

<https://doi.org/10.15407/frg2025.01.064>

УДК 581.116:581.821.1+632.112:633.1

## ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРОДИХОВОГО АПАРАТУ ПРАПОРЦЕВОВОГО ЛИСТКА У ЗВ'ЯЗКУ З ІНТЕНСИВНІСТЮ ГАЗООБМІНУ І ПОСУХОСТІЙКІСТЮ У СПОРІДНЕНИХ ВИДІВ ЯРОЇ ПШЕНИЦІ

Ю.Ю. РИМАР<sup>1</sup>, О.В. ПРОНІНА<sup>1</sup>, Д.А. КІРІЗІЙ<sup>2</sup>, В.П. ДУПЛІЙ<sup>1,2</sup>,  
Б.В. МОРГУН<sup>1,2</sup>, О.О. СТАСИК<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Інститут клітинної біології та генетичної інженерії Національної академії наук України

03143 Київ, вул. Академіка Заболотного, 148

<sup>2</sup>Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України

03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17

e-mail: yulia-r@i.ua

В умовах вегетаційного дослідження вивчали особливості продихового апарату пшениці м'якої *Triticum aestivum* L. (сорт Зимоярка) та споріднених видів спельти (*T. spelta* L.) і полби (*T. dicocum* (Schuebl.) Schrank), що мають низьку важливу пристосувальну ознаку до дії абіотичних чинників довкілля. Дослідження проводили на прапорцевому листку в фазу цвітіння рослин. Встановлено, що рослини полби мають найбільшу кількість продихів на одиницю площі з обох боків листкової пластинки, проте розміри замикальних клітин, довжина, ширина та площа однієї продихової щілини є найменшими порівняно із рослинами спельти та сорту Зимоярка. У результаті сумарна площа продихових щілин на адаксіальній поверхні листка полби наближалася до значень сумарної площі у сорту Зимоярка і спельти, а на абаксіальній поверхні сумарна площа продихових щілин у полби була найбільшою. За оптимальних умов зволоження ґрунту (70 % повної вологоємності (ПВ)) рослини полби мали більшу продихову провідність та інтенсивність транспірації, проте досліджені генотипи пшениці істотно не різнились за інтенсивністю фотосинтезу. Посуха (зниження зволоження ґрунту до 30 % ПВ) впродовж 7 діб сильніше знижувала продихову провідність, інтенсивність транспірації і фотосинтезу в полби (на 60, 40 і 34 %, відповідно), ніж у Зимоярки (на 38, 35 і 21 %) та спельти (на 42, 28 і 28 %). У цьому разі ефективність використання води під час фотосинтезу (WUEi) зростала на 6 % у Зимоярки і 11 % у полби. Більший ступінь індукованого посухою інгібування фотосинтезу у полби був пов'язаний зі значним (60 %) підвищенням інтенсивності фотодихання. Аналіз залежностей між морфологічними особливостями продихового апарату та характеристиками газообміну листків генотипів пшениці за високого рівня освітлення виявив, що більша кількість продихів на одиницю площі листка у полби сприяє вищим продиховій провідності та інтенсивності транспірації, але дещо меншій WUEi при фотосинтезі за оптимального поливу. Внаслідок сильної негативної кореляції між кількістю продихів та їх розмірами більші розміри замикальних клітин у спельти і Зимоярки негативно корелюють із інтенсивністю газо-

Цитування: Рymar Ю.Ю., Проніна О.В., Кірізій Д.А., Дуплій В.П., Моргун Б.В., Стасик О.О. Характеристики продихового апарату прапорцевого листка у зв'язку з інтенсивністю газообміну і посухостійкістю у споріднених видів ярої пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*. 2025. 57, № 1. С.64–82. <https://doi.org/10.15407/frg2025.01.064>

обміну за оптимальних умов. За дії короткочасної ґрунтової посухи більша кількість менших за розмірами продихів у полби асоціювалася із значним зниженням продихової провідності, але водночас підвищенням WUEi та інтенсивності фотодихання, які є важливими компонентами адаптації до умов обмеженого вологозабезпечення.

**Ключові слова:** *Triticum aestivum* L., *Triticum spelta* L., *Triticum dicoccum* (Schuebl.) Schrank, продихи, продихова провідність, транспірація, фотосинтез, фотодихання, ґрунтова посуха.

Зміна клімату в бік глобального потепління призводить до появи в помірних широтах таких явищ, як підвищення середньорічних температур, зменшення кількості опадів та посухи, що спричинює зменшення продуктивності й втрату врожаїв. Для запобігання негативним наслідкам кліматичних змін потрібно розробити заходи щодо адаптації рослин до дії стресових чинників й підвищення стійкості до посухи.

Посухотолерантність — це комплексна ознака, яка регулюється на різних рівнях організації рослинних організмів, зокрема на генетичному, біохімічному та фізіологічному. З огляду на це належить звернути увагу на морфологічні особливості таких клітинних структур листкової пластинки, як продихи, які відіграють важливу роль у водному режимі рослин. Продихи є ключовими структурами газообміну й транспірації, через них випаровується близько 70–80 % вологи від загальних витрат рослини [1]. Розуміння функціонування продихового апарату рослин і прогнозування його адаптації у відповідь на кліматичні зміни навколишнього середовища важливе для підвищення продуктивності рослин за умов посухи [2, 3]. На ступінь відкриття продихів впливають внутрішні фактори рослин (водний потенціал листка, абсцизова кислота, концентрація CO<sub>2</sub> в міжклітинному просторі листка), а також чинники навколишнього середовища (інтенсивність сонячного світла, вологість та хімічний склад ґрунту, концентрація CO<sub>2</sub> в атмосфері).

Вважають, що кількість продихів на одиницю поверхні листкової пластинки та їх розміри можуть слугувати важливими чинниками генетичного поліпшення посухотолерантності культурних рослин [4]. Виявлено збільшення кількості продихів на одиницю площі листка у відповідь на зниження концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері [5]. Проте за підвищених концентрацій CO<sub>2</sub> збільшуються розміри замикальних клітин продихів [6]. Ці зміни істотно впливають на водний режим рослин та інтенсивність газообміну листків [5, 6]. Більші продихи можуть бути ефективнішими для рослин за умов високої концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері, оскільки нижчий рівень продихової провідності є достатнім для оптимального функціонування фотосинтезу й асиміляції вуглецю. Також види рослин, які є вразливими до посухи, зазвичай мають високу продихову провідність внаслідок більшої кількості продихів або більших розмірів продихових клітин [7].

Морфологічні зміни продихового апарату, які залежать від чинників навколишнього середовища, впливають на продихову провідність, від якої залежить фотосинтез й подальший рівень врожаю [8].

Зниження тургору в замикальних клітинах продохів через нестачу вологи призводить до їх закриття, й відповідно пригнічується надходження вуглекислого газу з навколишнього середовища в клітини для подальшої асиміляції у вуглеводи [2]. Адаптивною здатністю рослин є оптимізація продигової провідності за одночасної максимально ефективної асиміляції вуглецю з атмосфери з мінімальними витратами вологи, але такий шлях не завжди реалізується.

Функціонування продохів впливає не лише на газообмін, фотосинтез і транспорт води по ксилемі, а й на охолодження рослини через випаровування води [5, 8]. Посуха зазвичай супроводжується вищими від норми середньодобовими температурами повітря. Максимальна продигова апертура необхідна для охолодження тканин листків за високих денних температур, всупереч потреби мінімізації витрат вологи й інгібуванню фотосинтезу через водний дефіцит. Підвищена температура є важливим регуляторним фактором у роботі продигового апарату, особливо в посухочутливих видів, тому що підтримання оптимальної для асиміляції CO<sub>2</sub> температури фотосинтезуючих тканин мусить бути збалансованим із можливими за даних умов витратами вологи [8]. Таким чином, забезпечення вологою та морфологічні характеристики продигового апарату взаємопов'язані з фотосинтетичним апаратом і продуктивністю рослин.

Окрім того показано, що різні генотипи пшениці м'якої мають відмінності в адаптивних реакціях на дію посухи як стресового чинника. З огляду на це аналіз різних генотипів і видів важливий для відбору донорів необхідних ознак для селекції [9]. Проте дикі види пшениці здатні адаптуватися до ширшого діапазону кліматичних умов, тому їх вивчення виявляє можливості до збільшення генетичного різноманіття, стійкості до несприятливих чинників і підвищення продовольчої безпеки [10, 11].

В нашій роботі ми зосередилися на представниках роду *Triticum*, а саме: спельті (*Triticum spelta* L.) та полбі (*Triticum dicocum* (Schuebl.) Schrank). Обидва види успадкували від диких предків комплекс важливих господарських ознак [9]. Спельта — гексаплоїдний вид плівчастих пшениць, характеризується невибагливістю до ґрунту, стійкістю до надмірного зволоження. Рослини спельти високорослі з вузькими та ламкими при дозріванні колосками, мають сильне продуктивне кушіння, але зерно цінується за високу якість внаслідок вищого вмісту білка на відміну від пшениці м'якої [12, 13]. Полба — тетраплоїдний вид плівчастих пшениць, здатна витримувати різкі кліматичні зміни, має водночас стійкість до посухи й низьких температур і весняних приморозків. Насіння ярої полби здатне проростати за нижчих температур, ніж пшениці м'якої. Для спельти і полби властива стійкість до низки збудників грибних захворювань сільськогосподарських рослин, вони можуть зростати на збіднених ґрунтах, а зерно має високий вміст білка та харчових волокон [14, 15].

Метою нашої роботи було дослідити морфологічні особливості продигового апарату листків у видів *T. aestivum* L. (сорт Зимоярка), *T. spelta* L. і *T. dicocum* (Schuebl.) Schrank та їх зв'язок з продиговою провідністю, інтенсивністю CO<sub>2</sub>- і H<sub>2</sub>O-газообміну за оптимального вологозабезпечення та впливу короткочасної ґрунтової посухи.

## Методика

Дослідження проводили на рослинах пшениці ярої м'якої (*Triticum aestivum* L.) сорту Зимоярка (геном AABBDD), а також спельти (*T. spelta* L. var. *album*, UA0300304, геном AABBDD) і полби (*T. dicocum* (Schuebl.) Schrank var. *aeruginosum*, UA0300040, геном AABB). Насіння *T. spelta* та *T. dicocum* отримано з Національного центру генетичних ресурсів рослин України Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України.

Попередньо пророщене зерно висаджували у вегетаційні посудини (10 кг суміші сірого опідзоленого ґрунту — рН (KCl) 5,8, вміст органічної речовини 1,8 %, азоту 30 мг/кг, фосфору 25 мг/кг, калію 30 мг/кг, який у співвідношенні 3 : 1 змішували з піском). У посудини додатково вносили азот, фосфор і калій з розрахунку 160 мг/кг ґрунту кожного елемента (80 при наповненні посудин і 80 мг/кг у середині фази виходу в трубку). Рослини вирощували на вегетаційному майданчику під поліетиленовим накриттям. Температура й освітленість — природні.

До початку цвітіння рослин, а в контрольному варіанті впродовж всієї вегетації, вологість ґрунту підтримували на рівні 70 % повної вологоємності (ПВ). На початку фази цвітіння припиняли полив рослин дослідного варіанта, знижуючи упродовж 3 діб вологість ґрунту до рівня 30 % ПВ, який підтримували наступні 7 діб. Після цього вологість ґрунту в посудинах з дослідними рослинами відновлювали до рівня контролю (70 % ПВ), який підтримували до кінця вегетації. Вологість ґрунту в посудинах контролювали гравіметрично двічі на добу.

Для визначення морфологічних особливостей рослин вимірювали висоту рослин, кількість стебел (продуктивних і загальну), довжину головного колоса. Характеристики продихового апарату визначали на прапорцевому листку рослин контрольного варіанта (за умов оптимального поливу) у фазу цвітіння рослин (ВВСН 61—69). Для оцінки кількості, розмірів і апертури продохів за допомогою прозорого лаку робили відбитки із середини адаксіальної та абаксіальної поверхонь листкової пластинки [4]. Відбитки зроблено для трьох листків по 2—4 відбитки з адаксіальної та абаксіальної поверхонь. Отримані відбитки аналізували під світловим мікроскопом «Carl Zeiss Jena Amplitval» під 100—200-кратним загальним збільшенням. Знімки робили фотокамерою «Sigeta M3CMOS 16000». Кількість продохів на 1 мм<sup>2</sup> листкової пластинки, довжину і ширину продихової щілини, а також замикальних клітин продохів визначали з використанням програмного пакету «ImageJ» (Media Cybernetics). Площу продихових щілин розраховували як добуток їх ширини та довжини. Сумарну площу продихових щілин на 1 мм<sup>2</sup> визнали як добуток середніх значень площі продихових щілин та їхньої кількості [16].

Показники інтенсивності газообміну рослин контрольного і дослідного варіантів визначали через 7 діб вирощування за 30 % ПВ. Інтенсивність фотосинтезу і дихання реєстрували за контрольованих умов на установці, змонтованій на базі оптико-акустичного інфрачервоного газоаналізатора ПІАМ-5М, увімкненого за диференційною

схемою. Середні частини інтактних прапорцевих листків головного пагона (по 2 паралельно) вміщували в камеру з контрольованою температурою (25 °С) і освітлювали світлодіодним прожектором ТА-11 потужністю 50 Вт з колірною температурою 5200 К. Освітленість на рівні камери становила 1500 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с) ФАР. Кондиціоноване повітря (вологість — 9,5—10 мбар) продувалось через камеру зі швидкістю 1 л/хв. Інтенсивність фотодихання оцінювали за викидом CO<sub>2</sub> із листка протягом 1 хв після вимкнення світла. Інтенсивність транспірації реєстрували за контрольованих умов газоаналізатором EGM-5 (PP Systems, США) і обчислювали за різницею вологості повітря на вході й виході з листкової камери. Параметри газообміну розраховували за стандартними протоколами [17]. Повторність визначень показників газообміну — 4-разова.

Для визначення показників зернової продуктивності відбирали 6—12 рослин із кожного варіанта у фазі повної стиглості зерна. Повторність досліду — 5 посудин на варіант.

Статистичну обробку даних здійснювали за допомогою програми Microsoft Excel та R. Результати виражені як середнє значення та стандартна помилка ( $x \pm SE$ ). Вірогідність оцінювали з використанням ANOVA-тесту. Відмінності між варіантами вважалися вірогідними за  $p < 0,05$ .

## Результати та обговорення

Досліджені зразки рослин спельти і полби відрізнялися від сорту Зимоярка за морфологічними ознаками. Дані структурно-морфологічного аналізу представлені в табл. 1. За висотою рослин всі зразки вірогідно різнилися, найвища зафіксована для спельти, найнижча — для полби. Довжина стебла спельти була в середньому на 9,7 % більшою, ніж у пшениці та на 38,3 % більшою, ніж довжина стебла полби. За продуктивною кущистістю між спельтою та пшеницею м'якою не знайдено істотних відмінностей, а у полби кількість продуктивних пагонів була вірогідно меншою порівняно з досліджуваними генотипами пшениці м'якої та спельти. За довжиною головного колоса рослини спельти також майже не відрізнялися від пшениці м'якої сорту Зимоярка.

На відміну від досліджуваних зразків спельти та пшениці м'якої у полби наявні остюки на колоскових лусках, але значення довжини головного колоса без урахування остюків у полби були найменші. За кількістю колосків у суцвітті головного колоса всі досліджувані види

ТАБЛИЦЯ 1. Структурно-морфологічні показники рослин за умов оптимального поливу

Зразки	Висота рослини, см	Продуктивна кущистість, шт.	Довжина головного колоса, см*	Кількість колосків головного колоса, шт.
Зимоярка	67,8±1,3 <sup>a</sup>	2,7±0,2 <sup>a</sup>	10,25±0,44 <sup>a</sup>	17,7±0,6 <sup>a</sup>
Спельта	74,4±2,0 <sup>b</sup>	2,8±0,2 <sup>a</sup>	10,38±0,35 <sup>a</sup>	16,0±0,2 <sup>b</sup>
Полба	53,8±2,8 <sup>c</sup>	1,5±0,2 <sup>b</sup>	4,00±0,0 <sup>b</sup>	9,3±0,4 <sup>c</sup>

Примітка: тут і в табл. 2 різними буквами позначені вірогідні відмінності за  $p \leq 0,05$ ; довжина вказана без урахування остюків.

різнилися між собою. Також варто зазначити, що для листків полби досліджуваного зразка характерна наявність трихом, при цьому їхня кількість значно більша на адаксіальній поверхні. За морфологічними ознаками рослини як спельти, так і полби відрізнялися від пшениці м'якої сорту Зимоярка, але для полби відмінності були більшими, ніж для спельти.

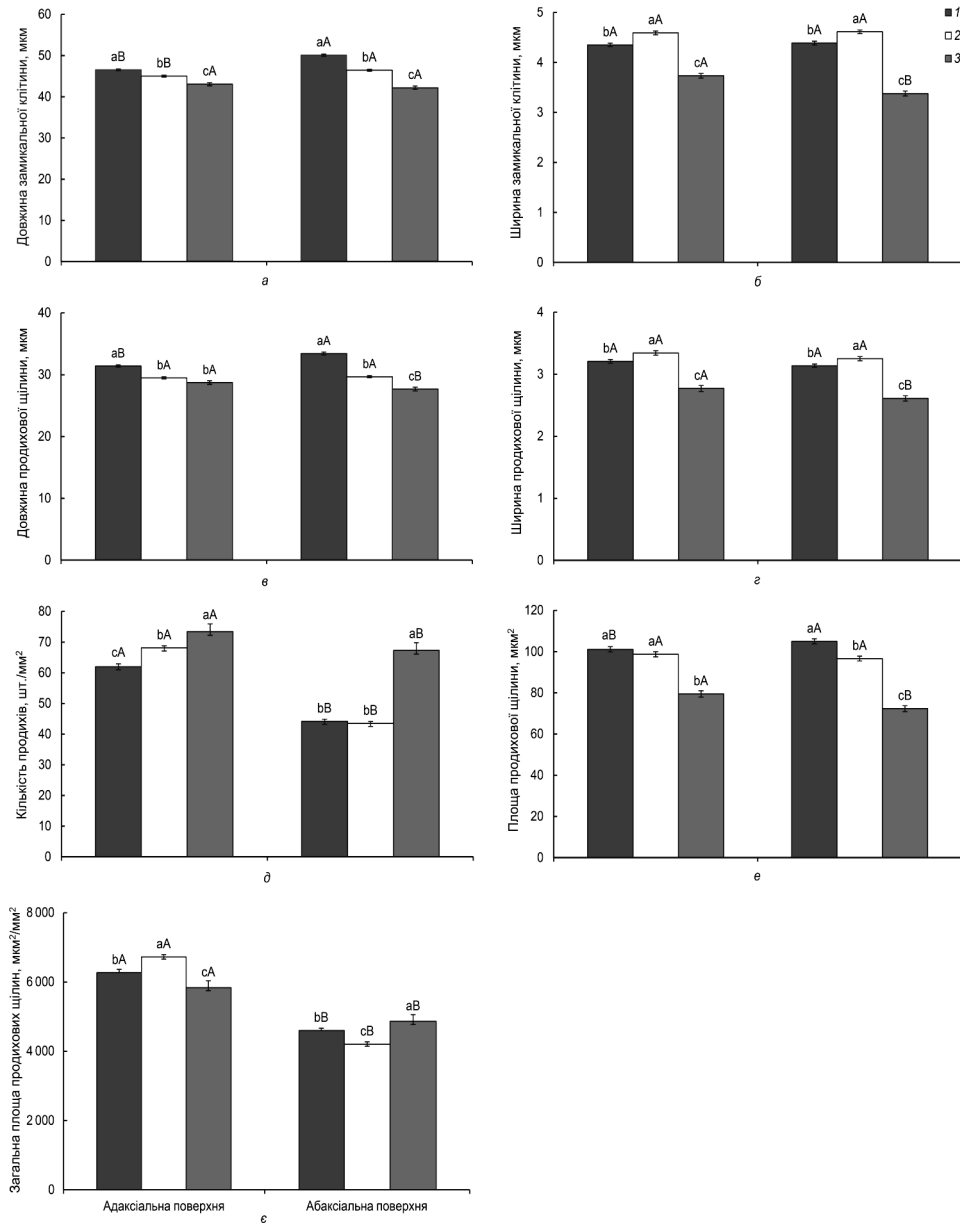
Продихи є важливими структурами листка, які регулюють рівень транспірації і, тим самим, водний режим рослини загалом, тому ми вивчали особливості морфології продихового апарату різних видів пшениці як один із шляхів адаптації рослин до несприятливих умов. Основні параметри продихового апарату наведені на рис. 1.

Розміри (довжина та ширина) замикальних клітин визначають розміри продихів у цілому. Виявлено вірогідні відмінності між досліджуваними генотипами пшениці як за довжиною, так і за шириною замикальних клітин. За довжиною замикальних клітин пшениця м'яка мала найбільші значення, а полба — найменші, як на адаксіальній, так і на абаксіальній поверхнях листка, тоді як у спельти зафіксовані проміжні значення. Так, для адаксіальної поверхні довжина замикальних клітин у сорту Зимоярка була майже на 8,1 % більшою, а для абаксіальної — на 18,7 %, ніж у полби. У сорту Зимоярка та спельти довжина замикальних клітин вірогідно більша на абаксіальній поверхні порівняно з адаксіальною. У полби вірогідних відмінностей між поверхнями листової пластинки не було.

За шириною замикальних клітин найбільші значення виявлені в спельти, а найменші — в полби. Відмінності між ними становили майже 36,4 % на абаксіальній і 23 % на адаксіальній поверхнях листка. Ширина замикальних клітин у пшениці наближалась до такої у спельти. Різниця між поверхнями для цієї характеристики спостерігалася лише для полби — значення для адаксіальної поверхні були де-що більшими.

Для ширини й довжини продихової щілини також виявлено вірогідні відмінності. Як для довжини, так і для ширини найменші значення спостерігали для полби. Найбільші значення довжини продихової щілини зафіксовані для сорту Зимоярка, а ширини — для спельти. Довжина продихової щілини досліджуваного зразка полби була меншою, ніж в сорту Зимоярка, майже на 20,8 % на абаксіальній і 9,4 % на адаксіальній поверхнях. Відповідно ширина продихової щілини у полби була меншою, ніж у спельти на адаксіальній та абаксіальній поверхнях на 20,6 та 12,4 %. Довжина продихової щілини на адаксіальній поверхні листка у спельти та полби мала наближені значення. Також за цим параметром для спельти не виявлено відмінностей між різними поверхнями листової пластинки, а для пшениці та полби такі відмінності зафіксовані. Попри це Зимоярка на абаксіальній поверхні мала більшу довжину продихової щілини ніж на адаксіальній, а полба, навпаки, мала більші значення довжини на адаксіальній і менші значення на абаксіальній поверхні. Ширина продихової щілини вірогідно відрізнялася серед усіх досліджуваних зразків з обох сторін листової пластинки, проте різниця між адаксіальною та абаксіальною поверхнями виявлена лише для зразка полби.

За кількістю продохів на одиницю площі листової пластинки для всіх трьох досліджуваних генотипів визначена вірогідна різниця між адаксіальною та абаксіальною поверхнями листової пластинки.



**Рис. 1.** Характеристика морфологічних ознак продихового апарату злаків роду *Triticum*:

1 — *T. aestivum* сорт Зимоярка; 2 — *T. spelta* var. *album*; 3 — *T. dicoccum* var. *aeruginosum*; а — довжина замикальної клітини; б — ширина замикальної клітини; e — довжина продихової щілини; z — ширина продихової щілини; д — кількість продохів на одиницю площі листка; e — площа продихової щілини; e — загальна площа продохових щілин.

Примітка: буквами А, В позначено вірогідні відмінності між адаксіальною та абаксіальною поверхнями листка; тут і на рис. 2 буквами а, б, с позначено вірогідні відмінності серед досліджуваних зразків за  $p \leq 0,05$ .

Зокрема для адаксіальної поверхні кількість продихів у всіх зразках більша, ніж для абаксіальної. Також для адаксіальної поверхні виявлена вірогідна різниця між всіма досліджуваними зразками за кількістю продихів. Полба мала на 18,5 % більшу кількість продихів, ніж пшениця м'яка (за значень  $73,45 \pm 2,48$  шт/мм<sup>2</sup> для полби та  $61,98 \pm 0,95$  шт/мм<sup>2</sup> для пшениці м'якої), а на абаксіальній поверхні цей параметр у полби був на 52,3 % більший порівняно із сортом Зимоярка (за значень  $67,32 \pm 1,21$  шт/мм<sup>2</sup> для полби  $44,21 \pm 0,65$  шт/мм<sup>2</sup> для пшениці м'якої). Вірогідної відмінності за кількістю продихів на абаксіальній поверхні між спельтою та пшеницею м'якою не спостерігалось.

Як очікувалось, найменша площа продихової щілини зафіксована для полби, а найбільша — для пшениці м'якої. Значення площі продихової щілини на адаксіальній поверхні листка в досліджуваного зразка полби становило  $79,48 \pm 1,51$  мкм<sup>2</sup>, у сорту Зимоярка воно було на 27,3 % більшим ( $101,15 \pm 1,26$  мкм<sup>2</sup>). На абаксіальній поверхні листка перевага Зимоярки за площею продихової щілини була ще більшою — близько 45,2 % (за значень  $72,35 \pm 1,42$  мкм<sup>2</sup> для полби та  $105,02 \pm 1,21$  мкм<sup>2</sup> для пшениці м'якої). Зазначимо, що за цим параметром на абаксіальній поверхні виявлені вірогідні відмінності між всіма досліджуваними генотипами, на адаксіальній поверхні між досліджуваними зразками пшениці м'якої та спельти вірогідної різниці не було.

Для оцінки питомої площі поверхні листка, яка задіяна в процесах газообміну рослини, обраховували сумарну площу продихових щілин на 1 мм<sup>2</sup> листової пластинки. Попри те, що площа продихової щілини на адаксіальній поверхні була найбільшою для пшениці м'якої сорту Зимоярка, сумарна площа продихових щілин виявилась найбільшою у зразка спельти  $6722,98 \pm 66,89$  мкм<sup>2</sup>/мм<sup>2</sup>, а найменшою — у полби  $5837,41 \pm 197,43$  мкм<sup>2</sup>/мм<sup>2</sup>. На цій поверхні значення загальної площі продихових щілин у полби наближене до такого у сорту Зимоярка.

Цікавий результат отриманий для абаксіальної поверхні. Загалом сумарна площа продихових щілин на цій поверхні була меншою, ніж на адаксіальній. Відмінності між дослідженими генотипами пшениці за цим показником визначалися і кількістю продихів, і площею продихової щілини. Площа продихової щілини у полби була найменшою, а в сорту Зимоярка найбільшою (рис. 1, е), проте, внаслідок значно більшої кількості продихів у полби (рис. 1, д), загальна площа продихових щілин у полби була найбільшою, перевищуючи значення для пшениці м'якої на 5,7 %, а для спельти — на 15,7 %. Таким чином, перевага генотипу за якимось із показників — кількістю продихів чи розмірами продихової щілини певною мірою нівелювалася.

Серед досліджених зразків пшениці м'якої, спельти і полби кількість продихів та їхні розміри залежали від виду. При цьому між даними характеристиками продихового апарату спостерігався негативний зв'язок. У полби розміри продихової щілини й замикальних клітин були найменшими, однак кількість продихів на 1 мм<sup>2</sup> була найбільшою, внаслідок чого зменшувалися відмінності за сумарною



площею продихових щілин у досліджених видів. Прикметно, що довжина продихів у сорту Зимоярка була дещо більшою, ніж у спельти, що забезпечувало перевагу і за площею продихової щілини, незважаючи на дещо більшу ширину продихової щілини в останньої.

Для з'ясування зв'язку відмінностей в характеристиках продихового апарату з активністю фотосинтетичної асиміляції  $\text{CO}_2$  і регуляцією транспіраційних витрат води в близькоспоріднених видів пшениці за оптимального поливу рослин та за дії короткочасної посухи визначали інтенсивність процесів  $\text{CO}_2$ - і  $\text{H}_2\text{O}$ -газообміну, продихову провідність та ефективність використання води за фотосинтезу у прапорцевих листках (табл. 2).

За інтенсивністю фотосинтезу контрольні рослини ярих пшениць трьох досліджених генотипів істотно не різнились. Можна лише відзначити, що у спельти цей показник був дещо нижчий, ніж у Зимоярки і полби, але в межах статистичної похибки. Посуха призвела до пригнічення інтенсивності фотосинтезу, хоча і різною мірою. Так, у рослин сорту Зимоярка цей показник зменшився на 20,9 % відносно контролю, у спельти — на 27,8 %, у полби — на 33,5 %. При цьому в першого генотипу інтенсивність фотосинтезу за дії стресора була помітно вищою, ніж у інших двох, різниця між якими була неістотною.

За інтенсивністю фотодихання листків рослини сорту Зимоярка і спельти практично не різнились як за умов оптимального поливу, так і посухи. У рослин полби цей показник був значно менший, а посуха спричинила його істотне підвищення, внаслідок чого відношення фотодихання/фотосинтезу зросло в 2,3 рази. У дослідних рослин інших генотипів воно підвищилось в 1,3—1,4 рази, проте цей ефект був зумовлений переважно зменшенням інтенсивності фотосинтезу.

Інтенсивність темного дихання листків рослин сорту Зимоярка була істотно вищою, ніж спельти і полби як за умов оптимального поливу, так і посухи. Дефіцит зволоження призвів до деякого зменшення цього показника у Зимоярки і практично не вплинув на нього у двох інших генотипів.

За інтенсивністю транспірації рослини сорту Зимоярка і спельти за умов оптимального поливу істотно не різнились, а значення показника в полби були дещо вищими. Посуха спричинила його зниження, а генотипна різниця практично нівелювалась. Разом з тим, оскільки контрольні значення були неоднакові, ступінь зменшення порівняно з умовами оптимального поливу різнився: у сорту Зимоярка — на 25 %, у спельти — на 28,3, у полби — на 39,9 %.

Аналогічні закономірності спостерігалися і для продихової провідності ( $g_s$ ), однак ступінь впливу посухи на цей показник був ще сильніший. Так, у рослин сорту Зимоярка він зменшився на 38 % порівняно з контролем, у спельти — на 42,1, у полби — на 59,8 %. Такий ефект зумовлений нелінійним характером зв'язку між продиховою провідністю та інтенсивністю випаровування води листком.

Якщо розрахувати відношення інтенсивності фотосинтезу до транспірації, отримуємо параметр, який характеризує ефективність використання води при фотосинтезі в момент вимірювання (instanta-

ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРОДИХОВОГО АПАРАТУ ПРАПОРЦЕВОГО ЛИСТКА

ТАБ. ЛІНІЯ 2. Інтенсивність газообміну листків різних генотипів за умов оптимального вологу (70 % ПВ, контроль) та тієї ж вологості посухи (30 % ПВ) (n = 4, x±SE)

Варіант	Фотосинтез	Фотодихання	Темпове дихання		Транспірація, ммоль H <sub>2</sub> O/(м <sup>2</sup> · с)	Фотодихання/фотосинтез	Продихова провідність g, ммоль/(м <sup>2</sup> · с)	WUEi, ммоль CO <sub>2</sub> /ммоль H <sub>2</sub> O
	ммоль CO <sub>2</sub> /(м <sup>2</sup> · с)	ммоль CO <sub>2</sub> /(м <sup>2</sup> · с)	ммоль CO <sub>2</sub> /(м <sup>2</sup> · с)	ммоль CO <sub>2</sub> /(м <sup>2</sup> · с)				
Зимоярка								
Контроль	16,3±0,5 <sup>a</sup>	3,90±0,24 <sup>a</sup>	2,06±0,05 <sup>a</sup>	2,09±0,06 <sup>b</sup>	0,24	487±15 <sup>b</sup>	7,79±0,23 <sup>ab</sup>	
Посуха	12,9±0,4 <sup>b</sup>	4,04±0,25 <sup>a</sup>	1,71±0,10 <sup>b</sup>	1,57±0,05 <sup>c</sup>	0,31	302±9 <sup>c</sup>	8,23±0,25 <sup>a</sup>	
% контролю	79,1	100	81,0	75,0	129,2	62,0	106	
Спельга								
Контроль	15,1±0,5 <sup>a</sup>	4,07±0,16 <sup>a</sup>	1,14±0,08 <sup>c</sup>	2,05±0,06 <sup>b</sup>	0,27	473±14 <sup>b</sup>	7,38±0,22 <sup>b</sup>	
Посуха	10,9±0,3 <sup>c</sup>	4,02±0,03 <sup>a</sup>	1,03±0,07 <sup>c</sup>	1,47±0,04 <sup>c</sup>	0,37	274±8 <sup>cd</sup>	7,44±0,22 <sup>ab</sup>	
% контролю	72,2	97,6	91,1	71,7	137,0	57,9	100	
Полба								
Контроль	16,7±0,5 <sup>a</sup>	2,01±0,10 <sup>c</sup>	0,77±0,08 <sup>d</sup>	2,39±0,07 <sup>a</sup>	0,12	660±20 <sup>a</sup>	7,01±0,21 <sup>b</sup>	
Посуха	11,1±0,3 <sup>c</sup>	3,15±0,27 <sup>b</sup>	0,79±0,03 <sup>d</sup>	1,43±0,04 <sup>c</sup>	0,28	265±8 <sup>d</sup>	7,76±0,23 <sup>ab</sup>	
% контролю	66,5	160	100	60,1	233,3	40,2	111	

neous water use efficiency, WUEi), тобто, скільки мкмоль  $\text{CO}_2$  асимілюється на 1 ммоль випаруваної води [18]. Цей показник був найбільший у рослин сорту Зимоярка як за умов оптимального поливу, так і посухи, хоча для контрольного варіанта різниця зі спельтою була неістотною. В останнього генотипу показник WUEi за умов посухи практично не змінився, у сорту Зимоярка спостерігалася тенденція до підвищення, а у полби така тенденція була сильніше вираженою. В результаті, за умов недостатнього зволоження, різниця за цим показником між полбою і Зимояркою була незначною. В цьому разі показник WUEi у рослин сорту Зимоярка був на 10,6 % вищим, ніж у спельти, проте різниця також була статистично не вірогідною за  $p \leq 0,05$ . Підвищення WUEi за умов посухи у полби і Зимоярки відбулося внаслідок сильнішого зменшення продигової провідності, ніж інтенсивності фотосинтезу.

Отже, досліджені генотипи пшениці виявилися достатньо близькими за активністю фотосинтетичної асиміляції  $\text{CO}_2$  за оптимального поливу рослин з деякою перевагою у посухостійкості за цим показником у сорту Зимоярка. Водночас у полби короткотривала посуха найістотніше знижувала інтенсивність випаровування води з поверхні листка (транспірації) внаслідок різкого зменшення продигової провідності, що можна розглядати як адаптивну властивість, яка сприяє збереженню вологи за недостатнього її забезпечення. Саме завдяки зниженню продигової провідності та інтенсивності транспірації в полби за умов стресу зафіксовано найбільше зростання величини WUEi. Підвищення ефективності використання води вважають основним чинником посухотолерантності за тривалого водного дефіциту [18].

Варто також відзначити зростання рівня фотодихання відносно фотосинтезу в листках всіх досліджених генотипів, яке є типовою складовою реакції  $\text{C}_3$ -рослин на посуху [19]. У рослин полби зафіксовано найбільше підвищення відношення фотодихання/фотосинтезу і при цьому навіть доволі значне збільшення абсолютного рівня фотодихання, що було, очевидно, важливим чинником зниження інтенсивності фотосинтезу за умов посухи. Вважається, що головною причиною підвищення відносного рівня фотодихання за дефіциту зволоження є зниження продигової провідності, в результаті чого зменшується надходження  $\text{CO}_2$  в листок і, відповідно, співвідношення концентрацій  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  в стромі хлоропластів, яке, в свою чергу, є основним регулятором співвідношення карбоксилазної і оксигеназної активностей ферменту Рубіско [20, 21]. Крім того, фотодихання може підвищуватися внаслідок індукованих стресом порушень гліколатного метаболізму, зокрема неензиматичного декарбоксілювання окремих його інтермедіатів, зменшення спряженості гліколатного циклу і циклу Кальвіна-Бенсона.

Водночас зниження інтенсивності асиміляції  $\text{CO}_2$  спричинює енергетичний дисбаланс у хлоропластах, який сприяє посиленню утворення токсичних активних форм кисню (АФК) і вільних радикалів внаслідок надлишку поглинутої світлової енергії і надмірного відновлення компонентів електронтранспортного ланцюга хлоропластів

[22]. У зв'язку з цим погіршення енергетичної ефективності фотосинтезу в результаті активізації фотодихання вважається важливим протекторним механізмом, який захищає фотосинтетичний апарат від фотоінгібування і фотопшкоджень [23].

Досліджувані генотипи істотно різнилися за зерною продуктивністю рослин за умов оптимального поливу і дії короткочасної посухи (рис. 2). Найбільша маса зерен, отриманих з усієї рослини, спостерігалася у спельти, а найменша — у полби, проте вірогідної різниці між спельтою та сортом Зимоярка не було. Маса зерен рослин за дії короткочасної посухи у пшениці Зимоярки зменшилася на 10,7 % порівняно з оптимальним поливом, у спельти — на 11,2, а у полби — на 9 %. Вплив семидобової ґрунтової посухи на зернову продуктивність окремої рослини у всіх досліджених видів проявлявся як тенденція, оскільки вірогідної різниці між варіантами з оптимальним поливом і короткочасною посухою не зафіксовано.

Для з'ясування залежностей між морфологічними особливостями продихового апарату листків, фотосинтетичною активністю і посухостійкістю досліджених генотипів пшениці були розраховані коефіцієнти лінійного кореляційного зв'язку для цих показників (табл. 3 і 4). Розрахунки представлені лише для характеристик продихового апарату абаксальної поверхні листка, яка в наших дослідженнях забезпечувала основний потік газообміну, оскільки верхня поверхня листка контактувала з тонкою прозорою плівкою, над якою циркулювала вода для контролю температури. Також зазначимо, що в цій роботі вивчалися лише три доволі контрастні за біологічними характеристиками генотипи, тому розраховані коефіцієнти кореляції слугують, головне, для ілюстрації залежностей між окремими показниками саме для досліджених видів і можуть не відображати загальних закономірностей, для з'ясування яких необхідні дослідження з використанням значно більшої вибірки зразків.

Дослідження морфології продихового апарату багатьох видів наземних рослин виявили сильну негативну кореляцію між кількістю продихів на одиницю площі поверхні листка та їхніми розмірами [24]. Здебільшого еволюційні чи онтогенетичні зміни одного параме-

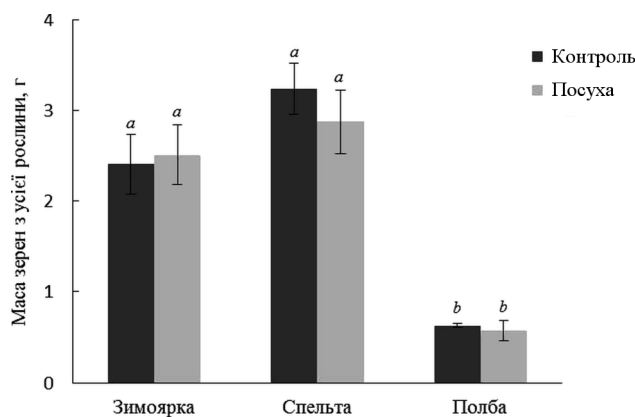


Рис. 2. Зернова продуктивність рослин різних генотипів ярої пшениці за умов оптимального поливу та після семидобової ґрунтової посухи в фазу цвітіння

ТАБ.ЛІІІА 3. Коefіцієнти лінійної кореляції Прсона між характеристиками продуктового апарату абаксальної поверхні листка і показниками CO<sub>2</sub> та H<sub>2</sub>O-газообміну та зерною продуктивністю у генотипів яри теляні

Показник	Кількість продуктів	Довжина замкательних клітин	Площа продуктової шліпки	Сумарна площа продуктів	Фотосинтез	Транспірація	Продуктова провідність	WUEi	Фотодихання
I	-0,874								
II	-0,962	0,973							
III	0,818	-0,436	-0,630						
IV	0,724	-0,298	-0,509	0,989					
V	0,996	-0,829	-0,935	0,864	0,781				
VI	0,999	-0,852	-0,950	0,842	0,753	0,999			
VII	-0,824	0,995	0,947	-0,348	-0,206	-0,772	-0,799		
VIII	-0,999	0,849	0,947	-0,846	-0,758	-0,999	-1,000	0,795	
IX	-0,992	0,805	0,920	-0,884	-0,806	-0,999	-0,996	0,745	0,997

Примітка: I — довжина замкательних клітин; II — площа продуктової шліпки; III — сумарна площа продуктів; IV — інтенсивність фотосинтезу; V — інтенсивність транспірації; VI — продуктова провідність; VII — WUEi; VIII — інтенсивність фотодихання; IX — маса зерна з рослини.

ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРОДИХОВОГО АПАРАТУ ПРАПОРЦЕВОВОГО ЛИСТКА

ТАБЛИЦЯ 4. Коефіцієнти лінійної кореляції Пірсона між характеристиками продихового апарату абаксильної поверхні листка і змінами показників  $CO_2$  і  $H_2O$ -газообміну та зернової продуктивності підданих посусі рослин відносно контрольних у генотипів ярої пшениці

Показник	Фотосинтез	Транспірація	Продихова провідність	WUEi	Фотодихання	Маса зерна з рослини
Кількість продохів	-0,823	-0,972	-0,981	0,834	0,999	0,980
Довжина замикальних клітин	0,995	0,964	0,952	-0,461	-0,849	-0,761
Площа продихової щілини	0,946	0,999	0,997	-0,652	-0,947	-0,889

тра компенсуються протилежно направленою зміною іншого параметра. В нашому дослідженні полба мала найбільшу кількість продохів на обох поверхнях листкової пластинки, але розміри замикальних клітин і, відповідно, площа окремої продихової щілини у полби були найменшими. Зразки пшениці м'якої та спельти, навпаки, мали більші продихові клітини, але меншу кількість продохів. Цю закономірність відображають високі коефіцієнти негативної кореляції між кількістю продохів та їхніми розмірами (довжиною і площею продихової щілини) на абаксильній поверхні (табл. 3). Останні два параметра тісно позитивно корелювали між собою. Попри компенсаторні залежності між кількістю і розмірами продохів, сумарна площа продихових щілин на одиницю поверхні листка вірогідно різнилась у досліджуваних видів. У такому разі кількість продохів значно сильніше впливала на загальну площу продихових щілин, ніж їх розміри, про що свідчить доволі високий коефіцієнт кореляції для цього показника і слабка негативна кореляція з сумарною площею для показників розміру продохів.

Високі значення коефіцієнтів кореляції кількості продохів з продиховою провідністю та інтенсивністю транспірації вказують, що перевага полби за інтенсивністю газообміну зумовлювалась більшою кількістю продохів, тоді як більші розміри навпаки негативно корелювали зі швидкістю газообміну листків. Подібні результати отримані також для мутантів рису із зміненими кількістю і розмірами продохів [25]. Прикметно, що за нормальних природних умов ступінь відкритості продохів становить близько 20 % від максимально можливого, що пов'язано як з оптимізацією енергетичної ефективності контролю продихової апертури, так і з довільною орієнтацією листка в просторі, яка не забезпечує максимального поглинання світлової енергії [26]. Орієнтація листкової пластинки перпендикулярно до світлового потоку в листковій камері газометричної установки під час вимірювання газообміну за насичувального рівня освітлення сприяє більшому розкриванню продохів, що, очевидно, посилює кореляційний зв'язок інтенсивності газообміну з кількістю продохів. Аналіз опублікованих результатів експериментальних досліджень, які охоплювали близько 2000 видів рослин, показали превалювальну роль кількості продохів порівняно з їх розмірами в детермінуванні проди-

хової провідності за оптимальних природних умов і повністю визначальну за умов, що сприяють максимальній продиховій провідності [27]. Негативна залежність кількості і розмірів продихів значною мірою зумовлює і негативну кореляцію між розмірами продихів та інтенсивністю газообміну.

Слабша кореляція характеристик продихового апарату з інтенсивністю видимого фотосинтезу порівняно з транспірацією чи продиховою провідністю зумовлена впливом протилежно направленного потоку  $\text{CO}_2$  — фотодихання. Інтенсивність фотодихання сильно негативно корелювала з продиховою провідністю, що, очевидно, спричинювалося згаданою вище залежністю фотодихання від співвідношення концентрацій  $\text{CO}_2/\text{O}_2$ .

Водночас за оптимальних умов поливу відзначено позитивну кореляцію показників розміру продихів з  $\text{WUE}_i$  і зерною продуктивністю, яка базується на перевазі сорту Зимоярка і спелти над полбою за цими характеристиками. Ці відмінності пов'язують із збільшенням плоїдності геному [6]. Варто зазначити, що негативна кореляція між інтенсивністю фотосинтезу і продуктивністю, яка спостерігалася в наших дослідках, є типовою для досліджень вибірок генотипів, що включають культурні види і слабокультурені види пшениць із ксероморфною структурою листків [28]. Навпаки, інтенсивність фотодихання позитивно корелює з продуктивністю різних видів і сортів пшениці незалежно від варіацій інтенсивності фотосинтезу, що зумовлено важливими регулярними і протекторними функціями фотодихання в продукційному процесі рослин за змінних умов довкілля [29].

Характеристики продихового апарату тісно і різноспрямовано корелювали зі ступенем збереження функціональної активності (рівня показника) за впливу посухи порівняно з контролем за оптимального поливу, відображаючи особливості досліджених генотипів (табл. 4). У листках полби з більшою кількістю продихів продихова провідність зменшувалася сильніше, ніж в інших генотипів, посилюючи продихове лімітування фотосинтезу, але при цьому сильніше підвищуючи  $\text{WUE}_i$  і фотодихання. Протилежна залежність відзначена для показників розміру продихів. Загалом показано, що менші розміри замикальних клітин сприяють швидкій реакції на зміни навколишнього середовища [6]. Крім того, листки полби є ксероморфними із великою кількістю трихом (опушенням листкових пластинок). Така особливість сприяє зменшенню швидкості дифузії у примежовому шарі листків і, відповідно, листкової провідності та інтенсивності транспірації у рослин полби за умов посухи. Інгібування фотосинтезу у цьому разі було трохи меншим, ніж транспірації, що сприяло ефективнішому використанню води рослиною.

Кількість продихів позитивно, а показники їх розміру негативно, корелювали зі ступенем збереження зернової продуктивності рослин. Дещо гірша ефективність використання вологи, підвищена активність фотодихання як важливого регуляторного і захисного механізму за умов посухи зумовлювали тенденцію до трохи меншого зниження зернової продуктивності у рослин полби порівняно з іншими генотипами. Цьому сприяли менші розміри продихів і їх більша кількість

завдяки можливості забезпечувати швидшу адаптацію до змінних умов довкілля, ефективно використання світлової енергії та наявних ресурсів вологи.

Таким чином, виявлено, що рослини полби мають найбільшу кількість продихів на одиницю площі для обох поверхонь листкової пластинки, проте розміри замикальних клітин та площа продихової щілини найменші порівняно із спельтою та сортом Зимоярка. Такі особливості у морфології продихового апарату полби впливають на продихову провідність та інтенсивність  $\text{CO}_2$ - і  $\text{H}_2\text{O}$ -газообміну. Встановлено, що більша кількість продихів на одиницю площі листка у полби сприяє вищим продиховій провідності й інтенсивності транспірації, але дещо меншій ефективності використання води при фотосинтезі за умов високої інтенсивності світла та оптимального поливу. Внаслідок сильної негативної кореляції між кількістю продихів та їх розмірами більші розміри замикальних клітин у спельти та пшениці м'якої негативно корелюють з інтенсивністю газообміну за оптимальних умов. За дії короточасної ґрунтової посухи більша кількість менших за розмірами продихів у полби асоціювалася із значним зниженням продихової провідності, але водночас з підвищенням ефективності використання води та інтенсивності фотодихання, які є важливими компонентами адаптації до умов обмеженого вологозабезпечення.

Висловлюємо подяку Національному центру генетичних ресурсів рослин України—Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України за наданий рослинний матеріал.

Автори вдячні Л.Г. Великожон за допомогу в проведенні експериментів.

Робота виконана за фінансової підтримки відомчої теми НАН України (номер Держреєстрації 0123U100462).

#### REFERENCES

1. Hetherington, A.M. & Woodward, F.I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424 (6951), pp. 901-908. <https://doi.org/10.1038/nature01843>
2. Kiriziy, D.A. & Stasik, O.O. (2022). Effects of drought and high temperature on physiological and biochemical processes, and productivity of plants. *Fiziol. rast. genet.*, 54 (2), pp. 95-122 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2022.02.095>
3. Buckley, T.N. & Mott, K.A. (2013). Modelling stomatal conductance in response to environmental factors. *Plant Cell Environ.*, 36 (9), pp. 1691-1699. <https://doi.org/10.1111/pce.12140>
4. Hepworth, C., Doheny-Adams, T., Hunt, L., Cameron, D.D. & Gray, J.E. (2015). Manipulating stomatal density enhances drought tolerance without deleterious effect on nutrient uptake. *New Phytol.*, 208 (2), pp. 336-341. <https://doi.org/10.1111/nph.13598>
5. Rico, C., Pittermann, J., Polley, H.W., Aspinwall, M.J. & Fay, P.A. (2013). The effect of subambient to elevated atmospheric  $\text{CO}_2$  concentration on vascular function in *Helianthus annuus*: Implications for plant response to climate change. *New Phytol.*, 199 (4), pp. 956-965. <https://doi.org/10.1111/nph.12339>
6. Harrison, E.L., Arce Cubas, L., Gray, J.E. & Hepworth, C. (2020). The influence of stomatal morphology and distribution on photosynthetic gas exchange. *The Plant J.*, 101 (4), pp. 768-779. <https://doi.org/10.1111/tpj.14560>



7. Haworth, M., Marino, G., Loreto, F. & Centritto, M. (2021). Integrating stomatal physiology and morphology: Evolution of stomatal control and development of future crops. *Oecologia*, 197, pp. 867-883. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04857-3>
8. 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 (8), pp. 2822-2844. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab090>
9. Abdelhakim, L.O. A., Rosenqvist, E., Wollenweber, B., Spyroglou, I., Ottosen, C.-O. & Panzarová, K. (2021). Investigating combined drought- and heat stress effects in wheat under controlled conditions by dynamic image-based phenotyping. *Agronomy*, 11 (2), p. 364. <https://doi.org/10.3390/agronomy11020364>
10. Xiong, W., Reynolds, M. P., Montes, C., Crossa, J., Snapp, S., Akin, B., Mesut, K., Ozdemir, F., Li, H., He, Z., Wang, D. & Chen, F. (2024). New wheat breeding paradigms for a warming climate. *Nat. Clim. Chang.*, pp. 869-875. <https://doi.org/10.1038/s41558-024-02069-0>
11. Balla, M.Y., Gorafi, Y.S. A., Kamal, N.M., Abdalla, M.G. A., Tahir, I.S.A. & Tsujimoto, H. (2022). Harnessing the diversity of wild emmer wheat for genetic improvement of durum wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 135, pp. 1671-1684. <https://doi.org/10.1007/s00122-022-04062-7>
12. Babenko, L.M., Hospodarenko, H.M., Rozhkov, R.V., Pariy, Y.F., Pariy, M.F., Babenko, A.V. & Kosakivska, I.V. (2018). *Triticum spelta*: Origin, biological characteristics and perspectives for use in breeding and agriculture. *Regul. Mech. Biosyst.*, 9 (2), pp. 250-257 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15421/021837>
13. Morgun, V.V., Sichkar, S.M., Pochinok, V.M., Ninieva, A.K. & Chugunkova, T.V. (2016). Characterization of spelt collection samples (*Triticum spelta* L.) by elements of plant productivity structure and baking quality. *Fiziol. rast. genet.*, 48 (2), pp. 112-119 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2016.02.112>
14. Babenko, L.M., Rozhkov, R.V., Pariy, Y.F., Pariy, M.F., Vodka, M.V. & Kosakivska, I.V. (2017). *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl.: Origin, biological characteristics and perspectives of use in breeding and agriculture. *Visn. Hark. Nac. Agrar. Univ., Ser. Biol*, 2017 (2), pp. 92-102 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35550/vbio2017.02.092>
15. Vasyliiev, S.V. (2017). Kharakterystyka polby yak perspektivnoi zernovoi kultury ta osnovni problemy yii pislia zbyralnoho obroblennia. *GPMF*, 17 (1), pp. 188-195 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15673/gpmf.v17i1.309>
16. Franks, P.J., W. Doheny-Adams, T., Britton-Harper, Z.J. & Gray, J.E. (2015). Increasing water-use efficiency directly through genetic manipulation of stomatal density. *New Phytol.*, 207 (1), pp. 188-195. <https://doi.org/10.1111/nph.13347>
17. Busch, F.A., Ainsworth, E.A., Amtmann, A., Cavanagh, A.P., Driever, S.M., Ferguson, J.N., Kromdijk, J., Lawson, T., Leakey, A.D.B., Matthews, J.S.A., Meacham-Hensold, K., Vath, R.L., Violet-Chabrand, S., Walker, B.J. & Papanatsiou, M. (2024) A guide to photosynthetic gas exchange measurements: Fundamental principles, best practice and potential pitfalls. *Plant Cell Environ.*, 47 (9), pp. 3344-3364. <https://doi.org/10.1111/pce.14815>
18. Liang, J., Krauss, K.W., Finnigan, J., Stuart-Williams, H., Farquhar, G.D. & Ball, M.C. (2023). Linking water use efficiency with water use strategy from leaves to communities. *New Phytol.*, 240 (5), pp. 1735-1742. <https://doi.org/10.1111/nph.19308>
19. Stasik, O.O (2007). The response of photosynthetic apparatus of C3 plants to water deficits. *Fiziol. biokh. kul'tur. rast.*, 39 (1), pp. 14-27.
20. Fernie, A.R., Bauwe, H., Eisenhut, M., Florian, A., Hanson, D.T., Hagemann, M., Keech, O., Mielewczik, M., Nikoloski, Z., Peterhänsel, C., Roje, S., Sage, R., Timm, S., von Cammerer, S., Weber, A.P.M. & Westhoff, P. (2012). Perspectives on plant photorespiratory metabolism. *Plant Biol.*, 15 (4), pp. 748-753. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00693.x>
21. Stasik, O.O. (2014). Photorespiration: Metabolism and the Physiological Role. *Modern Photosynth. Prob.*, Moskow-Izhevsk: Institute for Computer Research (2), pp. 505-535.
22. Zahra, N., Hafiez, M.B., Kausar, A., Al Zeidi, M., Asekova, S., Siddique, K.H.M. & Farooq, M. (2023). Plant photosynthetic responses under drought stress: Effects and management. *J. Agron. Crop Sci.*, 209, pp. 651-672 <https://doi.org/10.1111/jac.12652>

23. Walker, B., Schmiede, S.C. & Sharkey, T.D. (2024). Re-evaluating the energy balance of the many routes of carbon flow through and from photorespiration. *Plant Cell Environ.*, 47 (9), pp. 3365-3374. <https://doi.org/10.1111/pce.14949>
24. Drake, J.E., Tjoelker, M.G., Vårhammar, A., Medlyn, B.E., Reich, P.B., Leigh, A., Pfautsch, S., Blackman, C.J., López, R., Aspinwall, M.J., Crous, K.Y., Duursma, R.A., Kumarathunge, D., De Kauwe, M.G., Jiang, M., Nicotra, A.B., Tissue, D.T., Choat, B., Atkin, O.K. & Barton, C.V.M. (2018). Trees tolerate an extreme heatwave via sustained transpirational cooling and increased leaf thermal tolerance. *Glob. Change Biol.*, 24 (6), pp. 2390-2402. <https://doi.org/10.1111/gcb.14037>
25. Pitaloka, M.K., Caine, R.S., Hepworth, C., Harrison, E.L., Sloan, J., Chutteang, C., Phunthong, C., Nongngok, R., Toojinda, T., Ruengphayak, S., Arikrit, S., Gray, J.E. & Vanavichit, A. (2022). Induced genetic variations in stomatal density and size of rice strongly affects water use efficiency and responses to drought stresses. *Front. Plant Sci.*, 13, 801706. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.801706>
26. Dow, G.J., Bergmann, D.C. & Berry, J.A. (2014) An integrated model of stomatal development and leaf physiology. *New Phytol.*, 201, pp. 1218-1226. <https://doi.org/10.1111/nph.12608>
27. Ochoa, M.E., Henry, C., John, G., Medeiros, C., Pan, R., Scoffoni, C., Buckley, T.N. & Sack, L. (2024). Pinpointing the causal influences of stomatal anatomy and behavior on minimum, operational, and maximum leaf surface conductance. *Plant Physiol.*, 196 (1), pp. 51-66. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad292>
28. Stasik, O.O. (2007). Photosynthetic traits and grain productivity in species and varieties of spring wheat. *Fiziol. biokh. kul'tur. rast.*, 39 (3), pp. 200-206.
29. Stasik, O.O. (2009). The role of photorespiration in the regulation of photosynthesis, productivity and resistance of plants to abiotic stresses [Extended abstract of Doctor thesis]. Institute of Plant Physiology and Genetics [in Ukrainian].

Received 11.03.2025

CHARACTERISTICS OF FLAG LEAF STOMATA IN RELATION TO GAS EXCHANGE RATE AND DROUGHT TOLERANCE IN RELATED SPRING WHEAT SPECIES

*Yu.Yu. Rymar<sup>1</sup>, O.V. Pronina<sup>1</sup>, D.A. Kiriziy<sup>2</sup>, V.P. Duplii<sup>1,2</sup>, B.V. Morgun<sup>1,2</sup>, O.O. Stasik<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Institute of Cell Biology and Genetic Engineering, National Academy of Sciences of Ukraine

148 Akademika Zabolotnogo St., 03143, Kyiv, Ukraine

<sup>2</sup>Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine

31/17 Vasylkivska St., 03022, Kyiv, Ukraine

e-mail: yulia-r@i.ua

In a pot experiment, the stomata characteristics of bread wheat *Triticum aestivum* L. (variety Zymoyarka) and its relatives: spelt *T. spelta* L. and emmer *T. dicoccum* (Schuebl.) Schrank, which have a number of important adaptive traits to abiotic stresses, were studied. The research was conducted on the flag leaf at the flowering stage. It was established that emmer plants had the largest stomata density on both sides of the leaf, however the size of guard cells, length, width and area of one pore aperture are the smallest compared to spelt and Zymoyarka variety. As a result, the total area of stomatal pore aperture on the adaxial side of emmer leaf was similar to the values in Zymoyarka and spelt, and on the abaxial surface the value of this index in emmer was the largest. Under optimal soil moisture conditions (70 % of field capacity (FC)), emmer plants had higher stomatal conductance and transpiration rate, but the studied wheat genotypes did not differ significantly in photosynthetic activity. Drought (reduction in soil moisture to 30 % FC) for 7 days reduced stomatal conductance, transpiration and photosynthesis rate in emmer (by 60, 40 and 34 %, respectively) more than in bread wheat (by 38, 35 and 21 %) and spelt (by 42, 28 and 28 %). At the same time, the water use efficiency at photosynthesis (WUEi) increased by 6 % in bread wheat and 11 % in emmer. A greater degree of photosynthesis inhibition in emmer

was associated with a significant (60 %) increase in the photorespiration activity. The analysis of the relationships between the morphological features of the stomata and gas exchange characteristics in wheat genotypes revealed that a higher stomata density in emmer contributes to higher stomatal conductance and transpiration rate, though somewhat lower WUE<sub>i</sub> at photosynthesis under conditions of high light intensity and optimal watering. Due to the strong negative correlation between the stomata density and their size, the larger guard cells in spelt and bread wheat negatively correlated with the gas exchange rate under optimal conditions. Under short-term soil drought, a greater number of smaller stomata in emmer was associated with a significant decrease in stomatal conductance, but an increase in WUE<sub>i</sub> and photorespiration rate — important components of adaptation to conditions of limited water supply.

*Key words:* *Triticum aestivum* L., *Triticum spelta* L., *Triticum dicoccum* (Schuebl.) Schrank, stomata, stomatal conductance, transpiration, photosynthesis, photorespiration, soil drought.

#### ORCID

**Ю.Ю. РИМАР** — Yu. Rymar <https://orcid.org/0000-0003-3051-3774>

**О.В. ПРОНІНА** — O. Pronina <https://orcid.org/0000-0002-7972-9296>

**Д.А. КІРІЗІЙ** — D. Kiriziy <https://orcid.org/0000-0001-6079-893X>

**В.П. ДУПЛІЙ** — V. Duplij <https://orcid.org/0000-0002-7479-7257>

**Б.В. МОРГУН** — B. Morgun <https://orcid.org/0000-0001-7041-6894>

**О.О. СТАСИК** — O. Stasik <https://orcid.org/0000-0001-5023-2529>