

<https://doi.org/10.15407/frg2023.04.301>

УДК 581.132

ЗМІНИ ПАРАМЕТРІВ ІНДУКЦІЇ ФЛУОРЕСЦЕНЦІЇ ТА ВМІСТУ ХЛОРОФІЛУ В ЛИСТКАХ РІЗНИХ ЯРУСІВ СУЧАСНИХ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА УМОВ ПОСУХИ

В.В. ШЕВЧЕНКО, О.Ю. БОНДАРЕНКО

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

У вегетаційних дослідках вивчено зміни показників індукції флуоресценції та вмісту хлорофілу в листках чотирьох ярусів сортів озимої пшениці різної пластичності за умов 10-добової посухи і подальшого відновлення поливу. Встановлено, що сорт Наталка є найчутливішим до дії посухи. Він найшвидше втрачає хлорофіл, особливо у листках нижніх трьох ярусів. Сорт Наталка вже на 3-тю добу посухи повністю втрачав хлорофіл у листку четвертого ярусу, на 10-ту добу — третього. У контрольних рослинах в листку четвертого ярусу хлорофіл повністю втрачався набагато пізніше. Цей сорт показав найбільшу втрату функціональної активності, яка не відновлювалась за умов повернення оптимального поливу. У сортів Подільянка, Подільська нива та Порадниця втрати хлорофілу були меншими. У контрольних рослинах цих сортів хлорофіл зберігався весь час проведення дослідку, а за умов посухи повністю втрачався у листках четвертого ярусу на 10-ту добу. У цих сортів спостерігали значно менші втрати функціональної активності. За умов відновлення оптимального поливу зафіксовано підвищення функціональної активності за параметрами F_v/F_m та R_{Fd} у прапорцевих та підпрапорцевих листках. Ці значення не лише поверталися до початкового рівня, до накладання посухи, а й перевершили показники в контрольних варіантах. Таким чином, відбулася певна компенсація втрат функціональної активності у листках нижніх ярусів за умов відновлення поливу.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., озима пшениця, фотосинтетичний апарат, посуха, індукція флуоресценції хлорофілу, хлорофіл.

Одним із викликів сучасності, що виникають перед дослідниками, є збільшення продуктивності сільськогосподарських культур. Це питання стає особливо актуальним через низку об'єктивних чинників. Один із них — це стрімке зростання населення Землі. У найближчі 25—30 років експерти передбачають збільшення кількості населення на 1—1,5 млрд [1, 2]. Відповідно, значно збільшується й споживання продуктів харчування у густонаселених країнах Південно-Східної Азії, які бурхливо розвиваються [3].

Цитування: Шевченко В.В., Бондаренко О.Ю. Зміни параметрів індукції флуоресценції та вмісту хлорофілу в листках різних ярусів сучасних сортів озимої пшениці за умов посухи. *Фізіологія рослин і генетика*. 2023. 55, № 4. С. 301—313. <https://doi.org/10.15407/frg2023.04.301>

Водночас негативним чинником, що впливає на врожайність продовольчих культур, є глобальні кліматичні зміни. Насамперед це глобальне потепління, яке призводить до підвищення температури повітря та посилення нерівномірності опадів по регіонах та у часі [4]. Такі кліматичні зміни можуть спричинювати істотні втрати врожаю, зокрема озимої пшениці [5].

Ще одним чинником, що впливає на валовий збір зерна, є значне скорочення орних земель. Так, у світі за останні 15 років площі під посіви озимої пшениці скоротились на 5,5 % [6]. У зв'язку з такими змінами, за прогнозами фахівців, щоб забезпечити людство основними продуктами харчування необхідно до 2050 р. підвищити виробництво сільгосппродукції на 70 % [7]. Разом з цим на рубежі XXI ст. спостерігається поступове зниження темпів приросту врожайності нових сортів озимої пшениці та інших культур [8].

Основним, унікальним, процесом, який забезпечує продуктивність усіх рослин, є оксигенний фотосинтез. Він забезпечує перетворення енергії сонячного світла на хімічну енергію і синтез 95 % органічної маси рослини. Водночас процес фотосинтезу дуже чутливий до стресових чинників. Особливе місце серед них займає посуха, дія якої часто посилюється високими температурами [4, 9]. За водного дефіциту через нестачу CO_2 внаслідок закриття продихів, порушення синтезу хлорофілів, порушення транспорту електронів, змін у фотохімічних реакціях і реакціях відновлення, порушення структури хлоропластів, затримки відтоку асимілятів інгібується процес фотосинтезу [10]. Підвищені температури спричиняють руйнування кисневидільного центру та протеїнів фотосистеми II (ФС II). Дія цих чинників також призводить до продукування активних форм кисню та, як наслідок, розвитку окиснювального стресу. Вважається, що стійкість рослинного організму до стресу на 70 % залежить від стійкості його фотосинтетичного апарату. Тому вивчення особливостей адаптації процесу фотосинтезу до дії стресу в сортів з різною стійкістю має важливе значення для розроблення критеріїв відбору на спеко- і посухостійкість.

ФС II є ключовим макромолекулярним мембранним суперкомплексом, що розщеплює молекули води й виділяє кисень у процесі фотосинтезу. Цей комплекс посідає важливе місце в організації ультраструктури хлоропластів, яка здійснює первинний процес фотосинтезу [11]. Суперкомплекс ФС II особливо чутливий до таких чинників зовнішнього середовища, як підвищена температура і водний дефіцит [12]. За дії стресових чинників ФС II вважають найуразливішою ланкою фотосинтезу [13–15]. Проте серед дослідників існує думка, що одним із ключових напрямів збільшення врожайності сільськогосподарських культур є посилення ефективності фотосинтезу, в тому числі й внаслідок підвищення використання світлової енергії [8, 16, 17].

Потужність розвитку фотосинтетичного апарату має велике значення для продуктивності сільськогосподарських рослин. Показано, що сучасні високопродуктивні сорти озимої пшениці мають більшу кількість хлоропластів у клітинах і вищий вміст хлорофілу в листку

порівняно з менш продуктивними сортами [18]. Разом з тим втрати фотосинтетичних пігментів і зниження активності фотосинтетичного апарату за умов посухи стають одним із чинників, які впливають на продуктивність озимої пшениці [19].

Метою нашої роботи було дослідити зміни функціональної активності фотосинтетичного апарату та вмісту хлорофілу в листках різних ярусів сортів озимої пшениці різної стійкості за дії 10-добової посухи та після відновлення поливу.

Методика

Для досліджень використали чотири сорти озимої пшениці сучасної селекції: Подолянка, Подільська нива, Порадниця, Наталка. Сорт Подолянка — сильний, має високу екологічну пластичність, оцінка посухостійкості — 8 балів. Сорт Подільська нива — цінний, стійкість до посухи — 7—8 балів. Сорт Порадниця — цінний, оцінка посухостійкості — 8—9 балів. Сорт Наталка — сильний, посухостійкість досить висока.

Озиму пшеницю досліджуваних сортів висівали у вересні на дослідних ділянках (розміром 3×1 м) Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. Грунт — сірий дерново-підзолистий. Внесення NPK — стандартне за технологією вирощування. Після перезимівлі у відкритому ґрунті рослини пересадили у вегетаційні посудини на 10 кг. Для контрольних рослин підтримували 60—70 % повної вологоємності ґрунту (ПВ). Для дослідних рослин у фазу молочно-воскової стиглості створювали умови посухи протягом 10 діб за 30 % ПВ.

Індукцію флуоресценції хлорофілу вимірювали на однопроменевої установці, зібраній у відділі фізіології та екології фотосинтезу. Джерелом збуджувального світла був світлодіод з максимумом випромінювання на довжині хвилі 450 нм, яку додатково виділяли світлофільтром СЗС-3. Флуоресценцію вимірювали на довжині хвилі 685 нм, яку виділяли монохроматором МДР-2, спектральна ширина інтервалу становила 4—6 нм. Перед входною щілиною монохроматора розміщували світлофільтр КС-14 для пригнічення розсіяного збуджувального світла. Індукційні зміни флуоресценції починались після вмикання актинічного світла, час досягнення максимальної яскравості був менший за 1 мс. У реєструвальній частині приладу використовувався фотопомножувач ФЭУ-79. Сигнал перетворював сконструйований нами приймальний блок, який містив аналогово-цифровий перетворювач та інтерфейс для входу до ЕОМ типу ІВМ. Розроблене програмне забезпечення керувало установкою, у тому числі вмиканням актинічного світла і переключенням режиму запису індукційних кривих. Мінімальний часовий інтервал між послідовними відборами значення сигналу становив 200 мкс. Програмне забезпечення також давало змогу проводити інформаційну обробку даних для обчислення параметрів індукційної кривої. Зокрема, співвідношення величини варіабельної флуоресценції до максимальної (F_v/F_m), яке є оцінкою квантового виходу фотохімії ФС II, співвідношення $R_{Fd} = (F_m - F_{st})/F_{st}$ — так званий *index vitality*,

співвідношення F_{pl}/F_m , що є показником частки Q_b -невідновлювальних центрів ФС II у загальній кількості центрів (Q_b -невідновлювальні + Q_b -відновлювальні).

Вміст хлорофілу вимірювали на спектрофотометрі Specord 200 (Analytik Jena, Німеччина) за методикою Вельбуна [20].

Біологічна та аналітична повторність дослідів триразова. У таблицях наведено середньоарифметичні значення та їх стандартні похибки.

Результати та обговорення

Результати вимірювання параметрів індукції флуоресценції хлорофілу в чотирьох сортів озимої пшениці за умов посухи у листках різних ярусів від прапорцевого до четвертого на 3-тю, 10-ту та і 7-му доби відновлення поливу наведено у табл. 1–3.

Вимірювання параметрів індукції флуоресценції у листках різних ярусів озимої пшениці для контрольного і дослідного варіантів показало, що отримані значення практично не відрізнялись від контрольних на 3-тю добу посухи (табл. 1). Показник квантового виходу ФС II (F_v/F_m) для прапорцевого та підпрапорцевого листків у всіх сортів становив від 0,79 до 0,82. Для листків 3-го та 4-го ярусів у сортів Подолянка і Порадниця він був на рівні 0,79–0,81, а у сортів Наталка і Подільська нива був дещо нижчий — 0,74–0,77. Як показано у досліді з вимірювання F_v/F_m для абсолютної більшості рослин за оптимальних умов цей показник дорівнює 0,82 [21].

Показник F_{pl}/F_m характеризує відносний вміст Q_b -невідновлювальних центрів, тобто центрів, які не здатні переносити електрони з акцептора Q_a на акцептор Q_b та не беруть участь у лінійному транспорті електронів. Вміст Q_b -невідновлювальних центрів поступово збільшувався від прапорцевого листка до листків 4-го ярусу. Найнижчі показники були у сорту Подолянка, вищі — у сорту Порадниця (див. табл. 1).

Параметр R_{Fd} показує наскільки знижується інтенсивність флуоресценції під час переходу від максимального значення до виходу на стаціонарну фазу через запуск процесів фотохімічного та нефотохімічного гасіння флуоресценції. Вважається, що чим більше значення цього параметра, тим вища ефективність роботи фотосинтетичного апарату [22]. Майже для всіх листків до накладання посухи цей показник був у межах 3,0–3,3, що показує високу ефективність проходження процесів фотосинтезу (див. табл. 1). Лише у сорту Порадниця у прапорцевому листку та листках 3-го і 4-го ярусів він був дещо нижчим — 2,89 та 2,85 відповідно, але ці значення також показують високу активність всіх процесів фотосинтезу [22].

На 3-тю добу посухи у сорту Наталка параметри індукції флуоресценції практично не змінювались у прапорцевому та підпрапорцевому листках. Кількість Q_b -невідновлювальних центрів збільшувалась у листках 3-го ярусу. Для рослин варіанта посухи параметри F_v/F_m і R_{Fd} також знижувались у листках 3-го ярусу. Повністю втрачалася функціональна активність у листках 4-го ярусу (див. табл. 1). У сортів Подолянка, Подільська нива і Порадниця параметри F_v/F_m і R_{Fd} знижу-

ЗМІНИ ПАРАМЕТРІВ ІНДУКЦІЇ ФЛУОРЕСЦЕНЦІЇ

ТАБЛИЦЯ 1. Зміна параметрів індукції флуоресценції хлорофілу у листках різних ярусів озимої пшениці на 3-тю добу посухи

Зразок	F_{pl}/F_m	F_v/F_m	R_{Fd}
Наталка К прапорцевий	0,42±0,03	0,79±0,02	3,26±0,04
Наталка К підпрапорцевий	0,46±0,03	0,78±0,02	3,18±0,04
Наталка К 3-й ярус	0,58±0,04	0,75±0,02	3,11±0,04
Наталка К 4-й ярус	0,70±0,04	0,72±0,02	3,13±0,04
Наталка П прапорцевий	0,43±0,03	0,78±0,01	3,22±0,03
Наталка П підпрапорцевий	0,44±0,03	0,77±0,02	3,27±0,04
Наталка П 3-й ярус	0,65±0,03	0,65±0,02	2,19±0,04
Наталка П 4-й ярус	—	—	—
Подільська нива К прапорцевий	0,40±0,03	0,80±0,02	3,29±0,04
Подільська нива К підпрапорцевий	0,41±0,03	0,80±0,02	3,08±0,05
Подільська нива К 3-й ярус	0,49±0,04	0,77±0,02	3,18±0,04
Подільська нива К 4-й ярус	0,59±0,04	0,74±0,02	3,06±0,04
Подільська нива П прапорцевий	0,33±0,03	0,80±0,02	3,24±0,04
Подільська нива П підпрапорцевий	0,38±0,03	0,79±0,02	3,59±0,03
Подільська нива П 3-й ярус	0,53±0,04	0,73±0,04	2,83±0,05
Подільська нива П 4-й ярус	0,65±0,04	0,22±0,03	1,50±0,08
Подольянка К прапорцевий	0,38±0,03	0,82±0,02	3,27±0,03
Подольянка К підпрапорцевий	0,40±0,03	0,81±0,02	3,38±0,03
Подольянка К 3-й ярус	0,58±0,04	0,81±0,03	3,05±0,05
Подольянка К 4-й ярус	0,53±0,04	0,81±0,03	2,97±0,06
Подольянка П прапорцевий	0,41±0,03	0,80±0,01	3,23±0,04
Подольянка П підпрапорцевий	0,44±0,03	0,70±0,03	3,38±0,03
Подольянка П 3-й ярус	0,64±0,03	0,66±0,03	2,56±0,05
Подольянка П 4-й ярус	0,85±0,04	0,40±0,04	1,37±0,06
Порадниця К прапорцевий	0,48±0,03	0,82±0,02	2,89±0,05
Порадниця К підпрапорцевий	0,47±0,03	0,81±0,02	3,24±0,04
Порадниця К 3-й ярус	0,58±0,04	0,80±0,03	2,83±0,05
Порадниця К 4-й ярус	0,59±0,04	0,77±0,03	2,85±0,05
Порадниця П прапорцевий	0,41±0,03	0,79±0,02	3,08±0,06
Порадниця П підпрапорцевий	0,56±0,03	0,63±0,03	2,88±0,08
Порадниця П 3-й ярус	0,53±0,03	0,48±0,04	1,75±0,09
Порадниця П 4-й ярус	0,86±0,03	0,33±0,04	1,64±0,09

Примітка. В табл. 1–4: К — контроль, П — посуха.

валились лише у листках 4-го ярусу варіанта посухи. Кількість Q_b -невідновлювальних центрів збільшувалась у листках 4-го ярусу.

На 10-ту добу експерименту у контрольного варіанта сорту Наталка спостерігалось незначне зниження R_{Fd} та збільшення відносного вмісту Q_b -невідновлювальних центрів у всіх ярусах листків, параметр

ТАБЛИЦЯ 2. Зміна параметрів індукції флуоресценції хлорофілу в листках різних ярусів озимої пшениці на 10-ту добу посухи

Зразок	F_{pl}/F_m	F_v/F_m	R_{Fd}
Наталка К прапорцевий	0,52±0,03	0,79±0,02	3,02±0,04
Наталка К підпрапорцевий	0,59±0,03	0,78±0,02	2,98±0,04
Наталка К 3-й ярус	0,76±0,05	0,70±0,03	2,45±0,06
Наталка К 4-й ярус	0,78±0,05	0,63±0,04	2,41±0,06
Наталка П прапорцевий	0,50±0,03	0,71±0,02	2,89±0,04
Наталка П підпрапорцевий	0,53±0,03	0,64±0,03	3,07±0,05
Наталка П 3-й ярус	—	—	—
Наталка П 4-й ярус	—	—	—
Подільська нива К прапорцевий	0,48±0,03	0,79±0,02	2,88±0,04
Подільська нива К підпрапорцевий	0,43±0,03	0,79±0,02	3,21±0,04
Подільська нива К 3-й ярус	0,57±0,04	0,76±0,03	3,05±0,05
Подільська нива К 4-й ярус	0,64±0,04	0,67±0,03	2,72±0,05
Подільська нива П прапорцевий	0,45±0,03	0,74±0,02	2,90±0,04
Подільська нива П підпрапорцевий	0,47±0,03	0,70±0,02	2,92±0,04
Подільська нива П 3-й ярус	0,64±0,04	0,64±0,04	2,69±0,06
Подільська нива П 4-й ярус	—	—	—
Подольянка К прапорцевий	0,48±0,03	0,79±0,02	3,1±0,04
Подольянка К підпрапорцевий	0,53±0,03	0,77±0,02	3,26±0,04
Подольянка К 3-й ярус	0,66±0,04	0,76±0,03	2,77±0,06
Подольянка К 4-й ярус	0,55±0,04	0,65±0,03	2,90±0,07
Подольянка П прапорцевий	0,46±0,03	0,75±0,02	3,00±0,04
Подольянка П підпрапорцевий	0,52±0,03	0,75±0,01	3,03±0,04
Подольянка П 3-й ярус	0,8±0,04	0,63±0,03	1,83±0,07
Подольянка П 4-й ярус	—	—	—
Порадниця К прапорцевий	0,53±0,03	0,81±0,02	2,93±0,04
Порадниця К підпрапорцевий	0,60±0,03	0,80±0,03	2,72±0,05
Порадниця К 3-й ярус	0,70±0,04	0,73±0,03	2,74±0,06
Порадниця К 4-й ярус	0,78±0,04	0,58±0,04	2,32±0,08
Порадниця П прапорцевий	0,48±0,03	0,78±0,02	2,96±0,04
Порадниця П підпрапорцевий	0,53±0,03	0,78±0,02	2,94±0,04
Порадниця П 3-й ярус	0,68±0,04	0,67±0,03	2,04±0,06
Порадниця П 4-й ярус	0,79±0,04	0,45±0,03	1,35±0,06

F_v/F_m зменшився лише у листках 4-го ярусу. Ці зміни можуть бути пов'язані із загальним старінням рослин. Для рослин варіанта посухи параметри F_v/F_m і R_{Fd} значно знижувались вже у підпрапорцевих листках. Кількість Q_b -невідновлювальних центрів збільшувалась у підпрапорцевих листках. Повністю втрачалася функціональна активність у листках 3-го та 4-го ярусів (див. табл. 2). У сортів Подольянка,

ЗМІНИ ПАРАМЕТРІВ ІНДУКЦІЇ ФЛУОРЕСЦЕНЦІЇ

ТАБЛИЦЯ 3. Зміна параметрів індукції флуоресценції хлорофілу в листках різних ярусів озимої пшениці на 7-му добу відновлення поливу

Зразок	F_{pl}/F_m	F_v/F_m	R_{Fd}
Наталка К прапорцевий	0,54±0,04	0,68±0,04	2,73±0,07
Наталка К підпрапорцевий	0,53±0,04	0,64±0,04	2,72±0,07
Наталка К 3-й ярус	0,67±0,04	0,53±0,01	1,97±0,08
Наталка К 4-й ярус	—	—	—
Наталка П прапорцевий	0,48±0,04	0,58±0,05	2,73±0,07
Наталка П підпрапорцевий	0,69±0,05	0,38±0,07	1,81±0,10
Наталка П 3-й ярус	—	—	—
Наталка П 4-й ярус	—	—	—
Подільська нива К прапорцевий	0,43±0,04	0,75±0,03	2,87±0,05
Подільська нива К підпрапорцевий	0,42±0,04	0,72±0,03	3,26±0,06
Подільська нива К 3-й ярус	0,58±0,04	0,67±0,03	2,83±0,06
Подільська нива К 4-й ярус	0,55±0,04	0,64±0,03	2,47±0,07
Подільська нива П прапорцевий	0,48±0,03	0,81±0,02	3,22±0,06
Подільська нива П підпрапорцевий	0,53±0,03	0,81±0,02	3,20±0,06
Подільська нива П 3-й ярус	0,65±0,04	0,55±0,03	1,64±0,08
Подільська нива П 4-й ярус	—	—	—
Подольянка К прапорцевий	0,51±0,03	0,79±0,02	2,86±0,04
Подольянка К підпрапорцевий	0,57±0,03	0,78±0,02	2,96±0,04
Подольянка К 3-й ярус	0,64±0,04	0,72±0,03	2,3±0,05
Подольянка К 4-й ярус	0,71±0,04	0,49±0,03	1,28±0,07
Подольянка П прапорцевий	0,47±0,03	0,80±0,02	3,26±0,04
Подольянка П підпрапорцевий	0,56±0,03	0,81±0,02	3,22±0,04
Подольянка П 3-й ярус	0,84±0,05	0,67±0,02	2,20±0,05
Подольянка П 4-й ярус	—	—	—
Порадниця К прапорцевий	0,51±0,03	0,79±0,02	2,84±0,04
Порадниця К підпрапорцевий	0,66±0,03	0,71±0,02	2,53±0,04
Порадниця К 3-й ярус	0,66±0,04	0,63±0,03	2,4±0,06
Порадниця К 4-й ярус	0,74±0,05	0,59±0,04	2,0±0,08
Порадниця П прапорцевий	0,69±0,03	0,81±0,02	3,26±0,04
Порадниця П підпрапорцевий	0,82±0,05	0,80±0,03	3,22±0,05
Порадниця П 3-й ярус	—	—	—
Порадниця П 4-й ярус	—	—	—

Подільська нива та Порадниця параметри F_v/F_m і R_{Fd} знижувались лише у листках 3-го ярусу варіанта посухи. Кількість Q_b -невідновлювальних центрів збільшувалась у підпрапорцевих листках і листках 3-го ярусу. Сорти Подольянка і Подільська Нива втрачали функціональну активність у листках 4-го ярусу. Лише у сорту Порадниця в листках 4-го ярусу на 10-ту добу посухи на невисокому рівні

зберігалась перемінна флуоресценція. При цьому кількість Q_b -не-відновлювальних центрів підвищувалась до 79 %, значення F_v/F_m знижувалось до 0,45, R_{Fd} — до 1,35.

На 7-му добу відновлення поливу у сорту Наталка в контрольному варіанті спостерігалось незначне зниження показників індукції флуоресценції у прапорцевому та підпрапорцевому листках і більш значне — у листку 3-го ярусу. Листки 4-го ярусу повністю втрачали функціональну активність (див. табл. 3). У варіанті посухи показник F_v/F_m у прапорцевому листку знизився до значення 0,58, у підпрапорцевому — до 0,38. У контрольних рослин сортів Подолянка, Подільська нива і Порадниця функціональна активність збереглась у листках всіх ярусів. Відбувалось лише незначне зниження всіх показників.

У підданих посусі рослин цих сортів функціональна активність втрачалась лише у листках 4-го ярусу, а сорту Порадниця — також у листках 3-го ярусу. Однак при цьому у вказаних трьох сортів спостерігається підвищення функціональної активності за параметрами F_v/F_m та R_{Fd} у прапорцевих і підпрапорцевих листках. Ці значення практично повертаються до початкового рівня, до накладання посухи, та перевершують значення в контрольних варіантах (див. табл. 3). Тобто відбувається певна компенсація втрат функціональної активності у нижніх ярусах листків за відновлення поливу.

Показник F_v/F_m відображає квантовий вихід Φ_S II, а R_{Fd} — зв'язок між процесами світлової фази фотосинтезу та темновими процесами, такими як фіксація CO_2 [22]. Так, у праці [23] показано, що у сортів Єдність, Дарунок Поділля і Подільська нива інтенсивність асиміляції CO_2 за умов відновлення оптимального поливу у підданих посусі рослин підвищувалася до рівня контрольних рослин на фоні значної втрати хлорофілу.

У табл. 4 наведено показники вмісту хлорофілу в листках кожного ярусу. За 100 % прийнято сумарний вміст хлорофілу всіх листків чотирьох ярусів у контролі перед накладанням посухи відповідно для кожного сорту. У всіх сортів прапорцевий листок містив від 41 % (Порадниця) до 49 % (Наталка) хлорофілу, підпрапорцевий листок — приблизно 30 %, листок 3-го ярусу — приблизно 15 %, листок 4-го ярусу — близько 5 %. За час проведення досліду у прапорцевому листку контрольних варіантів всіх сортів спостерігалось незначне зниження (приблизно на 2–4 %) вмісту хлорофілу внаслідок фізіологічного старіння рослин. Істотні втрати хлорофілу спостерігались за умов посухи. За час проведення досліду у прапорцевому листку вміст хлорофілу знижувався приблизно на 10–15 %.

У підпрапорцевому листку контрольних варіантів вміст хлорофілу знижувався внаслідок старіння, у сортів Подільська нива і Подолянка приблизно на 2 %, у сортів Наталка і Порадниця — до 15 %. За умов посухи втрати хлорофілу у підпрапорцевому листку збільшувались у 2 рази.

Для листків 3-го і 4-го ярусів спостерігались істотніші втрати вмісту хлорофілу як у контролі, так і за умов посухи. У контрольному варіанті лише сорт Наталка повністю втрачав хлорофіл у листках

ЗМІНИ ПАРАМЕТРІВ ІНДУКЦІЇ ФЛУОРЕСЦЕНЦІЇ

ТАБЛИЦЯ 4. Відносний вміст хлорофілу (%) в листках різних ярусів озимої пшениці за дії посухи та подальшого відновлення поливу

Зразок	3-тя доба посухи	10-та доба посухи	7-ма доба відновлення поливу
Наталка К прапорцевий	49,0±2,0	47,0±2,0	37,3±2,0
Наталка К підпрапорцевий	31,0±2,0	28,0±2,0	15,4±1,0
Наталка К 3-й ярус	14,0±1,0	14±1,0	5,8±1,0
Наталка К 4-й ярус	5,6±1,0	5,6±1,0	—
Наталка П прапорцевий	48,0±2,0	36,7±2,0	33,4±2,0
Наталка П підпрапорцевий	20,6±1,0	16,6±1,0	2,7±1,0
Наталка П 3-й ярус	3,0±0,5	—	—
Наталка П 4-й ярус	—	—	—
Подільська нива К прапорцевий	48,0±2,0	47,4±2,0	47,6±2,0
Подільська нива К підпрапорцевий	28,0±2,0	32,6±2,0	26,7±2,0
Подільська нива К 3-й ярус	13,0±1,0	1,8±1,0	8,2±1,0
Подільська нива К 4-й ярус	3,0±0,5	3,0±0,5	1,5±0,5
Подільська нива П прапорцевий	42,0±2,0	38,8±2,0	31,8±2,0
Подільська нива П підпрапорцевий	27,2±2,0	15,2±1,0	8,0±1,0
Подільська нива П 3-й ярус	5,0±1,0	2,2±0,5	0,3±0,1
Подільська нива П 4-й ярус	2,0±0,5	—	—
Подольянка К прапорцевий	42,0±2,0	40,0±2,0	35,6±2,0
Подольянка К підпрапорцевий	30,0±2,0	28,6±2,0	22,0±1,0
Подольянка К 3-й ярус	19,0±2,0	10,8±1,0	5,0±0,5
Подольянка К 4-й ярус	9,0±1,0	4,5±1,0	1,0±0,2
Подольянка П прапорцевий	42,0±2,0	41,2±2,0	34,9±2,0
Подольянка П підпрапорцевий	27,8±1,0	25,6±1,0	20,6±1,0
Подольянка П 3-й ярус	11,3±1,0	3,7±1,0	1,3±0,5
Подольянка П 4-й ярус	0,5±0,1	—	—
Порадниця К прапорцевий	41,0±2,0	39,7±2,0	38,5±2,0
Порадниця К підпрапорцевий	32,0±2,0	16,9±1,0	17,1±1,0
Порадниця К 3-й ярус	13,0±1,0	3,8±1,0	6,9±1,0
Порадниця К 4-й ярус	4,0±1,0	2,7±0,5	2,2±0,5
Порадниця П прапорцевий	40,4±2,0	38,5±1,0	30,8±1,0
Порадниця П підпрапорцевий	16,0±1,0	13,6±1,0	8,7±0,2
Порадниця П 3-й ярус	2,0±0,5	1,6±0,5	—
Порадниця П 4-й ярус	0,7±0,2	0,3±0,1	—

4-го ярусу до 7-ї доби відновлення поливу. У всіх інших сортів хлорофіл та функціональна активність зберігались, хоча вміст хлорофілу зніжувався у кілька разів.

У рослин, які зазнали посухи та наступного відновлення поливу, відбувалась стрімка втрата хлорофілу. Так, сорт Наталка повністю втрачав хлорофіл у листках 4-го ярусу вже на 3-тю добу посухи, у листках 3-го ярусу — на 10-ту добу. Сорти Подолянка і Подільська нива повністю втрачали хлорофіл лише у листках 4-го ярусу на 10-ту добу посухи. Сорт Порадниця зберігав хлорофіл у листках всіх ярусів на 10-ту добу посухи, але повністю його втрачав до 7-ї доби відновлення поливу в листках 3-го та 4-го ярусів.

Як відомо [19], втрати фотосинтетичних пігментів і зниження активності фотосинтетичного апарату за умов посухи є одним із чинників, які впливають на продуктивність озимої пшениці. Тому збереження фотосинтетичних пігментів, а також явище ремонтантності мають істотне значення для отримання високих врожаїв за таких умов [18].

Таким чином, результати роботи свідчать, що серед досліджених сортів найчутливішим до посухи є сорт Наталка. В цих умовах він найшвидше втрачає хлорофіл та функціональну активність, яка не відновлюється за повернення оптимального поливу. У сортів Подолянка, Подільська нива і Порадниця втрати хлорофілу менші, а за відновлення оптимального поливу спостерігалось підвищення функціональної активності за параметрами F_v/F_m та R_{Fd} у прапорцевих і підпрапорцевих листках. Ці значення не лише поверталися до початкового рівня (до накладання посухи), а й перевершували показники контрольних варіантів. Тобто відбувалася певна компенсація втрат функціональної активності у листках нижніх ярусів за умов відновлення поливу.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. FAO. How to feed the world in 2050. 2009. URL: <http://www.fao.org/>
2. Crist E., Mora C., Engelman, R. The interaction of human population, food production, and biodiversity protection. *Science*. 2017. N 356. P. 260—264. <https://doi.org/10.1126/science.aal2011>
3. Моргун В.В., Прядкина Г.А. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы. *Физиология растений и генетика*. 2014. **46**, № 4. С. 279—301.
4. Elbehri A., Challinor A., Verchot L., Angelsen A., Hess T., Ouled Belgacem A., Clark H., Badraoui M., Cowie A., De Silva S., Erickson J., Joar Hegland S., Iglesias A., Inouye D., Jarvis A., Mansur E., Mirzabaev A., Montanarella L., Murdiyarsa D., Notenbaert A., Obersteine M., Paustian K., Pennock D., Reisinger A., Soto D., Soussana J.-F., Thomas R., Vargas R., Van Wijk M., Walker R. FAO-IPCC expert meeting in climate change, land use and food security: final meeting report. January 23—25, 2017. FAO HQ Rome. FAO and IPCC.
5. Hochman Z., Gobbett D.L., Horan H. Climate trends account for stalled wheat yields in Australia since 1990. *Global Change Biology*. 2017. N 23. P. 2071—2081. <https://doi.org/10.1111/gcb.13604>
6. Ray D.K., Ramankutty N., Mueller N.D., West P.C., Foley J.A. Recent patterns of crop yield growth and stagnation. *Nature Communications*. 2012. N 1293. <https://doi.org/10.1038/ncomms2296>
7. Stewart B.A., Lal R. Increasing world average yields of cereal crops: it's all about water. *Advances in Agronomy*. 2018. N 151. P. 1—44. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2018.05.001>
8. Evans J.R., Lawson T. From green to gold: agricultural revolution for food security. *J. Exp. Bot.* 2020. **71**, N 7. P. 2211—2215. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa110>

9. Креславский В.Д., Карпентьер Р., Климов В.В., Мурата Н., Аллахвердиев С.И. Молекулярные механизмы устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессу. *Биологические мембраны*. 2007. № 3. С. 195—217.
10. Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции. Фотосинтез. Т. 2. Київ: Логос, 2014. 480 с.
11. Nelson N., Yocum C.F. Structure and function of Photosystems I and II. *Ann. Rev. Plant Biol.* 2006. N 57. P. 521—565. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105350>
12. Murata N., Takahashi S., Nishiyama Y., Allakhverdiev S.I. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochim. Biophys. Acta.* 2007. **1767**, N 6. P. 414—421. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2006.11.019>
13. Enami I., Kitamura M., Tomo T., Isokawa Y., Ohta H., Katoh S. Is the primary cause of thermal inactivation of oxygen evolution in spinach PS II membranes release of the extrinsic 33 kDa protein or of Mn? *Biochim. Biophys. Acta.* 1994. **1186**, N 1—2. P. 52—58. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(02\)00208-6](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(02)00208-6)
14. Sairam R.K., Svastava G.C., Saxena D.G. Increased antioxidant activity under elevated temperatures: A mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. *Biologia Plantarum*. 2000. **43**. P. 245—251. <https://doi.org/10.1023/A:1002756311146>
15. Staehelin L.A. Chloroplast structure: from chlorophyll granules to supra-molecular architecture of thylakoid membranes. *Photosynthesis Res.* 2003. **76**. P. 185—196. <https://doi.org/10.1023/A:1024994525586>
16. Furbank R.T., Sharwood R., Estavillo G.M., Silva-Perez V., Condon A.G. Photons to food: genetic improvement of cereal crop photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 2020. **71**, N 7. P. 2226—2238. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa077>
17. Zhu X.-G. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Ann. Rev. Plant Biol.* 2010. N 61. P. 235—261. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112206>
18. Прядкіна Г.О., Махаринська Н.М. Асиміляційний апарат листків окремих ярусів у сортів озимої пшениці за несприятливих умов навколишнього середовища. *Фізіологія рослин і генетика*. 2021. **53**, № 1. С. 74—86. <https://doi.org/10.15407/frg2021.01.074>
19. Прядкіна Г.О., Махаринська Н.М., Соколовська-Сергієнко О.Г. Вплив посухи на фотосинтетичні показники рослин пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*. 2022. **54**, № 6. С. 463—483. <https://doi.org/10.15407/frg2022.06.463>
20. Wellburn A.R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total Carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J Plant Physiol.* 1994. N 144. P. 307—313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
21. Корнеев Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. Киев: Альтерпрес, 2002. 187 с.
22. Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Knapp M. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio R_{Fd} of leaves with the RAM fluorometer. *Photosynthetica*. 2005. **43**, N 3. P. 379—393. <https://doi.org/10.1007/s11099-005-0062-6>
23. 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>

Отримано 17.07.2023

REFERENCES

1. FAO. How to feed the world in 2050. (2009). Retrieved from <http://www.fao.org/>
2. Crist, E., Mora, C. & Engelman, R. (2017). The interaction of human population, food production, and biodiversity protection. *Science*, No. 356, pp. 260-264. <https://doi.org/10.1126/science.aal2011>
3. Morgun, V.V. & Priadkina, G.A. (2014). The efficiency of photosynthesis and the prospects for increasing the productivity of winter wheat. *Fiziol. rast. genet.*, 46, No. 4, pp. 279-301 [in Russian].

4. Elbehri, A., Challinor, A., Verchot, L., Angelsen, A., Hess, T., Ouled Belgacem, A., Clark, H., Badraoui, M., Cowie, A., De Silva, S., Erickson, J., Joar Hegland, S., Iglesias, A., Inouye, D., Jarvis, A., Mansur, E., Mirzabaev, A., Montanarella, L., Murdiyarso, D., Notenbaert, A., Obersteiner, M., Paustian, K., Pennock, D., Reisinger, A., Soto, D., Soussana, J.-F., Thomas, R., Vargas, R., Van Wijk, M. & Walker, R. (January 23-25, 2017). FAO-IPCC expert meeting in climate change, land use and food security: final meeting report. FAO HQ Rome. FAO and IPCC.
5. Hochman, Z., Gobbett, D.L. & Horan, H. (2017). Climate trends account for stalled wheat yields in Australia since 1990. *Global Change Biology*, No. 23, pp. 2071-2081. <https://doi.org/10.1111/gcb.13604>
6. Ray, D.K., Ramankutty, N., Mueller, N.D., West, P.C. & Foley, J.A. (2012). Recent patterns of crop yield growth and stagnation. *Nature Communications*, No. 1293. <https://doi.org/10.1038/ncomms2296>
7. Stewart, B.A. & Lal, R. (2018). Increasing world average yields of cereal crops: it's all about water. *Advances in Agronomy*, 151, pp. 1-44. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2018.05.001>
8. Evans, J.R. & Lawson, T. (2020). From green to gold: agricultural revolution for food security. *J. Exp. Bot.*, 71, No. 7, pp. 2211-2215. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa110>
9. Kreslavsky, V.D., Karpentier, R., Klimov, V.V., Murata, N. & Allahverdiev, S.I. (2007). Molecular mechanisms of stability of photosynthetic apparatus for stress. *Byolohycheskye membranu*, No. 3, pp. 195-217 [in Russian].
10. Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Priadkina, G.O. & Shadchina, T.M. (2014). Photosynthesis. Assimilation of CO₂ and mechanisms of its regulation. Vol. 2. Kyiv: Logos [in Russian].
11. Nelson, N. & Yocum, C.F. (2006). Structure and function of Photosystems I and II. *Ann Rev. Plant Biol.*, No. 57, pp. 521-565. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105350>
12. Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y. & Allakhverdiev, S.I. (2007). Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochim. Biophys. Acta*, No. 6, pp. 414-421. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2006.11.019>
13. Enami, I., Kitamura, M., Tomo, T., Isokawa, Y., Ohta, H. & Katoh, S. (1994). Is the primary cause of thermal inactivation of oxygen evolution in spinach PS II membranes release of the extrinsic 33 kDa protein or of Mn? *Biochim. Biophys. Acta*, No. 1186, pp. 52-58. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(02\)00208-6](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(02)00208-6)
14. Sairam, R.K., Svastava, G.C. & Saxena, D.G. (2000). Increased antioxidant activity under elevated temperatures: A mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. *Biologia Plantarum*, 43, pp. 245-251. <https://doi.org/10.1023/A:1002756311146>
15. Staehelin, L.A. (2003). Chloroplast structure: from chlorophyll granules to supramolecular architecture of thylakoid membranes. *Photosynthesis Res.*, 76, pp. 185-196. <https://doi.org/10.1023/A:1024994525586>
16. Furbank, R.T., Sharwood, R., Estavillo, G.M., Silva-Perez, V. & Condon, A.G. (2020). Photons to food: genetic improvement of cereal crop photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 71, No. 7, pp. 2226-2238. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa077>
17. Zhu, X.-G. (2010). Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Ann. Rev. Plant Biol.*, No. 61, pp. 235-261. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112206>
18. Priadkina, G.O. & Makharynska, N.M. (2021). Assimilation apparatus of different leaves tiers in winter wheat varieties under adverse environmental conditions. *Fiziol. rast. genet.*, 53, No. 1, pp. 74-86 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2021.01.074>
19. Priadkina, G.O., Makharynska, N.M. & Sokolovska-Sergiienko, O.G. (2021). Influence of drought on photosynthetic traits of wheat plants. *Fiziol. rast. genet.*, 54, No. 6, pp. 463-483 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2022.06.463>
20. 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.*, No. 144, pp. 307-313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
21. Korniyev, D.Yu. (2002). Information capabilities of chlorophyll fluorescence method. Kyiv: Alterpres [in Russian].

22. Lichtenthaler, H.K., Buschmann, C. & Knapp, M. (2005). How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio R_{Fd} of leaves with the RAM fluorometer. *Photosynthetica*, 43, No. 3, pp. 379-393. <https://doi.org/10.1007/s11099-005-0062-6>
23. Kedruk, A.C., Kiriziy, D.A., Sokolovska-Sergienko, O.G. & Stasik, O.O. (2021). Response of the photosynthetic apparatus of winter wheat varieties to the combined action of drought and high temperature. *Fiziol. rast. genet.*, 53, No. 5, pp. 387-405. <https://doi.org/10.15407/frg2021.05.387>

Received 17.07.2023

CHANGES IN FLUORESCENCE INDUCTION PARAMETERS AND CHLOROPHYLL CONTENT IN LEAVES OF DIFFERENT TIERS OF MODERN WINTER WHEAT VARIETIES UNDER DROUGHT CONDITIONS

V.V. Shevchenko, O.Yu. Bondarenko

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

In pot experiments, a study of changes in fluorescence induction indices and chlorophyll content in leaves of four tiers of winter wheat varieties of different stress-tolerance under conditions of a ten-day drought and subsequent restoration of irrigation was carried out. It was established that the Natalka variety is the most sensitive to drought. This variety loses chlorophyll the fastest, especially in the leaves of the lower three tiers. The Natalka variety completely lost chlorophyll in the leaf of the fourth layer already on the third day of drought, and in the leaf of the third layer on the tenth day of drought. In plants of the control variant, chlorophyll in the leaf of the fourth tier was completely lost only on the seventh day of resumption of watering. Also, for this variety, the greatest loss of leaves functional activity was shown, which was not restored under the conditions of the restoration of optimal irrigation. The losses of chlorophyll were lower in Podolyanka, Podilska Nyva, and Poradnytsia varieties. In the control plants of these varieties, chlorophyll was preserved throughout the experiment, and under drought conditions it was completely lost in the leaves of the fourth tier on the tenth day. Also, significantly smaller losses of leaves functional activity were observed in these varieties. Under the conditions of optimal watering restoration, an increase in functional activity was noted in the parameters of F_v/F_m and R_{Fd} in flag and sub-flag leaves. These values not only return to the initial level, before the drought treatment, but also exceed the indicators in the control variants. Thus, there is a certain compensation for the loss of functional activity in the lower tiers leaves under the conditions of watering restoration.

Key words: *Triticum aestivum* L., winter wheat, photosynthetic apparatus, drought, induction of chlorophyll fluorescence, chlorophyll.

ORCID

В.В. ШЕВЧЕНКО — V.V. Shevchenko <https://orcid.org/0000-0001-9889-4249>

О.Ю. БОНДАРЕНКО — O.Yu. Bondarenko <https://orcid.org/0000-0002-6859-7136>