

УДК 581.131:632.954

ФОТОСИНТЕЗ І АКТИВНІСТЬ АНТИОКСИДАНТНИХ ФЕРМЕНТІВ ХЛОРОПЛАСТІВ ПРАПОРЦЕВОГО ЛИСТКА РОСЛИН ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ПОЗАКОРЕНЕВОГО ПІДЖИВЛЕННЯ КАРБАМІДОМ

О.Г. СОКОЛОВСЬКА-СЕРГІЄНКО, Д.А. КІРІЗІЙ, О.О. СТАСИК, І.М. ШЕГЕДА

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: sokolovskay@rambler.ru*

Вивчали вплив позакореневого підживлення карбамідом на початку репродуктивного розвитку на інтенсивність фотосинтезу, активність антиоксидантних ферментів хлоропластів прапорцевого листка, продуктивність і білковість зерна сучасних сортів озимої пшениці. Встановлено, що за поліпшення забезпеченості рослин озимої пшениці азотом підвищувались вміст хлорофілу в листках, інтенсивність фотосинтетичної асиміляції CO_2 протягом періоду наливання зерна, в кінцевому підсумку це сприяло підвищенню його продуктивності та білковості. В разі підживлення карбамідом зростала активність супероксиддисмутази (СОД) та аскорбатпероксидази (АПО) в період наливання зерна, що супроводжувалося зменшенням вмісту активних форм кисню (АФК) у тканинах листка й, очевидно, підтримувало його функціонування як донора фотоасимілятів.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., озима пшениця, фотосинтез, карбамід, супероксиддисмутаза, аскорбатпероксидаза.

Одним із вирішальних чинників формування високих урожаїв озимої пшениці є підтримання активного функціонування фотосинтетичного апарату її листків протягом наливання зерна [5, 6]. За нормальних умов вегетації більша частина запасних вуглеводів зернівки формується за рахунок асимілятів, утворених завдяки поточному фотосинтезу і транспортованих із листків до колоса. Певний резерв пластичних речовин відкладається у стеблі в період колосіння—цвітіння, але його роль страхувальна, яка стає важливою за стресових умов, коли гальмується поточний фотосинтез, наприклад, за термінальної посухи [2].

Водночас білковий комплекс зерна, який визначає його якість, формується переважно внаслідок реутилізації із вегетативних органів азотовмісних сполук, що були накопичені в них до цвітіння [11]. Найбільший вміст азоту в цей період у листках, оскільки фотосинтетичний апарат містить велику кількість структурних і ферментних білків. У період наливання зерна білки листка поступово гідролізуються, і азот у вигляді транспортних форм (аміди, амінокислоти) відтікає до колоса. Це призводить до поступового зменшення інтенсивності фотосинтезу, а отже, й кількості вуглеводів, що надходять до зернівок. Саме в цьому полягає фізіологічна причина відомого протиріччя між урожайністю та білковістю зерна пшениці. Затримання азотовмісних сполук у листках сприяє активному функціонуванню фотосинтетичного апарату, надходженню великої кількості вуглеводів у зерно, але зменшує вміст у ньому

азоту, і навпаки — більш рання й повніша ремобілізація азоту з листків сприяє підвищенню білковості зерна, проте супроводжується зменшенням його маси внаслідок пригнічення інтенсивності фотосинтезу [7].

Для подолання цього протиріччя є принаймні два шляхи, які можуть «перетинатися». По-перше, селекційний — виведення таких сортів, у яких ремобілізація азоту з вегетативних частин поєднується з достатньо високою (хоча й не найвищою) активністю фотосинтетичного апарату. Оскільки білковий комплекс зернівки починає формуватися вже на ранніх етапах її розвитку, прийнятнішим для таких сортів є підтримання активного поглинання азоту з ґрунту протягом наливання зерна і швидка його реутилізація з листків наприкінці, ніж лише затримання реутилізації.

Другий шлях — технологічний, полягає в посиленні забезпечення рослин азотом у період наливання зерна за рахунок позакореневого підживлення. Найпридатнішим для цього є карбамід, який легко засвоюється, добре комплексується з іншими препаратами, чинить помітний фунгіцидний ефект [22]. Цей прийом добре себе зарекомендував і досить широко застосовується [3], проте попри відомі кінцеві результати щодо підвищення якості зерна чи врожайності без зниження якості, його вплив на власне фізіологічні процеси, які відбуваються у листку, вивчений мало. Особливо цікавим є питання активування внутрішніх захисних систем листка, адже потрапляння на нього хімічної речовини у досить високій (4—5 %) концентрації саме по собі є істотним стресовим чинником. Оскільки стресовий стан, як правило, супроводжується посиленням утворенням АФК [4], на перший план виходять системи антиоксидантного захисту [15].

У попередніх дослідженнях ми показали, що активність головних антиоксидантних ферментів хлоропластів — СОД та АПО тісно позитивно корелює з інтенсивністю вуглекислотного газообміну прапорцевих листків рослин пшениці на світлі (фотосинтез, фотодихання) протягом періоду цвітіння—молочно-воскова стиглість [1]. Ці ферменти функціонують у взаємодії: СОД перетворює супероксидний аніон-радикал на пероксид водню, а АПО детоксикує останній до води [10]. Важливість їх функції полягає в тому, що при відхиленні умов зростання від оптимальних або в процесі вікових змін фотосинтез порушується, що супроводжується неузгодженістю роботи електронтранспортного ланцюга і циклу Кальвіна з утворенням надмірної (порівняно з нормальними умовами) кількості АФК у хлоропластах [20]. Так, у наших дослідах активність антиоксидантних ферментів у розрахунку на масу сирової речовини листків у нових високопродуктивних сортів була більшою, ніж у старого менш продуктивного сорту, як за високого фону, так і за дефіциту мінерального живлення, що відповідало вищій інтенсивності фотосинтезу в нових сортів за цих умов [8].

Метою цієї роботи було дослідження впливу позакореневого підживлення азотом на інтенсивність фотосинтезу, активність антиоксидантних ферментів, продуктивність і білковість зерна сучасних сортів озимої пшениці.

Методика

Рослини двох нових сортів озимої м'якої пшениці селекції Інституту фізіології рослин і генетики (ІФРГ) НАН України — Новокиївська (ви-

соковрожайна універсального спрямування) і Наталка (високобілкова) [3] — після перезимівлі у природних умовах пересадили навесні у фазу кушіння у вегетаційні посудини з 10 кг ґрунту. При наповненні ґрунтом і в середині фази виходу в трубку (ВВСН 34) у посудини вносили нітроамофоску рівними частками в сумарній дозі $N_{160}P_{160}K_{160}$ мг/кг ґрунту, кількість рослин — 20 штук на посудину. Варіанти досліду: 1) контроль — необроблені рослини; 2) позакореневе підживлення карбамідом після завершення росту прапорцевого листка (ВВСН 41) та у фазу молочної стиглості (ВВСН 75) по 200 мг азоту на посудину, таким чином сумарна доза додатково внесеного азоту становила 400 мг на посудину.

Протягом періоду від цвітіння до воскової стиглості зерна у прапорцевому листку визначали інтенсивність фотосинтезу, активність антиоксидантних ферментів, вміст хлорофілу, пероксиду водню. За повної стиглості визначали основні елементи структури продуктивності головного пагона та вміст білка в зерні.

Інтенсивність фотосинтезу невідокремлених від рослин прапорцевих листків вимірювали за допомогою інфрачервоного газоаналізатора ГІАМ-5М за температури 25 °С та інтенсивності ФАР 400 Вт/м². Джерелом світла слугувала лампа розжарювання типу КГ-2000 з водяним фільтром. Газообмін розраховували за загальноприйнятою методикою [9].

Активність ферментів визначали у хлоропластах. Хлоропласти виділяли механічним способом за температури 0—4 °С. Середню наважку (2 г) прапорцевих листків пшениці гомогенізували в 7-кратному об'ємі буферного розчину такого складу: 0,33 М сорбітол, 5 мМ MgCl₂, 0,1 % БСА, 4 мМ аскорбінова кислота, 50 мМ *трис*-HCl (рН 7,5). Гомогенат фільтрували крізь 2 шари капронової тканини і центрифугували на центрифугі К-24 D за 80 g й температури 0—4 °С протягом 5 хв для осадження важких часточок. Надосадову рідину зливали в інші попередньо охолоджені центрифужні пробірки й центрифугували за 2000 g 10 хв для отримання фракції хлоропластів. Осад хлоропластів ресуспендували в ізотонічному середовищі з 4 мМ аскорбінової кислоти, 50 мМ *трис*-HCl (рН 7,5) об'ємом 2 мл і в подальшому використовували для визначення активності СОД та АПО.

Активність СОД вимірювали за допомогою нітротетразолієвого блакитного за довжини хвилі 560 нм [14], активність АПО — в ультрафіолетовій ділянці спектра за 290 нм за методом Чена й Асади [12].

Вміст хлорофілу визначали спектрофотометрично після екстракції диметилсульфоксидом за Велбурном [23]. Концентрацію пероксиду водню оцінювали за методом Сагісака [21]. Вміст білка в зерні визначали на приладі «Inframatic 8600» (Perten Instruments).

Біохімічні аналізи проводили в триразовій повторності, вимірювання інтенсивності фотосинтезу — в чотириразовій. Експериментальні дані оброблено статистично за допомогою програми Excel. На рисунках і в таблиці наведено середні значення та їх стандартні відхилення.

Результати та обговорення

При дослідженні вмісту хлорофілу в прапорцевих листках пшениці у фазу цвітіння різниці як між сортами, так і варіантами обробки не виявлено (рис. 1), однак у фазу молочної стиглості вже з'явилися чіткі відмінності за цим показником. Контрольні рослини сорту Новокиївська

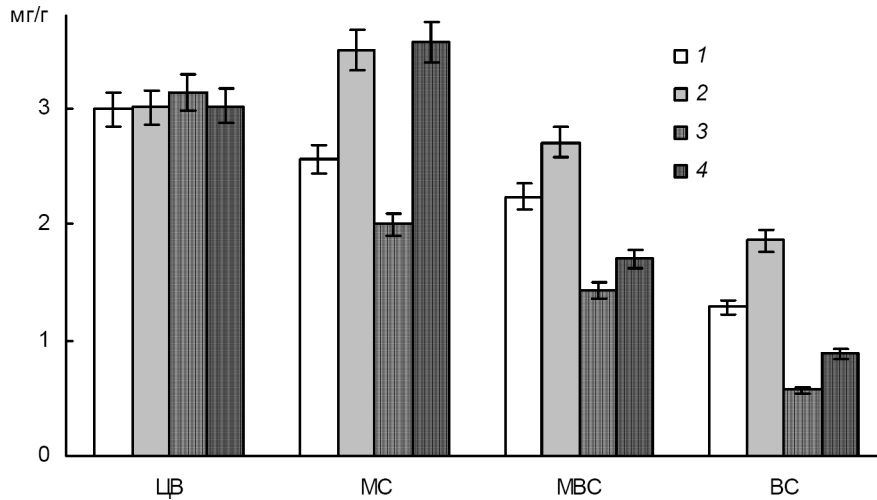


Рис. 1. Вплив позакореневої обробки рослин озимої пшениці карбамідом на вміст хлорофілу ($a + b$) у прапорцевих листках. Тут і на рис. 2—4:

1 — Новокиївська (контроль); 2 — Новокиївська (дослід); 3 — Наталка (контроль); 4 — Наталка (дослід); ЦВ — цвітіння; МС — молочна стиглість; МВС — молочно-воскова стиглість; ВС — воскова стиглість

за вмістом хлорофілу переважали рослини сорту Наталка, причому ця перевага спостерігалась на тлі загального зменшення показника і в наступні фази розвитку. Обробка карбамідом загальмувала зменшення вмісту хлорофілу в листках протягом наливання зерна, у фазу молочної стиглості спостерігалась навіть тенденція до його підвищення порівняно з фазою цвітіння. У цих варіантах вміст хлорофілу в листках рослин обох сортів був практично однаковим і на 30—40 % перевищував контрольні варіанти.

В подальшому, у фазу молочно-воскової та воскової стиглості листки позакоренево підживлених рослин все ж поступово втрачали хлорофіл, але зберігали перевагу за цим показником над контрольними. Проявилися і міжсорткові відмінності — у рослин сорту Новокиївська вміст хлорофілу в листках оброблених рослин зменшувався повільніше, ніж у сорту Наталка (як це спостерігалось і в контролі). У другу половину періоду наливання зерна цей показник був найбільшим у листках рослин сорту Новокиївська, підживлених карбамідом. Вміст хлорофілу в листках дослідних рослин сорту Наталка був вищий, ніж у контрольних, але нижчий, ніж у сорту Новокиївська як дослідного, так і контрольного варіантів.

Отже, в листках рослин сорту Наталка вміст хлорофілу протягом періоду наливання зерна зменшується швидше, ніж у сорту Новокиївська. Позакоренево підживлення карбамідом гальмує цей процес, але рослини сорту врожайного спрямування зберігають перевагу за значеним показником.

У результаті дослідження динаміки інтенсивності фотосинтезу виявлено закономірності, в цілому аналогічні розглянутим вище для вмісту хлорофілу, проте спостерігались і деякі відмінності (рис. 2). Так, різниця за цим показником між усіма варіантами була неістотною не тільки у фазу цвітіння (як для вмісту хлорофілу), а й у фазу молочної стиглості, хоча в останньому випадку вже намітилась загальна тенденція до зниження активності асиміляційних процесів. Однак вона не корелювала з

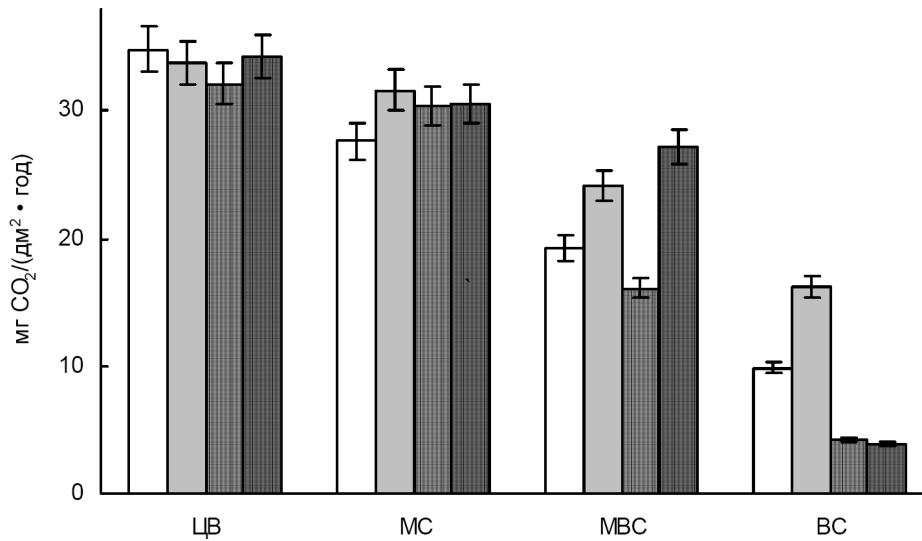


Рис. 2. Інтенсивність фотосинтезу прапорцевих листків рослин озимої пшениці за позакореневої обробки карбамідом

істотним зменшенням вмісту хлорофілу в листках рослин контрольного варіанта. Логічно припустити, що в цей період активність фотосинтетичного апарату прапорцевого листка визначалася здатністю утилізувати фотоасиміляти в донорно-акцепторній системі рослини і ще не лімітувалася забезпеченістю азотом.

У непідживлених рослин інтенсивність фотосинтезу поступово знижувалась протягом періоду наливання зерна, причому в сорту Наталка це відбувалося швидше, ніж у сорту Новокиївська. Тому у фазу молочно-воскової й, особливо, воскової стиглості контрольні рослини сорту Новокиївська помітно переважали за цим показником рослини сорту Наталка. Щодо рослин варіантів із позакореним підживленням карбамідом, то саме у фазу молочно-воскової стиглості їх перевага за інтенсивністю фотосинтезу над необробленими була найвиразнішою. При цьому ефект підживлення був істотно вищим у сорту Наталка (+52 %), ніж у сорту Новокиївська (+25 %). У фазу воскової стиглості дослідні рослини сорту Новокиївська підтримували асиміляцію CO₂ на вищому від контрольних рослин рівні. У прапорцевих листках сорту Наталка в цей період інтенсивність фотосинтезу різко знизилась і різниця між контрольним і дослідним варіантами нівелювалася.

Це підтвердило припущення, що у сорту білкового спрямування наприкінці періоду наливання зерна азотовмісні сполуки з листків швидко реутилізуються до зернівок, що зумовлює підвищення їх білковості але зменшує інтенсивність фотосинтезу, й отже, продуктивність. Позакоренева обробка карбамідом дала змогу підтримати інтенсивність фотосинтезу листків рослин сорту Наталка на вищому від контролю рівні у фазу молочно-воскової стиглості, але потім процеси реутилізації азоту пришвидшилися настільки, що активність фотосинтезу у фазу воскової стиглості зменшилась у 5–6 разів, а згодом він і зовсім припинився. Натомість у рослин сорту Новокиївська цей показник хоча й зменшився між фазами молочно-воскової та воскової стиглості, але «лише» в 1,5–2 рази зі збереженням переваги дослідних рослин, ліпше забезпечених азотом.

Отже, позакореневе підживлення рослин пшениці карбамідом інтенсифікувало процеси асиміляції CO_2 у важливу для формування зернової продуктивності фазу молочно-воскової стиглості в обох досліджених сортів, причому у Новокиївської цей ефект спостерігався і за воскової стиглості, тоді як у рослин сорту Наталка інтенсивність фотосинтезу стрімко зменшилась.

Активність антиоксидантних ферментів у фазу цвітіння між варіантами різнилася мало (як це зазначалося і для вмісту хлорофілу та інтенсивності фотосинтезу) (рис. 3). У фазу молочної стиглості вона помітно підвищувалась порівняно з фазою цвітіння як у контрольних, так і оброблених карбамідом рослин, але в останніх — сильніше, що привело до появи істотної різниці за активностями СОД і АПО між контрольними і дослідними варіантами. У фазу молочно-воскової та воскової стиглості активність антиоксидантних ферментів дещо знижувалась, але перевага підживлених карбамідом рослин над контрольними за цим показником зберігалась. У цілому активність антиоксидантних ферментів хлоропластів прапорцевих листків рослин сорту Новокиївська була вищою,

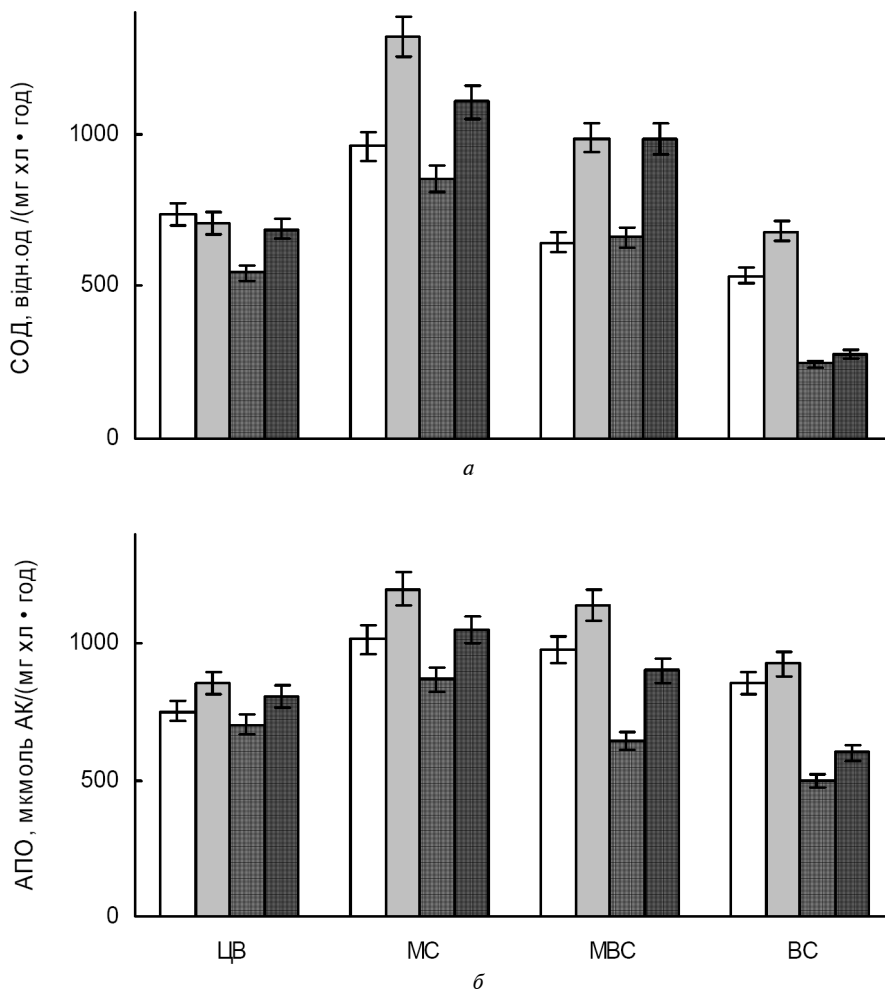


Рис. 3. Активність супероксиддисмутазы (а) та аскорбатпероксидазы (б) хлоропластів прапорцевих листків озимої пшениці за позакореневої обробки карбамідом (АК — аскорбінова кислота)

ніж сорту Наталка за попарного порівняння контрольних і дослідних варіантів, а в період воскової стиглості різниця між сортами виявилась найсильніше. При цьому в сорту Новокиївська активність СОД була не набагато нижчою, ніж у фазу цвітіння, активність АПО — практично такою ж самою, тоді як у рослин сорту Наталка ці показники істотно знижувались.

Враховавши істотну різницю між варіантами за концентрацією хлорофілу в фазу молочної стиглості, логічно припустити, що різке підвищення активності антиоксидантних ферментів у листках дослідних рослин у цей період зумовлене збільшенням їх вмісту в результаті ліпшої забезпеченості азотом. Водночас приріст активності ферментів, хоча й менший, був зафіксований і в контрольних рослин. Зростання активності антиоксидантних ферментів хлоропластів, найімовірніше, зумовили несприятливі зовнішні чинники, зокрема цей період вирізнявся підвищеними температурами повітря (до 32 °С) й істотними перепадами добової температури (до 15 °С) [16]. Відомо, що активність так званого псевдоциклічного транспорту електронів у хлоропластах (вода—вода цикл, Мелер-пероксидазний цикл), компонентами якого є СОД і АПО, зростає за стресових умов, відіграє важливу роль регуляції співвідношення синтезу АТФ і відновлення НАДФ [17]. Численні експериментальні дані, отримані за допомогою генетично модифікованих рослин, підтвердили, що активність антиоксидантних ферментів за несприятливих умов зазвичай недостатня — підвищення їх експресії сприяло ліпшому збереженню фотосинтетичного апарату [13, 18]. Разом з тим регуляція активності антиоксидантної системи має бути достатньо пластичною, щоб забезпечити підтримання в клітинах певного рівня специфічних АФК, які виконують важливі сигнальні функції як у процесах захисту й адаптації до стресорів, так і онтогенетичного розвитку [19].

Зернівки наливаються значною мірою внаслідок реутилізації азотовмісних сполук із прапорцевих листків у результаті деградації структурних компонентів і білків фотосинтетичного апарату, в індукції якої беруть участь АФК. У листках рослин контрольного варіанта, гірше забезпечених азотом, деградація фотосинтетичного апарату розпочиналася, очевидно, відразу ж після цвітіння, судячи з даних про зниження вмісту хлорофілу (див. рис. 1). Підживлення карбамідом давало змогу довше зберігати фотосинтетичний апарат дослідних рослин, забезпечувати захист від несприятливих чинників. У фази молочно-воскової і воскової стиглості співвідношення між варіантами за інтенсивністю фотосинтезу та активністю антиоксидантних ферментів було майже ідентичним (див. рис. 2, 3) і відображало захисну роль останніх у підтриманні функціонування фотосинтетичного апарату в період старіння листків [13]. У цей час підвищення активності СОД і АПО в оброблених карбамідом рослин відповідало інтенсифікації асиміляції CO_2 .

Отже, за позакореневого підживлення рослин пшениці карбамідом активність СОД і АПО хлоропластів прапорцевих листків підвищується і сприяє збереженню фотосинтетичного апарату від деградаційних процесів, зумовлених дією зовнішніх стресорів і потребами реутилізації поживних речовин до зернівок.

Посилення утворення АФК у листках пшениці протягом періоду наливання зерна підтвердили результати визначення вмісту пероксиду водню (рис. 4). Цей показник безперервно зростає протягом усього періоду спостережень — від фази цвітіння до фази воскової стиглості.

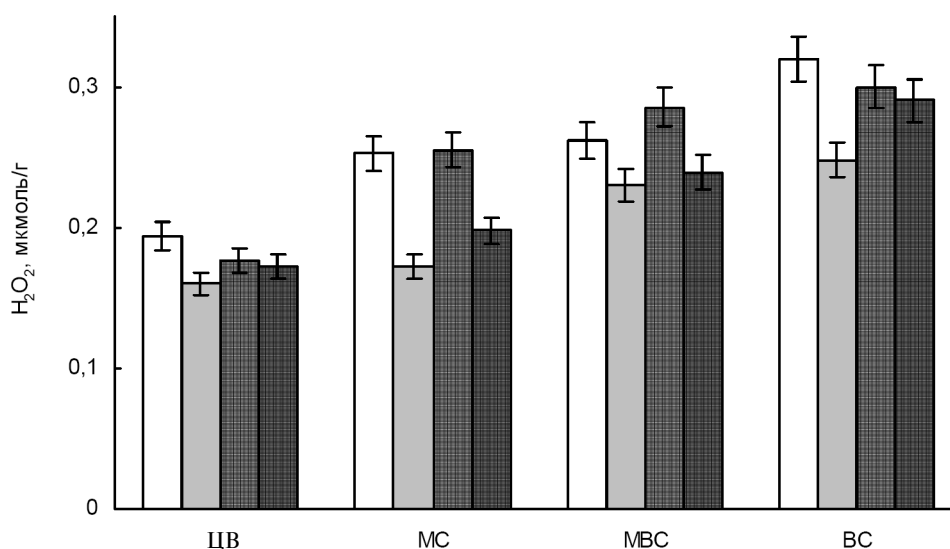


Рис. 4. Вміст пероксиду водню у прапорцевих листках рослин озимої пшениці за позакореневої обробки карбамідом

Обробка рослин карбамідом активувала антиоксидантні ферменти, гальмувала підвищення вмісту H_2O_2 в листках порівняно з контрольними варіантами, особливо на початку наливання зернівки, але не змінювала загальну тенденцію щодо збільшення його вмісту. Очевидно зростання вмісту пероксиду в ході онтогенезу прапорцевого листка було пов'язане з активуванням деградації фотосинтетичного апарату і катаболічних процесів, часові характеристики якого залежали від забезпеченості азотом. При цьому зміни активності СОД і АПО визначалися як необхідністю контролю рівня АФК, так і рівнем забезпеченості азотом.

Поліпшення забезпеченості рослин азотом, з одного боку, подовжувало функціонування фотосинтетичного апарату й відтермінувало деградаційні процеси, пов'язані з реутилізацією, з іншого — уможливило активування антиоксидантних ферментів унаслідок посилення їх синтезу, що, у свою чергу, сприяло ефективнішому контролю рівня АФК в умовах мінливого довкілля та захисту клітинних структур.

Позакореневе підживлення карбамідом позитивно впливало на процеси асиміляції CO_2 та функціонування систем антиоксидантного захисту фотосинтетичного апарату в період наливання зерна, сприяло підвищенню продуктивності рослин пшениці (таблиця). В основному це пов'язано зі збільшенням маси 1000 зернин, очевидно, внаслідок посилення постачання їх асимілятами. В рослин сорту Наталка виявлено тенденцію до збільшення кількості зернин у колосі, ймовірно, через підвищення виживаності зав'язей після цвітіння. Загалом продуктивність рослин пшениці сорту Наталка за всіма показниками була нижчою, ніж сорту Новокиївська, проте білковість зерна — вищою, що цілком відповідає їх виробничому призначенню [3]. У разі позакореневого підживлення карбамідом зернова продуктивність і вміст білка в зерні рослин обох сортів зростали однаковою мірою, так що за цим показником сорт Наталка зберігав перевагу над сортом Новокиївська.

Отже, у нашому досліді за додаткового внесення азоту шляхом позакореневого підживлення карбамідом у фази колосіння та молочної стиг-

ФОТОСИНТЕЗ И АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ

Продуктивність головного пагона рослин озимої пшениці за позакореневої обробки карбамідом

Варіант	Маса, г			Кількість зерен, шт.	Вміст білка, %
	пагона	зерна	1000 зернин		
Новокиївська					
Контроль	3,9±0,2	2,0±0,1	44,7±2,1	45±1	12,6±0,5
Дослід	4,0±0,2	2,2±0,1	47,4±2,3	45±1	14,2±0,6
Наталка					
Контроль	3,1±0,1	1,4±0,1	38,9±1,8	37±1	13,3±0,5
Дослід	3,6±0,2	1,8±0,1	43,8±2,1	40±1	14,9±0,7

лості в загальній кількості 25 % дози, внесеної у ґрунт, підвищувались як продуктивність, так і білковість зерна рослин пшениці обох сортів. Водночас відмінність між сортами за цими показниками збереглася: сорт Новокиївська залишився більш продуктивним, а сорт Наталка — більш білковим, хоча винесення азоту із зерном в обох сортів, безумовно, збільшилось.

Таким чином, в разі позакореневого підживлення рослин озимої пшениці карбамідом у першу половину генеративної фази розвитку (колосіння—молочна стиглість) підвищуються вміст хлорофілу в листках, інтенсивність фотосинтетичної асиміляції CO₂ протягом періоду наливання зерна, що в кінцевому підсумку забезпечує збільшення його продуктивності та білковості. Водночас за характером продукційного процесу спостерігали міжсорткову різницю, яка цілком відповідала технологічному спрямуванню сортів. Позакореневе підживлення азотом лише підвищило їх показники.

Встановлено, що антиоксидантна система хлоропластів листків пшениці реагує на обробку карбамідом підвищенням активності СОД та АПО, внаслідок чого зменшується вміст АФК й підтримується функціонування листка як донора пластичних речовин протягом наливання зерна.

1. Киризий Д.А., Соколовская-Сергиенко О.Г., Стасик О.О. Углекислотный газообмен на свету и активность антиоксидантных ферментов хлоропластов флаговых листьев озимой пшеницы // Физиология растений и генетика. — 2014. — 46, № 2. — С. 121—135.
2. Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции. — Киев: Логос, 2014. — 480 с.
3. Клуб 100 центнерів. Сорти озимої пшениці Інституту фізіології рослин і генетики НАН України та система захисту компанії «Сингента» / В.В. Моргу́н, Є.В. Санін, В.В. Швартау. — Київ: Логос, 2015. — 146 с.
4. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Обозный А.И. Антиоксидантная система растений: участие в клеточной сигнализации и адаптации к действию стрессоров // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2011. — 1 (22). — С. 6—34.
5. Моргу́н В.В., Кірізі́й 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.
6. Моргу́н В.В., Прядкина Г.А. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы // Физиология растений и генетика. — 2014. — 46, № 4. — С. 279—301.
7. Починок В.М., Кірізі́й Д.А. Продуктивність і якість зерна пшениці у зв'язку з особливостями розподілу азоту в рослині // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — 42, № 5. — С. 393—402.
8. Соколовская-Сергиенко О.Г., Киризий Д.А., Полищук А.И. Интенсивность углекислотного газообмена на свету и активность антиоксидантных ферментов хлоропластов листьев

- ев пшеницы в зависимости от уровня минерального питания // Сб. статей Междунар. науч. конф. «Актуальность идей В.Н. Хитрово в исследовании биоразнообразия России» и Круглого стола «Продукционный процесс растений и его регуляция» (Орел, 18–20 сентября 2014). — Орел, 2014. — С. 251–255.
9. *Фотосинтез* и биопродуктивность: методы определения / Под ред. А.Т. Мокроносова, А.Г. Ковалева. — М.: Агропромиздат, 1989. — 460 с.
 10. *Asada K.* Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions // *Plant Physiol.* — 2006. — **141**, N 2. — P. 391–396.
 11. *Barracough P.B., Lopez-Bellido R., Hawkesford M.J.* Genotypic variation in the uptake, partitioning and remobilisation of nitrogen during grain-filling in wheat // *Field Crops Res.* — 2014. — **156**. — P. 242–248.
 12. *Chen G.-X., Asada K.* Ascorbate peroxidase in tea leaves: occurrence of two isozymes and the differences in their enzymatic and molecular properties // *Plant Cell Physiol.* — 1989. — **30**, N 7. — P. 987–998.
 13. *Foyer C.H., Shigeoka S.* Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis // *Plant Physiol.* — 2011. — **155**. — P. 93–100.
 14. *Giannopolitis C.N., Ries S.K.* Superoxide dismutase. Occurrence in higher plants // *Ibid.* — 1977. — **59**, N 2. — P. 309–314.
 15. *Gill S.S., Tuteja N.* Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiol. Biochem.* — 2010. — **48**. — P. 909–930.
 16. <http://pogodaiklimat.ru/>
 17. *Kramer D.M., Evans J.R.* The importance of energy balance in improving photosynthetic productivity // *Plant Physiol.* — 2011. — **155**, N 1. — P. 70–78.
 18. *Logan B.A., Korniyev D., Hardison J., Holaday A.S.* The role of antioxidant enzymes in photoprotection // *Photosynth. Res.* — 2006. — **88**, N 2. — P. 119–132.
 19. *Mignolet-Spruyt L., Xu E., Idanheimo N. et al.* Spreading the news: subcellular and organellar reactive oxygen species production and signaling // *J. Exp. Bot.* — 2016. — **67**, N 13. — P. 3831–3844.
 20. *Munne-Bosch S., Queval G., Foyer C.H.* The impact of global change factors on redox signaling underpinning stress tolerance // *Plant Physiol.* — 2013. — **161**. — P. 5–19.
 21. *Sagisaka S.* The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica* // *Ibid.* — 1976. — **57**. — P. 308–309.
 22. *Vaguseviciene I., Burbulis N., Jonytiene V., Vasinauskiene R.* Influence of nitrogen fertilization on winter wheat physiological parameters and productivity // *J. Food Agric. Environ.* — 2012. — **10**, N 3–4. — P. 733–736.
 23. *Wellburn A.R.* The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *Plant Physiol.* — 1994. — **144**. — P. 307–313.

Отримано 15.07.2016

ФОТОСИНТЕЗ И АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ ХЛОРОПЛАСТОВ ФЛАГОВОГО ЛИСТА РАСТЕНИЙ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ВНЕКОРНЕВОЙ ПОДКОРМКЕ КАРБАМИДОМ

О.Г. Соколовская-Сергиенко, Д.А. Киризий, О.О. Стасик, И.Н. Шегеда

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Изучали влияние внекорневой подкормки карбамидом в начале репродуктивного развития на интенсивность фотосинтеза, активность антиоксидантных ферментов хлоропластов флагового листа, продуктивность и белковость зерна современных сортов озимой пшеницы. Установлено, что при улучшении обеспеченности растений озимой пшеницы азотом повышалось содержание хлорофилла в листьях, интенсивность фотосинтетической ассимиляции CO₂ в период налива зерна, в конечном итоге это способствовало повышению его продуктивности и белковости. При подкормке карбамидом повышалась активность супероксиддисмутазы (СОД) и аскорбатпероксидазы (АПО) в период налива зерна, что сопровождалось уменьшением содержания активных форм кислорода (АФК) в тканях листа и, очевидно, поддерживало его функционирование в качестве донора фотоассимилятов.

PHOTOSYNTHESIS AND FLAG LEAF CHLOROPLASTS ANTIOXIDANT ENZYMES
ACTIVITY IN WINTER WHEAT PLANTS UNDER UREA FOLIAR FERTILIZATION

O.G. Sokolovska-Sergiienko, D.A. Kiriziy, O.O. Stasik, I.M. Sheheda

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

The influence of urea foliar feeding at the early reproductive stage on the rate of photosynthesis, chloroplast antioxidant enzymes activity in the flag leaf as well as productivity and grain protein content in modern varieties of winter wheat was studied. It was established that increased supply of winter wheat plants with nitrogen enhanced the content of chlorophyll in the leaves and the photosynthetic CO₂ assimilation rate during the period of grain filling, which ultimately enlarged productivity and grain protein content. Urea fertilizing increased activity of SOD and APX in flag leaf, which was accompanied by a decrease in ROS content and apparently contributed to the maintenance of its functioning as a donor of photoassimilates.

Key words: *Triticum aestivum* L., winter wheat, photosynthesis, urea, superoxide dismutase, ascorbate peroxidase.