

УДК 581.1:581.132.1

АНТИОКСИДАНТНА І ФОТОПРОТЕКТОРНА СИСТЕМИ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ДІЇ МІКРОДОБРИВА, ХЕЛАТОВАНОГО БУРШТИНОВОЮ КИСЛОТОЮ

О.Г. СОКОЛОВСЬКА-СЕРГІЄНКО, О.С. КАПІТАНСЬКА, Г.О. ПРЯДКІНА,
О.О. СТАСИК

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

Вивчали вплив позакореневого підживлення комплексом мікроелементів, хелатованих бурштиною кислотою, на активність антиоксидантних ферментів хлоропластів, загальний пул і показник деєпоксидації пігментів віолаксантинового циклу прапорцевого листка у фазі молочної та молочно-воскової стиглості, а також на зернову продуктивність озимої пшениці. Встановлено, що обробка рослин хелатованим мікродобривом активує супероксиддисмутазу й аскорбатпероксидазу хлоропластів, сприяє збереженню високого вмісту хлорофілу в листках у період наливання зерна. Водночас істотних змін вмісту і ступеня деєпоксидації пігментів віолаксантинового циклу не виявлено. Підвищення врожайності посівів за підживлення мікродобривом було пов'язане з більшою кількістю продуктивних пагонів на одиницю площі посіву: в необробленому варіанті густина рослин у сорту Фаворитка становила 318 ± 23 , у сорту Смуглянка — 301 ± 16 шт/м², а в обробленому аватаром-1 — відповідно 397 ± 6 і 390 ± 16 шт/м². Урожайність у контрольному варіанті досягала $65,8 \pm 2,5$ ц/га у Фаворитки, $55,5 \pm 2,5$ у Смуглянки, а в дослідних варіантах — відповідно $80,2 \pm 1,8$ і $66,9 \pm 4,5$ ц/га. Прибавка врожаю за обробки рослин сорту Смуглянка і сорту Фаворитка аватаром-1 становила 21 і 22 % порівняно з відповідними контрольними варіантами. Обробка рослин комплексом мікроелементів, хелатованих бурштиною кислотою, сприяла збереженню функціонального стану їх фотосинтетичного апарату внаслідок підвищення вмісту хлорофілу та ліпшого антиоксидантного захисту прапорцевого листка в період наливання зернівок, що зумовлювало зростання зернової продуктивності озимої пшениці.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., озима пшениця, хлорофіл, хелатовані мікродобрива, супероксиддисмутаза, аскорбатпероксидаза, віолаксантиновий цикл.

Важливою умовою підвищення врожайності зернових культур є збереження високої активності фотосинтетичного апарату протягом вегетації рослин, особливо за дії несприятливих чинників. Одним зі шляхів підвищення ефективності роботи фотосинтетичного апарату є оптимізація систем антиоксидантного захисту [5, 19]. Важливими компонентами такого захисту, особливо за надмірної кількості світла, є вміст та активність антиоксидантних ферментів і світлозалежні перетворення пігментів віолаксантинового циклу [10, 19, 20, 24].

Хоча процес фотосинтезу світлозалежний, за яскравого освітлення не вся поглинена світлова енергія ефективно використовується для фотосинтетичних процесів [16, 32]. Частина поглиненої енергії світла

розсіюється в процесах, об'єднаних спільною назвою «нефотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу». Їх інтенсивність підвищується в міру зростання рівня освітлення, що має важливе захисне й адаптивне значення [25]. Крім цього, у репродуктивний період розвитку рослин їхні листки поступово старіють і швидкість асиміляції CO_2 зменшується. Внаслідок цього знижується споживання НАДФ·Н у циклі Кальвіна, що призводить до створення умов надвідновлення електронтранспортного ланцюга й утворення в хлоропластах активних форм кисню (АФК), які можуть пошкоджувати компоненти фотосинтетичних мембран і строми хлоропластів [4, 23]. Саме тому в період наливання зерна в тилакоїдних мембранах хлоропластів збільшується ймовірність генерування шкідливих форм кисню.

У відповідь на посилення їх формування, як правило, активуються елементи антиоксидантної захисної системи хлоропластів, найважливішим компонентом якої є система антиоксидантних ферментів [12, 16]. У регуляції рівня АФК зокрема беруть участь супероксиддисмутаза (СОД) й аскорбатпероксидаза (АПО). В серії послідовних реакцій вони знешкоджують супероксидні радикал-аніони і пероксид водню, що утворюються в хлоропластах, забезпечують цілісність фотосинтетичних мембран та активне функціонування електронтранспортного ланцюга [17].

Одним із механізмів запобігання фотоокиснювальному пошкодженню фотосинтетичного апарату є термальне розсіювання надлишку поглиненої енергії в світлозбиральних комплексах ФС II за участю пігментів віолаксантинового циклу [15, 25]. Вважають, що теплова дисипація енергії зумовлена взаємодією деепоксидованого пігменту віолаксантинового циклу — зеаксантину з протонуваним тилакоїдним білком, який створює екситонні дірки в антені ФС II [17, 21, 24]. Зв'язування протонів і ксантофілів на певних ділянках ФС II призводить до таких конформаційних змін у мембранах, за яких світлозбиральні комплекси цієї фотосистеми переходять у стан гасіння збуджених молекул хлорофілу [28]. Оскільки між нефотохімічним гасінням флуоресценції хлорофілу і ступенем деепоксидзації пігментів віолаксантинового циклу існує тісна позитивна кореляція, останній вважають характеристикою теплової дисипації надмірної кількості поглиненої енергії [25].

Внесення мікроелементів стає неодмінною ознакою сучасних технологій вирощування рослин. Це пов'язано з тим, що вони входять до складу активних центрів ферментів і вітамінів, беруть участь в окисно-відновних реакціях азотного й вуглеводного обміну, фотосинтетичному метаболізмі, підвищують стійкість рослин до хвороб і несприятливих умов зовнішнього середовища [1, 3]. Згідно з літературними даними, за обробки рослин препаратами, до складу яких входили мікроелементи, підвищувалась активність антиоксидантних ферментів, що сприяло ліпшому захисту від АФК за несприятливих умов вирощування [22, 26, 27].

Нещодавно розроблено спосіб отримання комплексних мікродобрив на основі біометалів і природних органічних кислот із використанням методів нанотехнологій [9]. Встановлено, що в разі обприскування посівів пшениці мікроелементним комплексом аватар-1, до складу якого входять 7 мікроелементів — цинк, магній, мідь, манган, залізо, кобальт, молібден, хелатованих природними карбоновими кислотами, істотно підвищується зернова продуктивність озимої пшениці [8], а передпосівна обробка насіння сої сприяє як формуванню ефективного симбіотичного апарату, так і росту врожайності [6].

Метою цієї роботи було оцінювання впливу обробки рослин комплексом мікроелементів, хелатованих бурштиновою кислотою, на стан антиоксидантної і фотопротекторної систем фотосинтетичного апарату озимої пшениці в репродуктивний період її розвитку.

Методика

Об'єктами досліджень слугували два сорти озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) — Фаворитка і Смуглянка. Рослини вирощували в умовах дрібноділянкового дослідження, облікова площа ділянки становила 1,9 м² в кожному з двох повторень. Протягом вегетаційного періоду вносили по 125 кг/га (за діючою речовиною) азоту, фосфору й калію. Рослини контрольних варіантів у фазі виходу в трубку і початку колосіння обприскували відстоюною водопровідною водою, дослідних — хелатованим мікродобривом аватар-1, створеним із використанням методів нанотехнологій, у дозі 2 л/га [9]. Лігандом мікроелементів слугувала бурштинова кислота.

Характеристики стану фотосинтетичного апарату та його фотопротекторних систем визначали на прапорцевих листках. Загальна кількість відібраних листків становила 15 шт. — по 5 на кожен із трьох показників. Вміст хлорофілу й активності антиоксидантних ферментів хлоропластів визначали у свіжозрізаних листках, вміст ксантофілів віолаксантинового циклу — у світлоадаптованих листках, які відразу після відрізання від стебла заморожували в рідкому азоті. Відібрані проби зберігали у морозильній камері за температури -18°C до проведення аналізу.

Вміст хлорофілів *a* і *b* визначали за Велбурном [31] безмацераційним методом екстрагування пігментів диметилсульфоксидом із наважки, усередненої з п'яти прапорцевих листків рослин, з наступним вимірюванням оптичної густини отриманих розчинів на спектрофотометрі СФ-26 (ЛОМО, Ленінград).

Для екстрагування ксантофілів віолаксантинового циклу висічки певного діаметра, відібрані з п'яти прапорцевих листків, розтирали у 100 %-му ацетоні на холоді й центрифугували на мікроцентрифузі (Гуре-320, Poland) протягом 3 хв за 8000 г. Отриману надосадову рідину пігментів розділяли на рідинному хроматографі високого тиску сумішшю ацетонітрилу, метанолу і дистильованої води у співвідношенні відповідно 70 : 9,6 : 3 на колонці 3×150 мм, наповненій Separon TM SG XC 18 (Lachema, Чехія) з розміром часточок 5 мкм, за довжини хвилі 436 нм. Хроматографічна система укомплектована насосом високого тиску типу НРР 4001 (Laboratorni Pristroje, Чехія) й детектором марки LCD 2563 (Laboratorni Pristroje, Чехія). Концентрацію ксантофілів обчислювали за модифікованою методикою [7, 14]. Показник деєпоксидації ДЕ ксантофілів віолаксантинового циклу визначали за формулою

$$DE = (Z + 0,5A)/(V + A + Z),$$

де *V*, *A*, *Z* — відповідно вміст віолаксантину, антраксантину й зеаксантину [15].

Активність антиоксидантних ферментів встановлювали у хлоропластах. Хлоропласти виділяли механічним способом за температури $0-4^{\circ}\text{C}$. Середню наважку (2 г) прапорцевих листків пшениці гомогенізували в семикратному об'ємі буферного розчину такого складу: 0,33 М

сорбітол, 5 мМ $MgCl_2$, 0,1 % БСА, 4 мМ аскорбінова кислота, 50 мМ *трис*-HCl (рН 7,5). Гомогенат фільтрували через 2 шари капронової тканини й центрифугували на центрифугі К-24D за 80 g і температури 0–4 °С протягом 5 хв для осадження важких часточок. Надосадову рідину зливали в інші попередньо охолоджені центрифужні пробірки і центрифугували за 2000 g упродовж 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 [18], активність АПО — за 290 нм за методом Чена й Асади [13]. Вміст хлорофілу в суспензії хлоропластів визначали за методом Арнона [11].

Отримані дані оброблено статистично за допомогою програми Microsoft Excel. На рисунках наведено середні значення та їх стандартні похибки [2].

Результати та обговорення

Активність фотосинтетичного апарату рослин залежить від стану їх пігментного апарату, зокрема від вмісту хлорофілу. Вміст хлорофілу в прапорцевих листках пшениці сорту Фаворитка був вищим, ніж у сорту Смуглянка у фазі як молочної, так і молочно-воскової стиглості (рис. 1). За обробки рослин мікроелементним препаратом аватар-1 вміст хлорофілу підвищувався в обох сортах, проте у фазу молочної стиглості вірогідні відмінності були тільки в сорту Смуглянка.

Впродовж дослідженого періоду вміст хлорофілу в прапорцевих листках пшениці обох сортів знижувався, що відбивало процес їх природного старіння. Вміст цього пігменту у фазу молочно-воскової стиглості порівняно з фазою молочної стиглості у контрольних рослин знижувався на 10–11 %. За обробки мікроелементним комплексом онтогенетична втрата хлорофілу дещо уповільнювалась: у рослин дослідного варіан-

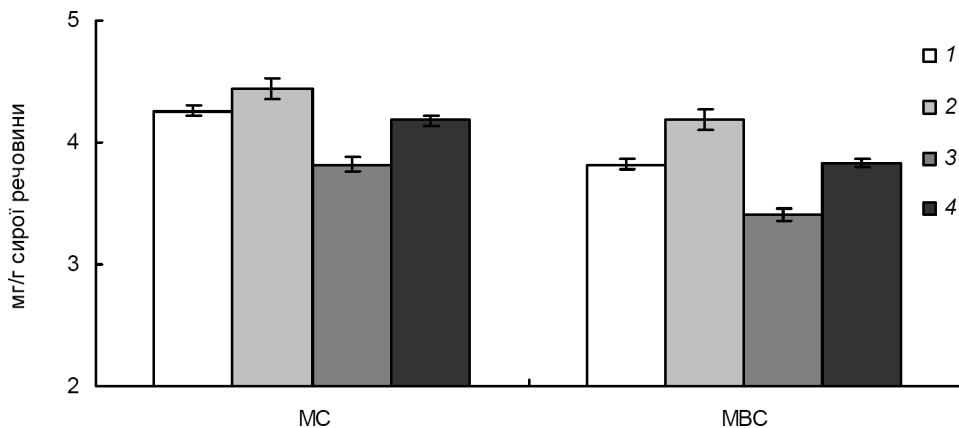


Рис. 1. Вплив позакореневої обробки рослин озимої пшениці хелатованим мікродобривом аватар-1 на вміст хлорофілу ($a + b$) у прапорцевих листках, мг/г сирої речовини. Тут і на рис. 2:

1, 2 — відповідно контрольний і дослідний варіанти сорту Фаворитка; 3, 4 — відповідно контрольний і дослідний варіанти сорту Смуглянка; MC — молочна стиглість; MBS — молочно-воскова стиглість

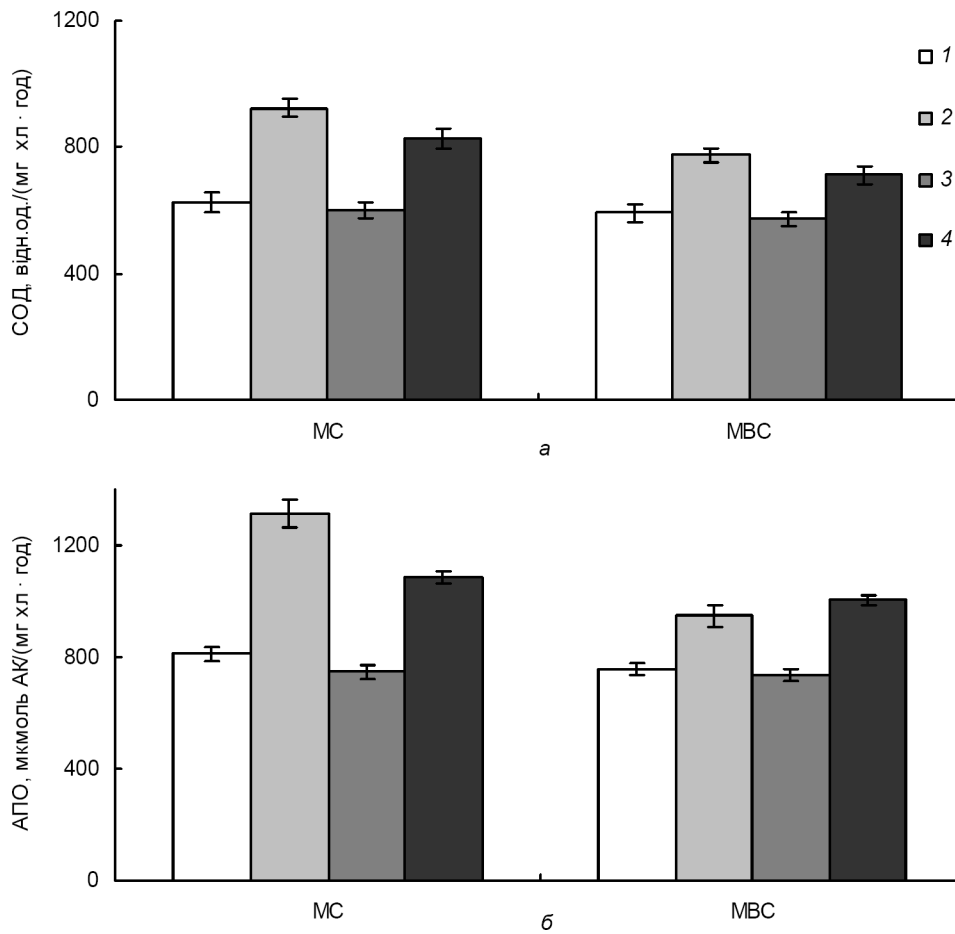


Рис. 2. Активність супероксиддисмутазу (а) та аскорбатпероксидази (б) хлоропластів прапорцевих листків озимої пшениці за позакореневої обробки хелатованим мікродобривом аватар-1 (АК — аскорбінова кислота)

та вміст хлорофілу знижувався на 6–8 %, а в листках оброблених рослин він вірогідно перевищував контрольні показники в обох сортах.

Вплив обробки на активність антиоксидантних ферментів хлоропластів у прапорцевих листках був істотнішим. У фазу молочної стиглості активність СОД хлоропластів у оброблених рослин сорту Фаворитка зросла на 45 %, у сорту Смуглянка — на 38 % порівняно з відповідними контрольними варіантами (рис. 2, а). Цей показник і в наступну фазу в дослідних варіантах був вищим, ніж у контрольних: у сорту Фаворитка — на 30, у сорту Смуглянка — на 24 %.

Активність АПО хлоропластів прапорцевих листків за обробки препаратом аватар-1 також зростала: у фазу молочної стиглості у сорту Фаворитка на 60 %, у сорту Смуглянка — на 46 % порівняно з контрольними варіантами (див. рис. 2, б). У фазу молочно-воскової стиглості активність АПО в рослин обох дослідних варіантів дещо знижувалась порівняно з попередньою фазою, але залишалася вищою на 25–35 %, ніж у контрольних рослин.

Логічно припустити, що підвищення активності антиоксидантних ферментів хлоропластів за позакореневої обробки рослин озимої пше-

ниці сортів Фаворитка і Смуглянка мікроелементним препаратом аватар-1 у фази виходу в трубку та на початку колосіння забезпечувало ліпший захист фотосинтетичного апарату від окиснювального стресу в період наливання зерна. У зв'язку з цим вміст хлорофілу в ході онтогенезу в прапорцевих листках дослідних рослин знижувався менше, ніж у контрольних.

Активність антиоксидантних ферментів за обробки їх мікроелементами як за оптимальних, так і за стресових умов зростала і в інших видів рослин. Так, доведено, що за умов посухи активність супероксиддисмутази, каталази і глутатіонпероксидази в оброблених шістьма окремими мікроелементами та їх різними комбінаціями рослин соняшника була вищою, ніж у контрольних варіантах [27]. Найістотніший ефект спостерігали у варіанті з обробкою комплексом чотирьох мікроелементів (Fe, Zn, Cu, Mn): активність антиоксидантних ферментів порівняно з контролем зростала на 48–89 %. Обробка рослин трьох сортів нуту селеном підвищувала активність супероксиддисмутази і глутатіонпероксидази, при цьому активність каталази не змінювалась [22]. Сприяла підвищенню антиоксидантної активності й позакоренева обробка рослин кукурудзи мікродобривом, до складу якого входили Fe, Zn, Cu, Mn, B, Mo, Mg [30].

Слід зазначити, що Fe, Zn, Cu, Mn входять до складу активного центру різних ізоформ ферменту супероксиддисмутази, а Fe — до активного центру аскорбатпероксидази [1]. Крім того, ці мікроелементи виконують й інші фізіологічні функції. Логічно припустити, що зростання активності антиоксидантних ферментів за обробки рослин мікроелементними препаратами може бути зумовлене як ліпшим забезпеченням певними біометалами, необхідними для синтезу їх простетичних груп, так і впливом на метаболізм клітини.

Оскільки є дані, що за умов теплового стресу позакоренева обробка рослин пшениці лимонною і щавлевою кислотами збільшувала активність супероксиддисмутази й каталази [29], можна припустити, що вплив мікродобрива аватар-1 на активність супероксиддисмутази та аскорбатпероксидази посилювався також і дією хелатора — бурштиновою кислотою.

Отже, обробка рослин пшениці комплексом мікроелементів, хелатованих бурштиновою кислотою, зміцнює антиоксидантний захист фотосинтетичного апарату пшениці у репродуктивний період розвитку, коли відбувається поступове старіння рослин.

Водночас обробка рослин мікродобривом аватар-1 неістотно впливала на загальний пул пігментів віолаксантинового циклу прапорцевих

ТАБЛИЦЯ 1. Вплив обробки рослин мікродобривом аватар-1 на пул пігментів віолаксантинового циклу та стан його деєпоксидації в яскраво освітлених прапорцевих листках озимої пшениці у фазу молочно-воскової стиглості зерна

Сорт	Варіант	Пул пігментів віолаксантинового циклу, мкг/дм ²	Деєпоксидація пігментів віолаксантинового циклу, ум. од.
Фаворитка	Контроль	539±25	0,35±0,03
	Обробка	562±34	0,33±0,04
Смуглянка	Контроль	467±32	0,43±0,05
	Обробка	479±28	0,42±0,02

листіків обох сортів пшениці у фазу молочно-воскової стиглості зерна: в контрольному варіанті для сорту Фаворитка він становив 539 ± 25 , у варіанті з обробкою — 562 ± 34 мкг/дм², у сорту Смуглянка — відповідно 467 ± 32 і 479 ± 28 мкг/дм² (табл. 1), хоча як і для вмісту хлорофілу генотипні відмінності за пулом пігментів цього циклу були істотними (у сорту Фаворитка він був вищим, ніж у сорту Смуглянка, на 15 % у контрольному варіанті та на 17 % — у дослідному).

Показник деєпоксидації ксантофілів, який позитивно корелював з інтенсивністю теплової дисипації надмірної кількості поглиненої енергії, також істотно відрізнявся для обох сортів: у контрольних варіантах для сорту Смуглянка — $0,43 \pm 0,05$, для сорту Фаворитка — $0,35 \pm 0,03$, у дослідних — відповідно $0,42 \pm 0,02$ і $0,34 \pm 0,03$. Різниця між обробленими й необробленими варіантами одного сорту була неістотною.

Згідно з отриманими результатами, в листках пшениці сорту Фаворитка ефективність використання світлової енергії для фотосинтезу істотно вища, ніж у сорту Смуглянка. Водночас зростання вмісту хлорофілу в листках рослин обох сортів, оброблених мікродобривом, супроводжувалося збереженням ефективності фотосинтезу. Отже, можна стверджувати, що за підживлення рослин озимої пшениці хелатованим комплексом мікроелементів підвищувалась функціональна активність фотосинтетичного апарату в період наливання зерна.

Позакоренева обробка хелатованим мікродобривом позитивно впливала на врожайність досліджуваних сортів озимої пшениці (табл. 2). Основним чинником підвищення врожаю за дії препарату було збільшення кількості продуктивних пагонів на одиницю площі посіву. Приріст урожаю за обробки рослин сортів Смуглянка і Фаворитка аватаром-1 становив 21 і 22 % порівняно з відповідними контрольними варіантами.

Як видно з наведених у табл. 2 даних, у дослідних варіантах для обох сортів виявлялася незначна тенденція до зменшення зернової продуктивності окремого колоса, що, очевидно, зумовлено зростанням конкуренції між рослинами в умовах густішого посіву. Проте незначне зниження продуктивності окремого колоса компенсувалося набагато істотнішим збільшенням кількості продуктивних пагонів на одиницю площі посіву.

Отримані дані дають підставу стверджувати, що обробка посівів озимої пшениці у фазі виходу в трубку та на початку колосіння стимулює метаболічні й фізіологічні процеси рослин, поліпшує використання мінеральних ресурсів ґрунту, сприяє формуванню більшої кількості про-

ТАБЛИЦЯ 2. Вплив позакореневої обробки рослин озимої пшениці мікродобривом аватар-1 на врожай та елементи його структури

Сорт	Варіант	Маса 1000 зернин, г	Кількість зернин з колоса	Густота продуктивних пагонів, шт/м ²	Урожай, ц/га	$K_{\text{госп}}$
Фаворитка	Контроль	$46,7 \pm 1,2$	39 ± 1	318 ± 23	$65,8 \pm 2,5$	$0,51 \pm 0,02$
	Обробка	$45,4 \pm 1,2$	38 ± 1	397 ± 6	$80,2 \pm 1,8$	$0,51 \pm 0,01$
Смуглянка	Контроль	$49,0 \pm 0,8$	34 ± 1	301 ± 16	$55,5 \pm 2,5$	$0,51 \pm 0,03$
	Обробка	$47,0 \pm 1,0$	33 ± 2	390 ± 16	$66,9 \pm 4,5$	$0,48 \pm 0,02$

дуктивних пагонів. Ліпше збереження фотосинтетичного апарату на пізніх етапах репродуктивного періоду забезпечує необхідну кількість асимілятів для повноцінного розвитку й наливання значно більшої кількості зернівок на одиницю площі посіву.

Отже, за обробки рослин озимої пшениці хелатованим мікродобривом поліпшувався антиоксидантний захист фотосинтетичного апарату в репродуктивний період розвитку внаслідок підвищення активності антиоксидантних ферментів. Збереження більшого вмісту фотосинтетичних пігментів у прапорцевому листку підтвердило зростання ефективності регуляції рівня АФК у хлоропластах рослин пшениці за їх обробки хелатованим мікродобривом, а ліпше збереження функціонального стану фотосинтетичного апарату внаслідок посилення захисту від ушкоджувальної дії окиснювального стресу забезпечувало підвищення врожайності озимої пшениці.

1. Битюцкий Н.П. Микроэлементы высших растений. — СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 2011. — 368 с.
2. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. — М.: Колос, 1973. — 335 с.
3. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях / Пер. с англ. Д.В. Гринчука, Е.П. Янина. — М.: Мир, 1989. — 439 с.
4. Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез: ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции. — Т. 2. — Киев: Логос, 2015. — 480 с.
5. Колупаев Ю.Е. Антиоксиданты растительной клетки, их роль в АФК-сигналинге и устойчивости растений // Успехи соврем. биологии. — 2016. — **136**, № 2. — С. 181—198.
6. Маменко П.Н., Прядкина Г.А., Коць С.Я., Стасик О.О. Влияние одновременной инокуляции и обработки семян аквахелатами на показатели азотфиксации и урожай сои // Тр. Белорус. ун-та. — 2013. — **8**, ч. 2. — С. 103—106.
7. Прядкина Г.А., Лихолат Д.А. Определение ксантофиллов методом жидкостной хроматографии в изократическом режиме // Физиология и биохимия культ. растений. — 2006. — **38**, № 1. — С. 75—82.
8. Соколовська-Сергієнко О.Г., Прядкіна Г.О., Капітанська О.С. Активність фотосинтетичного апарату та продуктивність озимої пшениці за обробки хелатованим мікродобривом і стимулятором росту // Физиология растений и генетика. — 2015. — **47**, № 4. — С. 321—329.
9. Патент України на корисну модель № 38391. Спосіб отримання карбоксилатів металів «Нанотехнологія отримання карбоксилатів металів» / М.В. Косінов, В.Г. Каплуненко. — Опубл. 12.01.09, Бюл. № 1/2009.
10. Alscher R.G., Erturk N., Heath L.S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants // J. Exp. Bot. — 2002. — **53**. — P. 1331—1341.
11. Arnon D.I. Copper enzyme in isolated chloroplasts. Polyphenoxidase in *Beta vulgaris* // Plant Physiol. — 1949. — **24**, N 1. — P. 1—15.
12. Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions // Plant Physiol. — 2006. — **141**, N 2. — P. 391—396.
13. 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.
14. Choudhury N.K., Choe H.T., Huffaker R.C. Ascorbate induced zeaxanthin formation in wheat leaves and photoprotection of pigment and photochemical activities during aging of chloroplasts in light // J. Plant Physiol. — 1993. — **141**, N 5. — P. 551—556.
15. Demmig-Adams B., Adams III W.W. Harvesting sunlight safely // Nature. — 2000. — **403**. — P. 371—374.
16. Foyer C.H., Noctor G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses // Plant Cell. — 2005. — **17**, N 7. — P. 1866—1875.
17. Foyer C.H., Shigeoka S. Understanding of oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis // Plant Physiol. — 2011. — **155**, N 1. — P. 93—100.
18. Giannopolitis C.N., Ries S.K. Superoxide dismutase. Occurrence in higher plants // Ibid. — 1977. — **59**, N 2. — P. 309—314.

19. 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.
20. Horton P., Ruban A.V., Walters R.G. Regulation of light harvesting in green plants // *Annu. Rev. Plant Physiol. Biol.* — 1996. — **47**. — P. 655–684.
21. Horton P., Ruban A., Wentworth M. Allosteric regulation of the light harvesting system of photosystem II // *Phil. Trans. Royal. Soc. London. B.* — 2000. — **355**. — P. 1361–1370.
22. Mohammadi A., Habibi D., Rohami M., Mafakheri S. Effect of drought stress on antioxidant enzymes activity of some Chickpea cultivars // *Amer.-Eurasian J. Agr. Environ. Sci.* — 2011. — **11**, N 6. — P. 782–785.
23. Munne-Bosch S., Queval G., Foyer C.H. The impact of global change factors on redox signaling underpinning stress tolerance // *Plant Physiol.* — 2013. — **161**, N 1. — P. 5–19.
24. Murchie E.H., Niyogi K.K. Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis // *Ibid.* — 2011. — **155**, N 1. — P. 86–92.
25. *Non-photochemical quenching and energy dissipation in plants, algae and cyanobacteria* / Eds: B. Demmig-Adams, G. Garab, W.W. III Adams, Govindjee. — Dordrecht: Springer, 2014. — 649 p.
26. Pospisil P. The role of metals in production and scavenging of reactive oxygen species in photosystem II // *Plant Cell Physiol.* — 2014. — **55**, N 7. — P. 1224–1232.
27. Rahimizadeh M., Habibi D., Madani H. et al. The effect of micronutrients on antioxidant enzymes metabolism in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under drought stress // *Helia.* — 2007. — **30**, N 47. — P. 167–174.
28. Ruban A.V. Non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage // *Plant Physiol.* — 2016. — **170**, N 4. — P. 1903–1916.
29. Sadak M.Sh., Orabi S.A. Improving thermo tolerance of wheat plant by foliar application of citric acid or oxalic acid // *Int. J. ChemTech. Res.* — 2015. — **8**, N 1. — P. 333–345.
30. Sajedi N.A., Ardakani M.R., Madani H. et al. The effects of selenium and other micronutrients on the antioxidant activities and yield of corn (*Zea mays* L.) under drought stress // *Physiol. Mol. Biol. Plants.* — 2011. — **17**, N 3. — P. 215–222.
31. Wellburn A.P. The spectral determination of chlorophyll *a* and *b*, as well as carotenoids using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *J. Plant Physiol.* — 1994. — **144**, N 3. — P. 307–313.
32. Zhu X.G., Long S.P., Ort D.R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2010. — **61**. — P. 235–261.

Отримано 14.07.2017

АНТИОКСИДАНТНАЯ И ФОТОПРОТЕКТОРНАЯ СИСТЕМЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ДЕЙСТВИИ МИКРОУДОБРЕНИЯ, ХЕЛАТИРОВАННОГО ЯНТАРНОЙ КИСЛОТОЙ

О.Г. Соколовская-Сергиенко, О.С. Капитанская, Г.А. Прядкина, О.О. Стасик

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Изучали влияние внекорневой подкормки комплексом микроэлементов, хелатированных янтарной кислотой, на активность антиоксидантных ферментов хлоропластов, общий пул и показатель дезоксидации пигментов виолаксантинового цикла флагового листа в фазы молочной и молочно-восковой спелости, а также на зерновую продуктивность озимой пшеницы. Установлено, что обработка растений хелатированным микроудобрением активирует супероксиддисмутазу и аскорбатпероксидазу хлоропластов, способствует сохранению высокого содержания хлорофилла в листьях в период налива зерна. В то же время существенные изменения пула и степени дезоксидации пигментов виолаксантинового цикла не выявлены. Повышение урожайности посевов при подкормке микроудобрением было связано с большим количеством продуктивных побегов на единицу площади посева: в необработанном варианте густота побегов у сорта Фаворитка составляла 318 ± 23 , у сорта Смуглянка — 301 ± 16 шт/м², а в обработанном аватаром-1 — соответственно 397 ± 6 и 390 ± 16 шт/м². Урожайность в контрольном варианте достигала $65,8 \pm 2,5$ ц/га у Фаворитки, $55,5 \pm 2,5$ ц/га у Смуглянки, а в опытных вариантах — соответственно $80,2 \pm 1,8$ и $66,9 \pm 4,5$ ц/га. Прибавка урожая при обработке растений сорта Смуглянка и сорта Фаворитка аватаром-1 составила 21 и 22 % по сравнению с соответствующими контрольными

ми вариантами. Обработка растений комплексом микроэлементов, хелатированных янтарной кислотой, способствовала сохранению функционального состояния их фотосинтетического аппарата вследствие повышения содержания хлорофилла и лучшей антиоксидантной защиты флагового листа в период налива зерновок, что обуславливало повышение зерновой продуктивности озимой пшеницы.

ANTIOXIDANT AND PHOTOPROTECTION SYSTEMS OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS IN PLANTS OF WINTER WHEAT TREATED WITH MICRONUTRIENTS, CHELATED BY SUCCINIC ACID

O.G. Sokolovska-Sergijenko, O.S. Kapitanska, G.O. Priadkina, O.O. Stasik

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

The effects of foliar feeding with the complex of trace elements chelated by succinic acid on the activity of antioxidant enzymes of chloroplasts, the total pool and de-epoxidation state of pigments of the xanthophyll cycle in the flag leaf at the stage of milk and milk-waxy ripeness as well as the grain productivity of winter wheat were studied. It has been established that treatment with chelated micronutrients increased the activity of superoxide dismutase and ascorbate peroxidase in chloroplasts and promoted the preservation of higher content of chlorophyll in the leaf during the period of grain filling. At the same time, there were no significant changes in the content and degree of de-epoxidation of pigments of the xanthophyll cycle. The increase in crop yield at feeding by microfertilizer was associated with a greater number of productive shoots per unit of land area — 318 ± 23 per m^2 and 301 ± 16 per m^2 in Favorytka and Smuglianka varieties respectively for the control, and 397 ± 6 per m^2 and 390 ± 16 per m^2 respectively for treatment. The grain yield increased from 6.58 ± 0.25 t/ha and 5.55 ± 0.25 t/ha in control plants of varieties Favorytka and Smuglianka to 8.02 ± 0.18 t/ha and 6.69 ± 0.45 t/ha in treated plants, respectively. The increase in grain productivity due to foliar top-dressing by avatar-1 amounted about 21 % as compared to the control. Feeding plants of winter wheat with a complex of trace elements, chelated with succinic acid, helps to maintain the functional state of their photosynthetic apparatus due to better antioxidant protection of the flag leaf tissues during the period of grain filling and results in the rise of grain productivity

Key words: *Triticum aestivum* L., winter wheat, chlorophyll content, chelated microfertilizers, superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, xanthophyll cycle.