

УДК 581.132:633.11

ФОТОСИНТЕЗ, ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНІ ВІДНОСИНИ І ПРОДУКТИВНІСТЬ РОСЛИН ПШЕНИЦІ

© 2013 р. Н. М. Крупа

Білоцерківський національний аграрний університет

(Біла Церква, Київська обл., Україна)

Узагальнено відомості щодо взаємодії фотосинтетичної асиміляції CO₂, донорно-акцепторних відносин (атрагуючої здатності колоса, депонууючої функції стебла) і урожайності рослин пшениці. Обговорюються питання регуляції інтенсивності фотосинтезу запитом на асиміляти.

Ключові слова: *Triticum aestivum L., фотосинтез, донорно-акцепторні відносини, асиміляти, атрагуюча здатність, ремобілізація, продуктивність*

Пшениця є найважливішою продовольчою культурою, що становить основу харчового раціону переважної частини людства. Підвищення її врожайності є необхідною складовою вирішення продовольчої проблеми, яка загострюється у зв'язку з невинним зростанням населення земної кулі (Fischer, 1996; Моргун та ін., 2008; 2009). Загальновідомо, що основою продуктивності зеленої рослини є фотосинтез як джерело сполук вуглецю. Проте зв'язок між інтенсивністю цього процесу та урожайністю сільськогосподарських культур далеко не такий однозначний, яким він здається на перший погляд. Це зумовлене великою кількістю проміжних ланок та розгалужень на шляху від первинної асиміляції вуглецю у циклі Кальвіна до формування маси й кількості та якості господарсько-цінних частин рослини.

Так, кількість CO₂, поглинутого цілою рослиною, визначається не тільки інтенсивністю фотосинтезу окремого листка, а й сумарною площею листків на рослині (площею асиміляційної поверхні). До того ж значна частина асимільованого вуглецю (до 40 %) повертається назад в атмосферу за рахунок процесів фото- та темного дихання (Гуляев, 1996). Велику роль у формуванні врожайності відіграють процеси розподілу асимілятів між органами та частинами рослини включно з їх тимчасовим депонуванням та реутилізацією. Можливі випадки коли за високої інтенсивності фотосинтезу та за-

гальної біологічної продуктивності цілої рослини маса її господарсько-цінної частини порівняно невелика.

Літературні дані свідчать, що підвищення продуктивності господарсько-цінних органів рослин цілком можливе і досить ефективно за рахунок перерозподілу пластичних речовин у донорно-акцепторній системі рослин. На цьому базуються досягнення «зеленої революції», коли у пшениці та інших провідних сільськогосподарських культур генетичним шляхом було вкорочене стебло із одночасним перерозподілом вивільнених асимілятів до зерна (Richards et al., 1996; Alvaro et al., 2008; Моргун та ін., 2009; Murchie et al., 2009). У нових сортів збільшились розміри колоса і кількість у ньому зернівок, а отже і його атрагуюча здатність (Fischer, 2008).

Відомо, що при посиленні запиту на асиміляти з боку акцептора зростає активність донора і, навпаки, – при зменшенні запиту активність падає (Geiger, 1976; Киризий, 2004). Але ця закономірність простежується далеко не завжди і причини її порушення у кожному конкретному випадку різні. Також не з'ясованим є питання про можливі резерви продуктивності фотосинтетичного апарату та фізіологічне значення тимчасового депонування асимілятів, з чого вочевидь постає проблема оптимізації співвідношення між асимілюючими та споживаючими органами.

Фотосинтез і продуктивність рослин пшениці

Біологічна продуктивність рослинного організму добре корелює з площею асиміляційної поверхні та вмістом хлорофілу, що визначають кількість вуглекислоти, поглинутої цілою рослиною протягом дня (Ничипорович, 1982; Araus et al., 1993, Чиков, 1997). В свою чергу добові прирости маси сухої речовини рослин перебувають практично у функціональній залежності від добового балансу вуглекислотного газообміну, тобто різниці між кількістю вуглекислоти, поглинутої цілою рослиною в результаті фотосинтезу та втраченої в процесах дихання (Ничипорович, 1982; Fischer, 1996; Jeuffroy, Ney, 1997; Киризий, 2004; Yin et al., 2009).

Велике значення для формування зернової продуктивності пшениці має підтримання інтенсивності фотосинтезу на високому рівні (Blum, 1990; Araus, 1996; Rebetzke, Richards, 2000; Murchie et al., 2009). Про це свідчать дослідження із затіненням рослин у різні фази розвитку (Mu et al., 2010). Так, найсильніший негативний ефект затінення на врожай зерна з одиниці площі посіву був виявлений при затіненні рослин саме в період наливу зерна. Зниження зернової продуктивності за цих умов було втричі більшим, ніж при затіненні у фазі цвітіння або колосіння. В останніх двох варіантах дещо зменшувалась кількість зернин у колосі (на 3-5 шт.), але спостерігалось компенсаційне збільшення маси окремої зернини при подальшому нормальному освітленні. Затінення у фазі наливу зерна суттєво (на 25-30 %) зменшувало масу 1000 зерен, що призвело до відповідного зниження врожайності з одиниці площі посіву (Beed, 2007).

Штучне скорочення площі листової поверхні рослин пшениці також спричинювало зменшення їх продуктивності, незважаючи на деяке компенсаційне підвищення інтенсивності фотосинтезу листків, що залишилися (Shao et al., 2010). Останній ефект зумовлений посиленням запиту на асиміляти в донорно-акцепторній системі рослини і відіграє важливу роль у стабілізації продукційного процесу. Аналогічні явища спостерігаються у випадках зменшення продуктивної площі листків внаслідок захворювань (Serrago et al., 2011).

Продукційний процес пшениці з точки зору концепції донорно-акцепторних відносин

Велике значення у формуванні продуктивності рослин, особливо господарсько-цінних

їх частин, мають процеси розподілу та перерозподілу асимільованого вуглецю, що контролюються складною системою прямих та зворотних зв'язків між органами – постачальниками та споживачами асимілятів. Для кращого розуміння цих процесів була запропонована концепція донорно-акцепторних відносин (source-sink, або джерело-стік), що передбачає вивчення механізмів взаєморегуляції активності донорів та акцепторів асимілятів на різних рівнях організації рослини, починаючи з клітинного й тканинного і закінчуючи організмовим (Мокроносів, 1983; Курсанов, 1984). Концепція донорно-акцепторних відносин почала формуватися в 60-ті роки ХХ ст. і досягла розвитку в 80-ті завдяки роботам Курсанова (Курсанов, 1976; 1984), Мокроносова (Мокроносів, 1981; 1983), Гуляєва (Гуляев, 1996), Гейгера (Geiger, 1976; Geiger, Servaites, 1991), Уордлоу (Wardlaw, 1990).

Координація активності донорів і акцепторів, а також інтенсивності потоків пластичних речовин між ними відбувається через систему регуляторних сигналів, якими можуть бути як самі асиміляти та їхні концентраційні градієнти, так і спеціальні речовини, в першу чергу фітогормони та інші сигнальні молекули (Чиков, 1987; Wardlaw, 1990; Чиков, 1997; Головкин, 1998; Wingler et al., 2000; Киризий, 2004). За своїми кількісними характеристиками ці явища визначають обсяги біопродуктивності.

Важливість вивчення особливостей регуляції донорно-акцепторних відносин зумовлена необхідністю вирішення теоретичних питань стосовно закономірностей функціонування рослинного організму, а також практичними аспектами, що полягають у виявленні потенційних можливостей асиміляційного апарату та розробці способів керування перерозподілом пластичних речовин у бік господарсько-цінних частин рослини. За даними різних авторів, внесок оптимізації перерозподілу асимілятів у загальне підвищення врожайності сільськогосподарських культур за останні три десятиріччя склав 40-50 % (Gifford, 1986; Loss, Siddique, 1994; Richards, 1996; Richards et al., 1996; Ковалев, 1998; Ahmadi et al., 2009; Lafarge, Bueno, 2009), але можливості цього прийому майже вичерпані. Так, у нових короткостеблових сортів пшениці $K_{\text{госп}}$ наближається до теоретичної межі (близько 0,6) і подальше вкорочення стебла може призвести до зменшення площі асиміляційної поверхні, а отже і продуктивності рослини.

Дослідивши 20 сортів італійської твердої пшениці, впроваджених у виробництво протягом ХХ ст., вчені дійшли висновку, що генетичний здобуток у підвищенні врожайності був досягнутий збільшенням $K_{\text{госп}}$ та подовженням часу цвітіння (Giunta et al., 2008). Показано, що площа листків, питомий вміст в них азоту та продиховий опір негативно корелювали з роком впровадження, тоді як температура листкового покриву – позитивно. Суттєве зменшення висоти рослини, за рахунок якого було досягнуте збільшення $K_{\text{госп}}$, було частковою причиною підвищення температури листкового покриву, діючи через його аеродинамічний опір. Старіння після цвітіння було уповільнене у нових сортів.

Щоб оцінити обмеження урожайності рослин пшениці, зумовлені донорно-акцепторними відносинами, та вплив селекції на них, іспанські дослідники модифікували відношення донор-акцептор у 24 сортів твердої пшениці різних періодів впровадження у виробництво (Alvaro et al., 2008). Модифікація полягала у видаленні прапорцевого листка та половини колосків на колосі. Редукція колоса підвищила масу зерен до 15 % у нових сортів, які були більш лімітовані джерелом вуглецю і сильніше реагували на модифікацію донорно-акцепторних відносин. Ремобілізація асимілятів, накопичених перед цвітінням, забезпечувала відповідно 25, 27 і 33 % маси зерна у старих, середніх і нових сортів. Дефоліація не впливала на ремобілізацію сухої речовини із стебла внаслідок компенсаційного збільшення ремобілізації із обгортки. Запит з боку акцептора визначав ремобілізацію сухої речовини, яка регулювалася стеблом. Висунуто припущення, що подальше поліпшення врожайності може бути досягнуте посиленням потужності фотосинтетичного апарату в рослинах пшениці.

Фотосинтез і забезпечення колоса асимілятами

Ендогенна регуляція донорно-акцепторних відносин у рослин була обґрунтована Мокроносовим (Мокроносов, 1983). Згідно з його моделлю інтенсивність фотосинтезу перебуває під контролем споживаючих асиміляти органів. Якщо ростові процеси, і відповідно використання асимілятів у споживаючих органах, йдуть активно, то зменшується фонд продуктів фотосинтезу в донорі, і фотосинтетичний канал розширюється, заповнюючи нестачу продуктів фотосинтезу. Навпаки, якщо за якихось причин запит на асиміляти знижується (наприклад, опадання зав'язей або пошкоджен-

ня зростаючих плодів шкідниками), то фотосинтез гальмується. З часом дана модель багато разів доповнювалася. До неї включали все нові, позитивні і негативні зворотні зв'язки в донорно-акцепторних відносинах. Модель підтверджувала, що фотосинтез як енергетичний процес відіграє в рослині виконавчу роль. Рослина існує не заради фотосинтезу, вона використовує його для своїх потреб. А це означає, що всі спроби якимсь чином поліпшити структуру фотосинтетичного апарату рослини без зміни ємності і активності споживаючих асиміляти органів, швидше за все, не будуть успішними. У літературі є багато свідчень, що активність фотосинтетичного апарату тісно узгоджується із запитом на асиміляти з боку запасуючих органів і може підвищуватись із посиленням їх атрагуючої здатності (Киризи, 2004).

Багато дослідників пояснюють підвищену інтенсивність фотосинтезу в період наливу зерна у сучасних високопродуктивних сортів пшениці саме збільшенням запиту на асиміляти з боку великого колоса, що містить більшу кількість зерен порівняно зі старими сортами з меншим колосом (Watanabe et al., 1994; Calderini et al., 1997; Fischer et al., 1998; Reynolds et al., 2001). Цей приклад зворотної регуляції фотосинтезу в донорно-акцепторній системі цілої рослини свідчить, що, по-перше, фотосинтетичний апарат пшениці має певний запас для збільшення його продуктивності, а по-друге – шлях поліпшення асиміляційної активності через підвищення попиту на асиміляти з боку колоса на даному етапі досліджень є більш перспективним для подальшого збільшення урожайності, ніж генно-інженерне втручання в окремі ланки фотосинтетичного метаболізму (Reynolds et al., 2005; McIntyre et al., 2010).

Разом з тим, на думку деяких авторів, саме поліпшення фотосинтетичної діяльності у період, що передує цвітінню, сприяє формуванню колоса зі збільшеною кількістю зерен (Slafer et al., 1993; Shearman et al., 2005; Slafer, Araus, 2007). Деякі експерименти свідчать, що на початку виходу в трубку рослини пшениці можуть зазнавати нестачі асимілятів (Mulholland et al., 1997). Для цієї фази характерне значне посилення інтенсивності ростових процесів, коли стебла, листки, корені та вже ініційований колос активно ростуть. Тому в цей час рослина потребує безперервного надходження великої кількості асимілятів для забезпечення ростових потреб усіх активних меристем (Siddique, Whan, 1994; Richards, 2000).

ФОТОСИНТЕЗ, ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНІ ВІДНОСИНИ

У літературі є свідчення, що забезпеченість колоса асимілятами перед і під час цвітіння є важливим чинником, який визначає подальшу кількість життєздатних зав'язей, а отже і зернівок, у стиглому колосі (Richards, 2000, Fischer, 2008). У свою чергу накопичення сухої речовини і азоту в колосі, тобто його ріст, визначаються кількістю фотосинтетично активної радіації і забезпеченням рослини азотом. Наприклад, широкомасштабними експериментами з озимою пшеницею, які включали варіанти з різними дозами азоту та затінення в період росту колоса показано, що кількість зерен корелювала як із сухою масою колоса, так і вмістом азоту при цвітінні (Demotes-Mainard, Jeuffroy, 2004). Це свідчить про взаємозалежність досліджуваних показників.

Позитивний ефект можна також очікувати від зростання фонду резервних вуглеводів у стеблі в період цвітіння для стабілізації забезпечення початкового етапу росту зернівок і, таким чином, підвищення їх виживаності після запліднення (Ehdaie et al., 2006).

Таким чином, проблему збільшення інтенсивності фотосинтезу слід розглядати в нерозривному зв'язку з питаннями спрямування асимільованого вуглець, регуляції пріоритету акцепторів в його розподілі. В свою чергу посилення атрагуючої здатності господарсько-цінних органів повинне супроводжуватися підвищенням забезпеченості асимілятами з боку фотосинтетичного апарату для підтримання стійкого функціонування всієї донорно-акцепторної системи (Yang, Zhang, 2010).

Депонуєча функція стебла як складова продукційного процесу рослини пшениці

За оцінками багатьох дослідників водорозчинні вуглеводи, які у пшениці накопичуються у стеблах до і під час цвітіння і складаються переважно із фруктанів, сахарози, фруктози і глюкози, є важливим джерелом вуглецю для наливу зерна. За допомогою лазерної мас-спектрометрії виявлено, що у пшениці водорозчинні олігосахариди локалізовані переважно в паренхімі стебла, розміщеній навколо внутрішньої стінки (Robinson et al., 2007).

У літературі є свідчення, що відмінності у концентрації водорозчинних вуглеводів серед генотипів пшениці є одним з генетичних чинників, які впливають на зернову продуктивність, особливо за несприятливих умов. Молекулярними дослідженнями ферментів вуглеводного метаболізму показано, що рівні мРНК

двох родин ферментів синтезу фруктанів у стеблі (фруктозилтрансфераз) позитивно корелювали із концентрацією водорозчинних вуглеводів, тоді як рівні мРНК ферментів, залучених в їх гідроліз, корелювали негативно (Xue et al., 2008). Диференційована регуляція мРНК цих гідролітичних ферментів зумовлює генотипні відмінності за їх активністю. У ліній з високим вмістом водорозчинних вуглеводів була пригнічена експресія генів ферментів, що належать до шляхів катаболізму цукрів і включення їх у клітинні стінки. Тому в клітинних стінках стебла рослин таких генотипів містилося менше геліцелюлоз. Ці результати свідчать, що різноспрямований розподіл вуглецю між його пулами у стеблі пшениці є одним з механізмів, які визначають генотипні відмінності за вмістом водорозчинних вуглеводів.

У 2008 р. опубліковано одну з перших робіт з широкомасштабного транскриптомного аналізу рослин пшениці у контексті накопичення резервних вуглеводів у стеблі у фазу цвітіння (Ruuska et al., 2008). Накопичення фруктанів у стеблі супроводжувалося підвищенням кількості транскриптів комплексу фруктозилтрансфераз і фруктан-6-екзогідролаз. Кластерний аналіз виявив групу, яка включала декілька фруктозилтрансфераз і кілька генів, ймовірно залучених у регуляцію запасання вуглецю або старіння.

Ремобілізація вуглеводів, накопичених у стеблі пшениці до і під час цвітіння, відіграє важливу роль у постачанні асимілятами зернівок, що ростуть. Особливого значення цей процес набуває в разі настання несприятливих умов після цвітіння (Slafer et al., 1990; Asseng, van Herwaarden, 2003; Hossain et al., 2010). Показано, що в умовах помірної посухи налив зерна у пшениці може залежати більшою мірою від запасних водорозчинних вуглеводів, ніж від поточного фотосинтезу (Ehdaie et al., 2006). Так, на 10 генотипах пшениці були досліджені особливості накопичення водорозчинних вуглеводів за різних умов вирощування. Взаємодія генотип × дата відбору проб була найсильнішою. Посуха зменшувала вміст вуглеводів у рослині. Мобілізація вуглеводів була більшою за умов достатнього зволоження, хоча посуха підвищувала ефективність ремобілізації.

В інших дослідах цих авторів (Ehdaie et al., 2008) посуха зменшувала вміст водорозчинних цукрів у стеблах пшениці на 32 % і зернову врожайність на 42 %. Вміст водорозчинних вуглеводів і суха маса стебла позитивно корелювали.

КРУПА

лювали. Кількість асимілятів поточного фотосинтезу і резервів стебла, що роблять внесок у налив зерна, за посухи зменшилась відповідно на 54 і 11 %. Генотипні відмінності внеску резервних вуглеводів стебла у врожай зерна варіювали за достатнього зволоження від 19,1 до 53,6 %, а за посухи – від 36,6 до 65,4 %. Маса зерна у колосі зменшилася в середньому на 43 %, причому маса зерен знизилася сильніше, ніж їх кількість (відповідно на 26 і 11 %). Висловлюється думка, що селекція на більший внесок резервів стебла в урожай зерна буде сприяти його стабілізації за стресових умов.

Так, австралійські вчені з'ясували, що асиміляти, депоновані у стеблі перед початком наливу зерна, мають велике значення для формування врожайності пшениці за несприятливих умов протягом подальших фаз її росту і розвитку (Asseng, van Herwaarden, 2003). Показано, що за достатнього зволоження в період наливу зерна, коли фотосинтетична активність листків висока, відносний внесок попередньо депонованих асимілятів в урожайність менший, ніж у випадку посухи після цвітіння. Залежно від умов водного режиму і азотного живлення у різні фази росту пшениці внесок депонованих до цвітіння і в його період асимілятів у кінцеву зернову продуктивність може варіювати від 5 до 90 %. Збільшення на 20 % здатності до накопичення асимілятів у вегетативних органах перед початком наливу зерна для їх подальшої ремобілізації підвищило зернову продуктивність за умов помірної посухи на 12 %, проте за умов достатнього зволоження або навпаки – гострого дефіциту вологи чи азоту, цей ефект стає несуттєвим.

На ефективність ремобілізації впливає також запит з боку акцептора, який слабшає зі зменшенням кількості зерен у колосі за несприятливих умов у період його росту. Тому депоновання асимілятів у вегетативних органах перед наливом зерна найчастіше розглядається як один з механізмів стабілізації врожайності за змінних умов довкілля (Gutierrez-Rodriguez et al., 2000; Madani et al., 2010; Saint Pierre et al., 2010). Припускають, що вміст вуглеводів у стеблі після цвітіння може бути використаний як селекційний критерій для стабілізації продуктивності зернових злаків (Ehdaie et al., 2006; Saint Pierre et al., 2010; Pan et al., 2011), що набуває особливого значення за умов глобальних кліматичних змін (Моргун та ін., 2009).

Слід зазначити, що здатність стебла до тимчасового депоновання асимілятів перед цвітінням, крім подальшого їх використання для

наливу зерна, має ще один, на нашу думку, не менш важливий аспект, який в літературі практично не висвітлений. Адже у період колосіння-цвітіння, коли фотосинтетичний апарат вже повністю сформований і активно функціонує, але головний акцептор асимілятів – зерно, ще не утворився, стебло може відігравати роль альтернативного акцептора. Це сприяє розвантаженню листків від асимілятів та дозволяє уникнути гальмування фотосинтезу їх надлишком. Далі ми ще повернемося до цього питання.

Атрагуєча та асиміляційна здатність колоса як складові продукційного процесу рослин озимої пшениці

Однією із важливих фізіологічних складових продукційного процесу є потенційна спроможність господарсько-цінних органів рослини до росту та накопичення запасних речовин. В літературі цю складову визначають загальним терміном «атрагуєча сила», тобто здатність запасуючих органів притягувати та метаболізувати асиміляти (Киризий, 2003; 2004). Як зазначалось вище, атрагуєча здатність акцепторів (тканин і органів) стимулює активність фотосинтетичного апарату, що, у свою чергу, забезпечує підвищення асиміляції CO₂ й, отже, загальної продуктивності рослинного організму. При цьому важливо, щоб асиміляти спрямовувались саме у господарсько-цінні частини, у чому вирішальну роль відіграють генотипні особливості регуляції ростових процесів (Моргун та ін., 2008).

У пшениці атрагуєча здатність (а отже, і потенційна продуктивність) колоса зумовлена відносною швидкістю його росту в період до цвітіння, кількістю квіток, кількістю зернин, що утворилися після запліднення, та відносною швидкістю росту цих зернин. Аналіз фізіологічних причин збільшення врожайності озимої пшениці у Великій Британії протягом більш ніж 20 років від початку «зеленої революції» свідчить про майже лінійне зростання кількості зерен на одиницю площі посіву за цей період (Shearman et al., 2005). Показано, що це відбулося головним чином через збільшення числа зерен у колосі. При цьому короткостеблові сорти пшениці мають більше фертильних квіток у колосі, ніж старі високорослі сорти, що є наслідком посилення розподілу асимілятів у колос протягом періоду, який передує цвітінню (Calderini et al., 1995; Miralles et al., 1998; Dotlacil et al., 2010). У свою чергу, підвищення забезпеченості рослини асимілятами пояснюється збільшенням ефективності використання ФАР у період перед цвітінням, зокрема, через

ФОТОСИНТЕЗ, ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНІ ВІДНОСИНИ

підвищення питомої маси листків, а отже – і збільшення кількості елементів фотосинтетичного апарату на одиницю площі листка (Shearman et al., 2005).

Запит з боку акцептора впливає також на ефективність ремобілізації асимілятів, накопичених перед цвітінням. Нині більшість дослідників вважає, що зернова продуктивність у сучасних сортів пшениці обмежується силою акцептора після цвітіння, і з'ясування того, чим визначається кількість зерен, буде корисним для подальшого підвищення врожайності. Оскільки кількість зерен добре корелює із урожайністю, автори інтерпретують цей показник як наслідок здатності рослини накопичувати ресурси, зокрема вуглець і азот (Fischer, 1996; Применение ..., 2007).

Інтенсивність фотосинтезу після цвітіння і накопичення сухої маси рослиною збільшилося разом з підвищенням кількості зерен у колосі в процесі селекції. Повідомлення про підвищення кількості запасних вуглеводів перед цвітінням у сортів пшениці в процесі селекції не відкидають припущення про необхідність посилення потенціалу акцептора через збільшення кількості зерен у колосі (Fischer, 2008).

Як уже зазначалося, у рослин пшениці на стадії наливу зерна стебло слугує додатковим донором асимілятів, але сила запиту на асиміляти також відіграє помітну роль у формуванні продуктивності головного акцептора – колоса. Це добре ілюструють результати дослідження китайськими вченими гібридної озимої пшениці (XN 901), яка мала сильний ефект гетерозису за потенціалом продуктивності, а її листки та стебла залишалися зеленими навіть за повної стиглості насіння (Gong et al., 2005). Вивченням фотосинтезу і транспорту асимілятів показано, що в період наливу зерна експорт асимілятів із листків у цього гібрида був значно повільніший, ніж у звичайного сорту. Крім того, гібрид мав довший (на 6 діб) період наливу зерна. Його зернова продуктивність була на 15 % більшою, а $K_{\text{госп}}$ – на 19 % меншим. Багато невикористаних асимілятів у цього гібрида залишалося в соломі. Автори дійшли висновку, що для кращої реалізації його потенціалу продуктивності необхідне підвищення $K_{\text{госп}}$, тобто маси і кількості зерен у колосі, які, власне, і визначають його запит на асиміляти або атрагуючу силу акцептора.

Разом з тим існує й інша думка, яка ставить під сумнів твердження, що після цвітіння ключову роль у формуванні врожаю відіграє

кількість зерен. Її прихильники наводять експериментальні докази того, що урожай визначається накопиченням вуглецю і азоту рослинами незалежно від кількості зерен у колосі (Sinclair, Jamieson, 2008).

Очевидно, обидві ці складові однаково важливі у продукційному процесі рослини, але їх питоме значення може варіювати залежно від конкретних умов вирощування та мети експерименту.

Безперечно, що у пшениці колос є головним акцептором асимілятів. Проте йому частково притаманні і донорні функції. Відомо, що колоскові луски містять хлорофіл, тобто здатні до асиміляції CO_2 . Але роль фотосинтезу колоса у формуванні зернової продуктивності пшениці досліджена значно менше, ніж фотосинтетичного апарату листків чи реутилізації асимілятів із стебла. За останніми даними, внесок колоса у загальну асиміляцію вуглецю рослиною пшениці становить 10-15 % (Araus et al., 1993; Nouaou et al., 2008).

Дослідженнями 26 генотипів пшениці з різним розміром колоса показано, що рослини з більшим колосом характеризувалися вищим вмістом в ньому хлорофілу, активністю ФС II, РБФК/О, інтенсивністю фотосинтезу (Wang et al., 2001). Площа поверхні колоса і його фотосинтез у фазі цвітіння мали високу позитивну кореляцію із масою зерна у колосі. Висловлюються припущення, що вища здатність колоскових лусок до фотосинтезу може зумовлювати більшу зернову продуктивність сортів з великим колосом.

Дослідженнями інтенсивності фотосинтезу колоса і прапорцевого листка протягом наливу зерна пшениці за двох концентрацій CO_2 – природної та підвищеної на 200 ppm – виявлено, що інтенсивність фотосинтезу колоса за підвищеної концентрації CO_2 збільшилась значно сильніше (на 56 %), ніж прапорцевого листка (на 23 %) (Zhu et al., 2008; 2009). Більше того, збагачення повітря на CO_2 скоротило тривалість фотосинтетичної активності листка порівняно з колосом. В результаті відношення внеску колоса до внеску прапорцевого листка у зернову продуктивність збільшилося з 1,18 (за природної концентрації CO_2) до 1,39 (за підвищеної концентрації CO_2).

Отже, аналіз літературних даних свідчить про наявність важливих регуляторних зв'язків між інтенсивністю функціонування фотосинтетичного апарату рослин пшениці та особливостями донорно-акцепторних відносин між ор-

КРУПА

ганами пагона, зокрема атрагуючою здатністю головних акцепторів – стебла і колоса.

В Інституті фізіології рослин і генетики НАН України проведений цикл досліджень особливостей фотосинтезу та донорно-акцепторних відносин у рослин озимої м'якої пшениці нових високопродуктивних сортів (Фаворитка, Смуглянка, Володарка, селекції ІФРГ НАН України) у порівнянні зі старим менш продуктивним сортом (Миронівська 808) з метою виявлення фізіологічних показників, що були поліпшені у результаті селекції, та оцінки можливості їх подальшої оптимізації для стабілізації продукційного процесу і підвищення врожайності цієї культури.

Показано, що нові високопродуктивні сорти пшениці характеризуються вищою інтенсивністю фотосинтезу листків протягом онтогенезу рослин порівняно зі старим менш продуктивним сортом. У свою чергу підвищена інтенсивність фотосинтезу відповідає кращій забезпеченості рослин асимілятами як за їх питомим вмістом у розрахунку на одиницю маси тканин, так і за валовою кількістю в окремих органах та цілому пагоні (Крупа, Кірізії, 2011а).

Краще постачання асимілятами сприяє повнішій реалізації генетичного потенціалу рослин високопродуктивних сортів. Так, уже в фазі виходу в трубку в їх колосі закладається більша кількість квіток, що є генетично зумовленою ознакою, але підтримання їх життєдіяльності потребує і більшої кількості асимілятів. У період наливу зерна вища інтенсивність фотосинтезу листків та довше її підтримання до кінця онтогенезу забезпечує наповнення більшої кількості зернівок у колосі. Частковий внесок у налив зерна робить і стебло за рахунок асимілятів, накопичених в період цвітіння, коли ріст вегетативних органів уже практично закінчився, але зернівки ще не утворилися. Виявлено, що у нових сортів ефективність ремобілізації тимчасово депонованих асимілятів вища, ніж у старого. Проте цей внесок становить лише близько 15 % від того, що забезпечується завдяки поточному фотосинтезу листків протягом наливу зерна за оптимальних умов мінерального живлення та вологості ґрунту.

Разом з тим отримані результати дають підґрунтя стверджувати, що депонуюча функція стебла у рослин пшениці виконує ще одну важливу роль, а саме – додаткового акцептора асимілятів. Справа в тому, що накопичення асимілятів у стеблі відбувається переважно в

період закінчення колосіння–цвітіння. В цей час фотосинтетичний апарат рослини вже повністю сформований і може працювати з максимальною віддачею, але можливості для утилізації асимілятів обмежені, оскільки головний акцептор – зернівки – ще не утворився, а ріст вегетативних частин майже завершений. Якби асиміляти не виводилися з листків, фотосинтетична активність рослин неминуче знизилася б внаслідок закономірностей, добре відомих з теорії донорно-акцепторних відносин. Це безпосередньо підтверджують і результати наших дослідів із видаленням колоса в період молочної стиглості (Крупа, Киризії, 2011а). У період до утворення зернівок асиміляти тимчасово депонуються у стеблі у вигляді запасних полімерних форм вуглеводів, які забезпечують накопичення значних їх кількостей без порушення осмотичного стану клітин. Втім, ці запасні форми (у пшениці – переважно фруктани) здатні легко гідролізуватись для їх подальшої ремобілізації у зернівки, що ростуть.

Отже, стебло виступає альтернативним акцептором асимілятів, який запобігає гальмуванню активності фотосинтетичного апарату до появи головного акцептора. Це експериментально підтверджує виявлений тісний зв'язок між депонуючою здатністю стебла та інтенсивністю фотосинтезу прапорцевих листків у період цвітіння (Крупа, Кірізії, 2011а). Крім того, рівень забезпеченості рослин пшениці асимілятами в цей період зумовлює кількість життєздатних зав'язей, з яких потім розвиваються зернівки. За всіма цими показниками нові високоінтенсивні сорти мали перевагу над старим, менш продуктивним.

Відомо, що надлишкове накопичення асимілятів у листках не тільки гальмує фотосинтез, але й прискорює їх старіння. Можна припустити, що депонуюча функція стебла, підтримуючи активність фотосинтетичного апарату на високому рівні в період цвітіння, має більш «продлонговану» дію і тим самим гальмує його старіння в подальшому. Адже у нових високопродуктивних сортів довше збереження інтенсивності фотосинтезу на вищому рівні протягом наливу зерна відповідало і більшій депонуючій здатності стебла порівняно із менш продуктивним старим сортом.

Висока інтенсивність фотосинтезу листків протягом наливу зерна у нових сортів може бути зумовлена також і посиленням запиту на асиміляти з боку колоса зі збільшеною кількістю зернівок, які мають високу атрагуючу здатність. Це сприяє швидкому виведенню

асимілятив з листків та стимулює їх фотосинтетичну активність. Власний фотосинтетичний апарат колоса також може робити внесок у налив зерна, але, за нашими оцінками, він на порядок менший порівняно із листками (Крупа, Кірізій, 2011б). В період цвітіння остистий колос має перевагу над безостими за рівнем поглинання CO₂, але вже за молочно-воскової стиглості ця перевага втрачається, а видимий фотосинтез колоса вже не реєструється, тоді як листки ще активно функціонують. Тому роль колоса в асиміляційній діяльності рослини швидше полягає у стимуляції роботи фотосинтетичного апарату листків запитом на асиміляти протягом наливу зерна, а не у власному фотосинтезі колоса.

Резерви асимілятив, депоновані у стеблі, а також власний фотосинтез колоса (завдяки ксероморфності його фотосинтетичного апарату) можуть набувати більшого значення за настання несприятливих умов після цвітіння, зокрема посухи. І хоча продуктивність рослин за таких умов неминуче зменшиться, величина її падіння буде залежати від ефективності функціонування захисних систем та розмірів «стабілізаційних фондів». Як свідчать результати наших дослідів, нові високопродуктивні сорти пшениці здатні підтримувати вищу інтенсивність фотосинтезу протягом посушливого періоду та швидше її відновлювати до нормального рівня після зняття дії стресового чинника, порівняно зі старим сортом (Крупа та ін., 2011). Вони мали кращу забезпеченість резервними асимілятами. Тому зниження їх зернової продуктивності за дії посухи було меншим, ніж у старого сорту.

Таким чином, перевага за зерновою продуктивністю нових високоінтенсивних сортів пшениці перед старим сортом, створеним до початку «зеленої революції», забезпечується вищою інтенсивністю фотосинтезу протягом генеративної фази розвитку, особливо в період наливу зерна, підвищеною депонуючою здатністю стебла та ефективністю ремобілізації асимілятив наприкінці вегетації, високою атрагуючою здатністю колоса, покращеною посухотолерантністю фотосинтетичного апарату. Літературні дані та результати наших досліджень свідчать, що резерви поліпшення цих ознак селекційним шляхом ще не вичерпані, і це може стати фізіологічним підґрунтям для подальшого підвищення продуктивності стратегічної продовольчої культури – пшениці.

ЛІТЕРАТУРА

- Головко Т.К. Дыхание в донорно-акцепторной системе растений // Физиология растений. – 1998. – Т. 45, № 4. – С. 632-640.
- Гуляев Б.И. Фотосинтез и продуктивность растений: проблемы, достижения, перспективы исследования // Физиология и биохимия культ. растений. – 1996. – Т. 28, № 1-2. – С. 15-35.
- Киризий Д.А. Роль акцепторов ассимилятов в регуляции фотосинтеза и распределения углерода в растениях // Физиология и биохимия культ. растений. – 2003. – Т. 35, № 5. – С. 382-391.
- Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. – Киев: Логос, 2004. – 192 с.
- Ковалев В.М. Актуальные проблемы и способы повышения фотосинтетической активности и устойчивости растений // Доклады ТСХА. – 1998. – № 269. – С. 18-24.
- Крупа Н.М., Кірізій Д.А. Депонувальна функція стебла як складова продукційного процесу озимої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. – 2011. – Т. 43, № 4. – С. 324-331.
- Крупа Н.М., Кірізій Д.А. Роль вуглекислотного газообміну та атрагувальної здатності колоса у продукційному процесі озимої пшениці // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2011. – Вип. 2 (23). – С. 74-81.
- Крупа Н.М., Кірізій Д.А., Рижикова П.Л. Вплив ґрунтової посухи на вуглекислотний газообмін, забезпечення асимілятами та продуктивність озимої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. – 2011. – Т. 43, № 1. – С. 72-81.
- Крупа Н.Н., Киризий Д.А. Взаимосвязь аттрагирующей способности колоса и интенсивности фотосинтеза у растений озимой пшеницы // Тез. докл. 15-й Междунар. Пущинской школы-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века». – Пущино, 2011. – С. 432.
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растениях. – М.: Наука, 1976. – 646 с.
- Курсанов А.Л. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и донорно-акцепторные отношения у растений // Физиология растений. – 1984. – Т. 31, № 3. – С. 579-595.
- Мокроносов А.Т. Интеграция функций роста и фотосинтеза // Физиология растений. – 1983. – Т. 30, вып. 5. – С. 868-880.
- Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. – М.: Наука, 1981. – 196 с.

КРУПА

- Мокронос А.Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма: 42-е Тимиряз. чт. – М.: Наука, 1983. – 64 с.
- Моргун В.В., Швартау В.В., Кірізії Д.А.* Фізіологічні основи отримання високих урожаїв пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. – 2008. – Т. 40, № 6. – С. 463-469.
- Моргун В.В., Швартау В.В., Кірізії Д.А.* Фізіологічні основи формування високої продуктивності зернових злаків // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку. – К.: Логос, 2009. – Т. 1. – С. 11-43.
- Ничипорович А.А.* Физиология фотосинтеза и продуктивность растений // Физиология фотосинтеза. – М.: Наука, 1982. – С. 7-33.
- Применение физиологии в селекции пшеницы* / Пер. с англ. под ред. В.В. Моргуна. – Киев: Логос, 2007. – 492 с.
- Чигов В.И.* Связь фотосинтеза с продуктивностью растений // Сорос. образ. журн. – 1997. – № 12. – С. 23-27.
- Чигов В.И.* Фотосинтез и транспорт ассимилятов. – М.: Наука, 1987. – 192 с.
- Ahmadi A., Joudi M., Janmohammadi M.* Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post-anthesis source limitation // Field Crops Research. – 2009. – V. 113, № 1. – P. 90-93.
- Alvaro F., Royo C., Garcia 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. – V. 48, № 4. – P. 1523-1531.
- Araus J.L.* Integrative physiological criteria associated with yield potential // Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers. – Mexico: CIMMYT, 1996. – P. 150-167.
- Araus J.L., Brown H.R., Febrero A., Bort J., Serret M.D.* Ear photosynthesis, carbon isotope discrimination and the contribution of respiratory CO₂ to differences in grain mass in durum wheat // Plant Cell Environ. – 1993. – V. 16. – P. 383-392.
- Araus J.L., Reynolds M.P., Acevedo E.* Leaf posture, grain yield, growth, leaf structure and carbon isotope discrimination in wheat // Crop. Sci. – 1993. – V. 33. – P. 1273-1279.
- Asseng S., van Herwaarden A.F.* Analysis of the benefits to wheat yield from assimilates stored prior to grain filling in a range of environments // Plant Soil. – 2003. – V. 256. – P. 217-229.
- Beed F.D., Paveley N.D., Sylvester-Bradley R.* Predictability of wheat growth and yield in light-limited conditions // J. Agric. Sci. – 2007. – V. 145. – P. 63-79.
- Blum A.* Variation among wheat cultivars in the response of leaf gas exchange to light // J. Agric. Sci. – 1990. – V. 115. – P. 305-311.
- Calderini D.F., Dreccer M.F., Slafer G.A.* Consequences of breeding on biomass, radiation interception and radiation-use efficiency in wheat // Field Crops Res. – 1997. – V. 52. – P. 271-281.
- Calderini D.F., Dreccer M.F., Slafer G.A.* Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and latest trends // Plant Breeding. – 1995. – V. 114. – P. 108-112.
- 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. – V. 87, № 2-3. – P. 221-233.
- Dotlacil L., Hermuth J., Stehno Z., Dvořáček V., Bradová J., Leišová L.* How can wheat landraces contribute to present breeding? // Czech Journal of Genetics and Plant Breeding. – 2010. – V. 46. – P. 70-74.
- 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. – V. 106, № 1. – P. 34-43.
- Ehdaie B., Alloush G.A., Madore M.A., Waines J.G.* Genotype variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates // Crop. Sci. – 2006. – V. 46. – P. 2093-2103.
- Fischer R.A.* The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson // Field Crops Res. – 2008. – V. 105, № 1-2. – P. 15-21.
- Fischer R.A.* Wheat physiology at CIMMYT and raising the yield plateau // Increasing yield potential in wheat: Breaking the barriers. – Mexico: CIMMYT, 1996. – P. 195-202.
- Fischer R.A., Rees D., Sayre K.D.* Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate and cooler canopies // Crop Sci. – 1998. – V. 38. – P. 1467-1475.
- Geiger D.R.* Effects of translocation and assimilate demand on photosynthesis // Can. J. Bot. – 1976. – V. 54. – P. 2337-2345.
- Geiger D.R., Servaites J.C.* Carbon allocation and response to stress // Response of plant to multiple stress. – Academic Press, 1991. – P. 103-127.
- Gifford R.M.* Partitioning of photoassimilate in the development of crop yield // Phloem Transport. – N.Y., 1986. – P. 535-549.
- 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. – V. 106, № 1. – P. 68-76.

ФОТОСИНТЕЗ, ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНІ ВІДНОСИНИ

- Gong Y.H., Zhang J., Gao J.F., Lu J.-Y., Wang J.-R. Slow export of photoassimilate from stay-green leaves during late grain-filling stage in hybrid winter wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Agron. Crop Sci.* – 2005. – V. 191, № 4. – P. 292-299.
- Gutierrez-Rodriguez M., Reynolds M.P., Larque-Saavedra A. Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment. II. Traits associated with genetic gains in yield // *Field Crops Res.* – 2000. – V. 66. – P. 51-62.
- Hossain M.A., Takahashi T., Jinno H., Senju K., Kawata Y., Zhang Li, Araki H. Grain filling mechanisms in two wheat cultivars, haruyutaka and daichinominori, grown in Western Japan and in Hokkaido // *Plant Prod. Sci.* – 2010. – V. 13, № 2. – P. 156-163.
- Hoyaux J., Moureaux C., Tourneur D., Bodson B., Aubinet M. Extrapolating gross primary productivity from leaf to canopy scale in a winter wheat crop // *Agr. Forest Meteorol.* – 2008. – V. 148, № 4. – P. 668-679.
- Jeuffroy M.N., Ney B. Crop physiology and productivity // *Field Crops Res.* – 1997. – V. 53, № 1-3. – P. 24212-24217.
- Lafarge T., Bueno C.S. Higher crop performance of rice hybrids than of elite inbreds in the tropics: 2. Does sink regulation, rather than sink size, play a major role? // *Field Crops Res.* – 2009. – V. 114, № 3. – P. 434-440.
- Loss S.P., Siddique K.H.M. Morphological and physiological traits associated with wheat yield increases in Mediterranean environments. – *Advances in Agronomy.* – 1994. – V. 52. – P. 229-276.
- Madani A., Shirani-Rad A., Pazoki A., Nourmohammadi G., Zarghami R. Wheat (*Triticum aestivum* L.) grain filling and dry matter partitioning responses to source: sink modifications under post-anthesis water and nitrogen deficiency // *Acta Scientiarum-Agronomy.* – 2010. – V. 32, № 1. – P. 145-151.
- McIntyre C.L., Mathews K.L., Rattey A., Chapman S.C., Drenth J., Ghaderi M., Reynolds M., Shorter R. Molecular detection of genomic regions associated with grain yield and yield-related components in an elite bread wheat cross evaluated under irrigated and rain-fed conditions // *Theor. Appl. Genetics.* – 2010. – V. 120, № 3. – P. 527-541.
- Miralles D.J., Katz S.D., Colloca A., Slafer G.A. Floret development in near isogenic wheat lines differing in plant height // *Field Crops Res.* – 1998. – V. 59. – P. 21-30.
- Mu H., Jiang D., Wollenweber B., Dai T., Jing Q., Cao W. Long-term low radiation decreases leaf photosynthesis, photochemical efficiency and grain yield in winter wheat // *J. Agron. Crop Sci.* – 2010. – V. 196, № 1. – P. 38-47.
- Mulholland B.J., Craigon J., Black C.R., Colls J.J., Atherton J., Landon G. Effect of elevated carbon dioxide and ozone on the growth and yield of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) // *J. Exp. Bot.* – 1997. – V. 48. – P. 113-122.
- Murchie E.H., Pinto M., Horton P. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research // *New Phytol.* – 2009. – V. 181, № 3. – P. 532-552.
- Pan J.F., Cui K.H., Wei D., Huang J., Xiang J., Nie L. Relationships of non-structural carbohydrates accumulation and translocation with yield formation in rice recombinant inbred lines under two nitrogen levels // *Physiol. Plant.* – 2011. – V. 141. – P. 321-331.
- Rebetzke G.J., Richards R.A. Gibberellic acid sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat // *Aust. J. Agric. Res.* – 2000. – V. 51. – P. 235-245.
- 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. – V. 146, № 1. – P. 39-49.
- Reynolds M.P., Calderini D.F., Condon A.G., Rajaram S. Physiological basis of yield gains in wheat associated with the LR19 translocation from *Agropyron elongatum* // *Euphytica.* – 2001. – V. 119. – P. 137-141.
- Richards R.A. Defining selection criteria to improve yield under drought // *Plant Growth Regul.* – 1996. – V. 20. – P. 157-166.
- Richards R.A., Rajaram S., McNab A. Increasing the yield potential in wheat: manipulating sources and sinks // *Increasing yield potential in wheat: Breaking the barriers.* – Mexico, D.F.: CIMMYT, 1996. – P. 134-149.
- Richards R.A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops // *J. Exp. Bot.* – 2000. – V. 51. – P. 447-458.
- Robinson S., Warburton K., Seymour M., Clench M., Thomas-Oates J. Localization of water-soluble carbohydrates in wheat stems using imaging matrix-assisted laser desorption ionization mass spectrometry // *New Phytol.* – 2007. – V. – P. 438-444.
- Ruuska S.A., Lewis D.C., Kennedy G. Large scale transcriptome analysis of the effects of nitrogen nutrition on accumulation of stem carbohydrate reserves in reproductive stage wheat // *Plant Mol. Biol.* – 2008. – V. 66, № 1-2. – P. 15-32.
- Saint Pierre C., Trethowan R., Reynolds M. Stem solidness and its relationship to water-soluble carbohydrates: association with wheat yield under water def-

- icit // *Funct. Plant Biol.* – 2010. – V. 37, № 2. – P. 166-174.
- Serrago R.A., Carretero R., Bancal M.O., Miralles D.J.* Grain weight response to foliar diseases control in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Field Crops Res.* – 2011. – V. 120, № 3. – P. 352-359.
- Shao L., Zhang X., Hideki A., Tsuji W., Chen S.* Effects of defoliation on grain yield and water use of winter wheat // *J. Agricult. Sci.* – 2010. – V. 148. – P. 191-204.
- Shearman V.J., Sylvester-Bradley R., Scott R.K., Foulkes M.* Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK // *Crop Sci.* – 2005. – V. 45. – P. 175-185.
- Siddique K.H.M., Whan B.R.* Ear:stem ratio in breeding population of wheat: Significance for yield improvement // *Euphytica.* – 1994. – V. 73. – P. 241-254.
- 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, № 1-2. – P. 22-26.
- Slafer G.A., Andrade F.H., Satorre E.H.* Genetic-improvement effects on preanthesis attributes related to grain yield // *Field Crops Res.* – 1990. – V. 23. – P. 255-263.
- Slafer G.A., Araus J.L.* Physiological traits for improving wheat yield under a wide range of conditions // *Scale and Complexity in Plant Systems Research: Gene-Plant-Crop Relations.* – Springer, 2007. – P. 147-156.
- Slafer G.A., Satorre E.H., Andrade F.H.* Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes // *Genetic Improvements of Field Crops: Current Status and Development.* – N.Y.: Marcel Dekker, 1993. – p. 1-68.
- Wang Z.M., Wei A.L., Zheng D.M.* Photosynthetic characteristics of non-leaf organs of winter wheat cultivars differing in ear type and their relationship with grain mass per ear // *Photosynthetica.* – 2001. – V. 39. – P. 239-244.
- Wardlaw I.F.* The control of carbon partitioning in plant // *New Phytol.* – 1990. – V. 116, № 3. – P. 341-381.
- Watanabe N., Evans J.R., Chow W.S.* Changes in photosynthetic properties of Australian wheat cultivars over the last century // *Aust. J. Plant Physiol.* – 1994. – V. 21. – P. 169-183.
- Wingler A., Lea P.J., Quick W.P., Leegod R.C.* Photorespiration: metabolic path ways and their role in stress protection // *Phill. Trans. Roy. Soc. London B.* – 2000. – V. 355, № 5. – P. 1517-1529.
- Xue G.P., McIntyre C.L., Jenkins C.L.D., Glassop D., van Herwaarden A.F., Shorter R.* Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat // *Plant Physiol.* – 2008. – V. 146. – P. 441-454.
- Yang J.C., Zhang J.H.* Grain-filling problem in 'super' rice // *J. Exp. Bot.* – 2010. – V. 61. – P. 1-4.
- Yin X.Y., Guo W.S., Spiertz J.H.* A quantitative approach to characterize sink-source relationships during grain filling in contrasting wheat genotypes // *Field Crops Res.* – 2009. – V. 114, № 1. – P. 119-126.
- Zhu C.W., Zhu J.G., Liu G., Zeng Q., Xie Z.B., Pang J., Feng Z.Z., Tang H.Y., Wang L.* Elevated CO₂ concentration enhances the role of the ear to the flag leaf in determining grain yield of wheat // *Photosynthetica.* – 2008. – V. 46. – P. 318-320.
- Zhu C.W., Zhu J.G., Zeng Q., Liu G., Zubing A., Xie H., Tang A., Cao J., Zhao X.* Elevated CO₂ accelerates flag leaf senescence in wheat due to ear photosynthesis which causes greater ear nitrogen sink capacity and ear carbon sink limitation // *Funct. Plant Biol.* – 2009. – V. 36, № 4. – P. 291-299.

Надійшла до редакції
17.05.2013 р.

PHOTOSYNTHESIS, SOURCE-SINK RELATIONS AND PRODUCTIVITY OF WHEAT

N.M. Krupa

*Bila Tserkva National Agrarian University
(Bila Tserkva, Kyiv region, Ukraine)*

The literature on the interaction of photosynthetic CO₂ assimilation, source-sink relations (attractive ability of ear, stem deposit function) and productivity of winter wheat is reviewed. The regulation of net assimilation rate by assimilates demand is discussed.

Key words: *Triticum aestivum* L., *photosynthesis*, *source-sink relations*, *assimilates*, *attractive ability*, *remobilization*, *productivity*

ФОТОСИНТЕЗ, ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНІ ВІДНОСИНИ

**ФОТОСИНТЕЗ, ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ
И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ**

Н.Н. Крупа

*Белоцерковский национальный аграрный университет
(Белая Церковь, Киевская обл., Украина)*

Обобщены сведения по взаимодействию фотосинтетической ассимиляции CO₂, донорно-акцепторных отношений (аттрагирующей способности колоса, депонирующей функции стебля) и продуктивности растений озимой пшеницы. Обсуждается регуляция интенсивности фотосинтеза запросом на ассимиляты.

Ключевые слова: *Triticum aestivum L.*, фотосинтез, донорно-акцепторные отношения, ассимиляты, аттрагирующая способность, ремобилизация, продуктивность