

(Институт биологии и биотехнологии растений КН МОН РК, г. Алматы)

**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УЛУЧШЕНИЯ ПШЕНИЦЫ
ДЛЯ ИННОВАЦИЙ В БИОЛОГИИ И СЕЛЬСКОМ ХОЗЯЙСТВЕ**

Аннотация

Обобщен большой литературный материал, а также результаты собственных многолетних экспериментальных исследований процесса фотосинтеза на разных уровнях его организации: от фотосистем и хлоропластов - до листа и растения в целом, как основы продукционного процесса у пшеницы. Определены механизмы первичных фотосинтетических процессов в хлоропластах, структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата листа, фотосинтетическая деятельность растения пшеницы, генетические аспекты фотосинтеза у пшеницы, фотосинтетическое обоснование селекции пшеницы, пути улучшения пшеницы для повышения урожайности и устойчивости к стрессам. Результаты данных исследований можно квалифицировать как новое оригинальное достижение в развитии Теории продукционного процесса, фотосинтетического обоснования селекции пшеницы на высокую продуктивность и частной физиологии пшеницы для инноваций в биологии, в селекционной практике, экофизиологии и генетической инженерии.

Ключевые слова: фотосинтетический процесс, генетический аспект, генетическая инженерия, экофизиология, селекция, инновация биологии.

Кілт сөздер: фотосинтез үрдісі, генетикалық аспект, генетикалық инженерия, экофизиология, селекция, биологияны инновациялау.

Key words: photosynthetic process, the genetic aspect, genetic engineering, ecophysiology, selection, innovation biology.

Введение

Прошлый год ознаменован 50-летием со времени присуждения Нобелевской премии по химии Мелвину Кальвину за открытие восстановительного цикла углерода при фотосинтезе. К настоящему времени накоплено огромное количество знаний по фотосинтезу, и это событие послужило основанием для прорыва интереса к исследованиям в области фотосинтеза и формулирования стратегий активизации фотосинтеза для улучшения сельскохозяйственных культур у мировой научной

общественности [1-7]. Одним из аспектов инноваций в биологии и сельском хозяйстве является активизация фотосинтеза для увеличения зерновой урожайности пшеницы.

Сельское хозяйство и новые задачи в исследованиях фотосинтеза

Проблема повышения продуктивности основной продовольственной культуры в Казахстане и в мире пшеницы, является одной из приоритетных в исследованиях физиологии растений, биотехнологии и селекции, связанной с биологической безопасностью, и может быть решена современными методами геномики и пост-геномной эры за счет интенсификации фотосинтеза.

В мире. Мировое население выросло с 3 миллиардов в 1960 году почти до 7 миллиардов в 2010, что снова в значительной степени обусловило требование человечества в пище, кормах для животных, биоэнергии. В связи с прогнозированием увеличения популяции человечества к 2050 году до 9 миллиардов, урожай сельскохозяйственных культур должен быть увеличен как минимум на 28% [8]. Сельскохозяйственные культуры также должны быть адаптированы к изменениям климата, и их продуктивность может быть лимитирована запасами воды для полива и потерей пахотных земель. Уменьшение разницы между средними урожаями фермеров и потенциальным урожаем (которое происходит при лучшей агрономической практике, при лимитировании запасов воды, удобрений, пестицидов, и болезней), будет способствовать повышению урожая сельскохозяйственных культур на некоторое время. Однако возрастает понимание того факта, что для устойчивого повышения потенциального урожая возникает необходимость значительного увеличения биомассы растений [2, 9].

Биомасса создается глобальным метаболическим процессом в зеленом растении – фотосинтезом. Поскольку механизмы регуляции растения направлены на максимальное потребление солнечного света и перераспределение максимального количества биомассы в зерно, дальнейшее повышение урожая сельскохозяйственных культур будет требовать повышения активности фотосинтеза [10].

Цель: Улучшение урожайности сельскохозяйственных культур в ответ на требование возрастающей мировой популяции человечества на пищу и топливо, является центральной задачей биологии растений и сельского хозяйства [9-11]. Эта задача должна быть достигнута в устойчивой манере (то есть с минимальными затратами сельского хозяйства и минимальным воздействием на окружающую среду) с учетом возрастающего уровня CO₂ и более экстремальных условий (наличия воды) водообеспеченности и температуры. В недавнем прошлом сельскохозяйственный урожай в целом не отставал от потребностей человечества в результате успехов, достигнутых селекционными программами и фермерской практикой, но урожай сельскохозяйственных культур в настоящее время достиг плато. Одним фундаментальным компонентом продуктивности растений, который еще не был использован в селекции для повышения урожая, является фотосинтез. Появляется острая необходимость использовать обширные знания этого фундаментального процесса для блага человечества [8-15].

В Казахстане. Казахстан традиционно является крупной зоной производства высококачественного зерна сильных и особо ценных пшениц. На юге и юго-востоке Казахстана основной зерновой культурой является озимая пшеница. Площадь под ней в последние годы составляет порядка 800-850 тыс. га, или 80% от всей площади, отведенной под зерновые культуры в этом крупном регионе. Валовый объем производства зерна озимой пшеницы в среднем за последние 7 лет составил около 800 тыс. тонн при средней урожайности зерна 25-27 ц/га. Территория Казахстана характеризуется разнообразием природно-климатических зон: от среднегорных и горных с черноземными почвами с годовым количеством осадков 500-700 мм в год до пустынно-степных зон, представленных малокарбонатными, обыкновенными и светлыми сероземами, с количеством осадков около 180-280 мм в год и крайней нестабильностью метеорологических условий по годам и сезонам года [16].

Селекция является наиболее экономически эффективным, дешевым и экологически чистым сельскохозяйственным мероприятием – действенным фактором увеличения сельскохозяйственной продукции. Роль селекции особенно важна в современных условиях, когда уровень аграрного производства в значительной мере лимитируется состоянием социально - экономических факторов, а также проблем загрязнения окружающей среды. В общем росте сельскохозяйственной продукции более 40% связано с использованием новых сортов растений и пород животных.

В США на развитие селекции и генетики выделено 11,6% государственного сектора по аграрным исследованиям. В Казахстане создано и возделывается около 200 сортов и гибридов сельскохозяйственных культур. Однако, несмотря на эти достижения, современное сельское хозяйство в мировом масштабе не может обеспечить в достаточной степени промышленность сырьем, а все возрастающее население мира – продовольствием. Очевидно, в ближайшем будущем человечество не сможет жить комфортабельно и в достатке, если биологический потенциал урожая важнейших сельскохозяйственных культур не будет максимально реализован.

История прогресса в земледелии на примере пшеницы. Зеленая революция

На протяжении столетий до последнего времени практическая селекция обеспечивала создание все более продуктивных сортов растений, основываясь на экстенсивном типе производственного процесса. Это означает, что создавались сорта, позволяющие разместить все большее количество фотосинтетических единиц (хлоропластов, листьев) в единице объема и площади посева при максимально возможной продуктивности активного фотосинтеза, то есть были задействованы факторы изменения структуры, величины и продолжительности работы фотосинтетического аппарата. При этом сам фотосинтетический аппарат и его активность почти не затрагивались и сохранялись на близком к исходному уровню, или менялось число хлоропластов и других структурных единиц ("Парадокс Эванса") [17-19]. Несомненно то, что наблюдается явный дисбаланс между генетически заданным размером плодовых органов (колос – sink) и возможностями их формирования (фотосинтез - source). При увеличении площади листа неизбежно наступает ситуация, когда при достижении критической величины индекса листовой

поверхности наступит затенение и ограничение в приходе ФАР. Тогда единственно возможным путем остается селекция интенсивного типа продукционного процесса на повышение фотосинтетической активности.

На основании анализа повышения урожайности пшеницы как основного фактора прогресса в земледелии по данным Д.Н. Прянишникова и А.Т. Мокроносова [10] отмечены следующие ступени роста урожайности пшеницы:

1. Земледелие средневековой Европы, охватывающее период до 80-х годов 18 века характеризовалось трехпольной системой, позволяющей получать урожайность пшеницы до 7 ц/га.

2. Введение в севооборот бобовых трав с начала 19 века повысило урожайность пшеницы до 15-17 ц/га.

3. С открытием теории минерального питания Ю. Либихом и началом производства минеральных удобрений в начале 20 века урожайность пшеницы увеличилась до 30 ц/га.

4. Селекция новых сортов на основе оптимизации экстенсивных признаков фотосинтетической продуктивности морфофизиологического типа растений в 70-х годах 20 века обеспечила создание сортов и форм пшеницы с урожайностью 50 - 55 ц/га.

Индустриализация производства зерновых в мире около 50 лет назад была связана с резким повышением урожая зерна. Вследствие этого в значительной степени была решена проблема голода. Данный этап развития сельского хозяйства мирового значения был назван «Зеленой революцией» и Норман Борлауг получил за него Нобелевскую премию в 1970 году [20]. Интродукция генов полукарликовости в злаковые культуры увеличила возможности использования большего количества удобрений, что обеспечило значительное увеличение урожайности. Полукарликовость злаков также привела к увеличению доли биомассы, распределенной в зерно – повышение урожая зерна. Совместные усилия селекционеров и агрономов обеспечили улучшение урожайности злаковых культур, в особенности пшеницы.

Однако анализ динамики подъема продуктивности растений показывает, что в последние годы урожайность многих культур достигла определенного "потолка" и даже наблюдается тенденция ее снижения [21, 22]. Проводимая сортосмена не вызывает адекватного увеличения урожайности. Хотя во многих селекционных центрах ежегодно создается множество сортов и гибридов сельскохозяйственных культур, среди них редко встречаются выдающиеся сорта, доминируют старые. При экстремальных погодных условиях резко снижается продуктивность.

5. Предстоящее увеличение урожайности зерновых культур можно ожидать на пути селекции, которая, исчерпав возможности экстенсивного процесса, обращается к созданию сортов с усиленной фотосинтетической активностью и интенсивным типом продукционного процесса. То есть настоящий момент развития селекции представляет собой переход к новому этапу синтетической селекции, опирающейся на достижения физиологии растений, генетики, биохимии и других смежных биологических наук, прежде всего, – фотосинтеза, как основного источника формирования биомассы в растении. Процессы, происходящие в современной селекции можно рассматривать как

иллюстрацию к словам К.А. Тимирязева "земледелие стало тем, что оно есть, благодаря достижениям агрохимии и физиологии растений".

Рост продуктивности в процессе перехода от диких форм к культурным в научной селекции за последние 50-70 лет не был связан с повышением функциональной активности фотосинтетического аппарата у пшеницы. Селекция шла главным образом на увеличение $K_{хоз}$, размеров фотосинтетического аппарата и оптимизацию временного хода развития фотосинтетического потенциала растения. Тем не менее, к настоящему времени уже накоплено достаточно фактов, свидетельствующих о возможности существования в ряде случаев прямой связи между продуктивностью растений и показателями функциональной активности фотосинтетического аппарата. Хотя в определенных условиях в селекции еще используется создание морфофизиологических форм продукционного процесса сельскохозяйственных культур, но экстенсивный путь селекции для усиления продукционного процесса исчерпан, и повышение урожайности пшеницы свыше 60 до 100 ц/га возможно лишь за счет создания высокоактивного фотосинтетического аппарата. Прогрессивная и эффективная система сельского хозяйства должна сочетать экономические, технологические и научные средства для повышения урожая зерна. Дальнейшим действенным подходом к интенсификации и ускорению современной селекции пшеницы на продуктивность является повышение функциональной активности фотосинтетического аппарата. [3, 15, 22-25].

Интенсивная селекция на активизацию фотосинтеза

Достижения мировой селекции в создании высокопродуктивных сортов и гибридов пшеницы и других культур с высоким потенциалом урожайности общеизвестны. Однако, несмотря на эти достижения, современное сельское хозяйство в мировом масштабе не может обеспечить все возрастающее население продовольствием. Очевидно, в ближайшем будущем человечество не сможет жить комфортабельно и в достатке, если биологический потенциал урожая важнейших сельскохозяйственных культур не будет максимально реализован.

Сельскохозяйственное производство нуждается в новых сортах с наилучшей комбинацией хозяйственно - ценных свойств, устойчивых к болезням, вредителям и экстремальным факторам среды обитания. Для создания таких сортов селекции нужны новые идеи, подходы и методы смежных биологических наук: физиологии, генетики и биотехнологии растений. Современная селекция вступает в новый этап, который можно назвать синтетической селекцией, основанной на физиолого - генетическом управлении внутренними метаболическими процессами фотосинтеза, роста, развития и характеризуется переходом от экстенсивного пути формирования продуктивности к интенсивному.

Переход мирового земледелия от экстенсивного к интенсивному типу развития при существующем увеличении энергетических и ресурсных затрат – "зеленая революция", по времени совпал с комплексной теорией фотосинтетической продуктивности, которая обосновала научные подходы к преодолению негативных последствий интенсификации земледелия [10, 11, 18, 21, 26, 27]. Были выявлены предпосылки селекции по

физиологическим признакам: показано, что среди дикорастущих растений различного экологического происхождения существует широкий размах изменчивости фотосинтетической функции, в том числе и формы с повышенной интенсивностью фотосинтеза. Среди 40 тысяч образцов мировой коллекции пшеницы ВИР им. В.А. Вавилова было обнаружено не меньшее разнообразие фотосинтетической активности.

Плодотворным подходом к управлению продукционным процессом растений и созданию сортов и форм с интенсивным типом продукционного процесса, пригодных к выращиванию в разных агроклиматических зонах Казахстана, является активизация фотосинтетического аппарата селекционным путем на физиолого - генетической основе. Селекция с учетом физиолого - биохимических процессов фотосинтеза является насущной необходимостью, поскольку только за счет интенсификации этого основного метаболического процесса возможно дальнейшее повышение биологической продуктивности, что является потенциалом увеличения хозяйственной урожайности пшеницы до 130 ц/га и выше. Повышение активности фотосинтетического аппарата может быть достигнуто путем использования фотосинтетических тестов, поиска и создания форм с генетической модификацией ассимиляции CO₂. Конкретное сочетание фотосинтетических признаков, их корреляционный анализ с элементами продуктивности позволят охарактеризовать типы продукционного процесса пшеницы в конкретных условиях произрастания и выделить оптимальный фотосинтетический тип пшеницы с максимальной урожайностью [25, 28].

Научное развитие исследований фотосинтеза как основы земледелия

Всю историю земледелия, основным критерием которого является рост продуктивности основной сельскохозяйственной культуры человечества – пшеницы, охватывает, по существу, история взаимоотношения фотосинтеза, как источника органического вещества, и селекции.

Научное развитие вопроса исследования фотосинтеза как основы земледелия можно отсчитывать от трудов К.А. Тимирязева, который убеждал, что "наука призвана сделать труд земледельца... более производительным".

Можно выделить три этапа в исследованиях фотосинтеза как основы селекции.

1. В 1941г. Л.А. Иванов в работе "Фотосинтез и урожай" выразил зависимость между урожаем, фотосинтезом и дыханием классическим уравнением:

$$M + m = f P T - a P T,$$

где f – фотосинтез, a – дыхание, P – величина и T – время работы фотосинтетического аппарата.

То есть продуктивность есть функция величины, продолжительности и активности работы фотосинтетического аппарата.

2. В 1954г. на ежегодном Тимирязевском чтении А.А. Ничипорович доложил комплексную теорию фотосинтетической продуктивности (КТФП). Суть КТФП – обоснование зависимости урожая от метаболических и агрономических мероприятий,

взаимосвязанных с процессом фотосинтеза – основным метаболическим процессом, определяющим урожай, – и способствуют повышению фотосинтетической продуктивности. КТФП обосновывала управление главными факторами продуктивности – индексом поверхности листьев в ценозе, ассимиляционным потенциалом ценоза, чистой продуктивностью фотосинтеза, коэффициентом хозяйственной эффективности ($K_{хоз}$), архитектурой ценоза как оптической системы [11].

3. К началу 80-х годов накопилось большое количество экспериментальных данных и определилась потребность органично связать комплексную теорию фотосинтетической продуктивности с нефотосинтетическими процессами и факторами формирования урожая: ростом и развитием, анализом донорно - акцепторных регуляторных систем целого растения, процессами дыхания, новыми аспектами связи с водным режимом и минеральным питанием. Была создана Теория Продукционного Процесса (ТПП), обобщенная академиком А.Т. Мокроносовым, директором ИФР АН СССР – ведущим исследователем физиологии растений в СССР 80х годов [10, 11, 18, 21, 26].

Основные положения теории продукционного процесса можно определить следующим образом: 95% растительной биомассы составляют элементы С, Н, О, усваиваемые растением в процессе фотосинтеза с запасанием в органических продуктах фотосинтеза как их самих, так и преобразованной энергии солнечной радиации. Фотосинтез, как генеральный процесс метаболизма в растении, дает энергосубстратное обеспечение формирования урожая, сопряженное с процессами усвоения азота и элементов минерального питания, и находится под контролем в сложной иерархии генетических программ развития, определяющих всю последовательность процессов онтогенеза. В.Н. Любименко, В.А. Кумаков, А.Т. Мокроносов и другие [10, 18, 21] показали, что фотосинтетическая функция сама контролируется процессами онтогенеза и формирование урожая детерминировано, прежде всего, эпигенетической нагрузкой со стороны потребляющих ассимиляты органов (sink) – колоса. То есть из множества фактов и наблюдений начинает определяться роль донорно - акцепторных отношений между фотосинтезирующими (source) и потребляющими (sink) органами в эндогенной регуляции целого растения, и поддержание двусторонних функциональных связей хлоропласта, клетки, листа с целостной системой целого растения.

Развитие представлений о генетической регуляции формирования и активности фотосинтетического аппарата Н.В. Турбиным, Л.В. Хотылевой, Л.А. Тарутиной, А.П. Палиловой, Ю.С. Насыровым, С.М. Газиянц, нашими исследованиями и др. [25] на базе данных фотосинтетического преобразования и запасаания энергии и органического вещества, регуляторных механизмов фотосинтеза позволили перейти к разработке путей повышения эффективности фотосинтеза и продуктивности растений.

Данные, свидетельствующие о возможности селекционного улучшения фотосинтетических признаков сельскохозяйственных растений О.Д. Быкова, М.И. Зеленского, В.А. Кумакова и др., позволили наметить основные направления исследований фотосинтетической деятельности растений в аспекте селекции (школы В.А. Кумакова, В.Б. Бабенко, В.П. Беденко, зарубежные исследователи) [17, 21, 27].

В чем заключается проблема генетически обусловленного повышения активности фотосинтетического аппарата?

1. Фотосинтетический аппарат – полигенная консервативная система;

2. Селекция шла на создание крупного колоса и листа, но не затрагивала активизацию самого фотосинтетического аппарата:

$$E_1 \rightarrow P_0,$$

где E_1 – повышенная Эпигенетическая нагрузка на фотосинтез со стороны увеличенного колоса – продукта Зеленой Революции, P_0 – неизменный в процессе селекции низкоактивный фотосинтетический аппарат.

Единственно возможным путем дальнейшего повышения продуктивности является селекция интенсивного типа продукционного процесса, направленная на интенсификацию фотосинтетической функции растений.

Улучшение пшеницы путем активизации фотосинтеза

Фундаментальной основой жизни растений является фотосинтез, вокруг которого группируются все прочие процессы метаболизма, так, или иначе связанные с блоком фотосинтетических реакций. Фотосинтез – сложный физиологический процесс, лежащий в основе продуктивности растений.

Фотосинтез – основной источник энергии и органического вещества в зеленом растении. Его глобальная космическая роль заключается в обмене углерода и производстве кислорода для жизни на Земле. Несомненно, что именно фотосинтез является основным метаболическим процессом, определяющим не только размеры, но и саму возможность формирования продуктивности. Для Казахстанской (Российской) классической школы физиологии растений фотосинтез – давнее традиционное направление, связанное с трудами классиков исследований науки о растении - К.А. Тимирязева, М.С. Цвета, А.А. Рихтера, Т.Н. Годнева, В.Н. Любименко, С.П. Костычева, Л.А. Иванова, А.А. Красновского, Д.И. Сапожикова, В.Н. Шлыка, А.А. Ничипоровича, А.Т. Мокроносова, В.А. Кумакова [10, 11, 18, 26]. Последователями классического отечественного направления в исследовании физиологии растений и процесса фотосинтеза как основы продуктивности важнейших сельскохозяйственных культур в Казахстане можно с полным основанием назвать член - корреспондента АН РК профессора Ф.А. Полимбетову, профессора В.П. Беденко, профессора Л.К. Мамонова [27], чьи труды в области физиологических основ устойчивости пшеницы в Казахстане к действию экстремальных факторов среды обитания, наши труды фотосинтетических основ продуктивности пшеницы в регионе юго - востока Казахстана [25, 28], исследования морфофизиологических, онтогенетических и структурных (роль органов) параметров продуктивности пшеницы известны далеко за пределами Республики.

Связь фотосинтеза с биологической и зерновой продуктивностью сложна, многофакторна, неоднозначна, тем не менее, активизация фотосинтетической функции и

совершенствование структуры фотосинтетического аппарата на разных уровнях организации (хлоропластов, листа, растения) являются необходимым условием повышения продуктивности растения. Существует огромное количество данных по анализу отдельных реакций и систем фотосинтеза в связи с продуктивностью [1, 2, 8, 13-15, 22, 29-36].

Так как фотосинтез представляет собой многокомпонентный многоуровневый процесс, то познание ни одного из его компонентов и уровней не является исчерпывающим в определении продукционного процесса. Для дальнейшего углубления знаний фотосинтетических основ активизации продукционного процесса необходимы: комплексные исследования функциональной активности различных уровней организации фотосинтетического аппарата – от фотосистем до целого растения; определения взаимосвязи между первичными фотосинтетическими реакциями в хлоропластах, активной фиксацией CO_2 листом и высокой продуктивностью растения; вычленение блока основных фотосинтетических признаков, оптимизация которых обеспечивает высокую продуктивность при интенсивном типе продукционного процесса в конкретных условиях среды; определения интеграции фотосинтетических процессов в высокой биологической и зерновой продуктивности пшеницы [18, 29, 30, 37]. Одним из плодотворных путей решения данной проблемы является выявление и исследование оптимального фотосинтетического аппарата растений, у которых высокая интенсивность фотосинтеза и продуктивность запрограммированы генетически [25]. На основе интегрального подхода к изучению функциональных особенностей фотосинтетического аппарата нами определены совокупность важнейших фотосинтетических параметров, оптимизация которых обеспечивает высокую продуктивность при интенсивном типе продукционного процесса у пшеницы, разработаны концепция, создана концептуальная модель оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы с высокой продуктивностью и разработаны подходы и методы селекции на оптимизацию фотосинтетического аппарата.

Обобщен большой экспериментальный материал многолетних исследований процесса фотосинтеза на разных уровнях его организации: от фотосистем и хлоропластов - до листа и растения в целом, как основы продукционного процесса у пшеницы. Изучены механизмы первичных фотосинтетических процессов в хлоропластах, структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата листа, фотосинтетической деятельности растения пшеницы, генетические аспекты фотосинтеза у пшеницы, фотосинтетическое обоснование селекции пшеницы. В исследованиях использованы современные физиолого-биохимические и генетические методы для получения достоверных данных о функциональной активности фотосинтетического аппарата целого ряда генотипов пшеницы с различной биологической и зерновой продуктивностью [25].

На основании интегральных комплексных исследований физиолого-генетических показателей процесса фотосинтеза на разных уровнях организации фотосинтетического аппарата у видов, сортов, изопризнаковых линий, соматоклональных вариантов, гетерозисных и диаллельных гибридов доказана возможность создания форм пшеницы с высокой активностью всех звеньев первичных окислительно-восстановительных энергетических процессов фотосинтеза, включающих активность реакционных центров фотосистемы II, реакцию Хилла, сопряженный и разобщенный с фотофосфорилированием

транспорт электронов в электрон - транспортных цепях, выделение кислорода воды в хлоропластах.

Обнаружено, что высокопродуктивные формы пшеницы характеризуются значительной (до 100%) активностью нециклического пути синтеза АТФ (аденозинтрифосфат, [англ.](#) АТФ – [нуклеотид](#), универсальный источник и переносчик энергии для всех биохимических процессов, протекающих в живых системах) и некоторым (до 20%) повышением активности циклического фотофосфорилирования в хлоропластах, имеют более тесную сопряженность (до 0.79) первичных фотовосстановительных и фотофосфорилирующих процессов в мембранах хлоропластов. Особенно велики различия в активности синтеза АТФ у них в конце фазы трубкования (начале перехода к репродукции) и в фазе формирования зерна.

Установлено, что существуют высокопродуктивные формы пшеницы с меньшим количеством хлоропластов, обладающие высокой эффективностью реакционных центров фотосистемы II и электрон-транспортных цепей в хлоропласте. Это доказывает возможность существования уникального по функциональной активности хлоропласта [21], который является одним из необходимых условий активизации высокоактивного фотосинтетического аппарата на более высокоорганизованных уровнях: лист, растение.

Выявлено повышенное (до 45%) содержание хлорофилла у высокопродуктивных форм. Важное значение имеет качественный состав пигментов и прочность связи их с белком: увеличение содержания прочносвязанного хлорофилла a (до 45%), тенденция к повышению его доли в общем содержании хлорофиллов и отношения a/v, в определенной мере может быть связано с эффективностью деятельности реакционных центров фотосистем, а меньшее содержание хлорофилла v – со снижением количества или уменьшением размеров светособирающих комплексов фотосистемы II.

Гетерозисные гибриды пшеницы осуществляют более активное фотосинтетическое поглощение углекислоты листом (до 25-30%) – наблюдаемый и потенциальный фотосинтез, характеризуются увеличением основных параметров световых кривых фотосинтеза: угла наклона и уровня плато в репродуктивный период развития, которое коррелирует с возрастанием активности первичных фотохимических процессов в хлоропластах и карбоксилазной активности РБФКО ((RuBisCO, Rubisco – рибулозобисфосфат карбоксилаза /оксигеназа – ключевой фермент [катализирующий присоединение углекислого газа к рибулозо-1,5-бисфосфату](#) на первой стадии [цикла Кальвина](#), а также реакцию окисления рибулозобисфосфата на первой стадии процесса [фотодыхания](#), является основным и наиболее распространённым ферментом растений) в листе. Именно гибриды с повышенной фотосинтетической активностью формируют высокий биологический и хозяйственный урожай.

Гетерозисные гибриды пшеницы характеризуются высокими темпами нарастания и низкими темпами отмирания листьев, что обеспечивает им преимущества по величине (до 33%) и продолжительности деятельности ассимиляционной поверхности – фотосинтетическому потенциалу листьев в репродуктивный период (до 79%) и его оптимальной структурой в этот период вегетации.

Впервые показано, что высокопродуктивные гетерозисные гибриды пшеницы обладают высокой интенсивностью фотосинтетического CO₂-газообмена листьев (до 30%) и интенсивным оттоком углерода из листьев в колос (от 35 до 200%), что обуславливает резкое возрастание чистой продуктивности фотосинтеза (160 - 210%), суточных приростов (до 300%), накопления биомассы (до 40%), и, в конечном итоге, – формирование высокого биологического урожая.

У гетерозисных гибридов пшеницы впервые установлено, что высокая функциональная активность фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации гармонично обеспечивает запрос крупного колоса на ассимиляты. В отличие от экстенсивных сортов у оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы устанавливается динамическое равновесие между фотосинтезом «source» и потребляющими ассимиляты органами «sink» на новом более высоком количественном уровне. Донорно-акцепторные отношения в оптимальном фотосинтетическом типе растения пшеницы можно представить в виде схемы:

$$E_1 \rightarrow P_1$$

$$E \leftarrow P,$$

тогда как у других форм

$$E \rightarrow P,$$

где E – эпигенетическая нагрузка на фотосинтез (расходы на рост, развитие, отложение ассимилятов в запас), P – фотосинтетический аппарат. В результате устанавливается динамическое равновесие между потребностью в ассимилятах большого колоса и возможностью ассимиляционного аппарата в их реализации на более высоком количественном уровне, исключая напряжение донорно-акцепторных отношений в высокопродуктивном растении.

Экспериментальные манипуляции с потенциалом и активностью ресурса (source - фотосинтеза) и мощностью потребления ассимилятов колосом (sink) позволили доказать гипотезу, что фотосинтез и утилизация углеводов строго координированы [39-41]. В общем, когда активность потребления (sink) снижается из-за удаления акцептора (колоса) или создания дефицита питания, углеводы накапливаются в листьях и фотосинтез ингибируется [40].

Впервые проведен генетический анализ характера наследования фотосинтетических признаков у гетерозисных гибридов пшеницы. На основании диаллельного и корреляционного анализов гибридной пшеницы показано, что высокий уровень фотохимической активности хлоропластов доминирует. Высокая концентрация хлоропластов в клетке обусловлена рецессивными генами. Генетическое варьирование интенсивности фотосинтеза управляется полигенной системой ядра с неаддитивными эффектами, и контролируется, как правило, рецессивными генами. Площадь листовой поверхности характеризуется полигенными эффектами по типу сверхдоминирования. Для высокопродуктивных гетерозисных гибридов характерны рецессивные гены площади листьев.

Комплексный интегральный подход к исследованию процесса фотосинтеза как основы продуктивности у видов, сортов, изопризнаковых линий, соматоклональных вариантов и гетерозисных гибридов пшеницы, использованный в наших исследованиях, позволил сформулировать концепцию оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы с высокой продуктивностью, создать концептуальную модель и составить схему оптимального фотосинтетического обеспечения продукционного процесса у пшеницы.

Основные положения концепции оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы с максимальной продуктивностью заключаются в следующем:

- Доказана возможность создания селекционных форм мягкой пшеницы, характеризующихся единой цепью сопряженных высокоактивных фотосинтетических процессов от хлоропласта до формирования конечных элементов урожая. Уровень энергетического и восстановительного потенциалов, создаваемых в активных первичных реакциях фотосинтеза, определяет как повышенную активность процессов ассимиляции CO_2 и служит регулятором оптимизации функциональных и структурных преобразований в продукционном процессе в листе и растении, так и удовлетворяет запросам крупного колоса на ассимиляты у таких форм пшеницы.

С концептуальных позиций оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы уровень энергетического и восстановительного потенциалов, создаваемых в первичных реакциях фотосинтеза, определяет как активность процессов ассимиляции CO_2 и характер возникающих при этом продуктов, так и служит регулятором многих сопряженных с фотосинтезом сторон метаболизма растений. Данные о более высоких потенциальных возможностях электрон-транспортной цепи хлоропластов, наличии мощных систем генерации восстановительного и энергетического потенциалов на световой стадии фотосинтеза; повышение активности реакционных центров фотосистемы II; высокой активности фотосинтетических ферментов, прежде всего, – ключевого фермента карбоксилирования РБФКО; тесная сопряженность, взаимосвязь и регуляция функциональной активности фотосинтетического аппарата на уровне фотосистем, хлоропластов и листа; генетически обоснованные высокие потенциальные возможности фотосинтетического аппарата, показанные нами у гетерозисных гибридов пшеницы, обуславливают повышение функциональной активности фотосинтетического аппарата листа – интенсификации фотосинтетического поглощения углекислоты у гибридов на генетическом уровне.

Связь интенсивности фотосинтеза с хозяйственным урожаем весьма сложна и многофакторна. Первичные фотосинтетические процессы, метаболическая активность хлоропластов тесным образом связаны с общим ходом развития растения и его органов.

- Установлен репродуктивный тип продукционного процесса, и роль органов верхней части побега в формировании высокой зерновой продуктивности у пшеницы. Показана определяющая роль органов верхней части побега в осуществлении фотосинтетической деятельности как основы высокой продуктивности у оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы.

У продуктивных форм пшеницы в конце фазы трубкования, при подготовке растения к ответственному за репродукцию и формирование продуктивности - репродуктивному периоду вегетации, в молодых, но полностью сформированных листьях верхних ярусов и

органов верхней зоны побега, происходит значительная активация первичных энергетических процессов в хлоропластах, повышается прочность сопряжения восстановительных процессов с фотофосфорилированием и эффективность синтеза АТФ.

Установлено значительное повышение показателей фотосинтетической деятельности у оптимального фотосинтетического типа в репродуктивный период развития: по листовой поверхности и фотосинтетическому потенциалу, чистой продуктивности фотосинтеза, накоплению и суточным приростам сухой биомассы. Характерны также большая величина биомассы колоса, стебля, флаговых листьев и побега в целом в фазе формирования зерна, что определяет преимущества растения по величине биологического урожая и его реализации в увеличении массы зерна – хозяйственный урожай.

- Определено оптимальное сочетание экстенсивных и интенсивных признаков фотосинтетической деятельности. Установлен возможный диапазон варьирования различных признаков структуры и функции оптимального фотосинтетического аппарата и вероятные типы сочетания этих признаков для формирования высокой продуктивности (рисунок 1).

- Подтвержден относительно независимый характер проявления и наследуемости (дискретность) фотосинтетических признаков, определяющий различные варианты их взаимосвязи и взаимообусловленности (см. рисунок 1). При этом активность фотосинтетических процессов на "низком" уровне организации: фотосистема, хлоропласт, - может оказаться не реализованной на более высоких уровнях организации фотосинтетического аппарата: лист, растение.

Приведена схема возможного сочетания интенсивных (функциональных) и экстенсивных (структурных) показателей структурно-функциональной организации оптимального фотосинтетического аппарата, обеспечивающего формирование максимально возможного биологического урожая. А также представлены необходимые параметры признаков прогнозирования, «запроса» и реализации высокого биологического урожая в максимальный урожай зерна у оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы.

- Установлено, что высокая фотосинтетическая продуктивность определяется, с одной стороны, высокой автономностью фотосинтетических структур низших порядков (хлоропласт, лист) и, с другой стороны, сложной системой интеграции фотосинтетических признаков в системе целого растения.

Концептуальная модель оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы характеризуется следующими признаками: на уровне фотосистем – увеличением активности «гипотетического» реакционного центра фотосистемы II; на уровне хлоропласта – активацией первичных процессов преобразования световой энергии, высокой степенью сопряженности восстановительных процессов с синтезом АТФ, возрастанием скорости циклического и, в значительной мере – нециклического фотофосфорилирования, повышением функциональной активности единичного хлоропласта; на уровне листа – активацией первичных систем ассимиляции углекислоты – РБФКО, – и интенсивности поглощения углекислоты листом на фоне усиленного оттока

органического углерода из флага в колос в фазе формирования зерна, обуславливающего резкое возрастание чистой продуктивности фотосинтеза побега, повышенным содержанием суммарного хлорофилла и отношения а/в; в системе целого растения – определенной компактной, но не чрезмерной площадью и оптимальным фотосинтетическим потенциалом листьев с перераспределением его структуры в репродуктивный период на органы верхней части побега, увеличением общей биомассы, соответствием генетически повышенной активности фотосинтетического аппарата – «source» увеличенной нагрузке со стороны формирующегося большого колоса – «sink», и распределением ассимилятов в пользу колоса.

Схема сочетания показателей функции, структуры фотосинтетического аппарата и реализации биологического урожая в урожай зерна у оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы (ОФТРП)

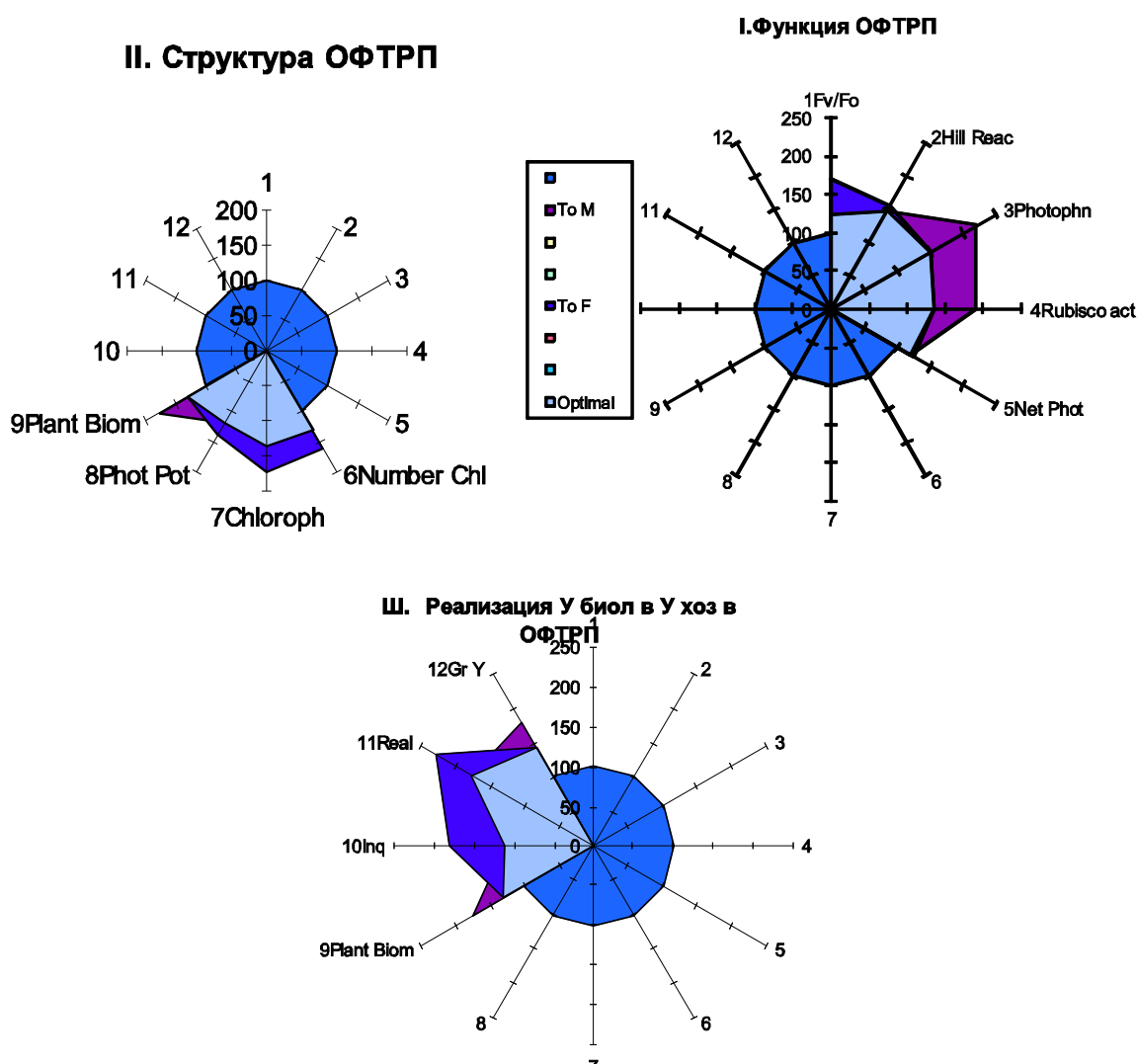


Рисунок 1 – Параметры оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы в % к сорту-стандарту. Обозначение радиусов: I: F_v/F_m – отношение переменной к максимальной флуоресценции хлорофилла; HillR – реакция Хилла; Phn – фотофосфорилирование; RuBCO – карбоксилазная активность РБФКО; Phot – фотосинтетическое поглощение углекислоты; II: NChs – число хлоропластов в суспензии, Chl – содержание хлорофиллов $a+b$ в флаговом листе, PPot – фотосинтетический потенциал листьев, PB – биомасса растения; III – PB – биомасса растения, Inq – “запрос” колоса на ассимилянты, Real – реализация “запроса” колоса в онтогенезе, GY – урожай зерна растения. To M –, to F –, Optimal – возможные диапазоны варьирования фотосинтетических признаков.

Концептуальная модель используется при составлении селекционных программ по созданию высокопродуктивных форм озимой пшеницы с высокоактивным фотосинтетическим аппаратом для условий юга и юго-востока Казахстана.

Разработаны и применены в селекционную практику фотосинтетические и морфо-физиологические тесты продуктивности пшеницы, составляющие 11 фотосинтетических тест-систем. Проведено дифференцирование селекционного материала по фотосинтетическим тестовым признакам и выявлены формы, обладающие признаками высокой активности и оптимальной структуры фотосинтетического аппарата для селекционного процесса на повышение продуктивности у пшеницы и создана коллекция из 200 форм пшеницы с высокой фотосинтетической активностью. Выявлены и охарактеризованы четыре типа продукционного процесса у пшеницы в регионе юго - востока Казахстана. Получены константные линии и формы пшеницы – носители признаков высокой фотосинтетической активности. Созданы и переданы на Государственное сортоиспытание сорта сильной озимой пшеницы с учетом комплекса признаков высокой фотосинтетической активности [25].

Перспективы улучшения фотосинтеза в геномную и пост-геномную эры

Проанализированные в обзоре исследования охватывают подходы и успехи в изучении различных аспектов фотосинтеза, а также перспективы его улучшения. Основные направления изучения фотосинтеза касаются исследований поглощения света, транспорта электронов, фотофосфорилирования, фиксации диоксида углерода, метаболических путей интеграции между органеллами и транспорта от субклеточного уровня к уровню целого растения. Одним из аспектов проблемы повышения фотосинтеза является также регулирование таких свойств как анатомия листа, для подтверждения того, что биохимия работает эффективно. Также важно учитывать фотосинтетическую деятельность на уровне посева [8, 10, 11, 12, 14, 21, 22, 27, 30, 31, 42].

Переход в постгеномную эру открывает перспективу развития таких направлений, как феномикс – исследования физиологических реакций растений на улучшенной генетической основе, метаболомикс – исследования изменения метаболических реакций в результате изменения генома, протеомикс – исследующий белок-белок взаимодействия, транскриптомикс и функциональная геномика – исследующие функции гена. В этой связи

роль биотехнологии и физиологии в создании растений с повышенной активностью фотосинтеза и улучшением урожая зерна значительно возрастает [43].

Понимание факта, что рост урожайности сельскохозяйственных культур достиг плато, в то время как население Земли продолжает возрастать, отводит манипуляциям фотосинтезом центральное место в увеличении урожая. Повышение ассимиляции углерода путем C_3 цикла составляет основной фокус исследований. Использование новых технологий в дополнение к новым подходам моделирования, повышающих урожай через активизацию фотосинтетической фиксации углерода, должно рассматриваться как достижимая цель в ближайшей перспективе [44].

Манипуляции с C_3 циклом углерода при фотосинтезе дает возможность увеличить активность фотосинтеза и повысить урожай. Четко показаны возможности значительного (на 30%) повышения урожайности у модельных видов растений, таких как арабидопсис и рис. Полученные знания полностью внедрены в другие сельскохозяйственные культуры. Четко доказано, что снижение оксигеназной активности РБФКО является важной задачей дальнейшего улучшения фотосинтеза [45, 46]. Разработка соответствующих технологий манипуляций фотосинтезом требует фундаментальных исследований по идентификации генов, кодирующих процессы фотосинтеза. Улучшение C_3 цикла углерода сводится не только к повышению активности фиксации CO_2 , но также связано с повышением эффективности поглощения азота, воды при формировании высокой продуктивности. Тем не менее, модификация C_3 цикла с целью активизации фотосинтеза является наиважнейшей задачей. Возможности современных генетических и молекулярных технологий в совокупности с развитием и применением *in vivo* методов позволяют проводить исследования широкого набора видов растений в естественных условиях произрастания, и будут способствовать расширению анализа биоразнообразия ассимиляции углерода при фотосинтезе. Данный подход имеет огромный неиспользованный потенциал для будущих исследований по улучшению урожая через манипуляции C_3 циклом [47, 48].

Для развития инноваций в сельском хозяйстве повышение интенсивности фотосинтеза возможно методами и технологиями геномики – генетической инженерии. Перспективным путем активизации фотосинтеза и повышения урожая зерна являются генетические модификации фотосинтеза. При выполнении 4 х проектов Программы НТП и Фундаментальных исследований, а также при совместных исследованиях с Университетом штата Вашингтон, США; ИФР РАН, ИОГен РАН, Россия в течение 8 лет с 2004 по 2011гг., мы получили успешный результат по генетическим модификациям фотосинтеза у пшеницы и сои с целью интродукции генов, контролируемых ключевые фотосинтетические ферменты C_4 метаболизма из кукурузы: *PEPC* (фосфоенолпируват карбоксилаза) и *PPDK* (ортофосфат пируват дикиназа). Генетические модификации фотосинтетического аппарата привели к активизации фотосинтеза и повышению урожайности пшеницы на 30-50%. Исследования, направленные на генетическую модификацию фотосинтеза за счет C_3 - C_4 трансформации, повышения активности основного фотосинтетического фермента РБФКО, изменения фотодыхания, активизации ферментов цикла Кальвина и др. в настоящее время широко распространены в мире [48, 49].

Проанализированные статьи определяют много возможностей и задач активизации фотосинтеза [4, 45, 46]. Важнейшим объектом улучшения является РБФКО - фермент, используемый всеми растениями для фиксации диоксида углерода. Этот фермент катализирует как карбоксилазную, так и оксигеназную реакции с 5-углеродным сахаром рибулозо бифосфат. Оксигеназная реакция приводит к потреблению половины диоксида углерода и потребляет АТФ и НАДФН, которые могли бы быть использованы продуктивно для фиксации большего количества углерода. Фотосинтез может быть увеличен путем повышения концентрации углекислого газа, окружающего РБФКО, или путем механизма концентрирования CO_2 , используемого C_4 -растениями, цианобактериями и водорослями, или путем обогащения атмосферы, которое происходит в результате использования человеком ископаемого топлива.

Существует множество доказательств, свидетельствующих, что интенсивность фотосинтеза может быть увеличена в короткое время в ответ на повышение концентрации атмосферной CO_2 . Рост растений зависит от того, как перерабатывается вновь фиксированный углерод. Чтобы перевести активизированный фотосинтез в увеличение роста растений и повышение урожайности, требуется огромное количество исследований, но цель достижима при достаточных инвестициях в поддержку усилий ученых Международным научным сообществом и государством. Недавний рост урожайности значительно различается между сельскохозяйственными культурами, в большой степени это отражает, сколько денег было вложено в каждую из культур. Мы также надеемся, что данная статья привлечет внимание ко многим возможностям улучшения основного метаболического процесса в растении - фотосинтеза, определяющего повышение урожая селекционным, биологическим, биотехнологическим путями, которые должны быть изучены и применены.

ЛИТЕРАТУРА

- 1 *Evans J.R., von Caemmerer S.* Enhancing photosynthesis // *Plant Physiology*. 2011. Vol.155. N1. P. 589-592.
- 2 *Makino A.* Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat // *Plant Physiology*. 2011. Vol.155. N1. P. 125-129.
- 3 *Ainsworth E.A., Bush D.R.* Carbohydrate Export from the Leaf: A Highly Regulated Process and Target to Enhance Photosynthesis and Productivity // *Plant Physiology*. 2011. Vol. 155. N1. P. 64-69.
- 4 *Raines C.A.* Increasing Photosynthetic Carbon Assimilation in C_3 Plants to Improve Crop Yield: Current and Future Strategies // *Plant Physiology*. 2011. Vol.155. N1. P. 36-42.
- 5 *Foyer C.H., Noctor G.* Ascorbate and Glutathione: The Heart of the Redox Hub // *Plant Physiology* // 2011. Vol.155. N1. P. 2-18.

6 *Price G.D., Badger M.R., von Caemmerer S.* Focus issue on enhancing photosynthesis: The prospect of using cyanobacterial bicarbonate transporters to improve leaf photosynthesis in C₃ crop plants // *Plant Physiology*. 2011. Vol.155. N1. P. 20-26.

7 *Maurino V.G., Peterhansel C.* Photorespiration: current status and approaches for metabolic engineering. *Curr. Opin. // Plant Biol.* 2010. Vol.13. P. 249–256.

8 [*Jiang G.M., Sun J.Z., Liu H.Q., Qu C.M., Wang K.J., Guo R.J., Bai K.Z., Gao L.M., Kuang T.Y.*](#) [Changes in the rate of photosynthesis accompanying the yield increase in wheat cultivars released in the past 50 years // *J. Plant Res.* 2003. Vol.116. N5. P. 347-354.](#)

9 *von Caemmerer S., Evans J.R.* Enhancing C₃ Photosynthesis // *Plant Physiology*. 2010. Vol.154. N.2. P. 589-592.

10 *Мокроносков А.Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. 42-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1983. 64 с.

11 *Ничипорович А.А.* Фотосинтетическая деятельность растений как основа их продуктивности в биосфере и земледелии // *Фотосинтез и продукционный процесс*. М.: Наука, 1988. С. 5-28.

12 *Zhu X.G., de Sturler E., Long S.P.* Optimizing the distribution of resources between enzymes of carbon metabolism can dramatically increase photosynthetic rate: a numerical simulation using an evolutionary algorithm // *Plant Physiol.* 2007. Vol.145. P. 513–526.

13 *Edgerton M.D.* Increasing crop productivity to meet global needs for feed, food, and fuel // *Plant Physiology*. 2009. Vol.149. P. 7–13.

14 *Murchie E.H., Pinto M., Horton P.* Agriculture and the new challenges for photosynthesis research // *New Phytology*. 2009. Vol.181. P. 532–552.

15 *Zhu X.G., Long S.P., Ort D.R.* Improving photosynthetic efficiency for greater yield // *Annual Review Plant Biology*. 2010. Vol.61. P. 235–261.

16 *S&P Dow Jones Indices*, 2012. [http://www. S&P Dow Jones Indices](http://www.S&PDowJonesIndices)

17 *Evans L.T., Dunstone R.L.* Some physiological aspects of evolution in wheat // *Australian Journal of Biological Sciences*. 1970. Vol.23. P. 725-741.

18 *Мокроносков А.Т., Чмора С.Н.* Творческий путь А.А. Ничипоровича // *Физиология растений*. 1996. Т. 43. № 4. С. 653-656.

19 *Fischer R.A., Edmeades G.O.* Breeding and cereal yield progress // *Crop Sci.* 2010. Vol.50. S85–S98.

20 *Borlaug N.E.* Ending world hunger. The promise of biotechnology and the threat of antiscience zealotry // *Plant Physiology*. 2000. Vol.124. P. 487-490.

21 *Кумаков В.А.* Продукционный процесс в посевах пшеницы. Саратов: Россхозиздат, 1993. 203 с.

22 Long S.P., Zhu X.G., Naidu S.L., Ort D.R. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? // *Plant Cell Environ* 2006. Vol.29. P.315–330.

23 Reynolds M., Foulkes M.J., Slafer G.A., Berry P., Parry M.A.J., Snape J.W., Angus W.J. Raising yield potential in wheat // *J. Exp. Bot.* 2009. Vol.60. P. 1899–1918.

24 Stitt M., Sulpice R., Keurentjes J. Metabolic networks: how to identify key components in the regulation of metabolism and growth // *Plant Physiol.* 2010. Vol.152. P. 428–444.

25 Кершанская О.И. Фотосинтетические основы продукционного процесса у пшеницы. 2 издание, переработанное и дополненное. Алматы: ДООИВА, 2007. 252 с.

26 Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.

27 Беденко В.П. Фотосинтез и продуктивность пшеницы на юго-востоке Казахстана. «Наука». Алма-Ата: Наука, 1980. 224 с.

28 Кершанская О.И., Алишораз А.Т., Нелидова Д.С. Фотосинтетическое обоснование селекции пшеницы для разных агроэкологических зон Казахстана // *Достижения и перспективы селекции, семеноводства сельскохозяйственных культур и богарного земледелия*. Шымкент, 2011. С. 101-109.

29 Кренделева Т.Е. Структурно-функциональная гетерогенность первичных процессов фотосинтеза растений: Автореф. дисс. докт. М., 1985. 49 с.

30 Рубин А.Б. Принципы организации и регуляции первичных процессов фотосинтеза. 55 Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1995. 38 с.

31 Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species // *Planta*. 1980. Vol.149. P. 78–90.

32 [Yang X., Chen X., Ge Q., Li B., Tong Y., Li Z., Kuang T., Lu C. Characterization of photosynthesis of flag leaves in a wheat hybrid and its parents grown under field conditions // *Plant Physiology*. 2007. Vol.164. N3. P. 318-326.](#)

33 Raines C.A. Transgenic approaches to manipulate the environmental responses of the C₃ carbon fixation cycle // *Plant Cell Environ*. 2006. Vol.29. P. 331–339.

34 Kershanskaya O.I., Teixeira da Silva J.A. Photosynthetic basis for wheat crop improvement: genetic modification of photosynthesis // *The Asian and Australasian Journal of plant science and Biotechnology: Global Science Books*, 2010. P. 115-123.

35 Evans J.R., Kaldenhoff R., Genty B., Terashima I. Resistances along the CO₂ diffusion pathway inside leaves // *J Exp. Bot.* 2009. Vol.60. P. 2235–2248.

36 Kiirats O., Cruz J.A., Edwards G.E., Kramer D.M. Feedback limitation of photosynthesis at high CO₂ acts by modulating the activity of the chloroplast ATP synthase // *Funct. Plant. Biol.* 2009. Vol.36. P. 893–901.

37 Smith A.M., Stitt M. Coordination of carbon supply and plant growth // *Plant Cell Environ*. 2007. Vol.30. P. 1126–1149.

38 Paul M.J., Foyer C.H. Sink regulation of photosynthesis // *J. Exp. Bot.* 2001. Vol.52. P. 1383–1400.

39 Paul M.J., Pellny T.K. Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development // *J. Exp. Bot.* 2003. Vol.54. P. 539–547.

40 Kaschuk G., Hungria M., Leffelaar P.A., Giller K.E., Kuiper T.W. Differences in photosynthetic behaviour and leaf senescence of soybean (*Glycine max* [L.] Merrill) dependent on N₂ fixation or nitrate supply // *Plant Biol. (Stuttg)*. 2010. Vol.12. P. 60–69.

41 Leegood R.C. A welcome diversion from photorespiration // *Nat. Biotechnol.* 2007. Vol.25. P. 539–540.

42 Peterhansel C., Niessen M., Kebeish R. Metabolic engineering towards the enhancement of photosynthesis // *Photochem Photobiol.* 2008. Vol.84. P. 1317–1323.

43 Sinclair T.R., Purcell L.C., Sneller C.H. Crop transformation and the challenge to increase yield potential // *Trends Plant Sci.* 2004. Vol.9. P. 70–75.

44 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 Agric. Sci.* 2007. Vol.145. P. 31–43.

45 Sage R.F. Variation in the k(cat) of Rubisco in C(3) and C(4) plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature // *J. Exp. Bot.* 2002. Vol.53. P. 609–620.

46 Hibberd J.M., Sheehy J.E., Langdale J.A. Using C₄ photosynthesis to increase the yield of rice: rationale and feasibility // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2008. Vol.11. P. 228–231.

47 Hibberd J.M., Covshoff S. The regulation of gene expression required for C₄ photosynthesis // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2010. Vol.61. P. 181–207.

48 Кершанская О.И., Нурмагамбетова А.С., Еспембетова А.М., Скворцова Л.А. Современная germ-line биотехнология генетической модификации фотосинтеза и урожая у пшеницы // *Бюлл. Гос. Никитского Ботанического Сада.* 2009. С. 111-115.

49 Kershanskaya O., Didorenko S., Nurmagambetova A., Esenbaeva G. Moving crops biotechnology forward through new germ-line transformation techniques // 14th International Biotechnology Symposium and Exhibition. Rimini: Italy. 2010. P. 240-241.

REFERENCES

1 Evans J.R., von Caemmerer S. *Plant Physiology*, **2011**, *155*, 1, 589-592.

2 Makino A. *Plant Physiology*, **2011**, *155*, 1, 125-129.

3 Ainsworth E.A., Bush D.R. *Plant Physiology*, **2011**, *155*, 1, 64-69.

- 4 Raines C.A. *Plant Physiology*, **2011**, *155*, 1, 36-42.
- 5 Foyer C.H., Noctor G. *Plant Physiology*, **2011**, *155*, 1, 2-18.
- 6 Price G.D., Badger M.R., von Caemmerer S. *Plant Physiology*, **2011**, *155*, 20-26.
- 7 Maurino V.G., Peterhansel C. *Curr. Opin. Plant Biol.*, **2010**, *13*, 249–256.
- 8 [Jiang G.M.](#), [Sun J.Z.](#), [Liu H.Q.](#), [Qu C.M.](#), [Wang K.J.](#), [Guo R.J.](#), [Bai K.Z.](#), [Gao L.M.](#), [Kuang T.Y.](#) *J. Plant Res.*, **2003**, *116*, 5, 347-354.
- 9 von Caemmerer S., Evans J.R. *Plant Physiology*, **2010**, *154*, 2, 589-592.
- 10 Mokronosov A.T. *42-nd Timiryazev reading*, M.: Nauka, **1983**, 64 p. (in Russ.).
- 11 Nichiporovich A.A. *Photosynthesis and Productive Process*, M.: Nauka, **1988**, 5-28 (in Russ.).
- 12 Zhu X.G., de Sturler E., Long S.P. *Plant Physiology*, **2007**, *145*, 513–526.
- 13 Edgerton M.D. *Plant Physiology*, **2009**, *149*, 7–13.
- 14 Murchie E.H., Pinto M., Horton P. *New Phytology*, **2009**, *181*, 532–552.
- 15 Zhu X.G., Long S.P., Ort D.R. *Annual Review Plant Biology*, **2010**, *61*, 235–261.
- 16 S&P Dow Jones Indices, 2012. <http://www.S&P Dow Jones Indices>
- 17 Evans L.T., Dunstone R.L. *Australian J. Biological Sciences*, **1970**, *23*, 725-741.
- 18 Mokronosov A.T., Chmora S.N. *Russ. J. Plant Physiology*, **1996**, *43*, 4, 653-656 (in Russ.).
- 19 Fischer R.A., Edmeades G.O. *Crop Sci.*, **2010**, *50*, S85–S98.
- 20 Borlaug N.E., Ending world hunger. *Plant Physiology*, **2000**, *124*, 487-490.
- 21 Kumakov V.A. *Productive processes in wheat canopy*, Saratov: Nauka, **1993**, 203 p. (in Russ.).
- 22 Long S.P., Zhu X.G., Naidu S.L., Ort D.R. *Plant Cell Environ.*, **2006**, *29*, 315–330.
- 23
Reyolds M., Foulkes M.J., Slafer G.A., Berry P., Parry M.A.J., Snape J.W., Angus W.J. *J. Exp. Bot.*, **2009**, *60*, 1899–1918.
- 24 Stitt M., Sulpice R., Keurentjes J. *Plant Physiology*, **2010**, *152*, 428–444.
- 25 Kershanskaya O.I. *Photosynthetic basis for wheat crop improvement*, 2 edition, Almaty: DOIIVA, **2007**, 252 p. (in Russ.).
- 26 Mokronosov A.T. *Ontogenetic aspect of photosynthesis*, M.: Nauka, **1981**, 196 p. (in Russ.).

- 27 Bedenko V.P. *Photosynthesis and productivity in wheat in South-East of Kazakhstan*, Almaty: Nauka, **1980**, 224 p. (in Russ.).
- 28 Kershanskaya O.I., Alshoraz A.T., Nelidova D.S. *Achievements and perspectives of crop breeding, seeds production and non-watered agriculture*, Shimkent, **2011**, 101-109 (in Russ.).
- 29 Krendeleva T.E. Structure-functional heterogeneity of primary photosynthetic processes in plant, *Authoref. doc. diss.*, M., **1985**, 49 p. (in Russ.).
- 30 Rubin A.B. *55th Timiryazev reading*, M., **1995**, 38 p. (in Russ.).
- 31 Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. 1980. *Planta*. Vol. 149. P. 78–90.
- 32 [Yang X.](#), [Chen X.](#), [Ge Q.](#), [Li B.](#), [Tong Y.](#), [Li Z.](#), [Kuang T.](#), [Lu C.](#) *Plant Physiology*, **2007**, *164*, 3, 318-326.
- 33 Raines C.A. *Plant Cell Environ.*, **2006**, *29*, 331–339.
- 34 Kershanskaya O.I., Teixeira da Silva J.A. *The Asian and Australasian Journal of plant science and Biotechnology*: Global Science Books, **2010**, 115-123.
- 35 Evans J.R., Kaldenhoff R., Genty B., Terashima I. *J Exp. Bot.*, **2009**, *60*, 2235–2248.
- 36 Kiirats O., Cruz J.A., Edwards G.E., Kramer D.M. *Funct. Plant. Biol.*, **2009**, *36*, 893–901.
- 37 Smith A.M., Stitt M. *Plant Cell Environ.*, **2007**, *30*, 1126–1149.
- 38 Paul M.J., Foyer C.H. *J. Exp. Bot.*, **2001**, *52*, 1383–1400.
- 39 Paul M.J., Pellny T.K. *J. Exp. Bot.*, **2003**, *54*, 539–547.
- 40 Kaschuk G., Hungria M., Leffelaar P.A., Giller K.E., Kuyper T.W. *PlantBiol. (Stuttg)*, **2010**, *12*, 60–69.
- 41 Leegood R.C. *Nat. Biotechnol.*, **2007**, *25*, 539–540.
- 42 Peterhansel C., Niessen M., Kebeish R. *Photochem Photobiol.*, **2008**, *84*, 1317–1323.
- 43 Sinclair T.R., Purcell L.C., Sneller C.H. *Trends Plant Sci.*, **2004**, *9*, 70–75.
- 44 Parry M.A.J., Madgwick P.J., Carvalho J.F.C., Andralojc P.J. *J. Agric. Sci.*, **2007**, *145*, 31–43.
- 45 Sage R.F. *J. Exp. Bot.*, **2002**, *53*, 609–620.
- 46 Hibberd J.M., Sheehy J.E., Langdale J.A. *Curr. Opin. Plant Biol.*, **2008**, *11*, 228–231.
- 47 Hibberd J.M., Covshoff S. *Annu. Rev. Plant Biol.*, **2010**, *61*, 181–207.
- 48 Kershanskaya O.I., Nurmagambetova A.S., Espembetova A.M., Skvortsova L.A. *Newsl. State Nikitsky Botanical Garden*, Yalta: Ukraine, **2009**, 111-115. (in Russ.).

Резюме

О.И. Кершанская

(Өсімдіктер биологиясы және биотехнологиясы институты, ҚР БҒМ ҒК, Алматы қ.)

БИОЛОГИЯ ЖӘНЕ АУЫЛШАРУАШЫЛЫҒЫ ИННОВАЦИЯЛАРЫ ҮШІН БИДАЙДЫ ЖАҚСАРТУДЫҢ ФОТОСИНТЕТИКАЛЫҚ НЕГІЗДЕРІ

Бидайдың өнімділік үрдісінің негізі ретінде фотожүйе және хлоропластардан жапырақ және өсімдікке дейін фотосинтез үрдісінің әртүрлі деңгейде ұйымдасуының үлкен әдеби материалдары, сонымен қатар меншікті көпжылдық эксперименталды зерттеулердің нәтижелері жиналған. Хлоропластардағы алғашқы фотосинтетикалық үрдістерінің тетіктері, жапырақта фотосинтетикалық аппараттың құрылымдық-функционалды ұйымдасуы, бидай өсімдігінің фотосинтетикалық қызметтері, бидайдағы фотосинтездің генетикалық аспектілері, бидай селекциясын фотосинтетикалық негіздеу, стресске төзімділігін және өнімділігін жоғарылату үшін бидайды жақсарту жолдары анықталған. Зерттеу мәліметтерінің нәтижелерін генетикалық инженерия, экофизиология, селекция тәжірибесінде, биологияны инновациялау мақсатында бидайдың өнімділігін арттырудың фотосинтетикалық негіздемесінің өнімділік үрдісі теориясы деп бағалауға болады.

Кілт сөздер: фотосинтез үрдісі, генетикалық аспект, генетикалық инженерия, экофизиология, селекция, биологияны инновациялау.

Summary

O.I. Kershanskaya

(Institute Plant Biology and Biotechnology, SC MES RK, Almaty)

PHOTOSYNTHETIC BASIS FOR WHEAT CROP IMPROVEMENT

FOR INNOVATION IN BIOLOGY AND AGRICULTURE

Large number of references and the results of own long-time investigations of photosynthesis at different levels of photosynthetic apparatus organization: from the photosystems and chloroplasts to leaves and whole plant, as the basis of production process in wheat, have been summarized. The mechanisms of primary photosynthetic processes in chloroplasts, leaf photosynthetic apparatus structural and functional organization, photosynthetic activity of wheat plants, genetic aspects of photosynthesis in wheat, photosynthetic basis for wheat breeding, ways of wheat yield and stress resistance improvement, have been described. The results of this research could be determined as a new original achievement in the Theory of Production Process development, photosynthetic basis for wheat breeding and wheat physiology, for innovation in biology, breeding practice, eco-physiology and genetic engineering.

Key words: photosynthetic process, the genetic aspect, genetic engineering, ecophysiology, selection, innovation biology.

Поступила 25.01.2013 г.