

<https://doi.org/10.15407/frg2021.05.387>

УДК 581.132+632.112

РЕАКЦІЯ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ НА КОМБІНОВАНУ ДІЮ ПОСУХИ ТА ВИСОКОЇ ТЕМПЕРАТУРИ

А.С. КЕДРУК, Д.А. КІРІЗІЙ, О.Г. СОКОЛОВСЬКА-СЕРГІЄНКО, О.О. СТАСИК

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

Досліджено реакцію фотосинтетичного апарату прапорцевих листків рослин озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) різних сортів на ґрунтову посуху, прогрів при високій температурі та їх сумісну дію як безпосередньо під час культивування рослин за дефіциту вологи, так і у відновний період після зняття впливу водного стресу, для виявлення найбільш інформативних показників адаптивності різних сортів пшениці до несприятливих чинників довкілля. Експерименти проводили на рослинах пшениці сортів Єдність, Подільська нива і Дарунок Поділля, які вирощували в умовах вегетаційного досліджу за природних освітлення і температури. В контрольному варіанті впродовж усієї вегетації вологість ґрунту підтримували на рівні 70 % повної вологості (ПВ). У період колосіння—цвітіння рослини дослідного варіанта піддавали дії посухи за вологості ґрунту 30 % ПВ протягом семи діб. Після цього поновлювали полив дослідних рослин до рівня контролю. Визначали інтенсивність асиміляції CO₂ і транспірації прапорцевого листка контрольних і дослідних рослин за температури 25 і 42 °С, а також відбирали зразки для оцінювання фізіолого-біохімічних показників на першу добу зниження вологості ґрунту до 30 % ПВ, на сьому добу росту рослин за цієї вологості та через тиждень після поновлення оптимального поливу. Встановлено, що в першу добу посухи в листових пластинках усіх сортів пшениці істотно зростає водний дефіцит, знижувалась інтенсивність асиміляції CO₂ і транспірації та виявлялась тенденція до зменшення вмісту хлорофілу в сортів Подільська нива і Дарунок Поділля. На сьому добу посухи водний дефіцит у листових пластинках усіх сортів зростає ще більше, вміст хлорофілу істотно знижувався, проте ступінь інгібування асиміляції CO₂ і транспірації спадає у сортів Єдність, Подільська нива й залишався на тому ж рівні в сорту Дарунок Поділля. На сьому добу після поновлення оптимального поливу, незважаючи на істотно нижчий вміст хлорофілу, інтенсивність фотосинтезу в дослідних рослин відновлювалася до рівня контрольного варіанта. Підвищення температури істотно знижувало інтенсивність асиміляції CO₂ у рослин як контрольного, так і дослідного варіантів. Проте на початку періоду посухи ступінь пригнічення фотосинтезу в дослідних рослин був набагато більшим, ніж у контрольних, після семи діб водного стресу — практично однаковим у дослідних і контрольних рослин усіх досліджених сортів, а через сім діб після поновлення оптимального поливу в дослідних рослин навіть меншим, ніж у контрольних, що вказує на формування пере-

Цитування: Кедрук А.С., Кірізій Д.А., Соколовська-Сергієнко О.Г., Стасик О.О. Реакція фотосинтетичного апарату сортів озимої пшениці на комбіновану дію посухи та високої температури. *Фізіологія рослин і генетика*. 2021. 53, № 5. С. 387—405. <https://doi.org/10.15407/frg2021.05.387>

хресної стійкості фотосинтетичного апарату до високої температури в рослин за дії посухи. Однією з причин цього може бути виявлене нами підвищення активності антиоксидантних ферментів хлоропластів у листках дослідних рослин. Для фенотипування сортів пшениці за стійкістю до посухи та високої температури найбільш інформативними є розрахунки відношення показників активності фотосинтетичного апарату та продуктивності рослин, підданих дії стресорів, до контрольних значень. За сукупністю визначених нами фізіологічних показників досліджені сорти можна розмістити у такому порядку за підвищенням посухо- і термотолерантності: Дарунок Поділля < Подільська нива < Єдність.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., посуха, високотемпературний стрес, фотосинтез, транспірація, крос-адаптація, антиоксидантні ферменти, продуктивність.

Нестача вологи є одним із найпоширеніших абіотичних чинників довкілля, який істотно обмежує генетичний потенціал продуктивності культурних рослин, і зокрема пшениці — головної продовольчої культури у світі [1, 2]. Ця проблема загострюється у зв'язку з глобальним потеплінням, що супроводжується кліматичними змінами, посиленням нерівномірності опадів та коливань температури як по регіонах, так і в часі, що несе загрозу стабільності виробництва зерна [3]. У зв'язку з цим питання скринінгу генотипів пшениці на посухо- і термостійкість за фізіологічними ознаками стає дедалі актуальнішим [1, 4, 5].

На рівні цілого рослинного організму дефіцит ґрунтової вологи призводить до зниження інтенсивності фотосинтезу та процесів росту. Питання впливу посухи на фотосинтетичний апарат, загальний метаболізм та продукційний процес рослин вивчаються давно, однак і досі механізми посухотолерантності рослин залишаються недостатньо з'ясованими [6—8].

Основною причиною зниження активності фотосинтезу на початкових етапах чи за умов короткочасної дії посухи є зменшення дифузії CO_2 з атмосфери у місця карбоксилювання внаслідок закриття продихів, тоді як за тривалого водного стресу основними причинами є істотні метаболічні перебудови та функціональні і структурні порушення в фотосинтезуючих клітинах [9]. Результатом пригнічення активності фотосинтетичного апарату є поступове виснаження запасів асимілятів у рослинному організмі, що призводить до зниження інтенсивності процесів забезпечення життєдіяльності рослини. Слід зазначити, що здатність рослин до захисту фотосинтетичного апарату від пошкоджень за дефіциту вологи важлива для швидкого відновлення нормального функціонування фотосинтетичного апарату після зняття водного стресу і сприяє ослабленню негативного впливу посухи на продуктивність [10, 11].

За природних умов посуха часто супроводжується високими температурами, при цьому фотосинтетичний апарат листків потерпає від перегріву внаслідок зменшення здатності листків до самоохолодження через пригнічення транспірації. Висока температура спричинює в листках пшениці окиснювальний стрес [12], втрату ними фотосинте-

тичних пігментів та зниження інтенсивності фотосинтезу [9, 13]. Це пришвидшує старіння листків [14] (причому ефект посилюється за різких перепадів денних і нічних температур), що призводить до зменшення маси зернівок.

Хоча залежність фотосинтезу від температури вивчена досить добре у багатьох видів рослин, механізм, що зумовлює зниження інтенсивності асиміляції CO_2 за температур, вищих за оптимальну, досі залишається дискусійним [15, 16]. Припускають, що зниження інтенсивності асиміляції CO_2 за підвищення температури може бути виявом температурної залежності окремих ланок фотосинтетичного процесу (зворотні зміни) та (або) наслідком пошкоджень певних структурних елементів фотосинтетичного апарату чи порушень їхньої функції (відносно або повністю незворотні зміни) [9].

Пригнічення фотосинтезу за високої температури пов'язують зі зниженням швидкості активації Рубіско спеціальним ферментом Рубіско-активазою, високою термочутливістю реакційного центру ФС II та блокуванням міжсистемного перенесення електронів унаслідок посилення циклічного транспорту через ФС I. Оскільки транспорт електронів та асиміляція CO_2 тісно пов'язані системою прямих і зворотних регуляторних зв'язків, вважають, що інгібування фотосинтезу загалом може визначатися реакцією окремої найчутливішої ланки, проте наразі залишається нез'ясованим, який із зазначених процесів є лімітуючим [17].

У нещодавно опублікованому огляді, присвяченому аналізу результатів понад 120 тематичних досліджень реакції сільськогосподарських культур на комбіновану дію посухи і теплового стресу, вказано, що поєднання цих чинників істотно впливає на врожайність унаслідок зменшення $K_{\text{госп}}$, скорочення життєвого циклу рослин, змін кількості, розміру та складу насіння [18]. Одночасна дія посухи і теплового стресу негативно впливає на фотосинтетичну асиміляцію CO_2 , значно сильніше, ніж кожен із цих стресорів окремо, внаслідок більших порушень фотохімічної активності ФС II, транспорту електронів у хлоропластах, зниження активності Рубіско, посилення генерування активних форм кисню (АФК), підвищення дихальних витрат [19, 20].

Сільськогосподарські рослини особливо уразливі до комбінованої пошкоджувальної дії цих стресорів у репродуктивний період розвитку, що зумовлює необхідність подальших досліджень і розробки селекційних підходів щодо збільшення стійкості культур до поєднання посухи та спеки в цей період. Особливо актуальними є дослідження адаптаційних механізмів, здатних протидіяти впливу негативних чинників унаслідок підвищення системної стійкості цілої рослини та її фотосинтетичного апарату зокрема [15, 21]. Крім того, в останні роки накопичується дедалі більше даних, що адаптація рослинного організму до посухи може посилювати його стійкість до високої температури через перебіг процесів крос-адаптації [22]. Показано, що рослини, піддані попередній дії посухи, набували більшої стійкості до впливу високих температур у подальшому і формували, так звану стресову пам'ять (stress memory). Індукування стресостійкості попередньою дією стресора тієї самої чи іншої природи або з використан-

ням специфічних сполук-еліситорів — праймування — вважають перспективним технологічним підходом підвищення стійкості до біотичних та абіотичних стресів [23].

Мета нашої роботи полягала в дослідженні реакції фотосинтетичного апарату листків різних сортів пшениці на комбіновану дію ґрунтової посухи та високої температури за короткочасної і тривалої дії посухи та після поновлення оптимального вологозабезпечення для виявлення найбільш інформативних показників адаптивності рослин до несприятливих чинників довкілля.

Методика

Дослідження проводили на рослинах озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сортів Єдність, Подільська нива і Дарунок Поділля, які після перезимівлі за природних умов у фазу початку весняного кушіння пересаджували у вегетаційні посудини на 10 кг ґрунту, удобреного 10 г нітроамофоски. Посудини розміщували на вегетаційному майданчику за природних освітлення і температури. Число рослин у посудинах становило 15 шт. Добрива вносили по 5 г при наповненні посудин ґрунтом і в середині фази виходу рослин у трубку.

В контрольному варіанті впродовж усієї вегетації вологість ґрунту підтримували на рівні 70 % ПВ. У фазу колосіння (ВВСН 55) полив рослин дослідного варіанта припиняли, протягом трьох діб вологість ґрунту знижували до рівня 30 % ПВ, який підтримували протягом наступних семи діб. Після цього поновлювали полив дослідних рослин до 70 % ПВ і підтримували таку вологість до кінця вегетації. Вологість ґрунту в посудинах контролювали гравіметрично двічі на добу. Період обмеженого вологозабезпечення дослідних рослин охоплював фази колосіння і цвітіння.

Параметри водного дефіциту, вміст хлорофілу, активність антиоксидантних ферментів та газообмін прапорцевих листків контрольних і дослідних рослин вимірювали в першу добу після досягнення вологості ґрунту 30 % ПВ, на сьому добу культивування за цієї вологості та через тиждень після поновлення оптимального поливу.

Інтенсивність фотосинтезу реєстрували за контрольованих умов на установці, змонтованій на базі оптико-акустичного інфрачервоного газоаналізатора ГІАМ-5М, увімкненого за диференційною схемою. Невідокремлені від рослин листки (по 2 паралельно) вміщували у термостатовану камеру розміром 3×7 см та освітлювали (1800 мкмоль/(м² · с) ФАР) світлодіодними прожекторами ТА-11 50W із колірною температурою 5200 К. Інтенсивність транспірації вимірювали портативним газоаналізатором EGM-5 (США), увімкненим у газову схему перед ГІАМ-5М, за різницею вологості повітря на вході та виході з камери. Показники газообміну розраховували за стандартними методиками [24].

Камера для вимірювання газообміну була сконструйована так, що її верхня частина зі скляним вікном для освітлення листків герметично відділялася від нижньої тонкою прозорою плівкою, над якою постійно циркулювала вода з ультратермостата заданої температури. Листки у камері фіксували так, що їх адаксіальна поверхня

тісно контактувала з плівкою, а через нижню частину камери, куди була орієнтована абаксіальна поверхня листків, продували атмосферне повітря зі швидкістю 1 л/хв. Так можна було задавати температуру поверхні листків із точністю до 0,2 °С.

Показники газообміну починали реєструвати за 25 °С через 40–50 хв після вміщення листків у камеру, коли вони адаптувалися до умов вимірювання. Після цього температуру підвищували зі швидкістю 1 °С/хв, і через 40 хв після досягнення заданої температури вимірювали показники газообміну.

Окремим завданням у наших дослідках було знаходження температури, придатної для тестування термотолерантності листків. Головні критерії полягали в тому, що за такої температури, з одного боку, мала істотно зменшуватись інтенсивність фотосинтезу, а з іншого — адаптаційні процеси ще були здатні підтримувати функціональний стан листка. Про це мала свідчити стабілізація показників газообміну за подовження терміну перебування листків за високої температури. З'ясувалось, що в разі нагрівання абаксіальної поверхні листка пшениці до 40 °С інтенсивність видимого фотосинтезу зменшувалась лише на 15–20 %, а за температури 45 °С фотосинтезу практично не реєстрували. За температури 43 °С інтенсивність фотосинтезу була на 40–50 % меншою за цей показник при 25 °С, що може бути прийнятним для тестової температури, але за подовження прогріву вона знижувалась, особливо у рослин, підданих посуші, тобто адаптація не відбувалась. Лише за температури 42 °С зменшення інтенсивності фотосинтезу в середньому становило 30–40 %, без істотних змін протягом тривалого прогріву, тому таку температуру ми обрали як тестову.

Водний дефіцит листка визначали за стандартною методикою [25]. Для знаходження маси сухої речовини зразки фіксували при 105 °С впродовж 30 хв і висушували до сталої маси за 65 °С. Вміст суми хлорофілів у листках вимірювали після екстрагування диметилсульфоксидом (ДМСО) спектрофотометричним методом [26] і зберігали на масу сухої речовини.

Активність антиоксидантних ферментів — супероксиддисмутази (СОД) та аскорбатпероксидази (АПО) — визначали у хлоропластах прапорцевих листків. Хлоропласти виділяли механічним способом за температури 0–4 °С. Середню наважку (2 г) прапорцевих листків пшениці гомогенізували в семикратному 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 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 спектрофотометрично за допомогою нітротетразолієвого блакитного за довжини хвилі 560 нм [27], ак-

тивність АПО — в ультрафіолетовій ділянці спектра за 290 нм за методом Чена й Асади [28]. Вміст хлорофілу в суспензії хлоропластів визначали за методом Арнона [29].

У фазу повної стиглості зерна (ВВСН 97) визначали масу сухої речовини надземної частини та елементи зернової продуктивності рослин.

Повторність досліду становила 5 посудин на варіант, повторність визначень фізіолого-біохімічних показників — триразова, показники продуктивності встановлювали на основі вимірювань 20 рослин. На рисунках і в таблицях наведено значення середньоарифметичних і стандартних похибок середнього. Результати оброблено статистично за програмою Microsoft Excel. Статистичну вірогідність різниці між варіантами оцінено за ANOVA-тестом за $p \leq 0,05$.

Результати та обговорення

Визначенням водного дефіциту прапорцевих листків контрольних рослин не виявлено істотної міжсортової відмінності (рис. 1). Протягом періоду вимірювань спостерігали тенденцію до підвищення цього показника з 4—5 до 10—12 %, що можна пояснити як початком старіння листків, так і поступовим підвищенням температури повітря і зниженням його вологості на початку червня.

У першу добу після досягнення вологості ґрунту 30 % ПВ водний дефіцит листків дослідних рослин дещо підвищився (до 7—10 %), але істотної відмінності між сортами ще не спостерігали. Лише на сьому добу культивування за умов посухи рельєфно виявилася міжсортова відмінність за цим показником (див. рис. 1). Найвищий рівень зневоднення спостерігали в прапорцевих листках рослин сорту Дарунок Поділля (до 30 %), найнижчий — у сорту Єдність (близько

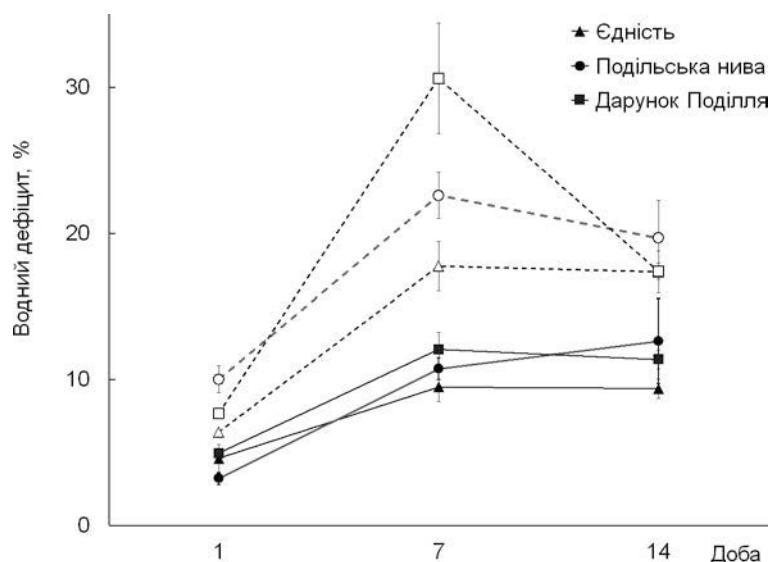


Рис. 1. Водний дефіцит у прапорцевих листках контрольних (темні позначки) і дослідних (світлі позначки) рослин пшениці різних сортів на 1-шу, 7-му і 14-ту доби експерименту

18 %). Дослідні рослини сорту Подільська нива за показником водного дефіциту займали проміжне положення.

На 14-ту добу експерименту (через тиждень після відновлення вологості ґрунту до 70 % ПВ) водний дефіцит прапорцевих листків дослідних рослин дещо зменшився, але контрольних значень не досягнув і становив 17—19 %. При цьому відмінність між сортами знову нівелювалась. Можна припустити, що незворотне підвищення водного дефіциту прапорцевих листків дослідних рослин спричинене пришвидшенням їх старіння під дією посухи [14, 30].

Визначенням вмісту хлорофілу це припущення підтверджено. Так, на першу добу посухи згаданий показник у дослідних рослин сорту Єдність практично не відрізнявся від контрольних, а у сортів Подільська нива і Дарунок Поділля становив близько 87 % порівняно з оптимальним поливом (рис. 2). На сьому добу посухи вміст хлорофілу в прапорцевих листках рослин усіх сортів істотно зменшився і становив у сортів Єдність і Подільська нива близько 75 % контрольних значень, у сорту Дарунок Поділля — лише 50 %. Через тиждень після відновлення вологості ґрунту в дослідних варіантах до 70 % (14-та доба) цей показник у рослин сортів Єдність і Дарунок Поділля дещо підвищився порівняно із сьомою добою культивування за умов посухи, а в сорту Подільська нива спостерігалась тенденція навіть до подальшого його зниження. В результаті вміст хлорофілу в прапорцевих листках дослідних рослин сорту Єдність становив 80 % контролю, сортів Подільська нива і Дарунок Поділля — близько 70 %, тобто і за цим показником відновлення не відбулося.

Вимірюванням показників газообміну прапорцевих листків контрольних і дослідних рослин виявлено, що як посуха, так і висока температура істотно впливали на інтенсивність асиміляції CO₂ та

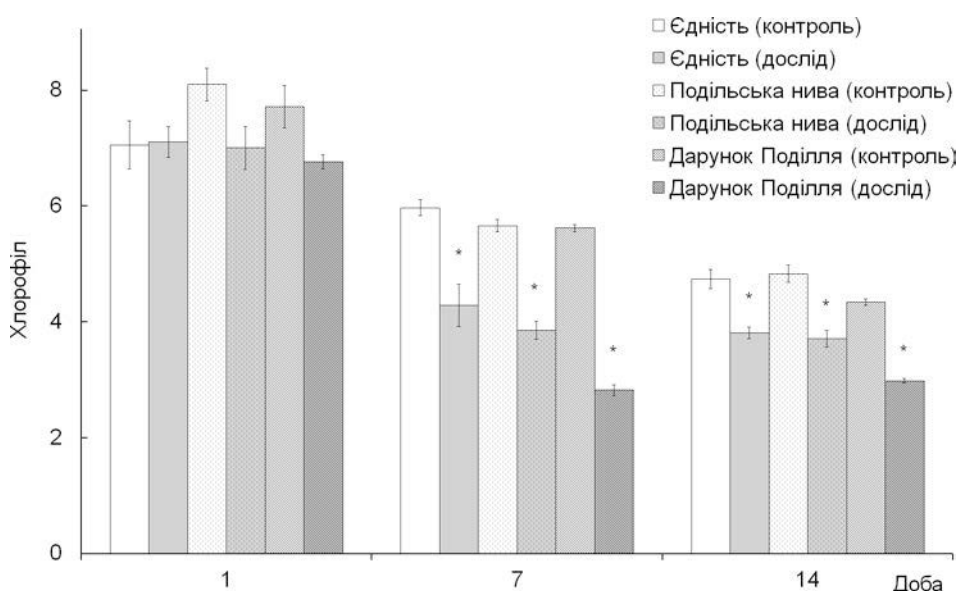


Рис. 2. Вміст хлорофілу (мг/г сухої речовини) в прапорцевих листках дослідних та контрольних рослин пшениці різних сортів на 1-шу, 7-му і 14-ту доби експерименту (* — відмінності з контролем істотні за $p \leq 0,05$)

транспірації (табл. 1). Інтенсивність фотосинтезу за умов посухи зменшувалась на 20–50 % залежно від сортових особливостей та тривалості її дії. Те саме спостерігалось і для транспірації. Прогрівання листків до 42 °С також призводило до зниження інтенсивності фотосинтезу як контрольних, так і дослідних рослин, причому за умов посухи цей ефект посилювався. Разом з тим за високої температури інтенсивність випаровування води листками зростала у 2–3 рази порівняно з температурою 25 °С не тільки у контрольних, а й у підданих посузі рослин, хоча в останніх вона все ж залишалась нижчою, очевидно, внаслідок меншої апертури продихів і більшого водного дефіциту тканин листка.

Ці зміни показників газообміну прапорцевих листків пшениці різних сортів під впливом стресових чинників наочніше демонструють розрахунки їх відношення між дослідними і контрольними рослинами. Так, за температури 25 °С відносна інтенсивність фотосинтезу дослідних рослин у першу добу дії посухи становила 55–60 % контролю (рис. 3, *a*). Істотної відмінності між сортами в цей період не спостерігали, можна лише зазначити тенденцію до її перевищення в сорту Єдність над двома іншими. На сьому добу посухи відносна інтенсивність фотосинтезу в дослідних рослин дещо зростає, що свідчить про адаптацію фотосинтетичного апарату до дії стресора. При цьому чіткіше виявилася диференціація між сортами: найвищим цей показник був у сорту Єдність, найнижчим — у сорту Дарунок Поділля. Слід зазначити, що відносні рівні інтенсивності фотосинтезу, а в сортів Єдність і Подільська нива також і абсолютні значення, зростали на фоні збільшення водного дефіциту листків (див. рис. 1) і зниження вмісту хлорофілу (див. рис. 2). Через тиждень після припинення дії посухи інтенсивність фотосинтезу дослідних рослин усіх сортів практично зрівнялась із відповідними контрольними показниками, при цьому сортові відмінності нівелювались.

Ще цікавішими виявились результати вимірювань інтенсивності фотосинтезу прапорцевих листків контрольних і дослідних рослин за

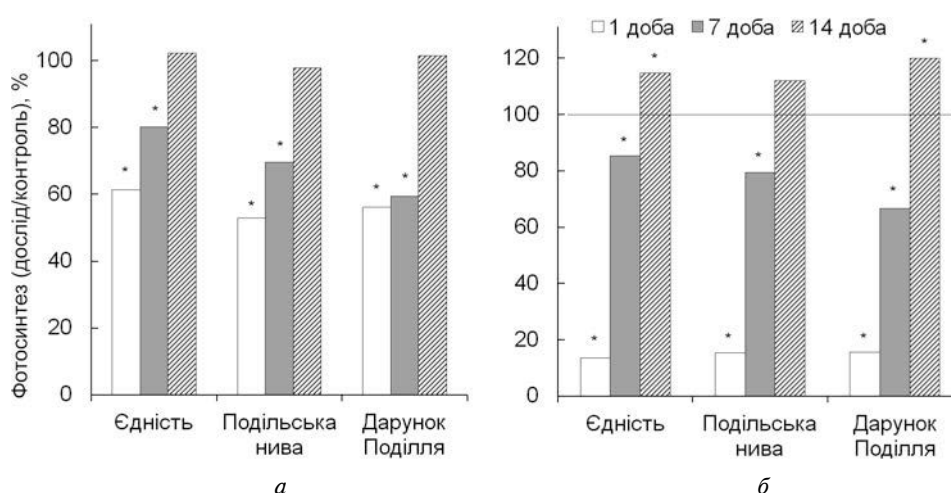


Рис. 3. Відношення інтенсивності фотосинтезу (%) прапорцевих листків дослідних і контрольних рослин пшениці різних сортів на 1-шу, 7-му і 14-ту доби експерименту за температури 25 (*a*) і 42 °С (*б*) (* — відмінності з контролем істотні за $p \leq 0,05$)

ТАБЛИЦЯ 1. Інтенсивність фотосинтезу і транспірації прапорцевих листків пшениці контрольних і підданих посузі рослин у першу добу після досягнення вологості ґрунту 30 % ПВ (I), транспірації прапорцевих листків пшениці після поволення оптимальної вологості ґрунту 70 % ПВ (14)

| Сорт | Варіант | Доба від початку експерименту | | | | | |
|---|----------|-------------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|
| | | I | | 7 | | 14 | |
| | | 25 °С | 42 °С | 25 °С | 42 °С | 25 °С | 42 °С |
| Єдність | Контроль | 11,10±0,33 | 6,94±0,21 [#] | 12,17±0,37 | 7,96±0,24 [#] | 10,01±0,30 | 4,21±0,13 [#] |
| | Дослід | 6,79±0,20 [*] | 0,94±0,03 ^{**} | 9,80±0,29 [*] | 6,80±0,20 ^{**} | 10,24±0,31 | 4,84±0,15 ^{**} |
| Подільська нива | Контроль | 8,27±0,25 | 4,06±0,12 [#] | 9,10±0,27 | 7,18±0,22 [#] | 10,53±0,32 | 6,55±0,20 [#] |
| | Дослід | 4,37±0,13 [*] | 0,62±0,02 ^{**} | 6,35±0,19 [*] | 5,70±0,17 [*] | 10,30±0,31 | 7,33±0,22 [#] |
| Дарунок Поділля | Контроль | 10,84±0,33 | 6,55±0,20 [#] | 10,78±0,32 | 7,02±0,21 [#] | 10,14±0,30 | 6,01±0,18 [#] |
| | Дослід | 6,08±0,18 [*] | 1,01±0,03 ^{**} | 6,40±0,19 [*] | 4,68±0,14 ^{**} | 10,30±0,31 | 7,21±0,22 ^{**} |
| Фотосинтез, мкмоль CO ₂ /(м ² · с) | | | | | | | |
| Єдність | Контроль | 1,45±0,04 | 3,48±0,10 [#] | 1,88±0,06 | 5,00±0,15 [#] | 1,82±0,05 | 5,51±0,17 [#] |
| | Дослід | 0,79±0,02 [*] | 2,72±0,08 ^{**} | 1,44±0,04 [*] | 3,70±0,11 ^{**} | 1,93±0,06 | 5,04±0,15 [#] |
| Подільська нива | Контроль | 1,05±0,03 | 3,81±0,11 [#] | 1,43±0,04 | 4,74±0,14 [#] | 1,78±0,05 | 5,43±0,16 [#] |
| | Дослід | 0,75±0,02 [*] | 2,74±0,08 ^{**} | 1,23±0,04 [*] | 3,17±0,10 ^{**} | 1,76±0,05 | 5,00±0,15 [#] |
| Дарунок Поділля | Контроль | 1,35±0,04 | 3,65±0,11 [#] | 1,88±0,06 | 4,78±0,14 [#] | 2,10±0,06 | 5,33±0,16 [#] |
| | Дослід | 0,72±0,02 [*] | 2,14±0,06 ^{**} | 0,93±0,03 [*] | 1,81±0,05 ^{**} | 1,77±0,05 [*] | 4,59±0,14 [#] |
| Транспірація, ммоль H ₂ O/(м ² · с) | | | | | | | |

^{*}Відмінності з контролем істотні за $p \leq 0,05$. [#]Відмінності зі значенням за 25 °С істотні за $p \leq 0,05$.

прогрівання до 42 °С (див. рис. 3, б). У першу добу посухи пригнічення цього показника у дослідних рослин порівняно з контрольними було значно сильнішим, ніж за 25 °С, без істотної міжсорткової відмінності. Очевидно, це зумовлено одночасним кумулятивним впливом двох стресових чинників на фотосинтетичний апарат, коли захисні механізми ще тільки почали активуватись.

На сьому добу посухи прогрівання листків дослідних рослин до 42 °С призвело до значно меншого зниження інтенсивності фотосинтезу відносно контрольних рослин, також підданих прогріву. У рослин сорту Єдність відносний показник інтенсивності фотосинтезу становив 85 %, у сорту Подільська нива — 79, у сорту Дарунок Поділля — 67 % контролю. Це вказує на активацію під впливом посухи неспецифічних захисних механізмів, які сприяли крос-адаптації і пом'якшували негативний вплив високої температури.

Нарешті, через тиждень після припинення дії посухи (14-та доба експерименту) з'ясувалось, що прогрівання листків дослідних рослин призводило до значно меншого зниження інтенсивності фотосинтезу, ніж у рослин, які весь час культивували за оптимальної вологості ґрунту. При цьому інтенсивність фотосинтезу за температури 25 °С у контрольних і дослідних рослин практично не відрізнялась (див. табл. 1, рис. 3, а), а за прогрівання відношення дослід/контроль за цим показником становило 112—120 %. Характерно, що інтенсивність асиміляції CO₂ в листках дослідних рослин порівняно з даними на сьому добу експерименту підвищувалась на фоні зниження вмісту хлорофілу в них та онтогенетичної тенденції спаду фотосинтетичної активності в контрольних рослин. Очевидно це збільшення активності фотосинтезу в дослідних рослин мало компенсаторний характер і було зумовлене регуляторними процесами у донорно-акцепторній системі [10].

Водночас за інтенсивністю транспірації, яка детермінується провідністю продихів [31], таких ефектів не спостерігали (рис. 4). За температури 25 °С динаміка відношення дослід/контроль за інтенсивністю транспірації впродовж експерименту в рослин сортів Єдність і Подільська нива була подібною до такої для інтенсивності фотосинтезу. У сорту Дарунок Поділля наприкінці дії посухи відносне значення інтенсивності транспірації було практично таким самим, як і на її початку (тобто адаптаційного синдрому не спостерігали), а через тиждень після відновлення оптимальної вологості ґрунту цей показник у дослідних рослин не досягнув контрольного значення.

За температури 42 °С пригнічення інтенсивності транспірації дослідних рослин відносно контрольних було значно меншим, ніж фотосинтезу (див. рис. 4, б). Адаптаційного синдрому в усіх сортів не спостерігали, а в сорту Дарунок Поділля на сьому добу дії посухи відносне пригнічення інтенсивності транспірації листків дослідних рослин було навіть сильнішим, ніж у першу добу впливу цього стресора. Через тиждень після припинення дії посухи (14-та доба експерименту) за прогрівання листків дослідних рослин до 42 °С інтенсивність транспірації не тільки не перевищила контрольних значень, як це спостерігали для фотосинтезу, а навіть не досягла їх.

РЕАКЦІЯ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

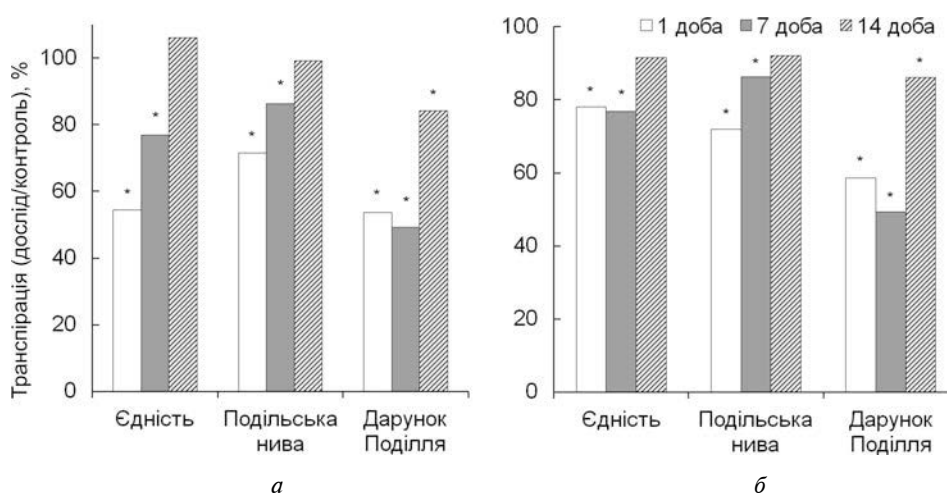


Рис. 4. Відношення інтенсивності транспірації (%) прапорцевих листків дослідних і контрольних рослин пшениці різних сортів на 1-шу, 7-му і 14-ту доби експерименту за температури 25 (а) і 42 °С (б) (* — відмінності з контролем істотні за $p \leq 0,05$)

Очевидно, що відмінності реакцій інтенсивності фотосинтезу і транспірації за прогрівання прапорцевих листків зумовлені різноспрямованим впливом високої температури на ці параметри газообміну — пригнічення асиміляції CO_2 і, навпаки, посилення випаровування води. Хоча продиhi реагують на посуху зменшенням апертури, посилення випаровування води під дією високої температури внаслідок дії фізичних законів перевершує зниження продишової провідності листка.

Підвищення термотолерантності фотосинтетичного апарату дослідних рослин на сьому добу дії посухи і перевищення інтенсивності фотосинтезу в дослідних рослин над контрольними за прогрівання після припинення дії посухи можна пояснити процесами праймування і крос-адаптації, які зумовлюють підвищення стійкості до певного стресу в результаті попередньої дії іншого стресового чинника [22, 32, 33]. Встановлено, що дія першого стресора активує неспецифічні захисні механізми, які упродовж певного часу зберігають підвищену активність і після її припинення, або пришвидшує індукцію протекторних механізмів за повторного впливу того ж самого чи іншого стресора («стресова пам'ять»). Це й зумовлює за наступної дії другого стресового чинника підтримання функціонального стану клітин і рослини в цілому на вищому рівні, ніж у разі, коли попереднього стресу не було. У наших дослідях першим стресовим чинником, що індукував адаптаційні процеси, була посуха, другим — висока температура.

Відомо, що адаптація фотосинтетичного апарату до посухи включає значні фізіологічні й метаболічні зміни, які можуть сприяти підвищенню термотолерантності, зокрема, накопичення осмотично активних сполук (проліну, гліцинбетаїну, розчинних вуглеводів), збільшення частки ненасичених жирних кислот у складі мембран, активізація синтезу білків-шаперонів та інших протекторних білків, а також систем контролю рівня АФК [22]. Ці зміни, очевидно, зумов-

лювали також підвищення активності фотосинтетичного апарату дослідних рослин на сьому добу дії посухи порівняно з першою, що відбувалося на фоні зниження вмісту хлорофілу і збільшення водного дефіциту в тканинах листка, та є переконливим свідченням адаптації фотосинтетичного апарату до умов посухи.

Слід також зазначити, що крос-адаптація виявилася лише тоді, коли активувались захисні механізми у відповідь на дію першого стресора (у нашому досліді на сьому добу посухи), тоді як на початку дії першого стресора, практично за одночасного впливу двох стресових чинників, було зафіксовано сильніше пригнічення фотосинтезу. Наявність певного періоду затримки (lag phase) між дією стресового чинника і формуванням крос-толерантності (інакше кажучи перехресної стійкості) вважають характерною рисою праймування [33]. Підвищена термотолерантність фотосинтетичного апарату дослідних рослин збереглася також після відновлення поливу до рівня контролю, принаймні впродовж семи діб, що свідчить про формування «стресової пам'яті», тобто підтримання адаптивних змін після дії стресора.

Як уже зазначалось, за інтенсивністю транспірації, яка відображає продишову провідність, подібних ефектів не виявлено. Це означає, що стійкість фотосинтетичного апарату дослідних рослин підвищувалась, головним чином, унаслідок адаптаційних змін на рівні фотосинтезуючих клітин і хлоропластів, а не регуляції стану продихів, основна роль якої — мінімізувати втрати води за зростання водного дефіциту. Можна припустити, що важливу роль у формуванні саме такої реакції фотосинтезу і транспірації відіграє індуковане посухою накопичення абсцизової кислоти (АБК), що, з одного боку, приводить до змикання продихів і зниження продишової провідності, а з іншого — активує адаптаційні перебудови метаболізму і синтез низки стрес-протекторних білків [34].

Згідно із сучасними уявленнями, одним із ключових чинників формування крос-толерантності є система контролю гомеостазу АФК [35, 36]. Дія переважної більшості абіотичних стресорів на рослини супроводжується утворенням великої кількості різноманітних АФК, тому активація систем їх знешкодження є обов'язковою частиною адаптивної реакції на кожен з них [37]. Крім того, ці сполуки є ключовими сигнальними молекулами, які індукують різноманітні захисні реакції і процеси, включаючи сприйняття та трансдукцію сигналів стресу, активацію експресії генів захисних білків тощо. Хоча основні джерела утворення АФК, їх компартменталізація і включення в сигнальні системи можуть відрізнятися за дії різних стресорів, вважають, що перехресна толерантність зумовлена, в тому числі, частковим перекриванням між шляхами і системами стресової сигналізації АФК [38].

Щоб оцінити реакцію системи антиоксидантного захисту фотосинтетичного апарату пшениці на дію посухи, ми визначали активність головних антиоксидантних ферментів хлоропластів — СОД та АПО. Одним з основних джерел АФК у фотосинтезуючій клітині є хлоропласти, при функціонуванні електронтранспортного ланцюга яких частина електронів може переноситися на молекулярний кисень з утворенням супероксидних аніон-радикалів [14]. Останні — дуже

РЕАКЦІЯ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

небезпечні АФК, що їх детоксифікує СОД. У результаті реакції, що каталізується цим ферментом, утворюється H_2O_2 , який відновлюється АПО до води. За дії стресорів, особливо такого, як посуха, генерування супероксидних аніон-радикалів посилюється з відповідним збільшенням утворення H_2O_2 . Ферментні системи антиоксидантного захисту хлоропластів реагують на це, як правило, підвищенням своєї активності для обмеження надмірного утворення АФК [39].

У досліджах ми виявили, що в рослин сортів Єдність і Подільська нива у першу добу посухи активність СОД хлоропластів прапорцевих листків дещо зменшилась, а наприкінці її дії, особливо у сорту Єдність — помітно підвищилась порівняно з контролем (табл. 2). Через тиждень після закінчення дії стресора активність СОД у рослин сорту Єдність зберігала тенденцію до перевищення контрольних показників. У дослідних рослин сорту Дарунок Поділля активність СОД неістотно перевищувала контрольні значення протягом усього періоду спостережень. Активність АПО у рослин цього сорту також

ТАБЛИЦЯ 2. Активність антиоксидантних ферментів хлоропластів прапорцевих листків пшениці контрольних і підданих посузі рослин у першу добу після досягнення вологості ґрунту 30 % ПВ (1), наприкінці дії посухи (7) та через тиждень після поновлення оптимальної вологості ґрунту 70 % ПВ (14)

| Сорт | Варіант | Доба від початку експерименту | | |
|--|----------|-------------------------------|----------|----------|
| | | 1 | 7 | 14 |
| СОД, відносні одиниці/(мг хл · год) | | | | |
| Єдність | Контроль | 2290±27 | 1730±46 | 1898±116 |
| | Дослід | 1780±210 | 2060±50* | 2303±194 |
| Подільська нива | Контроль | 2067±47 | 2214±95 | 1764±130 |
| | Дослід | 1704±102* | 2406±58 | 1883±125 |
| Дарунок Поділля | Контроль | 2068±85 | 1900±145 | 1954±70 |
| | Дослід | 2115±149 | 2120±200 | 2031±123 |
| АПО, мкмоль аскорбінової кислоти/(мг хл · год) | | | | |
| Єдність | Контроль | 218±15 | 212±13 | 336±7 |
| | Дослід | 216±13 | 330±2* | 442±2* |
| Подільська нива | Контроль | 236±13 | 231±12 | 331±4 |
| | Дослід | 263±3 | 257±5 | 397±7* |
| Дарунок Поділля | Контроль | 229±5 | 233±10 | 305±15 |
| | Дослід | 244±23 | 231±15 | 309±8 |
| СОД/АПО | | | | |
| Єдність | Контроль | 10,49 | 8,15 | 5,65 |
| | Дослід | 8,23 | 6,25 | 5,21 |
| Подільська нива | Контроль | 8,76 | 9,58 | 5,34 |
| | Дослід | 6,48 | 9,37 | 4,74 |
| Дарунок Поділля | Контроль | 9,03 | 8,15 | 6,40 |
| | Дослід | 8,66 | 9,18 | 6,58 |

*Відмінності з контролем істотні за $p \leq 0,05$.

практично не відрізнялась від контрольної. У рослин сорту Подільська нива активність АПО дослідних рослин наприкінці дії посухи та через тиждень після її припинення мала тенденцію до перевищення, а в сорту Єдність — істотно перевищувала цей показник контрольних рослин. У цілому відношення активностей СОД/АПО в хлоропластах прапорцевих листків дослідних рослин цих сортів було нижчим, ніж у контрольних протягом усього періоду спостережень, а в рослин сорту Дарунок Поділля на сьому добу посухи та через тиждень після її припинення — вищим, тобто у дослідних рослин сортів Єдність і Подільська нива, що демонстрували вищу стійкість фотосинтетичного апарату, активність АПО підвищилась сильніше, ніж СОД. Це може бути пов'язаним з адаптаційними змінами, спрямованими на сильніший контроль рівня H_2O_2 у хлоропластах, оскільки показано, що за умов стресу та у відновлювальний період вміст H_2O_2 позитивно корелює з експресією генів, які беруть участь у програмованій загибелі клітин, а їх надмірна активація була б шкідливою для функціонування листка [40].

Усі зазначені сортові особливості змін активності антиоксидантних ферментів під дією стресора наочніше виявляються при розрахунку відношень дослід/контроль. Рис. 5 ілюструє, що в рослин сорту Єдність та певною мірою в сорту Подільська нива активність як СОД, так і АПО наприкінці періоду посухи та через тиждень після її припинення була вищою, ніж у контролі, а в рослин сорту Дарунок Поділля для СОД спостерігали лише тенденцію до перевищення, а за активністю АПО дослідні й контрольні рослини практично не відрізнялись.

Отже, антиоксидантна система хлоропластів прапорцевих листків рослин сортів Єдність і Подільська нива активніше реагує на дію посухи і триваліший час підтримується в активному стані після її припинення, ніж у сорту Дарунок Поділля. Логічно також припустити, що активація антиоксидантних ферментів дослідних рослин під дією посухи певною мірою зумовила підвищення стійкості фотосинтетич-

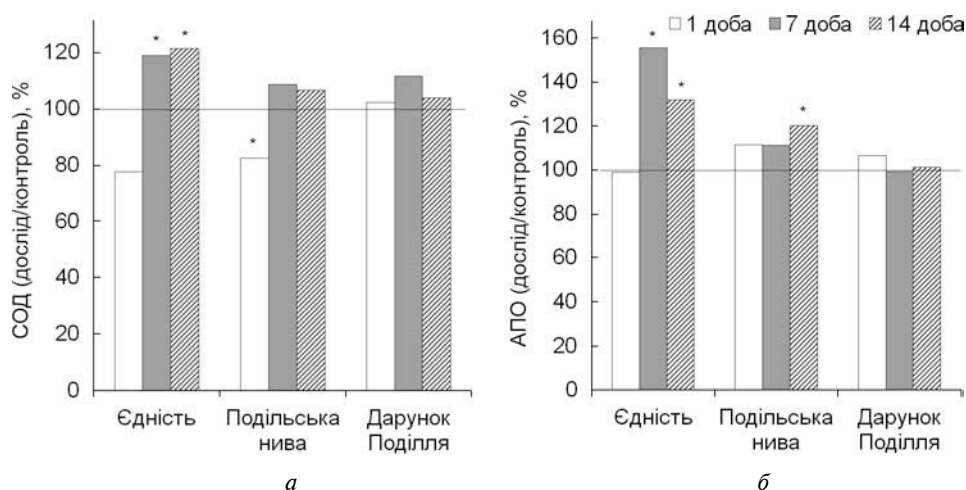


Рис. 5. Відношення активності (%) СОД (а) та АПО (б) хлоропластів прапорцевих листків дослідних і контрольних рослин пшениці різних сортів на 1-шу, 7-му і 14-ту доби експерименту (* — відмінності з контролем істотні за $p \leq 0,05$)

РЕАКЦІЯ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

ного апарату до впливу іншого стресора — підвищеної температури — після тривалої дії і припинення посухи, й отже, була одним із чинників формування перехресної стійкості. Позитивна залежність між стійкістю фотосинтетичного апарату до підвищення температури і рівнем активності антиоксидантних ферментів у листках за дії стресового чинника показана для різних сортів бавовнику [41]. Виявлено, що індуковане посухою збільшення активності антиоксидантних ферментів зменшувало чутливість рослин до гербіцидів, фітотоксична дія яких пов'язана з посиленням генерування АФК [42].

Інтегральним показником стійкості сортів пшениці до посухи є їх здатність зберігати зернову продуктивність на певному рівні відносно рослин, що весь час культивувались за оптимальної вологості ґрунту. Посуха в період цвітіння призвела до істотного зменшення маси надземної частини та елементів зернової продуктивності як головного пагона, так і цілих рослин пшениці всіх досліджених сортів, хоча і різною мірою (табл. 3). Найменше зниження маси зерна з рослини зафіксовано у сорту Єдність, найбільше — у сорту Дарунок Поділля. Слід зазначити, що цей показник знизився як через зменшення кількості зерен, так і маси 1000 зернин, тобто їх виповненості.

ТАБЛИЦЯ 3. Елементи зернової продуктивності рослин пшениці різних сортів, підданих посузі в період цвітіння

| Сорт | Варіант | Маса надземної частини, г | Маса зерна, г | Кількість зерен, шт. | Маса 1000 зернин | Продуктивна кушність, шт. |
|-----------------|------------|---------------------------|---------------|----------------------|------------------|---------------------------|
| Головний пагін | | | | | | |
| Єдність | Контроль | 4,56±0,07 | 2,00±0,03 | 44,7±1,7 | 45,7±1,8 | – |
| | Посуха | 3,17±0,07* | 1,31±0,04* | 35,9±1,0* | 36,9±1,6* | – |
| | % Контролю | 69,6 | 65,4 | 80,3 | 80,6 | – |
| Подільська нива | Контроль | 4,74±0,15 | 2,22±0,08 | 48,4±1,9 | 46,2±1,2 | – |
| | Посуха | 3,10±0,18* | 1,28±0,12* | 37,3±1,6* | 33,6±2,0* | – |
| | % Контролю | 65,4 | 57,6 | 76,9 | 72,7 | – |
| Дарунок Поділля | Контроль | 4,56±0,15 | 2,14±0,08 | 46,5±1,8 | 46,1±0,7 | – |
| | Посуха | 3,05±0,12* | 1,19±0,06* | 35,0±1,4* | 34,3±1,4* | – |
| | % Контролю | 66,9 | 55,8 | 75,3 | 74,4 | – |
| Ціла рослина | | | | | | |
| Єдність | Контроль | 13,18±0,75 | 5,35±0,34 | 124,2±6,2 | 42,4±1,1 | 4,50±0,18 |
| | Посуха | 8,59±1,11* | 3,26±0,40* | 99,8±5,3* | 35,0±1,6* | 4,63±0,53 |
| | % Контролю | 65,2 | 60,9 | 80,3 | 82,4 | 102,8 |
| Подільська нива | Контроль | 10,05±0,59 | 4,43±0,31 | 94,5±6,1 | 46,9±0,9 | 3,35±0,14 |
| | Посуха | 6,98±0,64* | 2,61±0,34* | 75,4±6,2 | 33,2±2,1* | 3,40±0,20 |
| | % Контролю | 69,5 | 58,8 | 79,8 | 70,8 | 101,4 |
| Дарунок Поділля | Контроль | 9,60±0,60 | 4,31±0,30 | 96,5±7,4 | 45,2±0,7 | 3,47±0,13 |
| | Посуха | 6,09±0,39* | 2,26±0,15* | 70,6±4,9* | 32,7±1,2* | 3,33±0,16 |
| | % Контролю | 63,4 | 52,4 | 73,1 | 72,4 | 96,0 |

*Відмінності з контролем істотні за $p \leq 0,05$.

Очевидно, що кількість зерен зменшилася внаслідок негативного впливу посухи в період цвітіння на число життєздатних зав'язей, а виповненість зерен, які зав'язалися — через недостатню забезпеченість їх асимілятами внаслідок скорочення резервів у стеблі, які формуються саме в період колосіння—цвітіння. Ще однією причиною зменшення забезпеченості процесів наливання зерна асимілятами могло бути пришвидшення старіння рослин, які зазнали впливу посухи, про що свідчить незворотне зменшення вмісту хлорофілу в їхніх листках (див. рис. 2) та загальне скорочення періоду вегетації.

Отже, ґрунтова посуха за 30 % ПВ упродовж семи діб пригнічувала асиміляційну активність фотосинтетичного апарату і знижувала зернову продуктивність рослин озимої пшениці. Водночас стійкіші до посухи сорти виявили здатність адаптуватися до стресових умов: ступінь інгібування асиміляції CO₂ наприкінці періоду посухи був меншим, ніж на початку, а в менш стійкого сорту — не відрізнявся. Підвищення температури істотно знижувало інтенсивність асиміляції CO₂ у рослин як контрольного варіанта за оптимального поливу, так і дослідного, підданого дії посухи. Проте, якщо на початку періоду посухи ступінь пригнічення фотосинтезу в дослідних рослин був набагато більшим, ніж у контрольних, то після семи діб водного стресу відносна термостійкість фотосинтезу дослідних рослин усіх досліджених сортів практично не відрізнялася, а через сім діб після повнення оптимального поливу була навіть вищою, ніж у контрольних, що вказує на формування перехресної стійкості фотосинтетичного апарату до високої температури в рослин за дії посухи. Однією з причин цього може бути виявлене нами підвищення активності антиоксидантних ферментів хлоропластів у листках дослідних рослин.

Для фенотипування сортів пшениці за стійкістю до посухи та високої температури найінформативнішими є розрахунки відношення показників активності фотосинтетичного апарату та продуктивності рослин, підданих дії стресорів, до контрольних значень. За сукупністю визначених нами фізіологічних показників досліджені сорти можна розмістити в такому порядку за підвищенням посухо- і термотолерантності: Дарунок Поділля < Подільська нива < Єдність.

REFERENCES

1. Morgun, V.V., Kiriziy, D.A. & Shadchina, T.M. (2010). Ecophysiological and genetic aspects of adaptation of cultivated plants to global climate changes. *Physiol. biochem. cult. plants*, 42, No. 1, pp. 3-22 [in Russian].
2. Lesk, C., Rowhani, P. & Ramankutty, N. (2016). Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*, 529, No. 7584, pp. 84-87. <https://doi.org/10.1038/nature16467>
3. Pequeno, D.N.L., Hernandez-Ochoa, I.M., Reynolds, M., Sonder, K., MoleroMilan, A., Robertson, R.D., Lopes, M.S., Xiong, W., Kropff, M. & Asseng, S. (2021). Climate impact and adaptation to heat and drought stress of regional and global wheat production. *Environ. Res. Lett.*, 16, 054070. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abd970>
4. Morgun, V.V. (2017). Contribution of plant physiology and genetics to food security of our country. In: *Plant Physiology: Achievements and new directions of development*, Vol. 1 (pp. 9-13), Logos, Kyiv [in Ukrainian].
5. Senapati, N., Stratonovitch, P., Paul, M.J. & Semenov, M.A. (2019). Drought tolerance during reproductive development is important for increasing wheat yield potential under

- climate change in Europe. *J. Exp. Bot.*, 70, No. 9, pp. 2549-2560. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery226>
6. Lopes, M.S., Rebetzke, G.J. & Reynolds, M. (2014). Integration of phenotyping and genetic platforms for a better understanding of wheat performance under drought. *J. Exp. Bot.*, 65, No. 21, pp. 6167-6177. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru384>
 7. Ghodke, P.H., Ramakrishnan, S., Shirsat, D.V., Vani, G.K. & Arora, A. (2019). Morphological characterization of wheat genotypes for stay green and physiological traits by multivariate analysis under drought stress. *Plant Physiol. Rep.*, 24, No. 3, pp. 305-315. <https://doi.org/10.1007/s40502-019-00458-8>
 8. Ahanger, M.A., Siddique, K.H.M. & Ahmad, P. (2021). Understanding drought tolerance in plants. *Physiol. Plant.*, 172, No. 2, pp. 286-288. <https://doi.org/10.1111/ppl.13442>
 9. Feller, U. (2016). Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. *J. Plant Physiol.*, 203, pp. 84-94. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.04.002>
 10. Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Pryadkina, G.A. & Shadchina, T.M. (2014). Photosynthesis, Vol. 2, Assimilation of CO₂ and the mechanisms of its regulation. Logos, Kyiv [in Russian].
 11. Abid, M., Ali, S., Qi, L.K., Zahoor, R., Tian, Z., Jiang, D., Snider, J.L. & Dai, T. (2018). Physiological and biochemical changes during drought and recovery periods at tillering and jointing stages in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Sci. Rep.*, 8, pp. 1-15. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21441-7>
 12. Caverzan, A., Casassola, A. & Brammer, S.P. (2016). Antioxidant responses of wheat plants under stress. *Genet. Mol. Biol.*, 39, No. 1, pp. 1-6. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2015-0109>
 13. Morales, F., Ancin, M., Fakhet, D., Gonzalez-Torralba, J., Gamez, A.L., Seminario, A., Soba, D., Mariem, S.B., Garriga, M. & Aranjuelo, I. (2020). Photosynthetic metabolism under stressful growth conditions as a bases for crop breeding and yield improvement. *Plants*, 9, No. 1, p. 88. <https://doi.org/10.3390/plants9010088>
 14. Krieger-Liszkay, A., Krupinska, K. & Shimakawa, G. (2019). The impact of photosynthesis on initiation of leaf senescence. *Physiol. Plant.*, 166, pp. 148-164. <https://doi.org/10.1111/ppl.12921>
 15. Moore, C.E., Meacham-Hensold, K., Lemonnier, P., Slattery, R.A., Benjamin, C., Bernacchi, C.J., Lawson, T. & Cavanagh, A.P. (2021). The effect of increasing temperature on crop photosynthesis: from enzymes to ecosystems. *J. Exp. Bot.*, 72, No. 8, pp. 2822-2844. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab090>
 16. Riaz, M.W., Yang, L., Yousaf, M.I., Sami, A., Mei, X.D., Shah, L., Rehman, S., Xue, L., Si, H. & Ma, C. (2021). Effects of heat stress on growth, physiology of plants, yield and grain quality of different spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Sustainability*, 13, p. 2972. <https://doi.org/10.3390/su13052972>
 17. Busch, F.A. & Sage, R.F. (2017). The sensitivity of photosynthesis to O₂ and CO₂ concentration identifies strong Rubisco control above the thermal optimum. *New Phytologist*, 213, No. 3, pp. 1036-1051. <https://doi.org/10.1111/nph.14258>
 18. Cohen, I., Zandalinas, S.I., Huck, C., Fritschi, F.B. & Mittler, R. (2021). Meta-analysis of drought and heat stress combination impact on crop yield and yield components. *Physiol. Plant.*, 171, No. 1, pp. 66-76. <https://doi.org/10.1111/ppl.13203>
 19. Zandalinas, S.I., Mittler, R., Balfagon, D., Arbona, V. & Gomez-Cadenas, A. (2018). Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiol. Plant.*, 162, pp. 2-12. <https://doi.org/10.1111/ppl.12540>
 20. Zandalinas, S.I., Sengupta, S., Fritschi, F.B., Azad, R.K., Nechushtai, R. Mittler, R. (2021). The impact of multifactorial stress combination on plant growth and survival. *New Phytologist*, 230, pp. 1034-1048. <https://doi.org/10.1111/nph.17232>
 21. Abdelhakim, L.O.A., Rosenqvist, E., Wollenweber, B., Spyroglou, I., Ottosen, C.-O. & Panzarova, K. (2021). Investigating combined drought — and heat stress effects in wheat under controlled conditions by dynamic image-based phenotyping. *Agronomy*, 11, p. 364. <https://doi.org/10.3390/agronomy11020364>
 22. Zhang, X. & Huang, B. (2020). Drought priming-induced heat tolerance: Metabolic pathways and molecular mechanisms. In: *Priming-Mediated Stress and Cross-Stress Tolerance in Crop Plants* (pp. 149-160), Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817892-8.00009-X>

23. Wang, X., Liu, F. & Jiang, D. (2017) Priming: a promising strategy for crop production in response to future climate. *J. Integr. Agric.*, 16, No. 12, pp. 2709-2716. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(17\)61786-6](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(17)61786-6)
24. Mokronosov, A.T. & Kovalev, A.G. (Eds.). (1989). *Photosynthesis and Bioproductivity: Methods of Determination*. Agropromizdat, Moscow [in Russian].
25. Shmatko, I. G., Grigoryuk, I. A., Shvedova, O. E. & Petrenko, N. I. (1985). Determination of the physiological reaction of cereals to deterioration of water availability and temperature increase. IPPG, Kiev [in Russian].
26. Wellburn, A.R. (1994). The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant Physiol.*, 144, pp. 307-313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
27. Giannopolitis, C.N. & Ries, S.K. (1977). Superoxide dismutase. Occurrence in higher plants. *Plant Physiol.*, 59, No. 2, pp. 309-314. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>
28. Chen, G.-X. & Asada, K. (1989). Ascorbate peroxidase in tea leaves: occurrence of two isozymes and the differences in their enzymatic and molecular properties. *Plant Cell Physiol.*, 30, No. 7, pp. 987-998. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a077844>
29. Arnon, D.I. (1949). Copper enzyme in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant. Physiol.*, 24, No. 1, pp. 1-5. <https://doi.org/10.1104/pp.24.1.1>
30. Stasik, O.O., Kiriziy, D.A., Sokolovska-Sergiienko, O.G. & Bondarenko, O.Yu. (2020). Influence of drought on the photosynthetic apparatus activity, senescence rate, and productivity in wheat plants. *Fiziol. rast. genet.*, 52, No. 5, pp. 371-387. <https://doi.org/10.15407/frg2020.05.371>
31. Lawson, T. & Matthews, J. (2020). Guard cell metabolism and stomatal function. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 71, pp. 273-302. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100251>
32. Wang, X., Vignjevic, M., Liu, F., Jacobsen, S., Jiang, D. & Wollenweber, B. (2015). Drought priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought and heat stresses occurring during grain filling in spring wheat. *Plant Growth Regul.*, 75, pp. 677-687. <https://doi.org/10.1007/s10725-014-9969-x>
33. Llorens, E., Gonzalez-Hernandez, A.I., Scalschi, L., Fernandez-Crespo, E., Camanes, G., Vicedo, B. & Garcia-Agustin, P. (2020). Priming mediated stress and cross-stress tolerance in plants: concepts and opportunities. In: *Priming-Mediated Stress and Cross-Stress Tolerance in Crop Plants* (pp. 1-20), New York: Acad. Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817892-8.00001-5>
34. Wani, S.H., Kumar, V., Shriram, V. & Sah, S.K. (2016). Phytohormones and their metabolic engineering for abiotic stress tolerance in crop plants. *Crop J.*, 4, No. 3, pp.162-176. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2016.01.010>
35. Kolupaev, Yu.E. & Oboznyi, A.I. (2013). Reactive oxygen species and antioxidative system at cross adaptation of plants to activity of abiotic stressors. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, Iss. 3, pp. 18-31.
36. Perez, I.B. & Brown, P.J. (2014). The role of ROS signaling in cross-tolerance: from model to crop. *Frontiers in Plant Science*, 5, p. 754. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00754>
37. Taran, N.Yu., Okanenko, O.A., Batsmanova, L.M. & Musienko, M.M. (2004). Secondary oxidative stress as an element of the general adaptive response to unfavourable environment action. *Physiol. biochem. cult. plants*, 36, No. 1, pp. 3-14 [in Ukrainian].
38. Zandalinas, S.I., Fichman, Y., Devireddy, A.R., Sengupta, S., Azad, R.K. & Mittler, R. (2020). Systemic signaling during abiotic stress combination in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 117, No. 24, pp. 13810-13820. <https://doi.org/10.1073/pnas.2005077117>
39. Morgun, V.V., Stasik, O.O., Kiriziy, D.A. & Sokolovska-Sergiienko, O.G. (2019). Effect of drought on photosynthetic apparatus, activity of antioxidant enzymes, and productivity of modern winter wheat varieties. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 10, No. 1, pp. 16-25. <https://doi.org/10.15421/021903>
40. Sun, M., Jiang, F., Cen, B., Wen, J., Zhou, Y. & Wu, Z. (2018). Respiratory burst oxidase homologue-dependent H₂O₂ and chloroplast H₂O₂ are essential for the maintenance of acquired thermotolerance during recovery after acclimation. *Plant, Cell & Environ.*, 41, No. 10, pp. 2373-2389. <https://doi.org/10.1111/pce.13351>
41. Snider, J.L., Oosterhuis, D.M. & Kawakami, E.M. (2010). Genotypic differences in thermotolerance are dependent upon prestress capacity for antioxidant protection of the photosynthetic apparatus in *Gossypium hirsutum*. *Physiol. Plant.*, 138, No. 3, pp. 268-277. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01325.x>

42. Radchenko, M., Sychuk, A. & Morderer, Ye. (2014). Decrease of the herbicide fenoxaprop phytotoxicity in the drought condition: the role of antioxidant enzymatic system. *Journal of Plant Protection Research*, 54, No. 4, pp. 390-394. <https://doi.org/10.2478/jppr-2014-0058>

Received 10.09.2021

RESPONSE OF THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF WINTER WHEAT VARIETIES TO THE COMBINED ACTION OF DROUGHT AND HIGH TEMPERATURE

A.C. Kedruk, D.A. Kiriziy, O.G. Sokolovska-Sergienko, O.O. Stasik

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
e-mail: o_stasik@yahoo.com

The reactions of the photosynthetic apparatus of the flag leaf of different varieties of winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.) to soil drought, high temperature and their combined effect both under soil moisture deficiency action and at the recovery period after the normal watering resumption were studied, in order to identify the most informative indices of adaptability of wheat varieties to adverse environmental factors. The experiments were performed with plants of the varieties Yednist, Podilska Nyva and Darunok Podillya grown in pot culture under natural light and temperature conditions. The pots (10 kg of soil) were watered daily to maintain the soil moisture level at 70 % of field capacity (FC). Drought treatment was applied to one half of pots by lowering soil moisture content to 30 % FC for seven days during earing-flowering. After that, watering of experimental plants was resumed to the level of control. Measuring of CO₂ assimilation and transpiration rate of the flag leaf of the control and treated plants at a temperature of 25 and 42 °C and leaf tissues sampling for physiological and biochemical indices evaluation were performed on the first day of soil moisture reduction to 30 % FC, on the seventh day at this level of soil moisture and a week after the resumption of optimal watering. On the first day of drought at 30 % FC, it was found significant decrease in relative water content (RWC), CO₂ assimilation and transpiration rates for all varieties and a tendency to decrease in chlorophyll content for varieties Podilska Nyva and Darunok Podillya. On the seventh day of the drought, the RWC in all varieties declined more, the chlorophyll content decreased significantly, however the degree of inhibition of CO₂ assimilation and transpiration reduced for varieties Yednist and Podilska Nyva and remained at the same level in Darunok Podillya. On the seventh day of optimal watering renewal, the CO₂ assimilation rate in treated plants of all varieties was restored to the level of control despite the significantly lower chlorophyll content. The increase in temperature to 42 °C severely reduced the CO₂ assimilation rate in both control and experimental plants. However, the degree of photosynthesis reduction in treated plants was much greater than in control at the beginning of the drought, but heat resistance of photosynthesis of stressed plants of all varieties did not differ with control after 7 days of water deficit, and was even higher than control on the seventh day of optimal watering renewal, indicating the formation of cross-tolerance of the photosynthetic apparatus to high temperature in plants under drought. The increase in the activity of antioxidant enzymes of chloroplasts superoxide dismutase and ascorbate peroxidase in the leaves of stressed plants was detected. The ratio of the values of photosynthetic apparatus activity and productivity indices of treated plants to control ones was the most informative for the phenotyping of wheat varieties by drought and heat resistance. According to the set of physiological indices defined in our work, the studied varieties can be arranged in the following order of increased drought- and heat-tolerance: Darunok Podillya < Podilska Nyva < Yednist.

Key words: *Triticum aestivum* L., drought, high temperature stress, photosynthesis, transpiration, cross-adaptation, antioxidant enzymes, productivity.