоду розвитку рослин, що забезпечує кращу виповненість зерна і вищу зернову продуктивність [12]. У високопосухостійких сортів за дії посухи й високої температури виявлено сильніше і триваліше підвищення активності фотодихання, ніж у менш стійких. В умовах стресу енерговитратність фотодихання забезпечує підтримання активності процесів світлової фази фотосинтезу, сприяє зменшенню фотоінгібування і фотопшкоджень. Вперше було встанов-

лено, що роль фотодихання в реакції фотосинтетичного апарату на підвищення температури залежить від адаптивних властивостей сорту — активне фотодихання сприяє підтриманню фотосинтезу в стійких сортів і, навпаки — інгібуванню його в чутливих сортів [54]. Аналіз внутрішніх лімітувальних чинників фотосинтезу за моделлю Фаркухара—фон Каме-рер—Бері [59] показав, що дія фотодихання за високотемпературного стресу пов'язана зі змінами активності РБФК/О і швидкості регенерації РБФ в циклі Кальвіна, однак її механізм потребує подальшого вивчення.

Результати сучасних досліджень фотодихання, отримані у відділі фізіології та екології фотосинтезу [12], а також іншими авторами [43], підтвердили, що гліколатний цикл є важливою, усталеною в ході еволюції складовою метаболізму фотосинтезуючих клітин C_3 -рослин. В останні роки істотно поглиблено уявлення про пластичність гліколатного метаболізму, функціонування альтернативних класичному циклу шляхів метаболізації окремих його інтермедіатів *in vivo* та їх роль у регуляції азотного обміну й енергетичного гомеостазу клітини. Нові дані сприяли формуванню глибшого розуміння ролі фотодихання в стресових реакціях фотосинтетичного апарату на водний дефіцит і надмір світлової енергії. Залучення цих знань, очевидно, було б корисним для розробки перспективних проектів генетичних модифікацій рослин з метою пригнічення фотодихання і підвищення продуктивності.

Механізми регуляції квантової ефективності фотосинтезу. Фотосинтез — світлозалежний процес, проте зв'язок між інтенсивністю асиміляції CO_2 і рівнем освітлення має нелінійний характер. Квантова ефективність фотосинтезу (кількість асимільованого CO_2 на одиницю поглинутих фотонів ФАР) починає знижуватись уже за інтенсивності освітлення, що становить усього 5—10 % повного сонячного світла [59]. У разі освітлення на рівні 50—75 % повного сонячного світла світлова залежність фотосинтезу в C_3 -рослин зазвичай виходить на плато насичення. Надмірна світлова енергія, поглинена хлорофілом, є потенційно шкідливою, тому основна її частина розсіюється у вигляді тепла, що запобігає фотоокиснювальному пошкодженню фотосинтетичного апарату [14]. Нефотохімічне розсіювання (теплова дисипація) поглиненої енергії має критично важливе захисне значення і регулюється низкою чинників, що викликають зміни енергізації та конформаційного стану тилакоїдної мембрани. Для кількісної характеристики теплової дисипації найчастіше використовують показник — нефотохімічне гасіння флуоресценції (NPQ) [34].

Найважливіша роль у регуляції теплової дисипації світлової енергії належить тилакоїдному трансмембранному градієнту рН, який формується внаслідок функціонування ЕТЛ і до певної міри відображає баланс транспорту електронів та використання енергетичних кофакторів у хлоропластах [37]. Індукція і релаксація ΔpH -залежного NPQ за змін зовнішніх і внутрішніх чинників відбуваються досить швидко (десятки секунд) завдяки участі спеціального зв'язаного з ФС II PsbS білка. Іншим важливим компонентом регулювання NPQ є стан деєпоксидації пулу ксантофілів, що залежить від функціонування ксантофільного (віолаксантинового) циклу [14]. Деєпоксидація віолаксантину з утворенням зеаксантину в разі збільшення надміру світлової енергії і зворотне перетворення за його зменшення відбувається дещо повільніше, в діапазоні десятків хвилин, іноді — годин. Крім того, зеаксантин має антиоксидантні властивості й може ефективно гасити синглетно збуджений хлорофіл.

Функціонування обох механізмів регуляції NPQ має важливе захисне значення, оскільки фотосинтетичний апарат рослин у реальних польових умовах зазнає значних коливань світлового режиму з різною частотою внаслідок денного руху сонця, руху хмар, переміщення листка в посіві з тіні на світло і навпаки, змін орієнтації листової пластинки щодо сонячних променів тощо. Крім того, надмір світлової енергії можливий за дії стресових чинників, що спричинюють закриття продохів і зменшують потік CO₂ у хлоропласт або знижують активність РБФК/О.

В експериментальних роботах, проведених у відділі фізіології та екології фотосинтезу, показано, що за стресових умов, спричинених дефіцитом азотного живлення, посухою, засоленням, високою температурою, в листках пшениці зростає активність регуляторних механізмів, пов'язаних зі знешкодженням надміру світлової енергії, і частка поглиненої енергії, що розсіюється у вигляді теплоти, підвищується [14, 15, 49]. При цьому зростання NPQ корелювало зі збільшенням частки деепоксидованих ксантофілів. Цікаві результати отримано в порівняльних дослідженнях особливостей ксантофільного циклу в рослин нових високопродуктивних сортів Фаворитка і Смуглянка та менш продуктивного старого сорту Миронівська 808. Встановлено, що нові сорти вирізняються більшим загальним вмістом ксантофілів на одиницю площі листка і меншим ступенем їх деепоксидзації в світлоадаптованих листках [9]. Ці сорти також відрізнялися від менш продуктивного сорту більшою швидкістю деепоксидзації віолаксантину при переході темрява—світло. Отримані дані підтвердили, що нові сорти мають ефективніший механізм перерозподілу енергії за змінних зовнішніх умов, котрий, очевидно, є одним із чинників, які зумовлюють триваліше збереження активності фотосинтетичного апарату впродовж онтогенезу і вищу стійкість за дії стресорів порівняно з сортом пшениці Миронівська 808.

Водночас механізм регуляції NPQ за участю ксантофілів відносно повільніший за варіабельність освітлення листка чи окремих його ділянок за природних умов у посіві. Розрахунки американських дослідників, виконані за спеціально розробленою математичною моделлю, показали, що внаслідок інерційності релаксації NPQ після потрапляння листка на пряме сонячне світло втрати загальної за день фотосинтетичної асиміляції CO₂ посіву пшениці становлять 13—32 % залежно від температури повітря [64]. Вважають, що збільшення швидкості перетворення зеаксантину є істотним резервом підвищення ефективності фотосинтезу і продуктивності посіву [37, 38]. З цією метою запропоновано підвищувати активність зеаксантинепоксидази надекспресією ферменту.

Донорно-акцепторні відносини. Важливою складовою системного підходу до аналізу продукційного процесу культурних рослин є концепція донорно-акцепторних відносин [3]. Останніми роками зусилля співробітників відділу фізіології та екології фотосинтезу зосереджені на дослідженні особливостей функціонування донорно-акцепторної системи найважливішої продовольчої культури — озимої пшениці — у зв'язку із завданням підвищення її продуктивності. Припускають, що скоординоване збільшення потужності донора, тобто фотосинтетичного апарату рослини, оптимізація розподілу асимілятів між донором і акцепторами, а також збільшення попиту на асиміляти з боку головного акцептора (колоса) забезпечать подальший ріст врожайності. У з'ясування цих фундаментальних питань, що дискутуються у світовій науковій літературі, співробітники відділу фізіології та екології фотосинтезу зробили вагомий внесок.

Показано, що нові високоінтенсивні сорти озимої пшениці, оригіномом яких є ІФРГ НАН України, характеризуються вищою інтенсивністю фотосинтезу прапорцевого листка і довшим збереженням його функціональної активності протягом наливання зерна, ніж старі, менш продуктивні сорти [10]. Важлива роль інтенсифікації фотосинтезу у підвищенні продуктивності пшениці відмічена багатьма дослідниками [18, 28] і пропонується для використання як додаткова ознака при селекції сортів пшениці з високим потенціалом продуктивності [62]. Подовження тривалості активного функціонування фотосинтетичного апарату рослин пшениці протягом наливання зерна сьогодні також розглядають як важливу ознаку підвищення їх зернової врожайності [25, 33].

У результаті досліджень, проведених у відділі фізіології та екології фотосинтезу, з'ясовано дискусійне питання щодо ролі власного фотосинтетичного апарату колоса у формуванні зернової продуктивності залежно від генотипних особливостей рослин. Показано, що великий остистий колос має перевагу за асиміляційною діяльністю у фазу цвітіння, однак під час наливання зерна ця перевага від остистості поступово втрачається і на перший план виходять власне розмір колоса і тривалість активної роботи фотосинтетичного апарату колоскових лусок. Із ростом зернівок дихальна активність колоса починає переважати над асиміляційною. У високопродуктивних сортів асиміляційна активність колоса була вищою, ніж у менш продуктивного сорту. Однак питома інтенсивність фотосинтезу колоса в середньому становила лише 10—15 % такої прапорцевого листка, що узгоджується з літературними даними [27]. Є свідчення, що за видалення остей з колоса зернова продуктивність дещо знижується, хоча й значно меншою мірою, ніж у разі видалення прапорцевого листка [30]. Отже, фотосинтетичний апарат колоса відіграє допоміжну роль у формуванні зернової продуктивності, а головним джерелом асимілятів у донорно-акцепторній системі рослини пшениці є листки.

Згідно із загальними уявленнями концепції донорно-акцепторних відносин, маса окремої зернівки визначається потужністю донора вуглецю в рослині та здатністю до синтезу і накопичення запасних сполук у самій зернівці [40]. Доступність джерела асимілятів залежить від інтенсивності фотосинтезу після цвітіння, а також ремобілізації вуглеводів і азотовмісних сполук із вегетативних органів до зерна [17], тоді як здатність до синтезу запасних речовин обумовлена генотипними особливостями. Вважають, що ремобілізація вуглеводів, накопичених у стеблі пшениці до і під час цвітіння, відіграє помітну роль у постачанні асимілятів до зернівок, що ростуть. Особливого значення цей процес набуває в разі дії на рослини несприятливих чинників протягом періоду наливання зерна [21, 56]. Залежно від умов водного режиму й азотного живлення у різні фази росту пшениці внесок депонованих до цвітіння і в період цвітіння асимілятів у кінцеву зернову продуктивність може коливатися від 5 до 90 %. При цьому чим ближчі умови вирощування до оптимальних, тим менший цей внесок. Тому депоновання асимілятів у вегетативних органах перед наливанням зерна найчастіше розглядають як один із механізмів стабілізації врожайності за змінних умов довкілля [5].

Дослідженнями, проведеними у відділі фізіології та екології фотосинтезу з різними сортами озимої пшениці, встановлено, що в період колосіння—цвітіння пригнічення ґрунтовою посухою фотосинтетичної активності рослин пшениці зменшує її кінцеву зернову продуктивність обернено пропорційно здатності фотосинтетичного апарату підтримува-

ти функціонування за умов посухи й відновлюватись після її припинення [4]. Чим ліпшими були ця здатність і показники, що характеризують накопичення й ремобілізацію асимілятів у стеблі, тим менший вплив посуха чинила на кінцеву зернову продуктивність.

На відміну від вуглеводів, головним джерелом яких за нормальних умов протягом наливання зерна є прапорцевий листок, а резерви стебла відіграють допоміжну та страхувальну роль, перерозподіл азотовмісних сполук має свої особливості. Оскільки білковість зерна є одним із визначальних чинників його ринкової ціни, а білки — це азотовмісні сполуки, то генотипні особливості поглинання й розподілу азоту в рослинах пшениці привертають пильну увагу дослідників. Відомо, що понад 60—70 % азоту, який міститься у стиглому зерні, забезпечується ремобілізацією цього елемента, накопиченого в рослині перед цвітінням [20]. У сучасній науковій літературі наголошується, що підвищення ефективності використання азоту є необхідною умовою при створенні нових сортів пшениці [60]. Для цього пропонується зменшити конкуренцію між вегетативними й генеративними органами за азот після цвітіння та посилити його поглинання [39].

У відділі фізіології та екології фотосинтезу вперше виявлено ще один важливий аспект депонувальної здатності стебла, який у літературі практично не висвітлений. Він полягає в тому, що у період колосіння—цвітіння, коли фотосинтетичний апарат уже повністю сформований і активно функціонує, а головний акцептор асимілятів — зерно ще не утворилось, стебло може відігравати роль альтернативного акцептора. Це сприяє розвантаженню листків від асимілятів, запобігає гальмуванню фотосинтезу їх надміром [3]. Отже, коли починається наливання зерна, фотосинтетичний апарат, зберігши свою повну потужність, перемикається на постачання головного акцептора. Стебло завдяки депонованим асимілятам слугує додатковим донором, роль якого, як зазначалося, варіює залежно від умов навколишнього середовища в період дозрівання. Ця гіпотеза експериментально підтверджена виявленою нами тісною позитивною кореляцією між ємністю стебла для асимілятів та інтенсивністю фотосинтезу прапорцевих листків.

На сьогодні більшість дослідників вважає, що зернова продуктивність сучасних сортів пшениці обмежується атрагувальною силою колоса після цвітіння, яка переважно визначається кількістю зернин у ньому. Збільшення кількості зернин на 1 м² посіву в сучасних сортів пшениці було обумовлене як кількістю зав'язей на одиницю маси колоса в період цвітіння, так і власне збільшення маси колоса в цю фазу розвитку [35]. У свою чергу, накопичення сухої речовини й азоту в колосі, тобто його ріст, визначаються кількістю фотосинтетично активної радіації і забезпеченістю азотом [19]. Тому з'ясування чинників, що впливають на кількість зернин, буде корисним для подальшого підвищення врожайності [23]. Є багато доказів, що інтенсивність фотосинтезу після цвітіння й накопичення сухої речовини рослиною зросли у процесі селекції одночасно зі збільшенням числа зернин у колосі [46, 48]. Автори цих досліджень пропонують підвищити фертильність колоса генетичним шляхом через інтрогресію ознаки багатозав'язевості, щоб збільшити кількість зернин у колоску. При цьому очікується відповідне підвищення інтенсивності фотосинтезу за принципом зворотного зв'язку в донорно-акцепторній системі цілої рослини.

Наявність у колоса значної атрагувальної сили, яка стимулює роботу фотосинтетичного апарату, продемонстрована проведеними у відділі фізіології та екології фотосинтезу дослідниками з його видаленням. Ця операція призводить до зменшення інтенсивності фотосинтезу в рослин пшениці на 30—40 % залежно від генотипу, що підтверджено даними інших авторів [58].

Оцінюванням резервів атрагувальної здатності колоса за ступенем збільшення маси зернівок, що залишилися після видалення колосків з одного боку колоса наприкінці цвітіння, виявлено, що в сучасних високоінтенсивних сортів конкуренція за асиміляти між зернівками в колосі більша, ніж у старих сортів. Це підтверджує підвищену атрагувальну здатність колоса в нових сортів, яка, проте має свою межу, оскільки в рослин із частково видаленими колосками спостерігались ознаки накопичення надміру асимілятів, насамперед у стеблі. Отже, зернівки, які залишились після видалення колосків, були нездатні утилізувати всі асиміляти, що надходили з листків, і стебло продовжувало виконувати свою роль альтернативного акцептора. Показано, що у рослин високопродуктивних сортів селекції ІФРГ НАН України атрагувальна здатність колоса вища, ніж у старого менш продуктивного сорту, і це супроводжується відповідними відмінностями інтенсивності фотосинтезу. Отримані нами дані підтвердили висловлену в літературі думку, що в процесі селекції пшениці зі збільшенням кількості зернин у колосі та на одиницю площі посіву обмеження продуктивності атрагувальною силою акцептора було зменшене на відміну від старих сортів, де воно відігравало помітну роль [16]. Сучасні сорти більш збалансовані за донорно-акцепторними відносинами, їх врожайність визначається як потужністю донора, так і силою акцептора.

Таким чином, дослідженнями останніх років встановлено, що подальше генетичне поліпшення врожайності пшениці пов'язане із скоординованим підвищенням активності фотосинтетичного апарату й атрагувальної сили колоса. Експериментальні роботи, проведені у відділі фізіології та екології фотосинтезу ІФРГ НАН України, є вагомим внеском у розвиток теорії взаємозв'язку фотосинтезу і продукційного процесу в цієї найважливішої сільськогосподарської культури та мають велике практичне значення для пошуку шляхів її генетичного вдосконалення.

1. Гуляев Б.И., Ильашук Е.М., Митрофанов Б.А. и др. Фотосинтез и продукционный процесс. — Киев: Наук. думка, 1983. — 144 с.
2. Гуляев Б.И., Рожко И.И., Рогаченко А.Д. и др. Фотосинтез, продукционный процесс и продуктивность растений. — Киев: Наук. думка, 1989. — 152 с.
3. Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. — Киев: Логос, 2004. — 192 с.
4. Крупа Н.М., Кірізій Д.А. Вплив ґрунтової посухи на вуглекислотний газообмін, забезпечення асимілятами та продуктивність озимої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. — 2011. — 43, № 1. — С. 72—80.
5. Моргунов В.В., Киризий Д.А., Шадчина Т.М. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата // Там же. — 2010. — 42, № 1. — С. 3—22.
6. Моргунов В.В., Швартау В.В., Киризий Д.А. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков // Там же. — № 5. — С. 371—392.
7. Моргунов В.В., Швартау В.В., Кірізій Д.А. Фізіологічні основи отримання високих урожаїв пшениці // Там само. — 2008. — 40, № 6. — С. 463—469.
8. Починок В.М., Кірізій Д.А. Продуктивність і якість зерна пшениці у зв'язку з особливостями розподілу азоту в рослині // Там само. — 2010. — 42, № 5. — С. 393—402.

9. *Прядкина Г.А.* Особенности реакции ксантофиллов виолаксантинового цикла на почвенную засуху у двух контрастных по зерновой продуктивности сортов озимой пшеницы // Тр. Белорус. ун-та, 2009. — **4**, ч. 2. — С. 209—215.
10. *Соколовська-Сергієнко О.Г., Кірізій Д.А.* Інтенсивність фотосинтезу та активність супероксиддисмутази хлоропластів прапорцевих листків пшениці в період наливання зерна // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — **42**, № 1. — С. 67—72.
11. *Стасик О.О., Гуляев Б.И.* Изучение связи интенсивности фотодыхания и продуктивности у растений яровой пшеницы: генотипический аспект // Фотосинтез и продукционный процесс сельскохозяйственных культур. — Киев: Б.и., 1991. — С. 28—38.
12. *Стасик О.О.* Роль фотодыхания в регуляції фотосинтезу, продуктивності та стійкості рослин до абіотичних стресів: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Київ, 2009. — 42 с.
13. *Стасик О.О.* Фотодыхания і його фізіологічне значення // Физиология рослин: проблеми та перспективи розвитку. — К.: Логос, 2009. — Т. 1. — С. 170—199.
14. *Шадчина Т.М., Гуляев Б.И., Кірізій Д.А. та ін.* Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин. Фізіологічні та екологічні аспекти. — К.: Укр. фітосоціоцентр, 2006. — 383 с.
15. *Шадчина Т.М., Прядкина Г.А.* Влияние засоления почвы и дефицита азотного питания на показатели активности виолаксантинового цикла и нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла в листьях пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. — 2006. — **38**, № 3. — С. 214—221.
16. *Acreche M.M., Slafer G.A.* Grain weight, radiation interception and use efficiency as affected by sink-strength in Mediterranean wheats released from 1940 to 2005 // Field Crops Res. — 2009. — **110**, N 2. — P. 98—105.
17. *Alvaro F., Royo C., del Moral L.F., Villegas D.* Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat // Crop. Sci. — 2008. — **48**, N 4. — P. 1523—1531.
18. *Ashraf M., Bashir A.* Relationship of photosynthetic capacity at the vegetative stage and during grain development with grain yield of two hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in yield // Eur. J. Agr. — 2003. — **19**, N 2. — P. 277—287.
19. *Demotes-Mainard S., Jeuffroy M.N.* Effects of nitrogen and radiation on dry matter and nitrogen accumulation in the spike of winter wheat // Field Crops Res. — 2004. — **87**, N 2—3. — P. 221—233.
20. *Dordas C.* Dry matter, nitrogen and phosphorus accumulation, partitioning and remobilization as affected by N and P fertilization and source-sink relations // Eur. J. Agr. — 2009. — **30**, N 2. — P. 129—139.
21. *Ehdaie B., Alloush G.A., Waines J.G.* Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat // Field Crops Res. — 2008. — **106**, N 1. — P. 34—43.
22. *Feller U., Anders I., Mae T.* Rubiscolytics: fate of Rubisco after its enzymatic function in a cell is terminated // J. Exp. Bot. — 2008. — **59**, N 7. — P. 1615—1624.
23. *Fischer R.A.* The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson // Field Crops Res. — 2008. — **105**, N 1—2. — P. 15—21.
24. *Galmes J., Flexas J., Keys A.J. et al.* Rubisco specificity factors tends to be larger in plant species from drier habitats and in species with persistent leaves // Plant Cell Environ. — 2005. — **28**, N 5. — P. 571—579.
25. *Giunta F., Motzo R., Pruneddu G.* Has long-term selection for yield in durum wheat also induced changes in leaf and canopy traits? // Field Crops Res. — 2008. — **106**, N 1. — P. 68—76.
26. *Harris G.C., Koniger M.* The 'high' concentrations of enzymes within the chloroplast // Photosynth. Res. — 1997. — **54**, N 1. — P. 5—23.
27. *Hoyaus J., Moureaux C., Tourneur D. et al.* Extrapolating gross primary productivity from leaf to canopy scale in a winter wheat crop // Agr. Forest Meteorol. — 2008. — **148**, N 4. — P. 668—679.
28. *Jiang G.M., Sun J.Z., Liu H.Q. et al.* Changes in the rate of photosynthesis accompanying the yield increase in wheat cultivars released in the past 50 years // J. Plant Res. — 2003. — **116**, N 5. — P. 347—354.
29. *Kebeish R., Niessen M., Thiruveedhi K. et al.* Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana* // Nature Biotech. — 2007. — **25**, N 5. — P. 593—599.
30. *Khaliq I., Irshad A., Ahsan M.* Awns and flag leaf contribution towards grain yield in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) // Cereal. Res. Communic. — 2008. — **36**, N 1. — P. 65—76.
31. *Lefebvre S., Lawson T., Zakhleniuk O.V. et al.* Increased sedoheptulose-1,7-bisphosphatase activity in transgenic tobacco plants stimulates photosynthesis and growth from an early stage in development // Plant Physiol. — 2005. — **138**, N 1. — P. 451—460.
32. *Long S.P., Zhu X.-G., Naidu S.L., Ort D.R.* Can improvement in photosynthesis increase crop yields? // Plant Cell Environ. — 2006. — **29**, N 3. — P. 315—330.

33. Luo P.G., Zhang H.Y., Shu K. et al. The physiological genetic effects of 1BL/1RS translocated chromosome in «stay green» wheat cultivar CN17 // *Can. J. Plant Sci.* — 2009. — **89**, N 1. — P. 1–10.
34. Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide // *J. Exp. Bot.* — 2000. — **51**, N 345. — P. 659–668.
35. Miri H.R. 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.
36. Miyagawa Y., Taamoi M., Shigeoka S. Overexpression of a cyanobacterial fructose-1,6-/sedoheptulose-1,7-bisphosphatase in tobacco enhances photosynthesis and growth // *Nature Biotech.* — 2001. — **19**. — P. 965–969.
37. Muller P., Li X.-P., Niyogi K.K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy // *Plant Physiol.* — 2001. — **125**, N 4. — P. 1558–1566.
38. Murchi E.H., Niyogi K.K. Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis // *Ibid.* — 2011. — **155**, N 1. — P. 86–92.
39. Muurinen S., Kleemola J., Peltonen-Sainio P. Accumulation and translocation of nitrogen in spring cereal cultivars differing in nitrogen use efficiency // *Agr. J.* — 2007. — **99**, N 2. — P. 441–449.
40. Pan J., Zhu Y., Cao W.X. Modeling plant carbon flow and grain starch accumulation in wheat // *Field Crop Res.* — 2007. — **101**, N 3. — P. 276–284.
41. Parry M.A.J., Andralojc P.J., Mitchel R.A.C. et al. Manipulation of Rubisco: the amount, activity, function and regulation // *J. Exp. Bot.* — 2003. — **54**, N 386. — P. 1321–1333.
42. Parry M.A.J., Madgwick P.J., Carvalho J.F.C., Andralojc P.J. Prospects for increasing photosynthesis by overcoming the limitations of Rubisco // *J. Agr. Sci.* — 2007. — **145**, N 1. — P. 31–43.
43. Peterhansel C., Maurino V.G. Photorespiration redesigned // *Plant Physiol.* — 2011. — **155**, N 1. — P. 49–55.
44. Price G.D., von Caemmerer S., Evans J.R. et al. Photosynthesis is strongly reduced by antisense suppression of chloroplastic cytochrome b_f complex in transgenic tobacco // *Aust. J. Plant Physiol.* — 1998. — **25**. — P. 445–452.
45. Raines C.A. The Calvin cycle revisited // *Photosynth. Res.* — 2003. — **75**, N 1. — P. 1–10.
46. Raines C.A. Transgenic approaches to manipulate the environmental responses of the C_3 carbon fixation cycle // *Plant Cell Environ.* — 2006. — **29**, N 3. — P. 381–389.
47. Reynolds M.P., Pellegrineschi A., Skovmand B. Sink-limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat // *Ann. Appl. Biol.* — 2005. — **146**, N 1. — P. 39–49.
48. Serrago R.A., Miralles D.J., Slafer G.A. Floret fertility in wheat as affected by photoperiod during stem elongation and removal of spikelets at booting // *Eur. J. Agr.* — 2008. — **28**, N 3. — P. 301–308.
49. Shadchina T.M., Pryadkina G.A. The light-induced deepoxidation of xanthophyll cycle pigments and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in leaves of spring wheat grown under the soil salinity and nitrogen deficiency // *Acta Physiol. Plant.* — 2005. — **27**, N 4. — P. 81–82.
50. Sharma-Natu P., Ghildiyal M.C. Potential targets for improving photosynthesis and crop yield // *Curr. Sci.* — 2005. — **88**, N 12. — P. 1918–1928.
51. Sinclair T.R., Jamieson P.D. Yield and grain number of wheat: A correlation or causal relationship? Authors' response to «The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson» by R.A. Fischer // *Field Crops Res.* — 2008. — **105**, N 1–2. — P. 22–26.
52. Somerville C.R. An early Arabidopsis demonstration. Resolving a few issues concerning photorespiration // *Plant Physiol.* — 2001. — **125**, N 1. — P. 20–24.
53. 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.
54. Stasik O., Jones H.G. Response of photosynthetic apparatus to moderate high temperature in contrasting wheat cultivars at different oxygen concentrations // *J. Exp. Bot.* — 2007. — **58**, N 8. — P. 2133–2143.
55. Suzuki Yu., Ohkubo M., Hatakeyama H. et al. Increased Rubisco content in transgenic rice transformed with the 'sense' rbcS gene // *Plant Cell Physiol.* — 2007. — **48**, N 4. — P. 626–637.
56. Tahir I.S.A., Nakata N. Remobilization of nitrogen and carbohydrates from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling // *J. Agr. Crop. Sci.* — 2005. — **191**, N 2. — P. 106–115.
57. Tcherkez G.G.B., Farquhar G.D., Andrews T.J. Despite slow catalysis and confused substrate specificity, all ribulose biphosphate carboxylases may be nearly perfectly optimized // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* — 2006. — **103**, N 19. — P. 7246–7251.

58. *Uddling J., Gelang-Alfredsson J., Karlsson P.E. et al.* Source-sink balance of wheat determines responsiveness of grain production to increased [CO₂] and water supply // *Agr. Ecosyst. Environ.* — 2008. — **127**, N 3–4. — P. 215–222.
59. *Von Caemmerer S.* Biochemical models of leaf photosynthesis. — Canberra: CSIRO Publish., 2000. — 195 p.
60. *Wang H., McCaig T.N., DePauw R.M. et al.* Flag leaf physiological traits in two high-yielding Canada Western Red Spring wheat cultivars // *Can. J. Plant Sci.* — 2008. — **88**, N 1. — P. 35–42.
61. *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.
62. *Xue Q.W., Soundararajan M., Weiss A. et al.* Genotypic variation of gas exchange parameters and carbon isotope discrimination in winter wheat // *J. Plant Physiol.* — 2002. — **159**, N 8. — P. 891–898.
63. *Zhu X.-G., Long S.P., Ort D.R.* Improving photosynthetic efficiency for greater yield // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2010. — **61**. — P. 235–261.
64. *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. — **55**, N 400. — P. 1167–1175.
65. *Zhu X.-G., Portis A.R.Jr., Long S.P.* Would transformation of C₃ crop plants with foreign Rubisco increase productivity? A computational analysis extrapolating from kinetic properties to canopy photosynthesis // *Plant Cell Environ.* — 2004. — **27**, N 1. — P. 155–165.

Отримано 27.01.2011

РЕГУЛЯТОРНЫЕ СВЯЗИ И ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ В СИСТЕМЕ ФОТОСИНТЕЗ—ПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ ОПТИМИЗАЦИИ

О.О. Стасик, Д.А. Киризий

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Проанализировано современное состояние исследований регуляторных связей, лимитирующих факторов фотосинтеза и продукционного процесса растений. Показан вклад отдела физиологии и экологии фотосинтеза ИФРГ НАН Украины в развитие теории регуляции фотосинтетической функции растений во взаимосвязи с продукционным процессом в аспекте донорно-акцепторных отношений. Рассмотрена роль оптимизации фотосинтетических процессов и регуляторных механизмов в дальнейшем генетическом улучшении урожайности растений.

REGULATORY MECHANISMS AND LIMITING FACTORS IN THE PHOTOSYNTHESIS—PRODUCTIVITY RELATIONSHIPS AND PROSPECTS FOR THEIR OPTIMIZATION

O.O. Stasik, D.A. Kiriziy

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

The current state of research of regulatory mechanisms as well as limiting factors of photosynthesis and plant productivity is analysed. The contribution of the department of physiology and ecology of photosynthesis of IPPG of NASU in the development of the theory of photosynthesis regulation in relation to the plant productivity in terms of the source-sink relations is highlighted. The role of photosynthetic processes and regulatory mechanisms optimization in further genetic improvement of crop plants is assessed.

Key words: productivity, photosynthesis, photorespiration, source-sink relations, quantum efficiency of photosynthesis.