

**В. В. Франтійчук, С. К. Ситник, О. О. Стасик, А. І. Міхно**

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, Київ

*E-mail:* o.stasik@yandex.com

## **Вміст РБФК/О і активність асиміляції CO<sub>2</sub> в онтогенезі прапорцевого листка різних за продуктивністю сортів озимої пшениці**

*(Представлено академіком НАН України В. В. Моргуном)*

*Встановлено, що вміст РБФК/О в прапорцевому листку рослин озимої пшениці тісно позитивно корелює з інтенсивністю фотосинтезу в період наливання зернівок і старіння фотосинтетичного апарату. Збереження високого рівня РБФК/О і фотосинтезу листка на пізніх етапах репродуктивного розвитку визначається, головним чином, генетично детермінованою ремонтантністю сорту і поліпшується при підвищенні дози мінерального живлення. Максимальне накопичення РБФК/О в молодому прапорцевому листку рослин пшениці у фазу цвітіння, очевидно, більшою мірою пов'язане з депонуванням азоту і не корелює з інтенсивністю фотосинтезу.*

**Ключові слова:** *Triticum aestivum* L., фотосинтез, РБФК/О, онтогенез, продуктивність.

Фотосинтетична асиміляція CO<sub>2</sub> є основним детермінантом продукційного процесу, і її активізація є важливим чинником поліпшення врожайності рослин як селекційно-генетичними, так і агротехнічними методами [1, 2]. Сучасні стратегії подальшого підвищення генетичного потенціалу врожайності сільськогосподарських культур, і зокрема найважливішої для України — пшениці, одним із головних підходів визначають зміни характеристик ферменту фотосинтезу рибулозо-1,6-бісфосфаткарбоксилази/оксигенази (РБФК/О, КФ 4.1.1.39), хоча результати досліджень зв'язку його вмісту з фотосинтетичною активністю та продуктивністю рослин досить суперечливі [3, 4].

РБФК/О вважається малоефективним ферментом, оскільки каталізує оксигеназну реакцію, яка призводить до втрат асимільованого CO<sub>2</sub> в процесі фотодихання [5]. Крім того, РБФК/О має низьку каталітичну активність порівняно з іншими ферментами рослин і в умовах *in vivo* потребує постійної конформаційної корекції за участю спеціального шаперонного ферменту РБФК/О-активази, що також знижує швидкість асиміляції CO<sub>2</sub>. У зв'язку з цим адекватний потребам рівень фотосинтетичної асиміляції в зелених органах C<sub>3</sub>-рослин забезпечується високим вмістом РБФК/О, що становить близько половини розчинного білка або 25% загального азоту в листках [4]. Оскільки азот ефективно ремобілізується в ході онтогенезу з листків нижчих ярусів у вищі і в підсумку використовується для формування зерна, РБФК/О є найвагомим ремобілізаційним депо даного елемента для наливання зернівок. У пшениці частка азоту в зернівках, ремобілізованого з вегетативних органів, може сягати 95% [6]. Тому вміст РБФК/О в листках пшениці є не лише чинником, що визначає інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub>, але і відіграє істотну роль в азотному балансі рослини.

Використання азоту листка для формування зернівок у репродуктивний період розвитку супроводжується деградацією фотосинтетичних структур, насамперед РБФК/О і зниженням фотосинтетичної активності листка [7]. При цьому значимість вмісту РБФК/О як лімітувального чинника фотосинтезу посилюється. Прискорене старіння фотосинтетичного апарату за умов дефіциту азоту чи дії стресових чинників зумовлює зниження врожайності, і навпаки, збільшення тривалості його функціонування сприяє кращому виповненню зернівок і збільшенню врожаю [8]. Так, генотипи з ознаками функціональної ремонтантності (functional stay-green) завдяки тривалішому збереженню фотосинтетичної активності листків характеризуються, як правило, підвищеною врожайністю. Важливим чинником підтримання високої активності фотосинтезу в ході онтогенезу листка в рослин пшениці є також внесення високих доз азотних добрив.

Нещодавно в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України були створені принципово нові високопродуктивні сорти озимої пшениці з рекордними показниками врожайності і довшим збереженням високої функціональної активності верхнього листка в період наливання зернівок, порівняно із сортами селекції минулих років [9]. Виявлено, що нові сорти мають вищий вміст фотосинтетичних пігментів у прапорцевому листку на пізніх етапах репродуктивного розвитку (фаза молочно-воскової стиглості).

Метою даного дослідження було вивчення зв'язку інтенсивності асиміляції  $\text{CO}_2$  та вмісту РБФК/О в онтогенезі прапорцевого листка у контрастних за продуктивністю і тривалістю активного функціонування фотосинтетичного апарату сортів озимої пшениці, вирощених за умов різного рівня забезпеченості азотом.

**Матеріали і методи.** Рослини вирощували за умов вегетаційного дослідження при рівні мінерального живлення  $\text{N}_{80}\text{P}_{32}\text{K}_{32}$  і  $\text{N}_{300}\text{P}_{160}\text{K}_{160}$  (мг діючої речовини/ кг ґрунту). Дослідження інтенсивності  $\text{CO}_2$ -газообміну прапорцевого листка рослин проводили у фази цвітіння (30.05.2013), молочної стиглості (12.06.2013) і молочно-воскової стиглості (18.06.2013). Одночасно відбирали зразки для визначення вмісту РБФК/О.

Показники  $\text{CO}_2$ -газообміну вимірювали за контрольованих умов на установці, змонтованій на базі оптико-акустичного інфрачервоного газоаналізатора ГІАМ-5М, увімкненого за диференційною схемою. Невідокремлені від рослин прапорцеві листки розміщували в термостатованій ( $25\text{ }^\circ\text{C}$ ) камері розміром  $3 \times 7$  см та освітлювали лампою розжарювання КГ-2000 через водяний теплофільтр для усунення інфрачервоної радіації в спектрі випромінювання. Густина променевого потоку на рівні листків становила  $400\text{ Вт/м}^2$  ФАР. Через камеру продували атмосферне повітря зі швидкістю 1 л/хв.

Інтенсивність фотосинтезу реєстрували через 40–50 хв після розміщення листка в камері, коли показники газообміну виходили на стаціонарний рівень. Інтенсивність фотодихання оцінювали за величиною піка викиду  $\text{CO}_2$  протягом 1 хв після вимкнення світла. Розрахунки показників газообміну проводили згідно зі стандартною методикою [10].

Вміст РБФК/О в листках пшениці визначали методом кількісного електрофорезу [11]. Зразки розтирали і екстрагували білок на льоду в 5 мл буферного розчину, що містив 50 мМ *трис*-HCl (pH 7,8), 2 мМ  $\text{MgCl}_2$ , 1 мМ EDTA. Гомогенат центрифугували при  $1200g$  і  $4\text{ }^\circ\text{C}$  протягом 10 хв. Супернатант відбирали і зберігали в морозильній камері при  $-18\text{ }^\circ\text{C}$  до проведення електрофорезу.

Електрофорез білків проводили за методом Леммлі [12]. Суміш білкового препарату з денатуруючим буфером містила: *трис*-HCl (pH 6,8) — 0,125 М, 2-меркаптоетанол — 10%, гліцерол — 10%, SDS — 2%, бромфеноловий синій — 0,2%. Зразки нагрівали на водяній бані протягом 40 хв при  $80\text{ }^\circ\text{C}$  та вносили в лунки поліакриламідної пластинки, що скла-

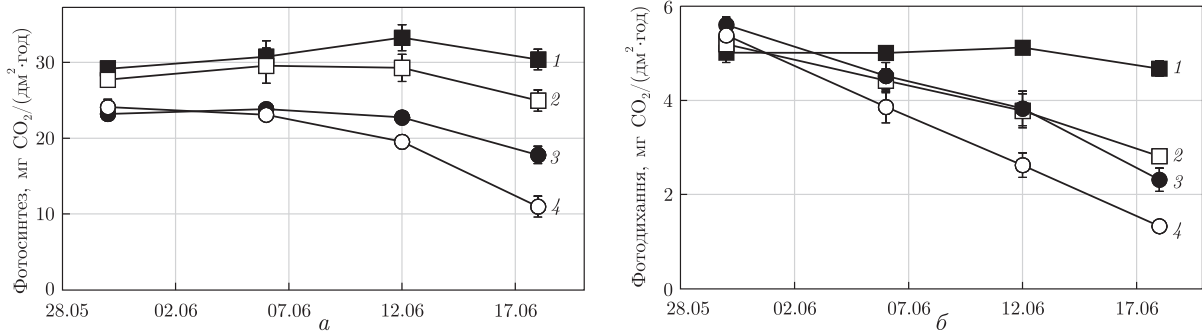


Рис. 1. Інтенсивність фотосинтезу (а) і фотодихання (б) прапорцевого листка в репродуктивний період розвитку рослин озимої пшениці сортів Фаворитка і Миронівська 808 за умов різного рівня мінерального живлення: 1 — Фаворитка, N<sub>300</sub>P<sub>160</sub>K<sub>160</sub>; 2 — Фаворитка, N<sub>80</sub>P<sub>32</sub>K<sub>32</sub>; 3 — Миронівська 808, N<sub>300</sub>P<sub>160</sub>K<sub>160</sub>; 4 — Миронівська 808, N<sub>80</sub>P<sub>32</sub>K<sub>32</sub>

далася з концентруючого 4%-го гелю і розділяючого 12,5%-го гелю. На кожену пластинку наносили три калібрувальні зразки бичачого сироваткового альбуміну (БСА) відомої різної концентрації. Електрофорез проводили при силі струму 10 мА до повного проникнення бромфенолового синього в гель, а далі — при 15 мА. Після електрофорезу гель забарвлювали в 0,2%-му розчині Fast Green FCF з наступним відмиванням гелю в 7%-му розчині оцтової кислоти. Гелі сканували і визначали інтенсивність забарвлення смуг великої субодиниці РБФК/О за допомогою програми “Gel-ProAnalyzer” та розраховували вміст РБФК/О за калібрувальною залежністю для БСА.

**Результати досліджень.** Інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub> у прапорцевого листка та її онтогенетична динаміка в нашому досліді більшою мірою визначалися сортовими особливостями і значно менше — рівнем мінерального живлення (рис. 1, а). Сучасний високопродуктивний сорт Фаворитка переважав менш продуктивний сорт Миронівська 808 за інтенсивністю фотосинтезу протягом всього періоду досліджень. Причому активність фотосинтезу у сорту Фаворитка навіть за умов низького рівня добрив була більшою, ніж у менш продуктивного сорту за умов високого рівня живлення. Внесення більшої дози добрив істотно не впливало на швидкість асиміляції CO<sub>2</sub> прапорцевого листка на початку репродуктивного періоду, але зумовлювало її менше зниження в ході онтогенезу в період наливання зернівок. У сорту Фаворитка за умов високого рівня живлення активність фотосинтезу у фазу молочно-воскової стиглості була практично такою ж, як і у фазу цвітіння. У цей же час фотосинтетична фіксація CO<sub>2</sub> у сорту Миронівська 808 знижувалася на 30% за умов високого рівня живлення і більш ніж у два рази за умов низького рівня. Відмінності між сортами зростали внаслідок швидшого старіння листка в Миронівській 808, особливо у варіанті із застосуванням низької дози добрив.

Внаслідок біфункціональності РБФК/О (каталіз реакцій карбоксилювання і оксигенування рибулозобісфосфату) ефективність фотосинтетичної асиміляції CO<sub>2</sub> у C<sub>3</sub>-рослин, і зокрема пшениці, істотно знижується в результаті фотодихання [4]. Тому для аналізу зв'язку інтенсивності фотосинтезу і вмісту ферменту коректніше використовувати показник інтенсивності істинного фотосинтезу, який є сумою величин видимої асиміляції CO<sub>2</sub> та фотодихання і точніше характеризує карбоксилазну активність РБФК/О. В умовах нашого дослідження активність фотодихання становила 15–19% інтенсивності видимої фотосинтезу у фазу цвітіння і знижувалася до 10–13% у період наливання зернівок (див. рис. 1, б). На

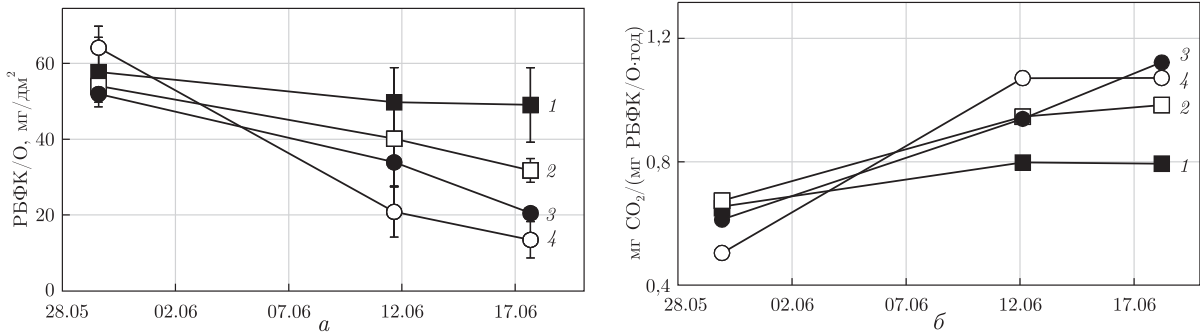


Рис. 2. Вміст РБФК/О (а) і питома карбоксилазна активність РБФК/О *in planta* (б) у прапорцевому листку в репродуктивний період розвитку рослин озимої пшениці сортів Фаворитка і Миронівська 808 за умов різного рівня мінерального живлення: 1 — Фаворитка, N<sub>300</sub>P<sub>160</sub>K<sub>160</sub>; 2 — Фаворитка, N<sub>80</sub>P<sub>32</sub>K<sub>32</sub>; 3 — Миронівська 808, N<sub>300</sub>P<sub>160</sub>K<sub>160</sub>; 4 — Миронівська 808, N<sub>80</sub>P<sub>32</sub>K<sub>32</sub>

відміну від фотосинтезу інтенсивність фотодихання прапорцевого листка більшою мірою залежала від дози внесених добрив, ніж від сортових особливостей. Як виняток, у фазу цвітіння величини фотодихання були близькими у всіх досліджуваних варіантах, але дещо вищими у сорту Миронівська 808 за умов високого рівня мінерального живлення. В ході онтогенезу від фази цвітіння до фази молочно-воскової стиглості активність фотодихання залишалася стабільною у сорту Фаворитка при високому забезпеченні мінеральним живленням, а в інших варіантах знижувалася значно швидше, ніж фотосинтез. Згідно з отриманими результатами, фотодихання не спричиняло змін у співвідношенні між варіантами дослідження для величин істинного фотосинтезу порівняно з видимою асиміляцією CO<sub>2</sub> у молодих листків і обумовлювало незначне збільшення відмінностей між варіантами у старіючих листків.

Вміст РБФК/О був найвищим у молодих листках у фазу цвітіння (рис. 2, а). При цьому відмінності між досліджуваними варіантами були загалом незначними, однак дещо вищий вміст ферменту зафіксований у листках сорту Миронівська 808 за умов низького рівня живлення. Очевидно, це пов'язано з меншою площею листкової пластинки рослин цього варіанта та швидшим відмиранням листків нижніх ярусів, що супроводжувалося ремобілізацією азотистих сполук у верхній листок (дані не наводяться).

У період наливання зернівки вміст РБФК/О у прапорцевому листку знижувався. У сорту Миронівська 808 вміст ферменту у фазу молочно-воскової стиглості знижувався порівняно з фазою цвітіння на 62 і 80% відповідно за умов високого та низького рівня живлення. У сорту Фаворитка зменшення вмісту РБФК/О у варіанті із внесенням високої дози добрив було статистично недостовірним, а у разі застосування низької дози становило 42%. Слід відзначити, що на пізніх етапах репродуктивного розвитку вміст ферменту більшою мірою залежав від сортових особливостей, ніж від дози добрив. Його значення у ремонтантного сорту Фаворитка навіть за умов низького рівня живлення було більшим, ніж у Миронівської 808 за умов високого рівня. Втрати РБФК/О внаслідок ремобілізації в сорту Фаворитка мінімізувалися високим забезпеченням азотом. У сорту Миронівська 808 цей ефект проявлявся набагато слабше.

Інтенсивність істинного фотосинтезу в розрахунку на одиницю вмісту РБФК/О в листку є коректним показником питомої активності ферменту *in planta* [13]. Значення цього показника було нижчим у молодих прапорцевих листках і зростало в ході онтогенезу

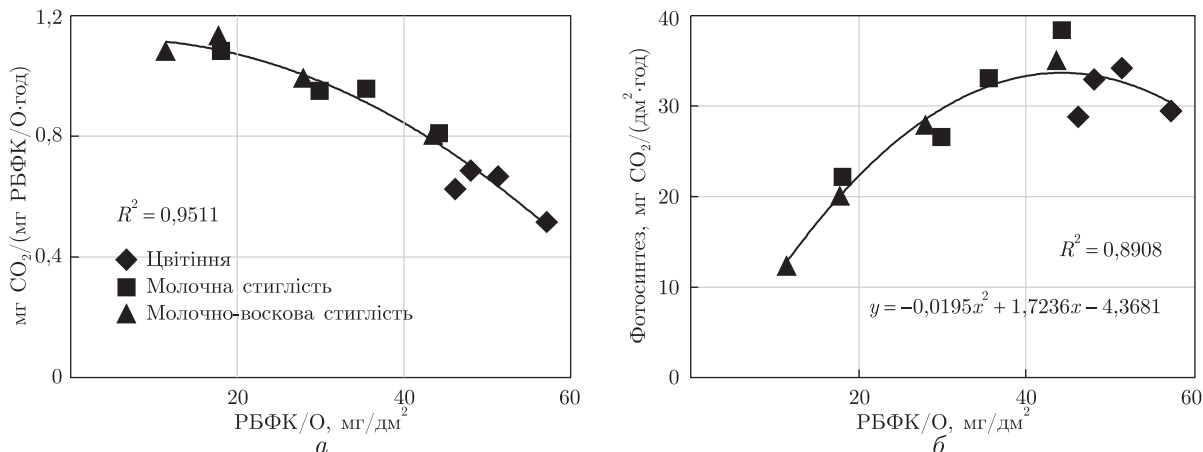


Рис. 3. Залежність питомої карбоксилазної активності РБФК/О (а) і інтенсивності фотосинтезу (б) від вмісту РБФК/О в прапорцевому листку рослин озимої пшениці сортів Фаворитка і Миронівська 808 за умов різного рівня мінерального живлення

(див. рис. 2, б). У сорту Фаворитка питома активність РБФК/О підвищилася за період від цвітіння до молочно-воскової стиглості на 21 і 45%, а в сорту Миронівська 808 значно істотніше — на 82 і 110% за умов високого і низького рівня мінерального живлення відповідно. Водночас певної загальної для всіх дат відбору зразків залежності питомої активності РБФК/О від особливостей сорту чи дози добрив не виявлено.

Як видно з рис. 3, а, величина питомої активності ферменту незалежно від фази онтогенезу, сорту чи рівня живлення тісно негативно корелювала з його вмістом в листку. Негативний зв'язок між вмістом РБФК/О і показниками питомої активності ферменту *in vivo* зафіксований у ряді досліджень з різними видами рослин [11] і, зокрема, з пшеницею в ході онтогенезу листка [13], однак причини, що зумовлюють такий характер залежності, залишаються нез'ясованими. Автори цитованих праць припускають, що це може бути пов'язано з дуже високою концентрацією РБФК/О в стромі хлоропластів, яка заважає дифузії субстратів і продуктів реакцій циклу Кальвіна та функціонуванню шаперонного ферменту РБФК/О-активази, в результаті чого частина реакційних центрів ферменту залишається неактивною. Проте жодне з припущень не отримало достатніх експериментальних підтверджень. Крім того, в дослідях з трансгенними рослинами тютюну виявлено, що підвищення концентрації загального білка в стромі хлоропластів за рахунок чужорідного фотосинтетично нейтрального майже вдвічі не приводило до зниження інтенсивності фотосинтезу і порушень росту за звичайних умов вирощування [14].

Проте вважають, що РБФК/О може накопичуватися в листках у надмірній (відносно потреб фотосинтезу) кількості і слугувати для тимчасового депонування азоту в рослині [13, 15]. При цьому питома активність ферменту тільки частково контролюється ступенем його активації [11]. Припускають, що більш значні зміни активності РБФК/О можуть бути пов'язані з експресією різних форм малої субодиниці [5].

В наших дослідях загальна для об'єднаної вибірки даних залежність фотосинтезу від вмісту РБФК/О досить добре апроксимується квадратичною функцією з пологим максимумом і тенденцією до зниження в області високих значень вмісту ферменту, які є властивими для фази цвітіння (див. рис. 3, б). Водночас слід відзначити різний ступінь лінійної кореляції показників залежно від фази розвитку рослини. У фазу цвітіння активність асиміляції

CO<sub>2</sub> не корелювала з вмістом РБФК/О, а в період наливання зернівок (фази молочної і молочно-воскової стиглості) виявлено дуже тісний позитивний зв'язок між вмістом ферменту і інтенсивністю фотосинтезу. Коефіцієнти лінійної кореляції в зазначені фази розвитку становили  $-0,054$ ,  $+0,966$  та  $+0,970$  відповідно.

Отримані дані свідчать про те, що інтенсивність фотосинтезу, а також відмінності між сортами за цим показником у молодого прапорцевого листка у фазу цвітіння не залежали від вмісту РБФК/О. Разом з тим у період наливання зернівок інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub> у листках пшениці визначалася збереженням вмісту ферменту. При цьому вагоміше значення мали саме сортові особливості ремонтантності, ніж забезпеченість азотом. Накопичення РБФК/О в молодому прапорцевому листку пов'язане, очевидно, більшою мірою з депонуванням азоту, тоді як у період наливання зернівок вміст ферменту визначає рівень інтенсивності фотосинтезу.

Підтримання високої фотосинтетичної активності в прапорцевому листку сучасного сорту Фаворитка сприяло кращому забезпеченню асимілятами процесів росту і наливання зернівок. Маса 1000 зерен, що характеризує виповненість зерна, була більшою в сорту Фаворитка порівняно з Миронівською 808 на 13 і 29% при низькому і високому рівні живлення відповідно. Загалом зернова продуктивність колосу ремонтантного сорту була вищою на 37% у варіанті з внесенням низької дози добрив і на 67% у разі застосування високої дози.

Таким чином, встановлено, що висока активність асиміляції CO<sub>2</sub> у нового високопродуктивного сорту в період формування і наливання зернівок забезпечувалася вищим вмістом ферменту РБФК/О і повільнішими темпами його деградації в ході онтогенезу. Збереження пулу РБФК/О в листку на пізніх етапах репродуктивного розвитку поліпшувалося за умов високого рівня мінерального живлення, але визначалося, головним чином, генетичними особливостями — ремонтантністю сорту. В цілому, криволінійна залежність між вмістом РБФК/О і активністю фотосинтезу в досліджених сортів у ході онтогенезу свідчить про те, що накопичення РБФК/О в молодому прапорцевому листку у фазу цвітіння, очевидно, пов'язане з депонуванням азоту, а в період наливання зернівок вміст ферменту детермінує рівень інтенсивності фотосинтезу.

## Цитована література

1. Моргул В. В., Кірізіій Д. А. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення її продуктивності // Физиология и биохимия культ. растений. – 2012. – **44**, № 6. – С. 463–483.
2. Evans J. R. Improving photosynthesis // Plant Physiol. – 2013. – **162**, No 4. – P. 1780–1793.
3. Parry M. A. J., Reynolds M., Salvucci M. E. et al. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency // J. Exp. Bot. – 2011. – **62**, No 2. – P. 453–467.
4. Parry M. A. J., Andralojc P. J., Scales J. C. et al. Rubisco activity and regulation as targets for crop improvement // J. Exp. Bot. – 2013. – **64**, No 3. – P. 717–730.
5. Spreitzer R. J., Salvucci M. E. Rubisco: structure, regulatory interactions, and possibility for a better enzyme // Annu. Rev. Plant Biol. – 2002. – **53**. – P. 449–475.
6. Gaju O., Allard V., Martre P. et al. Identification of traits to improve the nitrogen-use efficiency of wheat genotypes // Field Crop Res. – 2014. – **123**, No 2. – P. 139–152.
7. Feller U., Anders I., Mae T. Rubiscolitics: fate of Rubisco after its enzymatic function in a cell is terminated // J. Exp. Bot. – 2008. – **59**, No 7. – P. 1615–1624.
8. Gregersen P. L., Guletic A., Boschian L., Krupinska K. Plant senescence and crop productivity // Plant Mol. Biol. – 2013. – **82**, No 6. – P. 603–622.
9. Кірізіій Д. А., Шадчина Т. М., Стасик О. О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимої пшениці. – Київ: Основа, 2011. – 416 с.

10. *Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения* / Под ред. А. Т. Мокроносова, А. Г. Ковалева. – Москва: Агропромиздат, 1989. – 460 с.
11. Eichelman H., Talts E., Oja V. et al. Rubisco in planta is regulated in balance with photosynthetic electron transport // J. Exp. Bot. – 2009. – **60**, No 14. – P. 4077–4088.
12. Laemmli U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // Nature. – 1970. – **227**, No 5259. – P. 680–685.
13. Theobald J. C., Mitchel R. A. C., Parry M. A. J., Lawlor D. W. Estimating the excess investment in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of spring wheat grown under elevated CO<sub>2</sub> // Plant Physiol. – 1998. – **118**, No 3. – P. 945–955.
14. Yabuta Yu., Tamoi M., Yamamoto K. et al. Molecular design of photosynthesis-elevated chloroplasts for mass accumulation of a foreign protein // Plant Cell Physiol. – 2008. – **49**, No 3. – P. 375–385.
15. Laisk A., Eichelman H., Oja V. et al. Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural canopy: rate parameters // Plant Cell Environ. – 2005. – **28**, No 3. – P. 375–388.

## References

1. Morgun V. V., Kiriziy D. A. Fiziolohiia i biokhimiia kulturnykh rastenii, 2012, **44**, No 6: 463–483 (in Ukrainian).
2. Evans J. R. Plant Physiol., 2013, **162**, No 4: 1780–1793.
3. Parry M. A. J., Reynolds M., Salvucci M. E. et al. J. Exp. Bot., 2011, **62**, No 2: 453–467.
4. Parry M. A. J., Andralojc P. J., Scales J. C. et al. J. Exp. Bot., 2013, **64**, No 3: 717–730.
5. Spreitzer R. J., Salvucci M. E. Annu. Rev. Plant Biol., 2002, **53**: 449–475.
6. Gaju O., Allard V., Martre P. et al. Field Crop Res., 2014, **123**, No 2: 139–152.
7. Feller U., Anders I., Mae T. J. Exp. Bot., 2008, **59**, No 7: 1615–1624.
8. Gregersen P. L., Guletic A., Boschian L., Krupinska K. Plant Mol. Biol., 2013, **82**, No 6: 603–622.
9. Kiriziy D. A., Shadchyna T. M., Stasyk O. O. et al. Osoblyvosti fotosyntezy i produktsiinoho procesu u vysokointensyvnykh henotypiv ozymoi pshenytsi, Kiev: Osnova, 2011 (in Ukrainian).
10. Mокроносова А. Т., Ковалиова А. Н., Eds. Fotosintez i bioproduktivnost: metody opredeleniia, Moscow: Agropromizdat, 1989 (in Russian).
11. Eichelman H., Talts E., Oja V. et al. J. Exp. Bot., 2009, **60**, No 14: 4077–4088.
12. Laemmli U. K. Nature, 1970, **227**, No 5259: 680–685.
13. Theobald J. C., Mitchel R. A. C., Parry M. A. J., Lawlor D. W. Plant Physiol., 1998, **118**, No 3: 945–955.
14. Yabuta Yu., Tamoi M., Yamamoto K. et al. Plant Cell Physiol., 2008, **49**, No 3: 375–385.
15. Laisk A., Eichelman H., Oja V. et al. Plant Cell Environ., 2005, **28**, No 3: 375–388.

*Надійшло до редакції 21.12.2015*

**В. В. Франтийчук, С. К. Сытник, О. О. Стасик, А. И. Михно**

Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, Киев

*E-mail:* o.stasik@yandex.com

### **Содержание РБФК/О и активность ассимиляции СО<sub>2</sub> в онтогенезе флагового листа различных по продуктивности сортов озимой пшеницы**

*Установлено, что содержание РБФК/О во флаговом листе растений озимой пшеницы тесно положительно коррелирует с интенсивностью фотосинтеза в период налива зерна и старения фотосинтетического аппарата. Сохранение высокого уровня РБФК/О и фотосинтеза листа на поздних этапах репродуктивного развития определяется, главным обра-*

зом, генетически детерминированной ремонтантностью сорта и улучшается при повышении дозы минерального питания. Максимальное накопление РБФК/О в молодом флаговом листе растений пшеницы в фазу цветения, очевидно, в большей степени связано с депонированием азота и не коррелирует с интенсивностью фотосинтеза.

**Ключевые слова:** *Triticum aestivum* L., фотосинтез, РБФК/О, онтогенез, продуктивность.

V. V. Frantiychuk, S. K. Sitnik, O. O. Stasik, A. I. Mikhno

Institute of Plant Physiology and Genetics of the NAS of Ukraine, Kiev

E-mail: o.stasik@yandex.com

### **Rubisco content and CO<sub>2</sub> assimilation activity in flag leaf during ontogeny in winter wheat varieties of different productivities**

*It is established that the rubisco content in flag leaf of winter wheat plants closely positively correlates with the photosynthesis activity during grain ripening and senescence of the photosynthetic apparatus. Maintaining a high rubisco level and CO<sub>2</sub> assimilation at later stages of reproductive development depend mainly on genetically determined stay-green traits of the variety and are improved with increasing the mineral nutrition. The maximum accumulation of rubisco in young flag leaf of wheat plants at anthesis is related rather to the nitrogen deposition and does not correlate with the intensity of photosynthesis.*

**Keywords:** *Triticum aestivum* L., photosynthesis, rubisco, ontogenesis, productivity.