

УДК 581.1

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОСВЯЗИ ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ

© 2019 г. З. Ф. Рахманкулова<sup>1</sup>

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений  
им. К. А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия

Поступила в редакцию 06.04.2018 г.

После доработки 15.05.2018 г.

Принята к публикации 24.05.2018 г.

В обзоре рассмотрены современные представления о взаимосвязи фотосинтеза и дыхания, проанализированы данные зарубежных и отечественных исследователей о количественном соотношении процессов в листе и в целом растении. Особое внимание уделено функционированию темнового дыхания на свету и методам его изучения с использованием классического газообмена, флуоресценции хлорофилла и изотопов углерода. Обсуждены возможные причины консервативности и вариабельности соотношения суммарного дыхания к gross-фотосинтезу в стационарных и стрессовых условиях, а также перспективы дальнейших исследований.

**Ключевые слова:** углеродный баланс – gross-фотосинтез – темновое дыхание – митохондриальное дыхание на свету – стационарное состояние (*steady-state*) – стресс

**DOI:** 10.1134/S0015330319030114

### ВВЕДЕНИЕ

Для создания глобальных биосферных моделей, отражающих изменение климата, и прогнозных моделей продуктивности сельскохозяйственных растений важно оценить количественно компоненты глобального углеродного цикла, в том числе, составляющие газообмена растений [1]. В углеродном балансе растительности преобладают два больших потока: фотосинтез (Pg) и дыхание (R). Многие механистические модели пытаются имитировать два потока отдельно, каждый с их собственным набором внутренних и внешних элементов управления [2]. Однако по мере накопления информации становится очевидным наличие сложной физиологической и количественной взаимосвязи между параметрами углеродного обмена растений.

При изучении связи газообмена листьев с ростом и продуктивностью растений внимание обычно фокусируют на фотосинтетической фиксации CO<sub>2</sub> [3]. Однако для прогнозирования про-

дуктивности необходимо учитывать и другие процессы, такие как дыхание, обмен азота (и серы), биосинтез аминокислот, а также потери углерода в виде экссудатов и летучих органических соединений. Пренебрежение ими может привести к переоценке урожая на 30% по сравнению с величинами, основанными исключительно на определении количества ассимилированного CO<sub>2</sub> [4, 5].

Одним из важных и до сих пор мало изученных компонентов глобального углеродного цикла является темновое митохондриальное дыхание листьев (R<sub>dark</sub>, или Rd) [6]. При дыхании листьев в атмосферу выделяется почти половина всего дыхательного CO<sub>2</sub> растительности [7], что составляет приблизительно 30 Гт углерода в год [8]. Показано, что вследствие климатических изменений происходит изменение Rd, что влияет на обмен и запасаение углерода в отдельных экосистемах, концентрацию CO<sub>2</sub> в атмосфере и, как следствие, степень будущего глобального потепления [6]. Исходя из современных представлений о величине митохондриального дыхания, можно предположить, что оно может быть на 30% выше существующих оценок, что необходимо учитывать в климатических моделях [9]. В 2015 г. Atkin с соавт. [6] была создана глобальная база данных (GlobalResp), основанная на анализе изменений Rd листьев растений от арктической тундры до тропических лесов, т.е. вдоль глобальных климатических градиентов на примере различных таксонов.

*Сокращения:* КЭР – коэффициент эффективности роста, A – видимый фотосинтез, Ci – концентрация CO<sub>2</sub> в межклетниках, CUE – эффективность использования углерода, GMRP – парадигма дыхания роста/дыхания поддержания, Pg – gross-фотосинтез, R – темновое (митохондриальное) дыхание, Rd – дыхание в темноте, Rl – дыхание на свету.

<sup>1</sup> Адрес для корреспонденции: Рахманкулова Зульфира Фаузиевна. 127276 Москва, Ботаническая ул., 35. Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН. Электронная почта: Zulfirar@mail.ru

Данная база имеет большое значение для разработки новых наземных биосферных моделей в условиях изменяющегося климата [10].

Особые сложности вызывают измерения митохондриального дыхания на свету ( $R_{\text{light}}$ , или  $R_l$ ). Дневное дыхание листьев — это небольшой поток  $\text{CO}_2$ , но он значим для метаболизма и баланса углерода [5]. Имеются существенные доказательства того, что дневное (митохондриальное) дыхание следует рассматривать как динамический метаболический путь, который взаимодействует с фотосинтезом и фотодыханием, реагирует на мольную долю атмосферного  $\text{CO}_2$  и является одним из центральных факторов эффективности использования углерода в растениях, в том числе, в стрессовой ситуации [11]. За последние годы значительные успехи в оценке митохондриального дыхания на свету были достигнуты благодаря использованию изотопов углерода, “омик”-технологий и измерений скорости дыхания в контролируемых условиях или в естественных условиях экосистем [5]. Анализ большого количества данных показал, что скорость дыхания, измеренная по выделению  $\text{CO}_2$  на свету, ниже, чем в темноте [12, 13]. Вместе с тем, имеются данные, что свет не влиял или даже стимулировал митохондриальное дыхание [14]. Следовательно, вопрос о влиянии света на митохондриальное дыхание нельзя считать решенным.

Важной характеристикой углеродного баланса растений является количественное соотношение дыхания и гросс-фотосинтеза ( $R/P_g$ ). На сегодняшний день есть две точки зрения о данном соотношении. Одни считают, что оно постоянно [2, 15], другие — переменное, но в ограниченном диапазоне [16, 17]. Основываясь на сопоставлении собственной прогностической модели с классическим экспериментальным уравнением McStee [18], J. Thornley [19] пришел к выводу, что в фазу стационарного роста растений отношение дыхание/фотосинтез имеет значение 0.4, является консервативным и аналогичным для разных экосистем. В то же время, нельзя не отметить наличие множества работ, свидетельствующих о вариативности соотношения  $R/P_g$  [20].

Количественные значения величины соотношения фотосинтеза и дыхания были получены И.А. Муреем [21, 22] в опытах, проведенных с использованием герметичной вегетационной камеры (ИФР РАН, Москва), позволяющей создавать строго контролируемые оптимальные условия в ходе всего периода выращивания растений. На основе анализа кинетических кривых газообмена после выключения света было показано, что у разных  $C_3$ - и  $C_4$ -видов (подсолнечник, сахарная свекла, кукуруза) на завершающем этапе вегетативной фазы роста соотношение  $R/P_g$  являлось видонеспецифичным, постоянным и составило

0.38–0.4. Данная константа отражает оптимальный энергетический баланс между фотосинтезом и дыханием. Позже было установлено, что даже при небольшом отклонении от сбалансированных оптимальных внешних условий соотношение  $R/P_g$  изменяется чаще в сторону увеличения [23]. Работы И.А. Муреем, проведенные еще в 1980-х годах, были мало известны зарубежным исследователям и не получили должной оценки. Академик А.Т. Мокроносов рассматривал их как существенный шаг в направлении развития количественной физиологии растений. Подводя итог, можно сказать, что на сегодняшний день остаются открытыми вопросы: 1) подавляется ли светом темновое (митохондриальное) дыхание на свету и 2) является ли соотношение  $R/P_g$  постоянным или переменным?

Цель данного обзора — анализ результатов работ зарубежных и отечественных исследователей, посвященных изучению основных компонентов газообмена растений и количественной оценке взаимосвязи фотосинтеза и дыхания.

## МИТОХОНДРИАЛЬНОЕ ДЫХАНИЕ НА СВЕТУ И В ТЕМНОТЕ

Для своего существования растительный организм должен дышать, т.е. окислять продукты фотосинтеза. При этом происходит образование углеродных скелетов промежуточных соединений и полезной энергии (АТФ и НАД(Ф)Н), необходимых для биосинтеза и связанных с ним процессов, а также для поддержания существующей биомассы в функциональном состоянии.

Исторически фотосинтез и дыхание рассматривались как независимые процессы, однако в последнее время все больше данных свидетельствует о том, что функции хлоропластов и митохондрий четко скоординированы и тесно взаимодействуют через внутриклеточные пулы метаболитов [11–13, 24, 25]. Показаны тесные метаболические взаимодействия дыхательного обмена с реакциями фотосинтетического цикла Кальвина-Бенсона [26], фотодыханием [27] и ассимиляцией нитрата [28]. Это свидетельствует о важности, значительной гибкости и адаптивности митохондриальных функций в фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих клетках растений [11].

В изучении митохондриального дыхания гетеротрофных и автотрофных тканей в темноте достигнуты определенные успехи, в частности, создана глобальная база данных (GlobResp) на основе анализа изменений  $R_d$  листьев растений 899 видов, произрастающих в разных климатических зонах от арктической тундры до тропического леса [6]. О. Atkin с соавт. [6] показали, что реакция темнового дыхания на изменение температуры и засуху может иметь сложный характер. В частно-

сти, при повышении температуры изменения дыхания листьев были меньше, чем ожидалось, т.е. типичное удвоение темнового дыхания, связанное с возрастанием температуры на 10°C, не наблюдалось. Напротив, Rd было выше у растений в более холодных условиях произрастания по сравнению с более теплыми. В ответ на засуху Rd может изменяться либо оставаться постоянным [29], а также увеличиваться с усилением засухи [6, 30].

Большие трудности возникают при количественной оценке митохондриального дыхания листьев на свету (Rl), которое также имеет большое значение для понимания физиологии растений и биогеохимических процессов в экосистемах. Rl включает различные метаболические пути: цикл Кребса, окислительный пентозофосфатный путь и все другие митохондриальные нефотодыхательные реакции декарбоксилирования (например, активность малик-энзима и т.д.), а также окислительную электрон-транспортную сеть (ЭТЦ) [5]. Митохондриальное дыхание играет важную роль в метаболизме углерода и азота в дневное время, в частности, поставляет АТФ для синтеза основного экспортного продукта сахарозы, обеспечивает растение 2-оксоглутаратом, необходимым для усвоения азота и белкового обмена в целом [31]. Известно, что энергетические процессы и системы их регуляции в автотрофных клетках значительно отличаются от таковых в гетеротрофных. Наличие двух мощных источников энергии – фотосинтеза и дыхания – привело к возникновению в фотосинтезирующей клетке ряда отличительных особенностей. В частности, это присутствие альтернативных путей в митохондриальной ЭТЦ, благодаря чему клетка способна диссипировать избыток восстановителей; особое строение комплекса I в митохондриальной ЭТЦ, а именно наличие карбоангидразы и L-галактоно-1,4-лактон дегидрогеназы; наличие фотодыхания с собственным метаболизмом и регуляцией, характеризующегося протекторной ролью и связью с азотным обменом; особая система редокс-регуляции. Все эти особенности автотрофной клетки, и, в первую очередь, присутствие фотосинтеза, способствуют метаболической модификации митохондриального дыхания на свету. В результате, используются другие углеродные потоки, по сравнению с Rd, и соответственно другие субстраты, так называемые “молодые ассимиляты”, пулы которых имеют другое время оборота [21]. Изотопный состав выделяемого в процессе дыхания CO<sub>2</sub> ( $\delta^{13}C_R$ ) различается в автотрофных и гетеротрофных органах. По сравнению со всеми другими органами (корни, стебель/ствол и плоды), листья характеризуются постепенным снижением фракции <sup>13</sup>C при переходе свет–темнота. Авторы объясняют данный эффект различиями в источнике органических соединений, используемых при

дыхании [32]. Фотосинтез как основной продукционный процесс, определяющий рост растений, влияет на дыхание непосредственно через поставку “молодых ассимилятов” и метаболические сигналы (АФК, аскорбат и т.д.). В то же время показано, что глюкоза не включается в гликолиз на свету. Однако использование меченого <sup>14</sup>C-глутамата привело к перераспределению метки в глутамат, сахара и органические кислоты, что ясно показывает возможность глутамата метаболизироваться через цикл Кребса [5, 33]. Установлено, что митохондриальный пируватдегидрогеназный комплекс частично инактивирован (обратимым) фосфорилированием в освещенных листьях [34] примерно на 30% [35, 36]. Кроме того, ферменты цикла Кребса частично ингибируются на свету [37], вероятно, из-за высоких соотношений в митохондриях НАДН/НАД<sup>+</sup> и АТФ/АДФ в результате декарбоксилирования фотодыхательного глицина [5, 38]. В то же время есть работы, свидетельствующие об отсутствии подавления митохондриального дыхания светом [15, 39–41]. Сложности в интерпретации влияния света на митохондриальное дыхание связаны с тем, что нет метода прямого измерения Rl, а большинство доступных требуют нефизиологических условий измерения.

Обычно Rl определяется как скорость нефотодыхательного выделения CO<sub>2</sub> или потребления O<sub>2</sub> на свету, рассчитанная на площадь листа. Однако, несмотря на то, что исследованиям дыхательного метаболизма в фотосинтезирующих органах растений более 70 лет, до сих пор имеются трудности в количественной оценке митохондриального дыхания листьев на свету, в первую очередь, из-за маскирующего действия фотосинтеза. Еще в 1940-х годах В. Кок и его сотрудники, используя измерения газообмена кислорода, показали, что потребление O<sub>2</sub> в процессе дыхания при слабом освещении происходит медленнее, чем в темноте (эффект Кока) [42, 43]. В настоящее время широко применяются несколько методов, связанных с использованием классического газообмена, флуоресценции хлорофилла или изотопов углерода, однако каждый из них имеет некоторые недостатки [5]. Наиболее доступными и давно активно используемыми методами измерения дыхания на свету являются методы А. Лайска и В. Кока. Это косвенные методы, основанные на анализе кривых CO<sub>2</sub>-газообмена. В случае метода Лайска [44] измеряется видимый фотосинтез при разной концентрации внутриклеточного углекислого газа при разных интенсивностях света, так называемые A/ci-кривые. В методе Кока [43] анализируется изменение видимого фотосинтеза в зависимости от освещения. Rl определяется экстраполяцией кривых (A/света) к нулевым значениям освещения. В обоих случаях мониторинг CO<sub>2</sub>-газообмена осуществляется при очень малых пото-

ках  $\text{CO}_2$  или в условиях слабого освещения, т.е. вблизи углекислотной и световой компенсационных точек. Оба метода демонстрируют ингибирование выброса  $\text{CO}_2$  в ходе дыхания на свету [5, 45], однако есть некоторые сомнения относительно точности полученных с их помощью значений  $R_l$ . Метод Кока может быть скорее связан с эффектом увеличения квантового выхода фотосинтеза при слабом освещении и изменениями концентрации  $\text{CO}_2$  в хлоропластах, чем с торможением митохондриального дыхания на свету [39]. Метод Лайска может быть скомпрометирован изменениями внутренней проводимости потоков  $\text{CO}_2$  в листовой пластинке [5]. По мнению ряда авторов, необходима переоценка величин  $R_l$ , измеренных на основе данных методов [38, 40]. В частности, сравнение измерений светового дыхания листьев, полученных по методу Лайска ( $R_l$ ) и с использованием нового неравновесного изотопного метода (isotopic disequilibrium method,  $R_l^{13}\text{C}$ ), показало, что значения светового дыхания были ниже  $R_d$ . Однако средние значения  $R_l$ , измеренные с помощью метода Лайска, были на 28% ниже, чем  $R_l^{13}\text{C}$ , т.е. метод Лайска значительно недооценивает митохондриальное дыхание на свету [40].

В настоящее время используются и другие методы, которые часто являются более современными версиями методов Лайска и Кока, например, совмещение метода Кока с измерением флуоресценции хлорофилла ФСII [5]. К достоинствам данного метода можно отнести его применимость для  $\text{C}_3$ - и  $\text{C}_4$ -растений, а к недостаткам то, что он работает при низких интенсивностях света, как и метод Кока. До сих пор используется метод Корника, который оценивает дыхание на свету, регистрируя выделение  $\text{CO}_2$  в атмосферу без  $\text{CO}_2$  при 21 и 0% концентрации  $\text{O}_2$  [46]. Главным недостатком этого метода являются нефизиологические условия, а именно отсутствие  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$ , вызывающее аноксический эффект. Интерес представляет метод Пярника, основанный на использовании радиоактивного  $^{14}\text{C}$ . Данный метод позволяет отделить дыхание от текущего фотосинтеза и потоков углерода, связанных с хранением запасных продуктов, но он осуществляется при очень высокой концентрации  $\text{CO}_2$  (3%) и низкой  $\text{O}_2$  [47]. Метод Лорето и близкий к нему метод Гонга основаны на регистрации  $^{12}\text{CO}_2$ , выделяющегося в результате дыхания на свету, в атмосферу  $^{13}\text{CO}_2$ . Данные методы относительно дороги и предполагают, что дыхательные субстраты не содержат  $^{13}\text{C}$ , но это может быть не совсем правильно, учитывая хлоропластное декарбоксилирование [48, 49].

Одна из причин трудностей, возникающих при количественной оценке митохондриального дыхания на свету, состоит в том, что данный про-

цесс и фотодыхание могут компенсировать друг друга, сохраняя общее количество выделенного  $\text{CO}_2$  на свету [50]. На основе анализа кинетических кривых  $\text{CO}_2$  газообмена, измеренных после выключения света, на растениях, произрастающих в оптимальных стационарных условиях, в вегетативную фазу роста И. Муреем было показано, что митохондриальное дыхание на свету составляет 19–20% от уровня гросс-фотосинтеза растения [22]. Т. Пярник и О. Кеерберг [51], используя радио-газометрический метод, показали на пшенице, табаке и ячмене, что ингибирование светом митохондриального дыхания составило 14, 46 и 55%, соответственно. С использованием комбинированных измерений газообмена и неравновесного изотопного метода, позволяющего разделить видимый фотосинтез и темновое дыхание на свету, было показано, что ингибирование митохондриального дыхания в освещенных, неповрежденных листьях *Holcus lanatus* ( $\text{C}_3$ ) составило 14%, а у *Sorghum bicolor* ( $\text{C}_4$ ) – 58% [40].

Итак, гликолиз, протекающий в цитоплазме автотрофной клетки на свету, лимитирован. Активность пируватдегидрогеназного комплекса может быть снижена на 30%, цикл Кребса в матрике митохондрий модифицирован, не совсем является циклом и может быть подавлен на 75% [52]. Митохондриальная ЭТЦ остается активной, но усиливаются альтернативные пути, обеспечивающие диссипацию избытка восстановителей, в том числе, экспортируемых из хлоропластов [25]. Митохондриальное дыхание на свету рассматривается как процесс, необходимый для оптимизации условий протекания фотосинтеза. Оно участвует в образовании конечных продуктов фотосинтеза, контролирует уровень накопления восстановителей в клетке, защищает фотосинтетический аппарат клетки от фотоингибирования и в целом является необходимым условием жизнедеятельности зеленого растения [11, 53].

#### КОЛИЧЕСТВЕННОЕ СООТНОШЕНИЕ ДЫХАНИЯ И ФОТОСИНТЕЗА В РАСТЕНИЯХ – ПОСТОЯННОЕ ИЛИ ПЕРЕМЕННОЕ?

В углеродном балансе растительности преобладают два больших потока: приток углерода через фотосинтез и отток через дыхание. Растения также теряют углерод через потерю биомассы при старении и через корневую экссудацию, но это незначительные потери по сравнению с дыханием [2]. Поэтому соотношение дыхания и гросс-фотосинтеза ( $R/P_g$ ) часто используют для оценки углеродного баланса растений, который имеет большое значение для оценки и прогнозирования их продуктивности и создания прогностических климатических моделей, в которых необходимо учитывать краткосрочные и долгосрочные вкла-

ды растительных экосистем в связывание углерода. В частности, прогностические модели показывают, что большая часть тропических лесов Амазонки могут исчезнуть в этом столетии в результате глобального потепления, поскольку предполагается, что дыхание может увеличиваться независимо от изменений в процессе фотосинтеза [2, 54].

Для оценки продуктивности и эффективности использования углерода на процессы роста используют параметр, тесно связанный с отношением  $R/P_g$ , — это коэффициент эффективности роста (КЭР), показывающий долю продуктов фотосинтеза, затраченных на накопление биомассы растений:  $R/P_g = 1 - \text{КЭР}$ . В англоязычной литературе чаще используется аналогичный параметр, а именно эффективность использования углерода (CUE). Этот ключевой в углеродном цикле и в моделях роста растений параметр количественно определяет долю фиксированного углерода, который реализуется в чистой продуктивности [40]. Так как дыхание играет роль в эффективности использования углерода, влияние дыхания листьев на баланс углерода учитывается и в CUE, который вычисляется как отношение чистого накопления углерода, учитывающего его потери в интегрированном дыхании, к интегрированному ассимилированному углероду [5]:

$$\text{CUE} = \frac{\text{Чистая первичная продукция}}{\text{Валовая первичная продукция}}$$

Установлено, что данный параметр у растений варьирует в ограниченном диапазоне (обычно 0.4–0.6) независимо от их размера и условий окружающей среды. Об этом свидетельствует ряд работ, в которых исследования проводились на пшенице с разной биомассой, при разной температуре и концентрации  $\text{CO}_2$  [55], на *Pinus radiata* при разном орошении и удобрении [56] и т.д. Тем не менее, по мнению других авторов, CUE не является постоянным значением [57].

Для характеристики углеродного баланса используют соотношение темнового дыхания и gross-фотосинтеза  $R_d/P_g$  или  $R/P_g$  [6], хотя интерес представляет и  $R_l/P_g$ . Однако поскольку до сих пор остается открытым вопрос о величине  $R_l$  (см. гл. 1), этот параметр используется достаточно редко. В соотношении  $R/P_g$  значения  $R$  и  $P$  представлены в одинаковых единицах, т.е. соотношение является безразмерным и относительным, измеряются параметры в краткосрочных, а чаще в долгосрочных экспериментах (сезонных, годовых), на целых растениях или сообществах растений. За последние два десятилетия анализ соотношения суммарного темнового дыхания к gross-фотосинтезу представлен в ряде обзоров и экспериментальных статей [2, 7, 15, 16, 19, 23, 55].

M. Cannell и J. Thornley [16] проанализировали и обобщили большое количество экспериментальных данных и показали, что большинство

значений  $R/P_g$  находятся в пределах 0.35–0.80, хотя ими было высказано предположение, что отношение  $R/P_g$  хоть и переменное, но консервативно в диапазоне 0.4–0.6. В работе J. Thornley и M. Cannell [17] отношение общего дыхания растений к общему фотосинтезу ценоза варьирует в более узком диапазоне — 0.35–0.45. Однако авторы подчеркивают, что это соотношение не было постоянным. Наименьшие значения были зарегистрированы весной и ранним летом, во время основного периода роста, а наибольшие — в осенне-зимний период. По мнению J. Amthor [20], минимальные значения  $R/P_g$  связаны с расходами на рост.

R. Gifford [15, 55] считает, что причина относительного постоянства соотношения  $R/P_g$  заключается в тесной связи процессов фотосинтеза и дыхания. Дыхание не может быть независимым от фотосинтеза, потому что дыхательные субстраты фотосинтетического происхождения, то есть растения не могут дышать, если они перед этим не фотосинтезировали. В результате измерения фотосинтеза и дыхания растений пшеницы в течение 24 ч при разных температурных режимах (от 15 до 30°C) величина соотношения  $R/P_g$  была относительно постоянной, варьировала в узком диапазоне 0.4–0.45 и не зависела от температуры [15, 55]. Данные выводы согласуются с другими работами [58–61].

Некоторое механистическое понимание постоянства соотношения  $R/P_g$  было предоставлено O. Atkin с соавт. [7, 62]. Они показали, что данное отношение постоянно у растений разных видов, выращенных при умеренной температуре, соответствующей естественным условиям обитания. M. Van Oijen с соавт. [2] на основе эмпирических данных, свидетельствующих о том, что отношение  $R/P_g$  ограничено узким диапазоном 0.4–0.5, и представленной ими теоретической модели, связывающей фотосинтез и дыхание с другими важными потоками углерода в растениях, такими как рост, хранение и ремобилизация запасных веществ, доказывают, что процессы, связанные с потреблением углерода, и их относительные величины имеют ограничения, обусловленные законом сохранения массы [2]. Исходя из теоретического изучения количественных соотношений между четырьмя потоками углерода:  $P_g$ ,  $R$ , ростом и хранением запасных соединений (или его обратной функцией — ремобилизацией) с учетом закона сохранения массы, авторы приводят относительные величины всех потоков углерода, которые зависят только от двух параметров: отношения  $R/P_g$  и относительной скорости запасаения углерода в ремобилизуемых пулах. Скорость запасаения, как показано, является свободно меняющимся параметром, тогда как отношение  $R/P_g$  ограничено узким диапазоном. Это и объясняет, по мнению авторов, постоянство данного отношения, кото-

рое дискутируется в литературе. Итак, обобщая работы, в которых авторы пытаются ответить на вопрос о постоянстве или переменности количественного соотношения дыхания и фотосинтеза в растениях, их можно условно разделить на две группы. Одна группа авторов придерживается точки зрения, что отношение  $R/P_g$  практически постоянно у разных видов и не зависит от внешних условий [2, 15]. Этот несколько упрощенный взгляд облегчает построение простых экосистемных моделей, применимых к проблемам изменения климата. Вторая группа авторов, которых J. Thornley [19] относит к редуccionистам и реалистам, пытаются понять механизмы, вызывающие изменение  $R/P_g$ , и считают, что хотя оно и ограничено в определенном пределе, но довольно постоянно [16, 17, 19, 20].

Важным этапом в изучении количественных отношений фотосинтеза и дыхания являются работы J. Thornley и, в частности, публикация 2011 г. [19]. Анализируя связь роста растений и дыхания с использованием уравнения К. McCree, в котором дыхание было представлено в виде двух компонент, что, в свою очередь, привело к “парадигме дыхания роста/дыхания поддержания” (growth-and-maintenance-respiration paradigm, GMRP), автор создал модель вариационного роста в двух состояниях растений, с определенной структурой и субстратом в каждом состоянии. Данная модель применима на разных уровнях от отдельных растений до экосистем. В модели представлены четыре процесса: фотосинтез, рост с дыханием роста, физиологическое старение (потеря биомассы) и рециркуляция некоторых веществ, а также четыре важных параметра: эффективность роста ( $Y_G$ ), доля структуры, вернувшейся в субстратный пул ( $f_{rec}$ ) и константы скорости использования субстрата и старения структуры. Моделируя понятия McCree о дыхании, автор создал альтернативную интерпретацию GMRP, где особое внимание уделено дыханию поддержания, которое в условиях модели определяется и вычисляется дважды: сначала в стадию экспоненциального роста и затем в стадию стационарного роста, т.е. в устойчивом состоянии (steady-state). Другими словами, внимание фокусируется на двух важных этапах динамики роста. Первая фаза — экспоненциального роста — является временной, но часто длится достаточно долго и поддается экспериментальному исследованию. Вторая фаза — устойчивое состояние — очень важна, поскольку многие растительные экосистемы могут долгое время находиться в приблизительно устойчивом состоянии. Однако эта фаза может быть менее доступна для измерения, потому что оценить steady-state в естественных условиях очень сложно [19]. В своих расчетах J. Thornley ввел следующие допущения: 1) значение эффективности роста было взято как  $Y_G = 0.75$ , поскольку оно довольно типично

для растительных экосистем, где целлюлоза или подобные соединения являются основным структурным компонентом [17, 19]; 2) поскольку реальная среда обитания переменна, от скудной до обильной, то вполне приемлемо взять  $f_{rec} = 0.5$  как среднее значение (между 0 и 1), т.е. предполагается, что 50% стареющего структурного углерода рециклируется и возвращается обратно в структуру; 3) при определении отношения дыхание/фотосинтез, фотосинтез рассчитывали в течение дня (12 часов), а дыхание — в течение суток (24 часа). J. Thornley [19] пришел к выводу, что отношение дыхание/фотосинтез составляет в фазу экспоненциального роста растений 0.23, а в стационарном, устойчивом состоянии (steady-state), когда масса растений достигла асимптоты, т.е. плато кривой роста, соотношение  $R/P_g$  имеет значение 0.4 и является консервативным, поскольку зависит от двух параметров — эффективности роста ( $Y_G$ ) и фракции (доли) переработки ( $f_{rec}$ ), значения которых аналогичны для разных экосистем. Интересно, что при длительном выращивании растений в постоянных условиях окружающей среды отношение дыхания/фотосинтез и в фазу экспоненциального роста растений, т.е. растущего экспоненциально, но с постоянной относительной скоростью роста, будет иметь идентичное значение 0.4. По мнению автора, это важный общий результат, показывающий связь между долгосрочным поведением экосистем и краткосрочным измерением на молодых растениях [19]. Из этого следует, что растительные экосистемы в неустойчивом состоянии будут отличаться по отношению дыхания к gross-фотосинтезу, но в устойчивом состоянии они стремятся к одному и тому же значению, которое практически не зависит от окружающей среды и экосистемы. В частности, в стадию стационарного роста отношение дыхания к gross-фотосинтезу составляет 0.4 для всех значений плотности светового потока, о чем свидетельствуют их общие асимптоты. У молодых экспоненциально растущих растений при высокой интенсивности света отношение  $R/P_g$  ниже данного значения, но достигает плато, т.е. значений 0.4, за более короткое время, чем у растений, произрастающих при низкой интенсивности света, у которых время выхода на плато значительно больше [19].

Итак, по мнению Thornley [19], в стационарную фазу роста (steady-state), при постоянных внешних условиях отношение дыхание/фотосинтез имеет значение 0.4. Вариабельность данного соотношения в разных научных статьях можно объяснить разнообразием внешних условий, в которых проводятся измерения. Так, на разных видах травянистых растений, вечнозеленых деревьев и кустарников было показано, что процессы дыхания и фотосинтеза в листьях при диапазоне температур роста (7, 14, 21 и 28°C) акклиматизи-

ровались асинхронно. В результате соотношение  $R/A$  изменялось в зависимости от температуры, в частности, увеличивалось у растений, адаптированных к холоду. При этом акклиматизационные ответы фотосинтеза и дыхания были одинаковыми у разных видов растений, в том числе отличающихся по общим показателям метаболизма, химического состава и структуры листьев [8].

### РАБОТЫ ОТЕЧЕСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАТЕЛЕЙ О ВЗАИМОСВЯЗИ ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ. КОНСТАНТА МУРЕЯ

Важный вклад в развитие представлений о взаимосвязи фотосинтеза и дыхания внесли работы отечественных ученых — О.В. Заленского, О.А. Семихатовой, Т.К. Головки, И.А. Мурее, С.Н. Чморя и др. Российские исследователи в своих работах исходили из того, что дыхание является фундаментальной функциональной характеристикой донорно-акцепторной системы растений и участвует в ее формировании. Морфогенетически обусловленная смена донорно-акцепторных отношений вызывает закономерные функциональные изменения, выражающиеся в согласовании дыхания с фотосинтезом и ростом на новом уровне [63–65]. По мнению Т.К. Головки [64], в среднем за сутки в дыхании целого растения окисляется 40–60% ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода. О.А. Семихатовой с соавт. [66] при изучении растений Севера была продемонстрирована гармоничная связь между элементами продукционного процесса, которая не нарушается и при низкой температуре, величины всех показателей такие же, как в умеренной зоне при более высокой температуре. Следовательно, дыхание не принадлежит к числу факторов, определяющих малый рост растений Севера. На основе полученных в эксперименте данных, с учетом общих представлений о регуляции дыхания, сделан вывод о том, что общей причиной интенсивного дыхания растений холодных местообитаний являются необходимые для жизнедеятельности в северных условиях изменения в метаболизме, которые увеличивают потребности в интермедиатах и энергии. Авторами установлено, что у целых растений  $R/P_g$  варьируют в пределах 0.4–0.6 [66].

О.В. Заленским с соавт. [67] с применением изотопной техники, позволяющей оценить включение и распределение фотосинтетически ассимилированного  $^{14}C$  в различные соединения фотосинтетического и дыхательного метаболизма, показано наличие темнового дыхания во время фотосинтеза, выявлены особенности дыхательного метаболизма на свету и, с учетом новых данных, проанализирована связь дыхания с фотосинтезом в клетке и на уровне целого растения.

Выводы, сделанные в работе J. Thornley [19], удивительным образом перекликаются с работами И.А. Мурее, выполненными еще в 1970–80 гг., но безусловно опередившими свое время. И.А. Муреем с соавт. [22, 68, 69] была исследована кинетика  $CO_2$ -газообмена при переходе свет → темнота, рассмотрена взаимосвязь дыхания с фотосинтезом и транспортом ассимилятов, роль дыхания в онтогенезе донорного листа, а также у целых растений, находящихся в steady-state состоянии. Это позволило оценить составляющую темнового дыхания на свету, предложить модель формирования и использования пулов ассимилятов, определяющих количественную организацию фотосинтеза и дыхания в целом растении.

На основе изучения ценотического взаимодействия растений И.А. Муреем в соавторстве с И.А. Шульгиным [63] было сформулировано положение, суть которого заключалась в том, что при длительной адаптации растений к условиям обитания в полной мере наступает согласованность процессов в целом растении и, как следствие, отношение параметров процессов за сутки стремится к постоянным значениям, одинаковым у ряда растений. Постоянство таких соотношений на уровне целого растения свидетельствует о согласовании в течение суток ассимиляции  $CO_2$  и расхода продуктов фотосинтеза в процессах роста и дыхания [63, 18]. В суточной регуляции этих процессов важную роль играют различные пулы (фонды) продуктов фотосинтеза [70, 71]. За суточный цикл у адаптированных к свету растений нивелируется влияние резервных пулов ассимилятов, возникновение которых вызвано различной временной реакцией процессов на изменение факторов внешней среды. Параметры процессов за такой промежуток времени наиболее полно характеризуют созданные структуры целого растения. Исключить влияние резервных пулов ассимилятов можно в случае адаптации растений к круглосуточному освещению при сохранении той же дозы фотосинтетически активной радиации (ФАР), что и в условиях переменного радиационного режима [21]. На подсолнечнике, сахарной свекле ( $C_3$ -растения) и кукурузе ( $C_4$ -растение) было показано, что, по крайней мере, у ряда сельскохозяйственных растений, адаптированных в течение всего периода выращивания к стационарным оптимальным условиям, в вегетативную фазу роста существуют одинаковые, т.е. видонеспецифические соотношения основных физиологических процессов, а именно доля дыхательных затрат от gross-фотосинтеза составляет 0.38–0.4 [22, 69, 72]. Оптимальные стационарные условия были созданы в течение всего вегетационного периода с помощью герметичной вегетационной камеры. Растения выращивали при постоянном в течение суток и сбалансированном освещении, газообмен измеряли на целых, непо-

врежденных растениях. Предполагается, что данное соотношение соответствует минимальным дыхательным затратам и не может быть снижено без нарушения нормального роста и развития растений. При небольших изменениях внешних условий данное соотношение сохраняется. Однако при снижении интенсивности ФАР более чем в 2 раза наблюдалось и снижение  $R/P_g$  до 0.32–0.35 [72].

Методический подход, использованный И.А. Муреем, позволил количественно оценить митохондриальное дыхание на свету (R1). Анализ кинетических кривых  $CO_2$  газообмена, измеренных в переходный период свет-темнота на растениях в вегетативную фазу роста, произрастающих в оптимальных стационарных условиях, т.е. при отсутствии резервных пулов, позволил разделить суммарное дыхание на дыхание фотосинтезирующих (ФТ) и нефотосинтезирующих (НФТ) тканей. Экспериментальные данные  $CO_2$ -газообмена, измеренные на  $C_3$ - и  $C_4$ -видах в относительных единицах, хорошо укладываются на одну кинетическую кривую. Изменяющаяся часть кривой была отнесена к дыханию донорных ФТ, которое составило 19–20% от уровня gross-фотосинтеза растения, на плато – к дыханию НФТ целого растения [22, 70, 72]. Дыхание донорных ФТ, или, по терминологии И.А. Мурее, продукционное дыхание, связано с фотосинтезом через дыхательно-ростовой пул, время оборота которого в данных условиях составляло 20 мин. Более детальный анализ изменяющейся части кинетической кривой, а именно аппроксимация экспоненциальной функцией и кубической параболой, показал, что продукционное дыхание является интегральным процессом. На основании этих данных была построена модель формирования и использования пулов ассимилятов, отражающая количественную организацию фотосинтеза и дыхания в целом растении [23, 71]. Обобщая основные положения работ И.А. Мурее, можно их сформулировать следующим образом: 1) в экспериментах использовали взрослые, но не перешедшие к генеративному развитию растения, т.е. в условиях стационарного роста; 2) растения выращивали при постоянном сбалансированном освещении, что позволило нивелировать суточные ритмы; 3) растения были адаптированы к стационарным оптимальным условиям (температуры, влажности, минерального питания и т.д.); 4) измерения проводили на неповрежденных растениях; 5) доля дыхательных затрат от фотосинтеза составила 0.38–0.4, т.е. являлась видонеспецифичной константой. Пункты 1, 3 и основной вывод (пункт 5), по сути, сходны с положениями и выводами J. Thornley, сделанными в 2011 г. [19], т.е. основные положения работ И.А. Мурее опередили время более чем на 20 лет и константа И.А. Мурее получила подтверждение в работах [2, 8, 15].

Таким образом, сегодня мы можем ответить на вопрос о постоянстве или переменности соотношения дыхание/gross-фотосинтез. Оно консервативно в узком диапазоне 0.4–0.6 для разных видов растений, произрастающих в благоприятных условиях. У растений, адаптированных к постоянным, оптимальным условиям, в фазу стационарного роста (steady-state) доля дыхательных затрат от фотосинтеза составляет 0.38–0.4. Данное соотношение соответствует минимальным дыхательным затратам и не может быть снижено без нарушения нормального роста и развития растений. В то же время оно вариабельно при стрессе и степень изменения соотношения зависит от силы стрессового воздействия и устойчивости данного вида к данному стрессу [23].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ

За последние годы достигнуты большие успехи в понимании основных принципов метаболической реорганизации и модификации митохондриального дыхания, происходящие в фотосинтезирующих тканях на свету. Тем не менее, поскольку дневной дыхательный обмен довольно сложный процесс, а его регуляция находится под влиянием взаимодействия с фотосинтезом, фотодыханием, ассимиляцией азота и др., до сих пор нет ясности в вопросе о влиянии и взаимодействии интегрированного клеточного метаболизма и реакций митохондриального декарбоксилирования на свету. В результате не известно, как прогнозировать дыхание листьев на свету, как оно изменяется в зависимости от условий окружающей среды и как влияет на общий баланс углерода в растениях, что очень важно при создании прогностических моделей [6].

До сих пор нет удобного и точного метода измерения дневного митохондриального дыхания, который мог быть легко использован в полевых условиях. Есть некоторые сомнения относительно корректности оценки данной составляющей дыхания, полученной с помощью активно используемых в настоящее время методов Кока, Лайска и др., поэтому существует потребность в новых способах ее измерения. Учитывая значимость данного параметра и его роль в балансе углерода и азота растений, изучение митохондриального дыхания на свету сохраняет первостепенное значение и, вероятно, в ближайшем будущем следует ожидать успехи именно в данной области [5]. Большое значение имеет создание баз данных по разным параметрам углеродного баланса растений, подобно GlobResp [6], которые не только являются источником новой информации, но и являются ценным ресурсом при проверке гипотез и разработке биосферных моделей в условиях изменяющегося климата [10].

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 17-04-00853-а.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Smith N., Dukes J.* Plant respiration and photosynthesis in global-scale models: incorporating acclimation to temperature and CO<sub>2</sub> // *Global Change Biol.* 2013. V. 19. P. 45–63.
2. *Van Oijen M., Schapendonk A., Höglind M.* On the relative magnitudes of photosynthesis, respiration, growth and carbon storage in vegetation // *Ann. Bot.* 2010. V. 105. P. 793–797.
3. *von Gaemmerer S.* Steady-state models of photosynthesis // *Plant Cell Environ.* 2013. V. 36. P. 1617–1630.
4. *Penning De Vries FWT.* The cost of maintenance processes in plant cells // *Ann. Bot.* 1975. V. 39. P. 77–92.
5. *Tcherkez G., Gauthier P., Buckley T.N., Busch F.A., Barbour M.M., Bruhn D., Heskell M.A., Gong X.Y., Crous K., Griffin K.L., Way D., Turnbull M., Adams M.A., Atkin O.K., Farquhar G.D., Cornic G.* Leaf day respiration: low CO<sub>2</sub> flux but high significance for metabolism and carbon balance // *New Phytol.* 2017. V. 216. P. 986–1001. doi 10.1111/nph.14816
6. *Atkin O.K., Bloomfield K.J., Reich P.B., Tjoelker M.G., Asner G.P., Bonal D., Bönisch G., Bradford M.G., Cernusak L.A., Cosio E.G., Creek D., Crous K.Y., Domingues T.F., Dukes J.S., Egerton J.J., Evans J.R., Farquhar G.D., Fyllas N.M., Gauthier P.P., Gloor E., Gimeno T.E., Griffin K.L., Guerrieri R., Heskell M.A., Huntingford C., Ishida F.Y., Kattge J., Lambers H., Liddell M.J., Lloyd J., Lusk C.H., Martin R.E., Maksimov A.P., Maximov T.C., Malhi Y., Medlyn B.E., Meir P., Mercado L.M., Mirotchnick N., Ng D., Niinemets Ü., O'Sullivan O.S., Phillips O.L., Poorter L., Poot P., Prentice I.C., Salinas N., Rowland L.M., Ryan M.G., Sitch S., Slot M., Smith N.G., Turnbull M.H., VanderWel M.C., Valladares F., Veneklaas E.J., Weerasinghe L.K., Wirth C., Wright I.J., Wythers K.R., Xiang J., Xiang S., Zaragoza-Castells J.* Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits // *New Phytol.* 2015. V. 206. P. 614–636. doi 10.1111/nph.13253
7. *Atkin O.K., Scheurwater I., Pons T.L.* Respiration as a percentage of daily photosynthesis in whole plants is homeostatic at moderate, but not high, growth temperatures // *New Phytol.* 2007. V. 174. P. 367–380.
8. *Campbell C., Atkinson L., Zaragoza-Castells J., Lundmark M., Atkin O., Hurry V.* Acclimation of photosynthesis and respiration is asynchronous in response to changes in temperature regardless of plant functional group // *New Phytol.* 2007. V. 176. P. 375–389. doi 10.1111/j.1469-8137.2007.02183.x
9. *Huntingford C., Atkin O.K., Martinez-de la Torre A., Mercado L.M., Heskell M.A., Harper A.B., Bloomfield K.J., O'Sullivan O.S., Reich P.B., Wythers K.R., Butler E.E., Chen M., Griffin K.L., Meir P., Tjoelker M.G., Turnbull M.H., Sitch S., Wiltshire A., Malhi Y.* Implications of improved representations of plant respiration in a changing climate // *Nat. Commun.* 2017. V. 8. P. 1–11. doi 10.1038/s41467-017-01774-z
10. *Wullschlegel S.D., Warren J.M., Thornton P.E.* Leaf respiration (GlobResp) – global trait database supports Earth System Models // *New Phytol.* 2015. V. 206. P. 483–485.
11. *Araújo W.L., Nunes-Nesi A., Fernie A.R.* On the role of plant mitochondrial metabolism and its impact on photosynthesis in both optimal and sub-optimal growth conditions // *Photosynthesis Res.* 2014. V. 119. P. 141–156. doi 10.1007/s11120-013-9807-4
12. *Raghavendra A.S., Padmasree K.* Beneficial interactions of mitochondrial metabolism with photosynthetic carbon assimilation // *Trends Plant Sci.* 2003. V. 8. P. 546–553. doi 10.1016/j.tplants.2003.09.015
13. *Carrari F., Nunes-Nesi A., Gibon Y., Lytovchenko A., Loureiro M.E., Fernie A.R.* Reduced expression of acnitase results in an enhanced rate of photosynthesis and marked shifts in carbon partitioning in illuminated leaves of wild species tomato // *Plant Physiol.* 2003. V. 133. P. 1322–1335. doi 10.1104/pp.103.026716
14. *Hurry V., Keerberg O., Parnik T., Oquist G., Gardestrom P.* Effect of cold hardening on the components of respiratory decarboxylation in the light and in the dark in leaves of winter rye // *Plant Physiol.* 1996. V. 111. P. 713–719.
15. *Gifford R.M.* Plant respiration in productivity models: conceptualization, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research // *Functi. Plant Biol.* 2003. V. 30. P. 171–186.
16. *Cannell M.G.R., Thornley J.H.M.* Modelling the components of plant respiration: some guiding principles // *Ann. Bot.* 2000. V. 85. P. 45–54.
17. *Thornley J.H.M., Cannell M.G.R.* Modelling the components of plant respiration: representation and realism // *Ann. Bot.* 2000. V. 85. P. 55–67.
18. *McCree K.J.* An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions // *Prediction and measurement of photosynthetic productivity* / Eds. Setlik I. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation. 1970. P. 221–229.
19. *Thornley J.H.M.* Plant growth and respiration re-visited: maintenance respiration defined – it is an emergent property of, not a separate process within, the system – and why the respiration: photosynthesis ratio is conservative // *Ann. Bot.* 2011. V. 108. P. 1365–1380. doi 10.1093/aob/mcr238
20. *Amthor J.S.* The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later // *Ann. Bot.* 2000. V. 86. P. 1–20.
21. *Мурей И.А.* Составляющие продукционного дыхания в фотосинтезирующих тканях растений // *Физиология растений.* 1985. Т. 32. С. 61–69.
22. *Мурей И.А., Рахманкулова З.Ф.* Соотношение фотосинтеза и составляющих дыхания у сахарной свеклы в вегетативную фазу роста // *Физиология растений.* 1990. Т. 37. С. 462–467.
23. *Рахманкулова З.Ф.* Взаимосвязь фотосинтеза и дыхания целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // *Журнал общей биологии.* 2002. Т. 63. С. 44–53.
24. *Nunes-Nesi A., Sweetlove L.J., Fernie A.R.* Operation and function of the tricarboxylic acid cycle in the illu-

- minated leaf // *Physiol. Plant.* 2007. V. 129. P. 45–56. doi 10.1111/j.1399-3054.2006.00778.x
25. *Noguchi K., Yoshida K.* Interaction between photosynthesis and respiration in illuminated leaves // *Mitochondrion.* 2008. V. 8. P. 87–99. doi 10.1016/j.mito.2007.09.003
  26. *Nunes-Nesi A., Araújo W.L., Fernie A.R.* Targeting mitochondrial metabolism and machinery as a means to enhance photosynthesis // *Plant Physiol.* 2011. V. 155. P. 101–107. doi 10.1104/pp.110.163816
  27. *Bauwe H., Hagemann M., Kern R., Timm S.* Photorespiration has a dual origin and manifold links to central metabolism // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2012. V. 15. P. 269–275. doi 10.1016/j.pbi.2012.01.008
  28. *Foyer C.H., Noctor G., Hodges M.* Respiration and nitrogen assimilation: targeting mitochondria-associated metabolism as a means to enhance nitrogen use efficiency // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 62. P. 1467–1482. doi 10.1093/jxb/erq453
  29. *Gimeno T.E., Sommerville K.E., Valladares F., Atkin O.K.* Homeostasis of respiration under drought and its important consequences for foliar carbon balance in a drier climate: insights from two contrasting *Acacia* species // *Funct. Plant Biol.* 2010. V. 37. P. 323–333.
  30. *Metcalfé D.B., Lobo-do-Vale R., Chaves M.M., Maroco J.P., Aragao L., Malhi Y., Da Costa A.L., Braga A.P., Gonçalves P.L., De Athaydes J., Da Costa M., Almeida S.S., Campbell C., Hurry V., Williams M., Meir P.* Impacts of experimentally imposed drought on leaf respiration and morphology in an Amazon rain forest // *Funct. Ecol.* 2010. V. 24. P. 524–533.
  31. *Nunes-Nesi A., Fernie A.R., Stitt M.* Metabolic and signaling aspects underpinning the regulation of plant carbon nitrogen interactions // *Mol. Plant.* 2010. V. 3. P. 973–996. doi 10.1093/mp/ssp049
  32. *Ghashghaie J., Badeck F.W.* Opposite carbon isotope discrimination during dark respiration in leaves versus roots – a review // *New Phytol.* 2013. V. 201. P. 751–769.
  33. *Bidwell R.G.S., Krotkov G., Reed G.B.* The influence of light and darkness on the metabolism of radioactive glucose and glutamine in wheat leaves // *Can. J. Bot.* 1955. V. 33. P. 189–196.
  34. *Tovar-Mendez A., Miernyk J.A., Randall D.D.* Regulation of pyruvate dehydrogenase complex activity in plant cells // *Eur. J. Biochem.* 2003. V. 270. P. 1043–1049.
  35. *Tcherkez G., Cornic G., Bligny R., Gout E., Ghashghaie J.* *In vivo* respiratory metabolism of illuminated leaves // *Plant Physiol.* 2005. V. 138. P. 1596–1606.
  36. *Tcherkez G., Bligny R., Gout E., Mahe A., Hodges M., Cornic G.* Respiratory metabolism of illuminated leaves depends on CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> conditions // *Proc. Natl. Acad. Scie. USA.* 2008. V. 105. P. 797–802.
  37. *Gessler A., Tcherkez G., Karyanto O., Keitel C., Ferrio J.P., Ghashghaie J., Kreuzwieser J., Farquhar G.D.* On the metabolic origin of the carbon isotope composition of CO<sub>2</sub> evolved from darkened light-acclimated leaves in *Ricinus communis* // *New Phytol.* 2009. V. 181. P. 374–386.
  38. *Hurry V., Igamberdiev A.U., Keerberg O., Parnik T., Atkin O.K., Zaragoza-Castells J., Gardestrom P.* Respiration in photosynthetic cells: gas exchange components, interactions with photorespiration and the operation of mitochondria in the light // *Plant Respiration / Eds. Lambers H., Ribas-Carbo M.* Berlin-Heidelberg: Springer Germany. 2005. P. 43–61.
  39. *Farquhar G.D., Busch F.* Changes in the chloroplastic CO<sub>2</sub> concentration explain much of the observed Kok effect: a model // *New Phytol.* 2017. V. 214. P. 570–584.
  40. *Gong X.Y., Tcherkez G., Wenig J., Schäufele R., Schnyder H.* Atmospheric CO<sub>2</sub> mole fraction affects stand-scale carbon use efficiency of sunflower by stimulating respiration in light // *Plant Cell Environ.* 2017. V. 40. P. 401–412.
  41. *Gong X.Y., Tcherkez G., Wenig J., Schäufele R., Schnyder H.* Measurement of leaf day respiration using a new isotopic disequilibrium method compared with the Laisk method // *bioRxiv Plant Bio.* 2017. doi.org/10.1101/201038 2017
  42. *Kok B.* A critical consideration of the quantum yield of *Chlorella photosynthesis* // *Enzymologia.* 1948. V. 13. P. 1–56.
  43. *Kok B.* On the interrelation of respiration and photosynthesis in green plants // *Biochimica et Biophysica Acta.* 1949. V. 3. P. 625–631.
  44. *Лайück А.Х.* Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C<sub>3</sub>-растений. Москва: Наука. 1977. 194 с.
  45. *Atkin O.K., Millar A.H., Gardestrom P., Day D.A.* Photosynthesis, carbohydrate metabolism and respiration in leaves of higher plants // *Photosynthesis: Physiology and Metabolism. Advances in Photosynthesis and Respiration / Eds. Leegood R., Sharkey T., von Caemmerer S.* London, UK: Kluwer Academic. 2000. V. 9. P. 53–175.
  46. *Cornic G.* Etude de l'inhibition de la respiration par la lumière chez la moutarde blanche (*Sinapis alba* L.) // *Physiologie Vegetale.* 1973. V. 11. P. 663–679.
  47. *Pärnik T., Keerberg O.* Advanced radiogasometric method for the determination of the rates of photorepiratory and respiratory decarboxylations of primary and stored photosynthates under steady-state photosynthesis // *Physiol. Plant.* 2007. V. 129. P. 34–44.
  48. *Loreto F., Velikova V., Di Marco G.* Respiration in the light measured by <sup>12</sup>CO<sub>2</sub> emission in <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> atmosphere in maize leaves // *Funct. Plant Biol.* 2001. V. 28. P. 1103–1108.
  49. *Gong X.Y., Schaufele R., Feneis W., Schnyder H.* <sup>13</sup>CO<sub>2</sub>/<sup>12</sup>CO<sub>2</sub> exchange fluxes in a clamp-on leaf cuvette: disentangling artefacts and flux components // *Plant Cell Environ.* 2015. V. 38. P. 2417–2432.
  50. *Keerberg O., Ivanova H., Keerberg H., Pärnik T.* CO<sub>2</sub> exchange of potato transformants with reduced activities of glycine decarboxylase // *Phytosfere'99 – Highlights in European Plant Biotechnology / Eds. de Vries G.E., Metzlaiff K.* Amsterdam: Elsevier. 1999. P. 215–219.
  51. *Pärnik T., Keerberg O.* Decarboxylation of primary and end products of photosynthesis at different oxygen concentrations // *J. Exp. Bot.* 1995. V. 46. P. 1439–1440.
  52. *Sweetlove L.J., Beard K.F.M., Nunes-Nesi A., Fernie A.R., Ratcliffe R.G.* Not just a circle: flux modes in the plant TCA cycle // *Trends Plant Sci.* 2010. V. 15. P. 462–470.
  53. *Гармаш Е.В.* Митохондриальное дыхание фотосинтезирующей клетки // *Физиология растений.* 2016. Т. 63. С. 17–30.

54. *Huntingford C., Harris P.P., Gedney N., Cox P.M., Betts R.A., Marengo J.A., Gash J.H.C.* Using a GCM analogue model to investigate the potential for Amazonian forest dieback // *Theor. Appl. Climatol.* 2004. V. 78. P. 177–185.
55. *Gifford R.M.* Whole plant respiration and photosynthesis of wheat under increased CO<sub>2</sub> concentration and temperature: Long-term vs short-term distinctions for modeling // *Global Change Biol.* 1995. V. 1. P. 385–396.
56. *Ryan M.G., Hubbard R.M., Pongracic S., Raison R.J., McMurtrie R.E.* Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status // *Tree Physiol.* 1996. V. 16. P. 333–343.
57. *Goetz S.J., Prince S.D.* Variability in carbon exchange and light utilization among boreal forest stands: implications for remote sensing of net primary production // *Can. J. Forest Res.* 1998. V. 28. P. 375–389.
58. *Winzeler H., Hunt L.A., Mahon J.D.* Ontogenetic changes in respiration and photosynthesis in a unicum barley // *Crop Science.* 1976. V. 16. P. 786–790.
59. *Keith H., Raison R.J., Jacobsen K.L.* Allocation of carbon in a mature eucalypt forest and some effects of soil phosphorus availability // *Plant and Soil.* 1997. V. 196. P. 81–99.
60. *Monje O., Bugbee B.* Adaptation to high CO<sub>2</sub> concentration in an optimal environment: radiation capture, canopy quantum yield and carbon use efficiency // *Plant Cell Environ.* 1998. V. 21. P. 315–324.
61. *Malhi Y., Baldocchi D.D., Jarvis P.G.* The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests // *Plant Cell Environ.* 1999. V. 22. P. 715–740.
62. *Atkin O.K., Bruhn D., Hurry V.M., Tjoelker M.G.* The hot and the cold: unravelling the variable response of plant respiration to temperature // *Funct. Plant Biol.* 2005. V. 32. P. 87–105.
63. *Мурей И.А., Шульгин И.А.* Физиологический анализ приходящей ФАР к растению // *Ботанический журнал.* 1978. Т. 63. С. 962–973.
64. *Головки Т.К.* Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука. 1999. 204 с.
65. *Мокроносков А.Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука. 1981. с. 195.
66. *Семихатова О.А., Иванова Т.И., Кирпичникова О.В.* Растения Севера: дыхание и его связь с продукционным процессом // *Физиология растений.* 2009. Т. 56. С. 340–350.
67. *Семихатова О.А., Заленский О.В.* Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания // *Физиология фотосинтеза / Под ред. Ничипоровича А.А.* М.: Наука. 1982. 130 с.
68. *Мурей И.А.* Кинетика фотосинтеза и дыхания кукурузы после темнового периода // *Физиология растений.* 1984. Т. 31. С. 433–438.
69. *Мурей И.А., Величков Д.К.* Скорость видимого фотосинтеза и дыхания у подсолнечника и кукурузы // *Физиология растений.* 1981. Т. 28. С. 1118–1109.
70. *Мурей И.А., Величков Д.К.* Анализ продукционного дыхания в фотосинтезирующих тканях целого растения // *Физиология растений.* 1983. Т. 30. С. 1126–1133.
71. *Мурей И.А.* Параметры интегральных пулов ассимилятов в фотосинтезирующих тканях растений // *Физиология растений.* 1984. Т. 31. С. 1049–1055.
72. *Мурей И.А., Рахманкулова З.Ф.* Взаимосвязь между фотосинтезом и темновым модифицированным дыханием на свету у кукурузы // *Физиология растений.* 1990. Т. 37. С. 468–475.