

УДК 581.132+575.2

ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Г.А. ПРЯДКИНА, В.В. МОРГУН

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17

Обсуждены вопросы роли фотосинтетических пигментов в листьях пшеницы в повышении продуктивности этой важной продовольственной культуры. На основании собственных и литературных данных проанализировано современное состояние исследований взаимосвязи пигментов фотосинтетического аппарата с зерновой продуктивностью. В результате сравнения содержания хлорофилла в листьях сорта озимой пшеницы более ранней селекции и современных высокointенсивных сортов селекции Института физиологии растений и генетики установлено, что рост урожайности последних сопровождался повышением содержания фотосинтетических пигментов в их листьях. Кроме того, высокointенсивные сорта отличались лучшей адаптацией фотосинтетического аппарата к изменяющимся условиям среды вследствие более быстрой регуляции переключения потоков поглощенной световой энергии между фотохимическим и нефотохимическим каналами и более эффективному ее использованию в фотохимических реакциях. Показаны возможности применения молекулярных маркеров для выяснения генетических механизмов наследования пигментного аппарата и их использования для улучшения продуктивности растений.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., фотосинтетические пигменты, высокая продуктивность, эффективность работы фотосинтетического аппарата, молекулярные маркеры.

Основными факторами повышения урожайности современных сортов озимой пшеницы по сравнению с выведенными раньше считают генетическое улучшение растений и разработку технологий их выращивания, обеспечивающих максимальную реализацию потенциала сортов [4, 5, 10, 26, 29]. По разным данным, вклад селекционной составляющей в повышение урожайности пшеницы колеблется от 25 до 75 %. Так, согласно результатам более чем 20-летних исследований, выполненных в Мексике, за счет генетической составляющей ее урожайность выросла на 28 % [12], приблизительно на четверть увеличилась урожайность сортов озимой пшеницы, выращиваемых в Германии (1966–2007) [10], на 88 % – выращиваемой в Великобритании (1948–2007) [35].

Тем не менее, проблема повышения зерновой продуктивности этой важнейшей продовольственной культуры в современных условиях продолжает оставаться актуальной. Связано это с целым рядом причин. В частности, наблюдающийся прогресс в росте урожайности пшеницы может частично нивелироваться климатическими изменениями [14]. Так, с 1990-х годов в европейских странах начали чаще отмечать повышение температуры воздуха по сравнению со средними многолетними значени-

ями в течение периода, когда растения находились в фазе выхода в трубку, а в фазу налива зерна — к этому добавлялись еще и почвенные засухи. Кроме того, с начала XXI ст. возникли агрономические причины, связанные с политикой и экономикой: уменьшение использования бобовых в зерновых севооборотах и замена их рапсом, а также снижение количества вносимых азотных удобрений [14].

Известно, что необходимые для повышения урожайности признаки часто отрицательно коррелируют между собой. К тому же не все признаки, способствующие высокой продуктивности, одинаково эффективны в разных условиях. Например, увеличение удельной массы листьев оказывается позитивным в условиях дефицита воды, а также при оптимальной обеспеченности растений пшеницы азотом. Положительный эффект от ускоренного роста корней возможен при недостатке влаги, однако с улучшением азотного питания растений он уменьшается. Повышенная способность к временному депонированию ассимилятов в стебле в начале периода налива зерна позитивно влияет на увеличение урожайности, но ее вклад уменьшается, когда рост побега перед цветением лимитирую стрессовые условия, например, водный режим, недостаток питания, засуха [2, 22, 49]. Вместе с тем, исследования влияния как хронического, так и кратковременного теплового шока на фотосинтетическую активность листьев и содержание водорастворимых углеводов в стеблях 28 генотипов яровой и озимой пшеницы разного происхождения показали, что высокая урожайность может быть обусловлена и стабильным фотосинтезом, и высоким содержанием водорастворимых углеводов в стебле [51].

Наличие большого числа компонентов продукционного процесса, сложная система их регуляции, влияние факторов внешней среды существенно затрудняют выявление признаков, связанных с формированием высокой продуктивности растений пшеницы.

Несмотря на то что рост растений контролируется многими физиологическими, биохимическими и молекулярными процессами, ключевым является фотосинтез. Это связано с тем, что химическая энергия, использующаяся в метаболических процессах, имеет своим источником именно последний. Эванс и соавт. [20] показали, что в оптимальных условиях в зерне пшеницы вследствие фотосинтеза образуется от 90 до 95 % углеводов. Важную роль в формировании продуктивности растений играет и основной компонент растительных фотосистем — хлорофилл, который осуществляет поглощение фотонов и определяет эффективность использования их энергии [25].

Целью данной работы был анализ возможностей использования показателей состояния пигментной системы растений в качестве признаков, связанных с высокой продуктивностью.

О значимости фотосинтетических пигментов свидетельствует неослабевающий интерес к их исследованию: только за последние 25 лет количество работ, посвященных изучению влияния факторов внешней среды на изменение содержания хлорофилла, превысило 2 тысячи [19]. Однако единого мнения относительно оптимального количества хлорофилла в листе нет. Одни исследователи считают, что его уровень должен быть невысоким. Они связывают это с тем, что уменьшение количества поглощенного листом света предотвращает разрушение фотосинтетического аппарата избытком поглощенной энергии, поэтому невысокое содержание хлорофилла в листьях может обеспечивать его более эффективную работу [9, 23, 24, 27, 37, 39]. В частности, мутант твердой

пшеницы, отличающийся от исходного сорта низким содержанием этого пигмента во флаговом листе, имел одинаковую с ним урожайность — около 40 ц/га [45]. Авторы связали данный факт с тем, что интенсивность фотосинтеза в пересчете на единицу хлорофилла у мутанта была выше, что, в свою очередь, обусловлено уменьшением размера светосо-бирающих антенн.

Другие исследователи, наоборот, полагают, что растения с более высоким уровнем хлорофилла поглощают больше энергии и вследствие этого фотосинтез у них более эффективный [17, 30, 34, 46, 47, 53]. Так, исследования взаимосвязи содержания хлорофилла и показателей фотосинтетической активности в листьях желто-зеленого мутанта твердой пшеницы по сравнению с исходным сортом с обычными зелеными листьями показали, что квантовый выход транспорта электронов ФС II и фотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла у него ниже [33]. Урожай и показатели структуры зерновой продуктивности растений мутанта также были ниже, чем у исходного сорта. Авторы пришли к выводу, что при дефиците хлорофилла фотосинтетическая активность тормозится. Установлено также, что повышенное содержание хлорофилла во флаговом и двух нижерасположенных листьях высокоурожайного сорта озимой пшеницы сыграло основную роль в его высокой продуктивности [42]. Более высокая интенсивность газообмена CO_2 отмечена у сортов риса с высокой концентрацией хлорофилла в листовых пластинках во время налива зерна [38]. Позитивную роль высокого содержания хлорофилла в листьях подтверждает снижение урожайности, сопровождающееся уменьшением количества хлорофиллов в листьях, под действием разных стрессов, вызывающих или прекращение синтеза этих пигментов, или их деградацию [11]. Поэтому генотипы с более высоким содержанием хлорофилла рассматривают в качестве потенциальных доноров признаков продуцирования высокой биомассы и (или) эффективности фотосинтетических процессов [28]. В то же время следует отметить, что генетические вариации пигментов как ресурс для улучшения сельскохозяйственных культур пока остаются малоизученными.

Мы сравнили особенности динамики содержания хлорофилла во флаговом листе и усредненной пробе всех листьев в онтогенезе у сортов озимой пшеницы, разница во времени районирования которых превышала 40 лет: современного сорта Фаворитка и широко распространенного раньше сорта Мироновская 808 (годы регистрации соответственно 2005 и 1963). Исследовали эти сорта в мелкоделяночных опытах в естественных условиях (Киевская обл.). Площадь участков составляла от 1,9 до 3 m^2 , повторность опытов трехкратная, норма высева — 550 зерен на 1 m^2 . Дозы минеральных удобрений в 2006—2008 гг. были одинаковыми и составляли 120 кг азота (по действующему веществу) и по 90 кг фосфора и калия на 1 га ($\text{N}_{120}\text{P}_{90}\text{K}_{90}$). В 2011 и 2012 гг. растения сортов Фаворитка и Мироновская 808 выращивали при контрастных уровнях минерального питания — соответственно $\text{N}_{26}\text{P}_{26}\text{K}_{26}$, $\text{N}_{120}\text{P}_{110}\text{K}_{110}$ и $\text{N}_{25}\text{P}_{25}\text{K}_{25}$, $\text{N}_{110}\text{P}_{100}\text{K}_{100}$. Содержание хлорофилла в листьях определяли спектрофотометрическим методом с использованием предложенных Веллбурном коэффициентов для его расчета [48].

Погодные условия вегетационных периодов 2006—2008 гг. были достаточно контрастными. Температурный режим во время весенне-летней вегетации пшеницы в 2008 г. был близким к оптимальному, в 2006 г. температура воздуха в период от выхода растений в трубку до цветения

ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

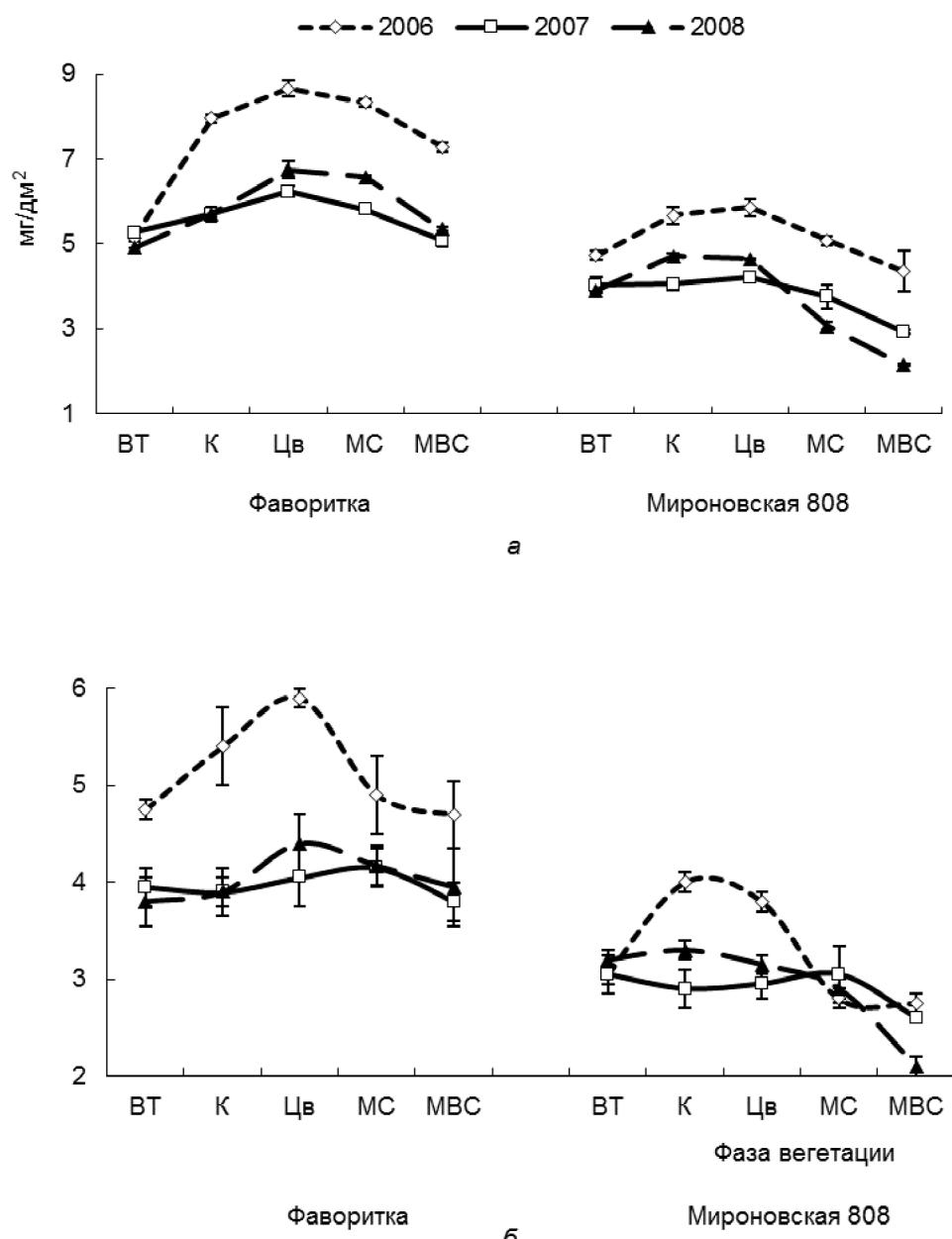


Рис. 1. Динамика содержания хлорофилла (мг/дм²) в онтогенезе во флаговых листьях (а) и усредненной пробе листвьев главного побега (б) сортов озимой пшеницы современной (Фаворитка) и более ранней селекции (Мироновская 808) в разные по погодным условиям годы. Здесь и на рис. 2:

ВТ — выход в трубку; К — колошение; Cv — цветение; МС — молочная спелость; МВС — молочно-восковая спелость

была ниже нормы на 1–2 град, в 2007 — в период выход в трубку—молочная спелость — выше на 3–8 град. Динамика содержания хлорофилла в эти годы в листьях растений обоих сортов имела традиционный для этой культуры характер: постепенное его увеличение от фазы выхода в трубку до фазы цветения и снижение к фазе молочно-восковой спелости (рис. 1). Содержание этого пигмента как во флаговых листьях (см.

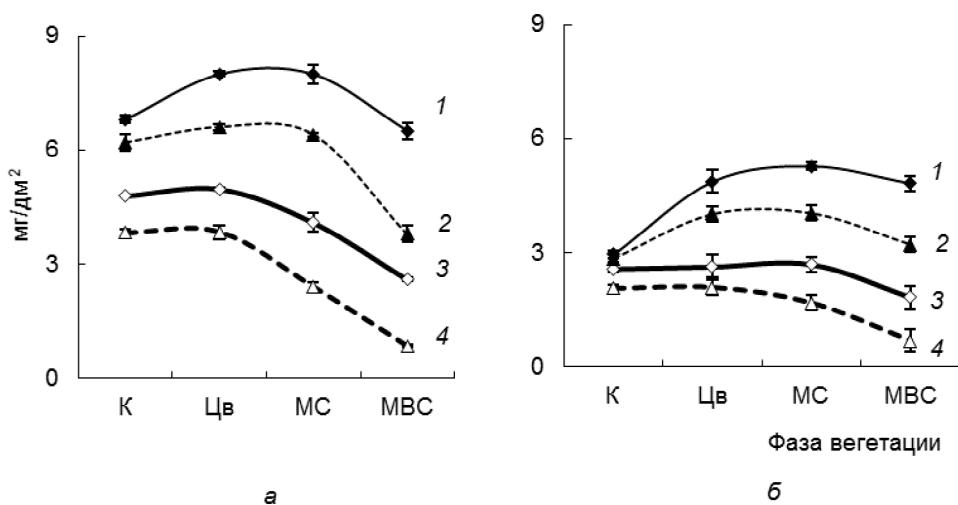


Рис. 2. Динамика содержания хлорофилла ($\text{мг}/\text{дм}^2$) в репродуктивный период вегетации во флаговых листьях (а) и усредненной пробе листьев главного побега (б) сортов озимой пшеницы современной (Фаворитка) и более ранней селекции (Мироновская 808) на контрастных фонах минерального питания:

1, 2 — $\text{N}_{110}\text{P}_{100}\text{K}_{100}$; 3, 4 — $\text{N}_{25}\text{P}_{25}\text{K}_{25}$; 1, 3 — Фаворитка; 2, 4 — Мироновская 808

рис. 1, а), так и во всех листьях главного побега (см. рис. 1, б) у сорта Фаворитка в соответствующие фазы вегетации в каждый из исследуемых лет было выше, чем у сорта Мироновская 808.

Аналогичные закономерности изменений содержания хлорофилла в репродуктивный период вегетации во флаговых листьях (рис. 2, а) и в усредненной пробе листьев главного побега (см. рис. 2, б) исследуемых сортов озимой пшеницы наблюдали на контрастных фонах минерального питания. Сохранение фенотипической разницы между сортами в разных условиях выращивания подтвердило наличие генотипических отличий в содержании хлорофилла в их листьях.

При этом сорт озимой пшеницы современной селекции Фаворитка существенно отличался от сорта Мироновская 808 и по величине урожая в разных условиях выращивания (табл. 1). Зерновая продуктивность первого из них при разных погодных условиях была на 46—104 % выше, чем

ТАБЛИЦА 1. Урожайность двух сортов озимой пшеницы в разных условиях выращивания

Год, вариант	Урожай, т/га		% сорта Мироновская 808
	Сорт Фаворитка	Сорт Мироновская 808	
2006	8,24±0,75	4,04±0,18**	204
2007	10,41±0,86	6,05±0,52**	172
2008	12,45±0,79	8,55±0,64**	146
2011, $\text{N}_{26}\text{P}_{26}\text{K}_{26}$	3,74±0,22	3,35±0,06*	112
2011, $\text{N}_{120}\text{P}_{100}\text{K}_{100}$	4,14±0,04	3,44±0,11**	120
2012, $\text{N}_{25}\text{P}_{25}\text{K}_{25}$	3,55±0,13	2,78±0,09**	128
2012, $\text{N}_{110}\text{P}_{100}\text{K}_{100}$	8,69±0,31	4,51±0,36**	193

П р и м е ч а н и е. Разница с сортом Мироновская 808 достоверна при $P \geq 95$ (*) и $P \geq 99$ (**).

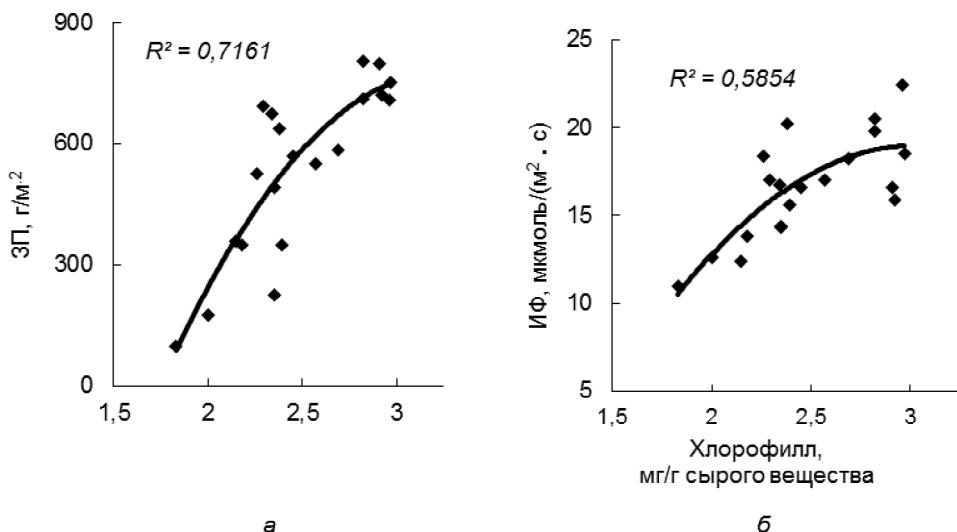


Рис. 3. Связь содержания хлорофилла в полностью сформированных флаговых листьях сортов озимой пшеницы, отличающихся сроком селекции, с зерновой продуктивностью (ЗП) (*а*) и интенсивностью фотосинтеза (ИФ) при световом насыщении (*б*) [13]

второго. Разница между ними также сохранялась и при разных уровнях минерального питания. Однако в год с более неблагоприятными погодными условиями (2011) разница в урожайности сортов была небольшой — соответственно 12 и 20 %, тогда как в год с лучшими условиями (2012) — существенно повышалась: урожай зерна пшеницы сорта Фаворитка был выше, чем сорта Мироновская 808 на 28 % при невысоком уровне минерального питания и на 93 % — при высоком.

О большей зерновой продуктивности растений пшеницы с более высоким уровнем хлорофилла в листьях свидетельствуют результаты и других исследователей [13, 30, 34]. Так, коэффициент корреляции связи урожайности 20 сортов озимой пшеницы, отличающихся по срокам селекции (с 1945 по 2004 гг.), с содержанием хлорофилла в их флаговых листьях, рассчитанный по данным Бисвас [13], составил 0,85. Следовательно, больше 70 % изменений их зерновой продуктивности было связано с уровнем этого пигмента во флаговых листьях (рис. 3, *а*). Одной из причин, обусловивших рост хозяйственной продуктивности исследуемых сортов, могло быть повышение интенсивности фотосинтеза во флаговых листьях с большим содержанием хлорофилла (см. рис. 3, *б*).

Кроме того, это могло быть связано с изменением эффективности работы фотосинтетического аппарата. Так, существенная разница в содержании хлорофиллов *a* и *b* во втором сверху листе *ygl* мутанта сорта твердой пшеницы Каппелли (*Triticum durum* var. *Cappelli*), а также в соотношении их форм (табл. 2) сопровождалась изменением показателей эффективности фотосинтеза [31]. Уровни минимальной (F_o) и максимальной (F_m) флуоресценции хлорофилла у мутанта значительно снижались по сравнению с диким типом (табл. 3), что соответствовало меньшему содержанию хлорофилла. Квантовый выход транспорта электронов ФС II ($\phi_{PS II}$), фотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла (qP) и видимая скорость транспорта электронов (ETR) у мутанта также снижались соответственно на 16,7; 16,6 и 25,5 %. Это подтвердило, что

ТАБЛИЦА 2. Содержание двух форм хлорофилла (мг/г сырого вещества) и их соотношение во втором сверху листе *ygl*d мутанта твердой пшеницы и исходного сорта (*Triticum durum* var. *Cappelli*) [33]

Возраст растения	Тип					
	Дикий	Мутант	Дикий	Мутант	Дикий	Мутант
	Хлорофилл <i>a</i>		Хлорофилл <i>b</i>		Соотношение хлорофиллов <i>a/b</i>	
2 недели	3,08±0,01	0,99±0,02	1,10±0,02	0,23±0,01	2,81	4,38
4 недели	4,15±0,22	2,06±0,16	1,39±0,05	0,42±0,10	2,98	4,93
10 недель	4,56±0,36	2,28±0,24	1,67±0,25	0,64±0,18	2,73	3,96

ТАБЛИЦА 3. Параметры кинетики флуоресценции хлорофилла во втором сверху листе *ygl*d мутанта твердой пшеницы и исходного сорта (*Triticum durum* var. *Cappelli*) [33]

Тип	Параметр						
	F_o	F_m	F_v/F_m	$\varphi PS II$	qP	NPQ	ETR
Дикий	45	227	0,80	0,35	0,66	1,41	2,02
Мутант	76	350	0,78	0,42	0,70	1,69	2,71

ТАБЛИЦА 4. Показатели структуры продуктивности *ygl*d мутанта твердой пшеницы и исходного сорта (*Triticum durum* var. *Cappelli*) [33]

Тип	Высота растения, см	Длина колоса, см	Число зерен в колосьях, шт/растение	Масса 1000 зерен, г	Продуктивность, г/растение
Дикий	133±11	9,5±4,6	273±171	34,6±8,1	9,5±6,5
Мутант	103±15	7,4±1,3	46±23	20,4±5,8	1,0±0,6

фотосинтетическая эффективность мутанта ниже, чем исходного типа. В то же время соотношение F_v/F_m , характеризующее первичное превращение энергии в ФС II, у них было близким и свидетельствовало, что первичное превращение энергии в ФС II мутанта оставалось на уровне растений дикого типа. За исключением длины колоса, все остальные показатели структуры продуктивности *ygl*d мутанта были ниже, чем у растений дикого типа (табл. 4).

Таким образом, дефицит хлорофилла ингибировал фотосинтетическую активность, следствием чего было уменьшение биомассы, а также скорости развития растений.

В результате исследования изменений количеств фотосинтетических пигментов — хлорофиллов и каротиноидов — в вегетационных и мелко-деляночных опытах с тремя сортами озимой пшеницы (Фаворитка, Смуглянка, Мироновская 808), отличающимися по их содержанию в ре-продуктивный период развития, мы установили, что сорта отличались и по показателю фотосинтетической эффективности. Выявлены прямая корреляционная зависимость между показателями деэпоксидации пигментов виолаксантинового цикла и нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла и обратная — с квантовым выходом ФС II [6].

Повышение квантового выхода ФС II у сортов с более высоким содержанием хлорофилла (Фаворитка, Смуглянка) свидетельствовало о том, что они используют большее количество поглощенной световой энергии в фотохимических реакциях. Мы также установили, что новые

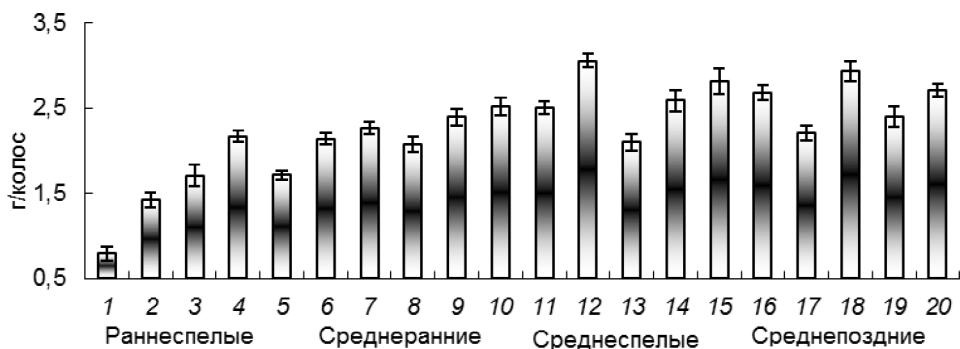


Рис. 4. Масса зерна (г/колос) с главного побега растений озимой пшеницы генотипов современной селекции, отличающихся по скороспелости. Здесь и на рис. 5:

1 — Донской полукарлик; 2 — Сдoba киевская; 3 — Почаевка; 4 — УК-471Р; 5 — УК-87Р; 6 — Золотоколосая; 7 — Сонечко; 8 — Наталка; 9 — Ятрань 60; 10 — Смугланка; 11 — Переяславка; 12 — Каланча; 13 — Подолянка; 14 — Володарка; 15 — Фаворитка; 16 — УК 17; 17 — УК 065; 18 — УК 15; 19 — Дарунок Подилля; 20 — УК 16

высокопродуктивные сорта пшеницы отличались более быстрой регуляцией перераспределения потоков поглощенной энергии между фотохимическим и нефотохимическим путями ее использования во флаговых листьях [6]. Кроме того, в репродуктивный период развития количество реакционных центров в хлоропластах сорта Фаворитка было больше, чем у сорта Мироновская 808, а размеры светособирающих комплексов — меньше [3]. Такая оптимизация механизмов регуляции преобразования энергии в тилакоидах хлоропластов современных сортов способствует лучшей адаптации их фотосинтетического аппарата к изменяющимся условиям среды.

Все вышесказанное подтвердило важную роль пигментного аппарата в обеспечении продуктивности растений. Исходя из того, что разные по скороспелости сорта озимой пшеницы отличаются по урожайности, было сделано предположение, что они также могут отличаться по морфометрическим и пигментным показателям. В связи с этим мы проанализировали изменения содержания хлорофилла во флаговом листе главного побега и показатели структуры урожая озимой пшеницы 4 групп спелости по 5 генотипов в каждой (рис. 4). Как и ожидалось, масса зерна возрастила с увеличением продолжительности периода вегетации: у раннеспелых сортов она составляла в среднем $1,56 \pm 0,33$ г/колос, среднеранних — $2,28 \pm 0,08$, среднеспелых — $2,61 \pm 0,16$, среднепоздних — $2,59 \pm 0,13$ г/колос.

В то же время не найдено аналогичной закономерности в изменении содержания хлорофилла во флаговых листьях главного побега этих генотипов озимой пшеницы ни в фазу цветения, ни спустя 20 сут после этой фазы (рис. 5). У группы раннеспелых сортов среднее содержание хлорофилла в фазу цветения ($10,7 \pm 0,3$ мг/г сухого вещества) даже несколько превышало этот показатель у среднеранних и среднепоздних сортов (соответственно $9,9 \pm 0,3$ и $9,8 \pm 0,2$). Спустя 20 сут после этой фазы у групп среднеранних и среднеспелых сортов оно было меньше (соответственно $6,3 \pm 1,0$ и $6,3 \pm 0,5$ мг/г сухого вещества), чем у среднеранних ($8,3 \pm 0,5$) и среднепоздних ($7,6 \pm 0,4$). Низкие значения коэффициентов корреляции массы зерна с главного побега и содержания хлорофилла в его флаговом листе ($r = 0,26 \dots 0,37$) свидетельствовали об отсутствии взаимосвязи между этими показателями.

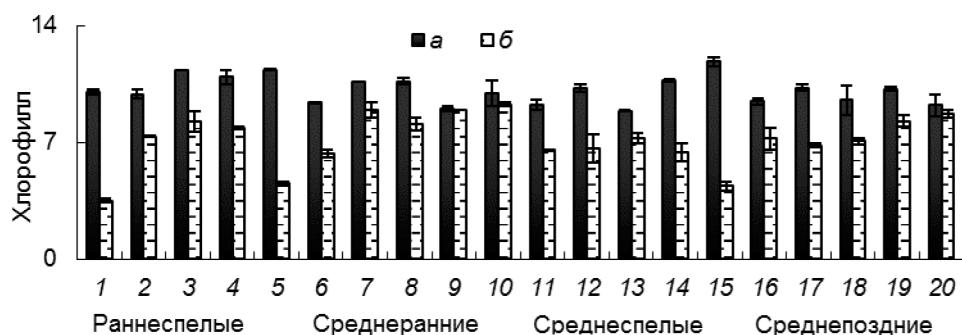


Рис. 5. Содержание хлорофилла (мг/г сухого вещества) во флаговых листьях главного побега растений озимой пшеницы генотипов современной селекции, отличающихся по скороспелости, в фазу цветения (a) и спустя 20 сут (б)

Поскольку зерновая продуктивность не была обусловлена содержанием хлорофилла во флаговых листьях в две исследованные фазы, мы проанализировали изменение соотношения хлорофиллов *a* и *b*. Известно, что для пигмент-белковых комплексов, входящих в состав фотосинтетического аппарата, характерно постоянство состава и структуры, а адаптивные перестройки осуществляются путем изменений их количества и соотношений в тилакоидных мембранах хлоропластов [7, 16, 18, 31, 44].

ФС I и II организованы в крупные суперкомплексы с различным числом компонентов периферической части антены — светособирающих комплексов (соответственно ССК I, ССК II). Все белки ССК I связывают больше хлорофилла *a*, чем *b* (*a/b* = 3...4), тогда как белки ССК II связывают обе формы хлорофилла примерно в одинаковых количествах. Кроме того, в состав так называемой малой периферической антены ФС II входят белки СР 24, 26 и 29, которые связывают больше хлорофилла *a*, чем *b* [36].

Соотношение хлорофиллов *a* и *b* в мембранах тилакоидов может характеризовать размер антены [8, 21, 40, 43]. В частности, в результате исследования пигментного аппарата листьев твердой пшеницы установлено, что ее мутанты с более высоким соотношением хлорофиллов *a/b* содержали меньшее количество ССК [33]. Снижение соотношения *a/b* свидетельствовало о том, что увеличение поглощения фотонов антеными комплексами ФС II ведет к избытку электронов в ней и к модификации активных реакционных центров в диссипативные [16].

В наших исследованиях разница между максимальным и минимальным соотношениями хлорофиллов *a/b* во флаговых листьях высокоинтенсивных и интенсивных генотипов озимой пшеницы современной селекции, отличающихся по скороспелости, в фазу цветения и спустя 20 сут после этой фазы составляла 20—22 %. Соотношение хлорофиллов *a/b* у большинства исследованных генотипов (70—90 %) в фазу цветения колебалось в пределах 3,5—3,9, а спустя 20 сут после этой фазы — варьировало от 4 до 4,4 (табл. 5).

Анализом изменений урожайности исследованных сортов пшеницы и соотношения хлорофиллов *a/b* в их флаговых листьях в обе фазы онтогенеза выявлена слабая зависимость урожая зерна от соотношения форм хлорофиллов. Скорее всего это обусловлено тем, что разница между максимальным и минимальным значениями соотношения хлорофиллов *a/b* у большинства исследованных сортов в каждую из этих фаз была невысоко-

ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

ТАБЛИЦА 5. Ранжированный по повышению урожай озимой пшеницы генотипов современной селекции и соотношение хлорофиллов a/b в их флаговых листьях в фазы цветения и молочно-восковой спелости зерна

Сорт, линия	Урожай, ц/га	Соотношение хлорофиллов a/b в фазы	
		цветения растений	молочно-восковой спелости зерна
Донской полукарлик	63	3,48±0,01	4,10±0,20
Фаворитка	86,7	3,84±0,14	3,84±0,06
УК-87R	88,5	3,63±0,06	3,91±0,11
Золотоколосая	88,5	3,48±0,01	4,37±0,08
Наталка	89,6	3,83±0,05	3,73±0,12
Сдoba Киевская	93,2	3,44±0,03	4,04±0,05
УК 15	95,9	4,14±0,13	3,95±0,01
Почаевка	96,5	3,59±0,01	3,83±0,03
Ятрань 60	98	3,81±0,07	4,29±0,03
Подолянка	99,7	3,58±0,07	3,90±0,13
Смугланка	100,3	3,77±0,05	3,67±0,06
УК 16	100,7	3,94±0,02	4,42±0,01
Володарка	104	3,57±0,12	3,72±0,05
Каланча	105	3,88±0,16	3,89±0,06
Сонечко	105	3,98±0,16	4,37±0,06
УК-471R	106,6	3,56±0,12	4,18±0,13
УК 065	108	3,79±0,06	3,96±0,18
УК 17	109	3,77±0,04	4,11±0,11
Переяславка	109	3,87±0,04	3,76±0,10
Дарунок Подилля	110,7	3,52±0,04	4,07±0,15

кой — до 11 %. Таким образом, малоинформативность рассматриваемого параметра могла быть обусловлена его незначительным варьированием на фоне почти двухкратной разницы в величине урожая.

В то же время перспективной считается оценка пигментных показателей, полученных в результате скрещиваний высокоурожайных сортов и сортов, устойчивых к действию неблагоприятных факторов [32, 41, 52], тем более что к новым сортам предъявляется требование не только высокой урожайности, но и устойчивости к воздействию разных факторов биотической и абиотической природы. Такие данные могут способствовать выяснению генетических механизмов наследования пигментного аппарата и их использования для улучшения фотосинтеза. С учетом сложного генетического контроля признаков и отсутствия знаний, касающихся генетической детерминации селективного признака, работы такого плана могут способствовать выявлению полезных маркеров [1]. Новые методы селекции растений, в частности молекулярные подходы, такие как выделение локусов количественных признаков (QTL), повышают возможность непосредственного выявления участков хромосом, связанных с вариациями урожайности зерновых, эффективного фотосинтетического аппарата, стрессоустойчивости и др.

Хотя в качестве объекта работ по поиску локусов, которые одновременно контролируют и зерновую продуктивность, и содержание пигментов, чаще выступает рис, аналогичные исследования ведутся и на пшенице [32, 50, 52, 53]. Так, при исследовании взаимосвязи зерновой продуктивности с физиологическими и анатомическими показателями 95 двойных гаплоидных линий, полученных в результате скрещивания двух гексаплоидных сортов яровой пшеницы, выделены локусы количественных признаков, которые вносили основной вклад в повышение урожайности, в гомологичных локациях 7AL и 7BL [41]. Наличие аллеля 7AL обусловливало увеличение массы зерна с колоса более чем на 20 %, более высокую биомассу главного побега в фазы цветения и полной спелости. С этим же локусом у почти изогенных линий было связано повышение содержания хлорофилла во флаговых листьях и утолщение их листовой пластинки. По мнению авторов, это указывает на возможность выделения гена(ов), которые одновременно контролируют физиологические показатели и зерновую продуктивность пшеницы.

При исследовании корреляций между урожаем зерна и содержанием хлорофилла на 168 двойных гаплоидных линиях, полученных скрещиванием двух китайских сортов пшеницы, также выявлены локусы, одновременно контролирующие урожай зерна и содержание хлорофилла: Xcf53, Xwmc718, Xwmc215 на хромосомах 2D, 4A, 5D. При этом установлено, что содержание хлорофилла *b* во флаговом листе через 20 сут после фазы цветения теснее коррелировало с урожаем ($r = 0,70\ldots0,73$), чем содержание хлорофилла *a* ($r = 0,46\ldots0,51$) [52]. Ли и соавт. [32] также выделяли локусы (Xgwm192, WMC331 на 4D), регулирующие содержание хлорофилла и показатели активности фотосинтетического аппарата у растений двойных гаплоидных популяций, происходящих от двух сортов озимой пшеницы. Наличие положительной корреляции содержания хлорофилла *b* с урожаем ($r = 0,49$) и массой 1000 зерен ($r = 0,44$) показано в опытах с 6 родительскими парами и 15 популяциями F_2 яровой пшеницы бразильской селекции [15], поэтому содержание хлорофилла *b* во флаговом листе в отдельные фазы рассматривается как один из эффективных критерий отбора в начале разделения поколений.

Таким образом, сравнительный анализ пигментного аппарата у сортов озимой пшеницы, отличающихся сроками их выведения, показал, что повышение содержания хлорофилла в листьях сортов новой селекции сопровождалось увеличением зерновой продуктивности. Согласно нашим и литературным данным, рост урожайности современного сорта сопровождался изменениями первичных процессов фотосинтеза, которые проявлялись как в разные по погодным условиям годы, так и в разных условиях выращивания пшеницы, в частности, более высокой квантовой эффективностью транспорта электронов на уровне фотосистемы II, большим количеством реакционных центров, меньшими значениями нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла и деэпоксидации виолаксантинового цикла, более быстрой адаптацией листьев к условиям освещения. Молекулярные методы исследований помогут выяснить сложные генетические механизмы регуляции фотосинтеза, что должно содействовать генетическому улучшению продуктивности растений.

1. Дубровна О.В., Моргун Б.В. Клітинна селекція пшениці на стійкість до стресових факторів довкілля // Фізіологія и біохімія культ. растений. — 2009. — 41, № 6. — С. 463—475.

2. Кирізій Д.А., Стасик О.О., Прядкіна Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез: асимиляція CO_2 и механизмы ее регуляции. Т. 2. — Киев: Логос, 2014. — 480 с.
3. Кирізій Д.А., Шадчина Т.М., Стасик О.О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимої пшениці. — К.: Основа, 2011. — 416 с.
4. Моргун В.В. Генетичне поліпшення рослин — основа сучасного агрономічного // Вісн. АН України. — 2015. — № 10. — С. 3—8.
5. Моргун В.В., Швартау В.В., Кирізій Д.А. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — № 42, № 5. — С. 371—392.
6. Прядкіна Г.О. Фотосинтетичні пігменти, ефективність використання сонячної радіації та продуктивність рослин у агроценозах: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2013. — 44 с.
7. Тютерєва Е.В., Войцеховская О.В. Реакции лишенного хлорофилла *b* мутанта ячменя chlorine 3613 на пролонгированное снижение освещенности. 1. Динамика содержания хлорофиллов, рост и продуктивность // Физиология растений. — 2011. — № 58, № 1. — С. 3—11.
8. Тютерєва Е.В., Войцеховская О.В. Реакции лишенного хлорофилла *b* мутанта ячменя chlorine 3613 на пролонгированное снижение освещенности. 2. Динамика каротиноидов в хлоропластах листьев // Физиология растений. — 2011. — № 58, № 2. — С. 186—194.
9. Abdalla M.M., El-Khoshiban N.H. The influence of water stress on growth, relative water content, photosynthetic pigments, some metabolic and hormonal contents of two *Triticum aestivum* genotypes // J. Appl. Sci. Res. — 2007. — 3. — P. 2062—2074.
10. Ahlemeyer J., Friedt W. Progress in winter wheat yield in Germany — what's the share of the genetic gain? // Wheat stress. / Eds: A. Brandstetter, M. Geppner, H. Grausgruber, K. Buchgraber, 2011. — P. 19—24.
11. Ashraf M., Harris P.J.C. Photosynthesis under stressful environments: An overview // Photosynthetica. — 2013. — 51, N 2. — P. 163—190.
12. Bell M.A., Fisher R.A., Byerlee D., Sayre K. Genetic and agronomic contribution on yield gains: a case study for wheat // Field Crops Res. — 1995. — 44. — P. 675—689.
13. Biswas D.K., Xu H., Li J.G. et al. Genotypic difference in leaf biochemical, physiological, and growth responses to ozone in 20 winter wheat cultivars over the past 60 years // Glob. Change Biol. — 2008. — 14, N 1. — P. 46—59.
14. Brisson N., Gate Ph., Gouache D. et al. Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France // Field Crops Res. — 2010. — 119. — P. 201—212.
15. da Silva C.L., Benin G., Bornhofen E. et al. Nitrogen use efficiency is associated with chlorophyll content in Brazilian spring wheat // Austral. J. Crop Sci. — 2014. — 8 (6). — P. 957—964.
16. Davis M.S., Forman A., Fajer J. Ligated chlorophyll cation radicals: their function in photosystem II of plant photosynthesis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1979. — 76. — P. 4170—4174.
17. Dymova O., Fiedor L. Chlorophylls and their role in photosynthesis // Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology. — Сыктывкар, 2014. — P. 140—160.
18. Eggink L.L., Park H., Hooyer J.K. The role of chlorophyll *b* in photosynthesis: Hypothesis // BMC Plant Biol. — 2001. — 1. — P. 450—465.
19. Esteban R., Barrutia O., Artetxe U. et al. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach // New Phytol. — 2015. — 206. — P. 268—280.
20. Evans L.T., Wardlaw I.F., Fisher R.A. Wheat // Crop Physiology: Some Case Histories / Ed. L.T. Evans. — Cambridge: Cambridge Univ. Press., 1975. — P. 101—149.
21. Fiedor L. Photosynthetic chlorophyll-protein complexes // Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology. — Сыктывкар, 2014. — P. 21—40.
22. Foulkes M.J., Sylvester-Bradley R., Weightman R., Snape J.W. Identifying physiological traits associated with improvement drought resistance in winter wheat // Field Crops Res. — 2007. — 103. — P. 11—24.
23. Freeman T.P., Duysen M.E., Williams N.D. Effects of gene dosage on light harvesting chlorophyll accumulation, chloroplast development, and photosynthesis in wheat (*Triticum aestivum*) // Can. J. Bot. — 1987. — 65, N 10. — P. 2118—2123.
24. Ghain B.S., Srivastava A.K., Gill K.S. Inheritance of amount of chlorophyll in wheat *Triticum aestivum* L. // Euphytica. — 1969. — 18. — P. 403—405.
25. Golovko T., Tabalenko G. Pigments and productivity of the crop plants // Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology. — Сыктывкар, 2014. — P. 207—220.
26. Jiang G.M., Sun J.Z., Lui Q.N. et al. Changes in rates of photosynthesis accompanying the yield increase in wheat cultivars released in the past 50 years // J. Plant Res. — 2003. — 16, N 5. — P. 347—354.

27. *Kauser R., Athar H.-U.-R., Ashraf M.* Chlorophyll fluorescence: a potential indicator for rapid assessment of water stress tolerance in canola (*Brassica napus* L.) // *Pakistan J. Sci.* — 2006. — **38**. — P. 1501—1509.
28. *Khodadadi M., Dehghani H., Fotokian M.H., Rain B.* Genetic diversity and heritability of chlorophyll content and photosynthetic indexes among some Iranian wheat genotypes // *J. Biodiversity and Environmental Sci.* — 2014. — **4**, N 1. — P. 12—23.
29. *Laidig F., Piepho H.-P., Drobek T., Meyer U.* Genetic and non-genetic longterm trends of 12 different crops in German official variety performance trials and on-farm yield trends // *Theor. Appl. Genet.* — 2014. — **127**. — P. 2599—2617.
30. *Lawlor D.W.* Musings about the effects of environment on photosynthesis // *Ann. Bot.* — 2009. — **103**. — P. 543—549.
31. *Lichtenthaler H.K.* Chlorophyll and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods in Enzymology*. — 1987. — **148**. — P. 350—382.
32. *Li H., Tong Y., Li B. et al.* Genetic analysis of tolerance to photo-oxidative stress induced by high light winter wheat (*Triticum aestivum* L.) // *J. Genet. Genomics.* — 2010. — **37**, N 2. — P. 399—412.
33. *Li N., Jia J., Xia Ch. et al.* Characterization and mapping of novel chlorophyll deficient mutant genes in durum wheat // *Breed. Sci.* — 2013. — **63**, N 2. — P. 169—175.
34. *Luo P.G., Ren Z.L.* Wheat leaf chlorosis controlled by a single recessive gene // *J. Plant Physiol. and Mol. Biol.* — 2006. — **32**. — P. 330—338.
35. *Mackay I., Horwell A., Garner J. et al.* Reanalyses of the historical series of UK variety trials to quantify the contributions of genetic and environmental factors to trends and variability in yield over time // *Theor. Appl. Genet.* — 2011. — **122**, N 1. — P. 225—238.
36. *Melis A.* Dynamics of photosynthetic membrane composition // *Biochem. Biophys. Acta.* — 1991. — **1058**. — P. 87—106.
37. *Melis A.* Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: Minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency // *Plant Sci.* — 2009. — **17**. — P. 272—280.
38. *Miah M.N.H., Yoshida T., Yamamoto Y.* Effect of nitrogen application during ripening period on photosynthesis and dry matter production and its impact on yield components of semi dwarf indica rice varieties under water culture condition // *Soil Sci. Plant Nutr.* — 1997. — **43**, N 1. — P. 205—217.
39. *Murchie E.H., Pinto M., Horton P.* Agriculture and the new challenges for photosynthesis research // *New Phytol.* — 2009. — **181**. — P. 532—552.
40. *Oster U., Tanaka R., Tanaka A., Rudiger W.* Cloning and functional expression of the gene encoding the key enzyme for chlorophyll *b* biosynthesis (CAO) from *Arabidopsis thaliana* // *Plant J.* — 2000. — **21**. — P. 305—310.
41. *Quarrie S.A., Quarrie S.P., Radosevic R. et al.* Dissecting a wheat QTL for yield present in a range of environments: From the QTL to candidate genes // *J. Exp. Bot.* — 2006. — **57**. — P. 2627—2637.
42. *Sui N., Li M., Meng Q.-W. et al.* Photosynthetic characteristics of a super high yield cultivar of winter wheat during late grown period // *Agricult. Sci. in China.* — 2010. — **9**, N 3. — P. 346—354.
43. *Tanaka R., Tanaka A.* Chlorophyll *b* is not just an accessory pigments but a regulator of photosynthetic antenna // *Porphyrins*. — 2000. — **9**. — P. 240—245.
44. *Thomas J.A., Jeffrey A.C., Atsuko K., David M.K.* Regulating the photon budget of higher plant photosynthesis // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* — 2005. — **102**. — P. 9709—9713.
45. *Triolo L., Glacomelli M., Polito A.* Light interception, canopy temperature and photosynthesis in a yellow-green mutant of durum wheat // *Acta agron. Acad. Sci. Hung.* — 1985. — **34**, N 3/4. — P. 304—309.
46. *Wang B., Lan T., Wu W.R., Li W.M.* Mapping of QTLs controlling chlorophyll content in rice (*Oryza sativa* L.) // *Acta Genet. Sin.* — 2003. — **30**. — P. 1127—1132.
47. *Wang F., Wang G., Li X. et al.* Heredity, physiology and mapping of a chlorophyll content gene of rice (*Oryza sativa* L.) // *J. Plant Physiol.* — 2008. — **165**. — P. 324—330.
48. *Wellburn A.P.* The spectral determination of chlorophyll *a* and *b*, as well as carotenoids using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *J. Plant Physiol.* — 1994. — **144**, N 3. — P. 307—313.
49. *Xu Z.Z., Yu Z.W., Wang D.* Nitrogen accumulation and translocation for winter wheat under different irrigation regimes // *J. Agr. Crop Sci.* — 2005. — **191**, N 6. — P. 439—449.
50. *Yang D.-L., Jing R.-L., Chang X.-P., Li W.* Quantitative trait loci mapping for chlorophyll fluorescence and associated traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *J. Integr. Plant Biol.* — 2007. — **49**. — P. 646—654.
51. *Yang J., Sears R.G., Gill B.S., Paulsen G.M.* Genotypic difference in utilization of assimilate sources during maturation of wheat under chronic heat and heat shock stress // *Euphytica.* — 2002. — **125**. — P. 179—188.

-
52. *Zhang K., Fang Z., Liang Y., Tian J.* Genetic dissection of chlorophyll content at different stages in common wheat // *J. Genet.* — 2009. — **88**, N 2. — P. 183–189.
53. *Zhang K., Zhang Y., Chen G., Tian J.* Genetic analysis of grain yield and leaf chlorophyll content in common wheat // *Cereal Res. Communic.* — 2009. — **37**, N 4. — P. 499–511.

Получено 12.02. 2016

ПІГМЕНТИ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ І ПРОДУКТИВНІСТЬ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

Г.О. Прядкіна, В.В. Моргун

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

Обговорено питання ролі фотосинтетичних пігментів у листках пшениці в підвищенні продуктивності цієї важливої продовольчої культури. На підставі власних і літературних даних проаналізовано сучасний стан досліджень взаємозв'язку пігментів фотосинтетичного апарату із зерновою продуктивністю. В результаті порівняння вмісту хлорофілу в листках сорту озимої пшениці більш ранньої селекції і сучасних високінтенсивних сортів селекції Інституту фізіології рослин і генетики встановлено, що зростання врожайності останніх супроводжувалось підвищенням вмісту фотосинтетичних пігментів у їх листках. Крім того, високінтенсивні сорти відрізнялися ліпшою адаптацією фотосинтетичного апарату до мінливих умов середовища внаслідок швидшої регуляції перерозподілу потоків поглиненої світлової енергії між фотохімічним і нефотохімічним каналами та ефективнішого її використання у фотохімічних реакціях. Показано можливості застосування молекулярних маркерів для з'ясування генетичних механізмів успадкування пігментного апарату та їх використання для поліпшення продуктивності рослин.

THE PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS AND WINTER WHEAT PRODUCTIVITY

G.A. Priadkina, V.V. Morgun

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

The role of photosynthetic pigments in leaves of wheat in the increasing of productivity of this food crop is discussed. On the basis of own and literature data, the current state of research on the relationship of photosynthetic apparatus pigments with grain productivity is analyzed. Comparative estimation of chlorophyll content in the leaves of earlier selection variety and modern high-yielding winter wheat varieties originated from Institute of Plant Physiology and Genetics showed that the rise in yield was accompanied by an increase in the content of photosynthetic pigments. Furthermore, high-yielding varieties have better adaptability of the photosynthetic apparatus to changing environmental conditions due to faster regulation of distribution of absorbed light energy between photochemical and non-photochemical channels and, thereby, greater use of it in photochemical reactions. The possibilities of the application of molecular markers to determine the genetic mechanisms of the pigment system inheritance and their use to improve plants productivity are shown.

Key words: *Triticum aestivum* L., photosynthetic pigments, productivity, efficiency of photosynthetic apparatus, molecular markers.