

<https://doi.org/10.15407/frg2023.06.539>

УДК 581.132:633.1

ВПЛИВ ПОСУХИ НА ПІГМЕНТИ ВІОЛАКСАНТИНОВОГО ЦИКЛУ В ЛИСТКАХ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

Г.О. ПРЯДКІНА¹, Н.М. МАХАРИНСЬКА¹, А.С. КЕДРУК¹, М.А. ХАРХОТА²

¹Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: galpryadk@gmail.com

²Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного Національної академії наук України
03680 Київ, вул. Академіка Заболотного, 154

Посуха є одним із головних чинників зменшення та значної щорічної мінливості виробництва сільськогосподарської продукції в усьому світі. До дії цього стресора чутлива також одна з найважливіших продовольчих культур світу — пшениця. На сьогодні перспективною стратегією збільшення потенціалу зернової продуктивності пшениці вважають підвищення ефективності фотосинтезу. Мета нашої роботи полягала у дослідженні впливу тижневої посухи у період цвітіння на вміст і співвідношення ксантофілів віолаксантинового циклу, які беруть участь у захисті фотосинтетичного апарату від надлишку поглинутої сонячної енергії. З'ясовано, що загальний пул пігментів віолаксантинового циклу в прапорцевих листках рослин за умов достатнього водозабезпечення (70 % повної вологоємності) й тижневої посухи (30 % повної вологоємності) значно не різнився. Разом із тим вміст окремих ксантофілів і співвідношення між епоксидованими та деепоксидованими пігментами циклу на 7-му добу посухи істотно змінювалися. На яскравому сонячному освітленні вміст віолаксантину був на 10 % нижчий за умов посухи, ніж за достатнього водозабезпечення. Вміст деепоксидованих пігментів циклу — зеаксантину та антераксантину, навпаки, збільшувався, на 22 і 18 % відповідно. У результаті співвідношення між епоксидованими та деепоксидованими пігментами циклу за умов посухи зростало. Підвищення ступеня деепоксидації циклу за умов дефіциту вологи в ґрунті свідчить про більші втрати поглинутої сонячної енергії у нефотохімічних реакціях і менше її використання у фотохімічних процесах, що зумовлює зниження ефективності фотосинтезу за умов стресу. Зменшення зернової продуктивності головного пагона та цілої рослини озимої пшениці за умов посухи порівняно з достатнім водозабезпеченням підтверджує, що ефективність фотосинтезу є одним із чинників, які визначають продуктивність пшениці.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., посуха, хлорофіл, віолаксантиновий цикл, деепоксидація.

Аналіз сучасних літературних даних показує, що перспективною стратегією збільшення потенціалу зернової продуктивності пшениці

Цитування: Прядкіна Г.О., Махаринська Н.М., Кедрук А.С., Хархота М.А. Вплив посухи на пігменти віолаксантинового циклу в листках озимої пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*. 2023. 55, № 6. С. 539–547. <https://doi.org/10.15407/frg2023.06.539>

є підвищення ефективності фотосинтезу [1, 2]. Фотосинтез — це унікальний біологічний процес, під час якого світлова енергія перетворюється в хімічну, а за участю вуглекислого газу і води утворюються органічні речовини.

Вміст хлорофілу в листках вважають одним із ключових чинників, пов'язаних із продуктивністю фотосинтезу [3]. В літературі є свідчення як наявності, так і відсутності зв'язку між вмістом або кількістю хлорофілу та врожайністю пшениці. Те, що вміст пігментів може бути важливим критерієм для відбору стійких до дії стресу генотипів пшениці засвідчує тісна позитивна кореляція вмісту хлорофілу у прапорцевому та підпрапорцевому листках з врожаєм, виявлена для масиву даних зі 100 сортів в умовах теплового стресу [4]. Також для двох контрастних за термочутливістю сортів пшениці виявлено істотну кореляцію між врожаєм і вмістом хлорофілу в прапорцевому листку у фазу цвітіння та через 10 діб після цієї фази за умов теплового стресу [5].

Водночас існує й зворотна закономірність. Так, збільшення вмісту сумарного хлорофілу в листках трьох генотипів пшениці (на 9, 14 та 41 %), зумовлене зниженням рівня освітлення, супроводжувалося зменшенням маси сухої речовини рослин (на 13—21 %) [6]. До того ж, за високої концентрації хлорофілу в хлоропластах може бути поглинуто більше сонячної радіації, ніж потрібно для використання у фотосинтетичних процесах. Це призводить до фотопошкодження фотосинтетичного апарату надлишком поглинутої світлової енергії, оскільки спричинює утворення активних форм кисню, які руйнують компоненти фотосинтетичних мембран і строми тилакоїдів [7, 8].

Ксантофіли віолаксантинового циклу сприяють зниженню надмірної кількості поглинутої енергії світла, вони трансформують надлишок енергії та розсіюють її у вигляді тепла [7]. У процесі нефотохімічного гасіння в тилакоїдних мембранах хлоропластів відбуваються конформаційні зміни, пов'язані зі світлозалежними перетвореннями пігментів у віолаксантиновому циклі [9, 10]. Позитивний зв'язок між депоксидацією, яка супроводжується тепловою дисипацією поглинутої енергії, та нефотохімічним гасінням флуоресценції хлорофілу *a* підтверджують численні дані [11, 12].

Разом із тим деякі дослідники вважають, що фотосинтез на рівні листка мало пов'язаний із врожайністю сільськогосподарських культур, враховуючи кількість та ієрархічну складність зв'язків фотосинтетичних показників листків з кінцевим результатом — врожаєм зерна [13]. Проте більшість робіт, об'єктами досліджень яких були як контрастні за певною ознакою сорти, так і сорти різних років селекції та генномодифіковані рослини, засвідчують, що фотосинтетичні параметри листків можуть бути основою для досліджень генетичних ресурсів пшениці [1, 2, 5, 14, 15].

Збереження тривалості роботи фотосинтетичного апарату в репродуктивний період (ремонтантність) є важливою особливістю сучасних високоврожайних сортів [16]. Зокрема, це підтверджує порівняльний аналіз фотосинтетичних характеристик прапорцевих листків 6 сортів озимої пшениці, виведених у 1950-, 1970- і 1990-х роках. Сорти селекції 1990-х років протягом періоду наливання зерна мали

вищий вміст хлорофілу, інтенсивність фотосинтезу, максимальну і дійсну фотохімічну ефективність ФС II та коефіцієнт фотохімічного гасіння флуоресценції. Їх прапорцевий листок довше функціонував і повільніше старів, а врожайність перевищувала показники сортів селекції 1950- і 1970-х років на 26 і 11 % відповідно [14].

Одним із основних чинників втрат врожайності пшениці є посуха [17]. Зменшення врожайності за її дії значною мірою спричинено погіршенням функціонування процесу фотосинтезу, зниженням вмісту пігментів, активності фотосинтетичного апарату та утворення фотоасимілятів [8]. За дії стресових чинників знижується швидкість транспорту електронів, а теплова дисипація, навпаки, зростає, що свідчить про скорочення частки сонячної енергії, яка використовується у фотосинтетичних процесах [18–20].

З огляду на викладене вище метою нашої роботи був порівняльний аналіз впливу тижневої посухи в період цвітіння на вміст у листках хлорофілу і ксантофілів віолакسانیнового циклу, а також зернову продуктивність пшениці для пошуку маркерів її стійкості до нестачі вологи.

Методика

Дослідження проводили на середньостиглому сорті озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) Астарта (різновидність — лютесценс), який має ознаку ремонтантності.

Вирощування рослин. Насіння озимої пшениці висівали восени на дослідних ділянках для перезимівлі за природних умов. У квітні, у фазу весняного кущіння, рослини (по 20 шт.) пересаджували у вегетаційні посудини ємністю 10 кг з сумішшю сірого опідзоленого ґрунту та піску у співвідношенні 3 : 1. Рослини під час пересаджування у ґрунт підживлювали нітроамфоскою (80 мг діючої речовини NPK на кг ґрунту). Друге підживлення проводили у фазу виходу в трубку: 5 г нітроамфоски, KNO_3 і K_2HPO_4 з поливною водою (у розрахунку по 2 г кожної солі на посудину). Вологість ґрунту до періоду колосіння—початок цвітіння підтримували на рівні 70 % повної вологості (ПВ). Після цього в дослідних посудинах з рослинами кожного сорту на початку фази цвітіння вологість ґрунту знизили припиненням поливу до 30 % ПВ та підтримували на такому рівні протягом одного тижня, а в контрольних посудинах її залишили на рівні 70 % ПВ. Вологість ґрунту в посудинах контролювали гравіметричним методом. У фазі стеблуння та початку колосіння рослини обробляли проти борошнистої роси фунгіцидом тилт (250 мг/мл), а також на початку колосіння проти септоріозу фунгіцидом віртуоз нертус тебуконазол (20 мг/м²).

Визначення вмісту фотосинтетичних пігментів. Вміст хлорофілів *a* і *b* визначали екстракцією пігментів із висічок певної площі 100 %-м ацетоном у фазу цвітіння та на 7-му, 14-ту та 21-шу доби після цієї фази. Оптичну густину отриманих розчинів вимірювали за формулами Арнона на спектрофотометрі Specord 200 (AnalyticJena, Germany) за довжин хвиль 440,5; 644 та 662 нм [21].

Вміст ксантофілів, що входять до складу віолаксантинового циклу, визначали на 7-му добу після цвітіння. Їх концентрація залежить від інтенсивності світла, тому досліди проводили о 12 год ясного сонячного дня. Листки швидко заморожували у рідкому азоті. Для екстрагування пігментів віолаксантинового циклу висічки з усієї листової пластинки розтирали у 6 мл 100 %-го ацетону на холоді (з додаванням декількох мл рідкого азоту в фарфорову ступку), для нейтралізації клітинного соку додавали 30 мг карбонату магнію. Потім переносили екстракти у пробірки, додавали 50 мг бутилгідроксіанізолу, що запобігає окисненню ксантофілів, і центрифугували 3 хв за 8000 г. Отримані елюати ксантофілів розділяли на рідинному хроматографі високого тиску Agilent 6890N/5973inert (Agilent Technologies, USA) у центрі колективного користування НАН України (Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного). Для цього використовували суміш ацетонітрилу, метанолу та дистильованої води у співвідношенні 70 : 9,6 : 3 [22]. Вміст ксантофілів обчислювали за калібрувальними кривими в розрахунку на мг хлорофілу *a*. Показник деепоксидзації пігментів віолаксантинового циклу визначали як відношення суми зеаксантину та вмісту антраксантину до загального пулу віолаксантинового циклу [10].

Визначення структури зернової продуктивності. Основні елементи структури продуктивності головних пагонів і цілих рослин досліджуваних сортів (масу зерна, кількість зернин в колосі, масу 1000 зернин, $K_{\text{госп}}$) визначали у фазу повної стиглості зерна.

Статистична обробка результатів. Дослід проводили у 5 біологічних повтореннях, біохімічні аналізи — у 9, облік продуктивності — у 20. У таблицях наведено середньоарифметичні значення та їх стандартні похибки. Результати обробляли статистично з використанням комп'ютерної програми Statistica-6.0 з оцінкою значущості різниць вибіркових середніх ANOVA-тестом за $p \leq 0,05$.

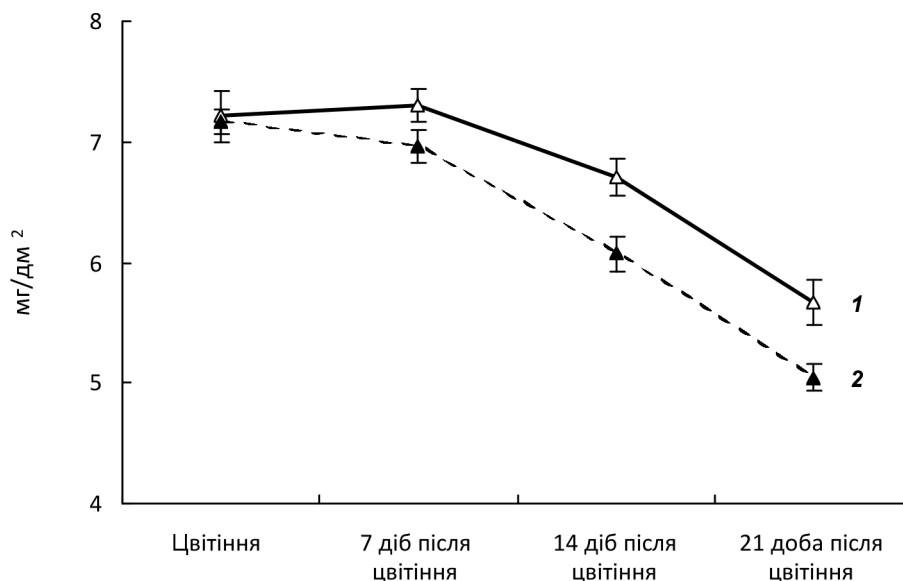
Результати та обговорення

Аналіз динаміки вмісту основних фотосинтетичних пігментів у прапорцевому листку головного пагона рослин показав, що посуха істотно зменшувала концентрацію суми хлорофілів ($a+b$) з 7-ї доби після цвітіння (рисунок). На 7-му добу після цієї фази вміст хлорофілу в прапорцевих листках рослин, що зазнали впливу тижневої посухи, зменшився порівняно з контрольним варіантом на 5 %, на 14-ту та на 21-шу доби — на 11 та 13 %, відповідно.

На 7-му добу після цвітіння у контрольному варіанті не спостерігали зменшення вмісту хлорофілу, тоді як за дії стресу швидкість зменшення його вмісту становила $0,030 \pm 0,002$ мг/дм² за добу (табл. 1). На 14-ту добу після цвітіння швидкість зменшення вмісту хлорофілу в контрольному варіанті була меншою, ніж у дослідному, проте на 21-шу добу цей показник зрівнявся в обох варіантах.

Встановлено, що на яскравому сонячному освітленні величина загального пулу пігментів віолаксантинового циклу в контрольному та дослідному варіантах істотно не відрізнялась (табл. 2). Тобто тижнева посуха не вплинула на сумарний вміст ксантофілів, що входять

ВПЛИВ ПОСУХИ НА ПІГМЕНТИ ВІОЛАКСАНТИНОВОГО ЦИКЛУ



Динаміка вмісту (мг/дм²) суми хлорофілів (a+b) у прапорцевих листках озимої пшениці сорту Астарта за різних умов вологозабезпечення ($\bar{x} \pm SE$, n = 9): 1 — контроль; 2 — посуха

до складу віолаксантинового циклу. Водночас за дії стресора істотно змінювався вміст окремих ксантофілів і співвідношення між епоксидованими та депоксидованими пігментами циклу. Так, за умов посухи вміст віолаксантину, що містить два атоми кисню у епоксидній формі, у прапорцевих листках рослин був на 10 % нижчим, ніж за

ТАБЛИЦЯ 1. Швидкість зменшення вмісту хлорофілу (мг/(дм² · доба)) в період після цвітіння у прапорцевих листках рослин озимої пшениці сорту Астарта за різних умов вологозабезпечення ($\bar{x} \pm SE$, n = 9)

Період після цвітіння, доба	Швидкість зменшення вмісту хлорофілу, мг/(дм ² · доба)	
	Контроль	Посуха
7	-0,013±0,001	0,030±0,002*
14	0,084±0,007	0,127±0,006*
21	0,149±0,010	0,147±0,002

* Тут і у табл. 2, 3: різниця з контрольним варіантом вірогідна за $p \leq 0,05$.

ТАБЛИЦЯ 2. Загальний пул, вміст окремих ксантофілів віолаксантинового циклу (мкг/мг хлорофілу a) та показник депоксидації у прапорцевих листках рослин озимої пшениці сорту Астарта на 7-му добу після цвітіння за різних умов вологозабезпечення ($\bar{x} \pm SE$, n = 9)

Показник	Контроль	Посуха
Загальний пул пігментів віолаксантинового циклу	90,2±1,8	88,2±1,0
Віолаксантин	66,6±1,8	60,0±1,1*
Антраксантин	4,6±0,1	5,6±0,4*
Зеаксантин	19,0±0,1	22,5±0,5*
Депоксидація, в.о.	0,261±0,005	0,319±0,005*

умов достатнього вологозабезпечення. Вміст деєпоксидованих пігментів циклу — зеаксантину та антраксантину, навпаки, був вищим на 22 та 18 % відповідно. Отже, показник деєпоксидзації віолаксантинного циклу, який опосередковано характеризує величину дисипації надлишку енергії у вигляді тепла, за умов посухи також був вищий, ніж у контрольному варіанті (див. табл. 2).

Відомо, що зменшення кількості віолаксантину в світлозбиральному комплексі ФС II та його часткова заміна зеаксантином мають важливе значення для структури та конформації світлозбиральних комплексів [7, 9, 10]. Ці конформаційні зміни в мембранах тилакоїдів спрямовані на перешкоджання потраплянню надлишку поглинутої енергії у фотосинтетичний канал.

Негативний вплив нестачі вологи впродовж тижня перед цвітінням на зернову продуктивність як головного пагона, так і цілої рослини озимої пшениці підтверджується зниженням усіх показників структури врожаю (табл. 3). Найбільше за дії посухи зменшилася маса зерна: з головного пагона — на 63 %, з цілої рослини — на 92 %. Найменше за дефіциту вологи у ґрунті змінилась кількість зерен — на 22 та 38 % відповідно. Тобто продуктивність знизилась передусім внаслідок зменшення виповненості зерен.

Таким чином, на 7-му добу посухи вміст хлорофілу в прапорцевих листках рослин зменшувався порівняно з варіантом з достатнім вологозабезпеченням, проте пул пігментів віолаксантинного циклу між цими варіантами істотно не різнився. Ступінь деєпоксидзації віолаксантинного циклу прапорцевих листків за умов достатнього вологозабезпечення, навпаки, був меншим, ніж за нестачі води у ґрунті. Відомо, що за дії посухи в хлоропластах посилюється утворення активних форм кисню, які можуть спричинити пошкодження або руйнування компонентів фотосистем [10]. Тому ріст ступеня деєпоксидзації циклу за умов дефіциту вологи свідчить про активізацію захисних механізмів для запобігання втрати функціональної здатності тилакоїдних мембран. З одного боку, ця активізація запобігає фотопошкодженню фотосинтетичного апарату, але з іншого — призводить до скорочення частки сонячної енергії, що використовується у фотосинтетичних процесах [9]. Також слід зауважити, що фотоінгібування і відновлення після нього можуть бути пов'язаними зі значними втратами ефективності фотосинтезу [23].

ТАБЛИЦЯ 3. Показники структури врожаю головного пагона та цілої рослини озимої пшениці сорту Астарт за різних умов вологозабезпечення ($x \pm SE$, $n = 20$)

Варіант	Загальна маса, г	Маса зерна, г	Кількість зерен, шт.	Маса 1000 зерен, г
	Головний пагін			
Контроль	3,94±0,13	2,21±0,09	46,2±0,9	47,7±1,3
Посуха	2,79±0,12*	1,36±0,09*	37,9±1,5*	35,3±1,7*
	Ціла рослина			
Контроль	6,59±0,18	3,54±0,12	81,7±2,8	43,8±1,2
Посуха	4,38±0,21*	1,84±0,10*	59,0±3,1*	31,8±1,4*

Дані літературних джерел підтверджують, що ефективність використання поглинутого світла у фотосинтетичних процесах впливає на біомасу рослин. Так, збільшення ефективності використання поглинутого світла реакційними центрами ФС II у фотохімічних реакціях підвищує загальну біомасу рослин тютюну [24], а неефективна реакція індукції фотосинтезу листків пшениці за змін освітлення, навпаки, спричинює значну (до 21 %) втрату біомаси пшениці [25].

Отримані нами дані щодо підвищення ступеня деепоксидації циклу за умов дефіциту вологи у ґрунті свідчать про більші втрати поглинутої сонячної енергії у нефотохімічних реакціях, зокрема у вигляді теплової дисипації, та менше її використання у фотохімічних процесах. У свою чергу, скорочення частки сонячної енергії, яка використовується у фотосинтетичних процесах за умов стресу, знижує ефективність фотосинтезу. Зменшення зернової продуктивності головного пагона та цілої рослини озимої пшениці у варіанті з посухою порівняно з варіантом із достатнім водозабезпеченням свідчить, що ефективність фотосинтезу є одним із чинників, які визначають продуктивність пшениці.

REFERENCES

1. Simkin, A.J., Lypez-Calcano, P.E. & Raines, C.A. (2019). Feeding the world: improving photosynthetic efficiency for sustainable crop production. *J. Exp. Bot.*, 70, No. 4, pp. 1119-1140. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg445>
2. Walker, B.J., Kramer, D.M., Fisher, N. & Fu, X. (2020). Flexibility in the energy balancing network of photosynthesis enables safe operation under changing environmental conditions. *Plants*, 9, No. 3, 301. <https://doi.org/10.3390/plants9030301>
3. Brestic, M., Zivcak, M., Hauptvogel, P., Misheva, S., Kocheva, K., Yang, X., Li, X. & Allakhverdiev, S.I. (2018). Wheat plant selection for high yields entailed improvement of leaf anatomical and biochemical traits including tolerance to non-optimal temperature conditions. *Photosynth. Res.*, 136, No. 2, pp. 245-255. <https://doi.org/10.1007/s11120-018-0486-z>
4. Roy, C., Chattopadhyay, T., Ranjan, R.D., Ul Hasan, W., Kumar, A. & De, N. (2021). Association of leaf chlorophyll content with the stay-green trait and grain yield in wheat grown under heat stress conditions. *Czech J. Genet. Plant Breed.*, 57, No. 4, pp. 140-148. <https://doi.org/10.17221/45/2021-CJGPB>
5. Sangwan, S., Ram, K., Rani, P. & Munjal, R. (2018). Effect of terminal high temperature on chlorophyll content and normalized difference vegetation index in recombinant inbred lines of bread wheat. *Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci.*, 7, pp. 1174-1183. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.706.139>
6. Li, X., Yang, R., Li, L., Liu, K., Harrison, M.T., Fahad, S., Wei, M., Yin, L., Zhou, M. & Wang, X. (2023). Physiological and molecular responses of wheat to low light intensity. *Agronomy*, 13, 272. <https://doi.org/10.3390/agronomy13010272>
7. Ruban, A.V., Jonson, M.P. & Duffy, C.D. (2012). The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. *Biochim. Biophys. Acta*, 1817, No. 1, pp. 167-181. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2011.04.007>
8. Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Pryadkina, G., & Shadchina, T.M. (2014). Photosynthesis. Vol. 2. Assimilation of CO₂ and the mechanisms of its regulation. Kyiv: Logos [in Russian].
9. Horton, P. (2000). Prospects for crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: morphological and biochemical aspects of light capture. *J. Exp. Bot.*, 51, pp. 475-485. https://doi.org/10.1093/jexbot/51.suppl_1.475

10. Demmig-Adams, B., Stewart, J.J., Lypez-Pozo, M., Polutchko, S.K. & Adams, W.W. (2020). Zeaxanthin, a molecule for photoprotection in many different environments. *Molecules*, 25, 5825. <https://doi.org/10.3390/molecules25245825>
11. Murchie, E.H. & Niyogi, K.K. (2011). Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis. *Plant Physiol.*, 155, No. 1, pp. 86-92. <https://doi.org/10.1104/pp.110.168831>
12. Takemura, M., Sahara, T. & Misawa, N. (2021). Violaxanthin: natural function and occurrence, biosynthesis, and heterologous production. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 105, pp. 6133-6142. <https://doi.org/10.1007/s00253-021-11452-2>
13. Sinclair, T.R., Rufty, T.W. & Lewis, R.S. (2019). Increasing photosynthesis: unlikely solution for world food problem. *Trends Plant Sci.*, 24, No. 11, pp. 1032-1039. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.07.008>
14. Wang, S.H., Jing, Q., Dai, T.B., Jiang, D. & Cao, W.X. (2008). Evolution characteristics of flag leaf photosynthesis and grain yield of wheat cultivars bred in different years. 19, No. 6, pp. 1255-1260. Chinese. PMID: 18808017.
15. Murchie, E.H., Reynolds, M., Slafer, G.A., Foulkes, M.J., Acevedo-Siaca, L., McAusland, L., Sharwood, R., Griffiths, S., Flavell, R.B., Gwyn, J., Sawkins, M. & Carmo-Silva, E. (2023). A 'wiring diagram' for source strength traits impacting wheat yield potential. *J. Exp. Bot.*, 74, No. 1, pp. 72-90. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac415>
16. Kamal, N.M., Alnor Gorafi, Y.S., Abdelrahman, M., Abdellatef, E. & Tsujimoto, H. (2019). Stay-green trait: A prospective approach for yield potential, and drought and heat stress adaptation in globally important cereals. *Int. J. Mol. Sci.*, 20, No. 23, 5837. <https://doi.org/10.3390/ijms20235837>
17. Leng, G. & Hall, J. (2019). Crop yield sensitivity of global major agricultural countries to droughts and the projected changes in the future. *Sci. Envir.*, 654, pp. 811-821. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.434>
18. Cardona, T., Shao, S. & Nixon, P.J. (2018). Enhancing photosynthesis in plants: the light reactions. *Essays Biochem.*, 62, No. 1, pp. 85-94. <https://doi.org/10.1042/EBC20170015>
19. Wu, A., Hammer, G.L., Doherty, A., von Caemmerer, S. & Farquhar, G.D. (2019). Quantifying impacts of enhancing photosynthesis on crop yield. *Nat. Plants*, 5, No. 4, pp. 380-388. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0398-8>
20. Gu, J., Yin, X., Stomph, T.J. & Struik, P.C. (2014). Can exploiting natural genetic variation in leaf photosynthesis contribute to increasing rice productivity? A simulation analysis. *Plant Cell Envir.*, 37, No. 1, pp. 22-34. <https://doi.org/10.1111/pce.12173>
21. Arnon, D.I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.*, 24, pp. 1-15.
22. Choudhary, N.K., Choe, H.T. & Huffaker, R.C. (1993). Ascorbate induced zeaxanthin formation in wheat leaves and photoprotection of pigment and photochemical activities during aging of chloroplasts in light. *J. Plant Physiol.*, 141, No. 5, pp. 551-556.
23. Kromdijk, J., Giowacka, K., Leonelli, L., Gabilly, S.T., Iwai, M., Niyogi, K.K. & Long, S.P. (2016). Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science*, 354, No. 6314, pp. 857-861. <https://doi.org/10.1126/science.aai8878>
24. Leonelli, L., Erickson, E., Lyska, D. & Niyogi, K.K. (2016). Transient expression in *Nicotiana benthamiana* for rapid functional analysis of genes involved in non-photochemical quenching and carotenoid biosynthesis. *Plant J.*, 88, No. 3, pp. 375-386. <https://doi.org/10.1111/tpj.13268>
25. Taylor, S.H. & Long, S.P. (2017). Slow induction of photosynthesis on shade to sun transitions in wheat may cost at least 21 % of productivity. *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.*, 372, No. 1730, 20160543. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0543>

Received 12.01.2024

DROUGHT INFLUENCE ON PIGMENTS OF XANTHOPHYLL CYCLE IN WINTER WHEAT LEAVES

G.O. Priadkina¹, N.M. Makharynska¹, A.S. Kedruk¹, M.A. Kharkhota²

¹Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

²D.K. Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine

154 Academic Zabolotny St., Kyiv, 03680, Ukraine
e-mail: galpryadk@gmail.com

Drought is one of the main factors in the reduction and significant annual variability of agricultural production worldwide. Wheat, one of the world's most important food crops, is sensitive to this stressor. Currently, improvement of photosynthetic efficiency is considered as a promising strategy for increasing the potential of wheat grain productivity. The aim of our work was to investigate the effect of a one-week drought during the flowering period on the content and ratio of xanthophylls of the violaxanthin cycle, which are involved in the protection of the photosynthetic apparatus from excess absorbed solar energy. It was found that the total pool of violaxanthin cycle pigments in flag leaves of plants in the variant with sufficient water supply (70 % of field capacity) and under the conditions of a one-week drought (30 % of field capacity) did not differ significantly. However, the content of individual xanthophylls and the ratio between epoxidized and de-epoxidized pigments of the cycle on the 7th day of drought changed significantly. In bright sunlight under drought, the violaxanthin content was 10 % lower than under conditions of sufficient moisture. The content of deepoxidized cycle pigments — zeaxanthin and antheraxanthin, on the contrary, increased by 22 and 18 %, respectively. As a result, the ratio between epoxidized and de-epoxidized pigments in cycle increased under drought conditions. An increase in the degree of the cycle deepoxidation under conditions of moisture deficiency in the soil indicates greater losses of absorbed solar energy in non-photochemical reactions and less its use in photochemical processes, that leads to a decrease in the efficiency of photosynthesis under stress conditions. The decrease in the grain productivity of the main shoot and the whole winter wheat plant under drought treatment compared to the sufficient water supply indicates that efficiency of photosynthesis is one of the factors that determine the wheat productivity.

Key words: *Triticum aestivum* L., drought, chlorophyll, xanthophyll cycle, deepoxidation.

ORCID

Г.О. ПРЯДКІНА — G.O. Priadkina <https://orcid.org/0000-0002-4548-1747>

Н.М. МАХАРИНСЬКА — N.M. Makharynska <https://orcid.org/0000-0002-9987-6437>

А.С. КЕДРУК — A.S. Kedruk <https://orcid.org/0009-0005-9481-2687>

М.А. ХАРХОТА — M.A. Kharkhota <https://orcid.org/0000-0003-4734-2887>