

<https://doi.org/10.15407/frg2024.03.230>

УДК 581.132+632.112

ОСОБЛИВОСТІ СВІТЛОВОЇ ІНДУКЦІЇ ГАЗООБМІНУ ЛИСТКІВ ПШЕНИЦІ ЗА ВПЛИВУ ПОСУХИ РІЗНОЇ ТРИВАЛОСТІ ТА В ПЕРІОД ВІДНОВЛЕННЯ

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

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

Для пошуку шляхів подальшого поліпшення функціонування фотосинтетичного і продихового апаратів за змінних умов довкілля досліджували особливості динаміки параметрів індукції процесів CO_2 - і H_2O -газообміну прапорцевих листків рослин пшениці двох контрастних за посухостійкістю генотипів за зміни освітлення як за умов посухи, так і у відновний період. Рослини озимої м'якої пшениці сортів Чигиринка і Софія Київська вирощували в умовах вегетаційного досліді під поліетиленовим накриттям. Температура і освітленість — природні. Рослини піддавали 7-добовій посузі (30 % ПВ) в період цвітіння. Після цього вологість ґрунту в посудинах з дослідними рослинами відновлювали до рівня контролю (70 % ПВ), який підтримували до кінця вегетації. Індукційні криві фотосинтезу і транспірації прапорцевих листків реєстрували після їх витримання у темряві упродовж 30 хв. Виявлено генотипні відмінності за динамікою індукції інтенсивності асиміляції CO_2 і транспірації листків озимої пшениці при переході від темряви до світла. Посуха істотно впливала на динаміку індукції, зокрема знижувала швидкість зростання інтенсивності газообміну та її кінцеве значення за світлового насичення, при цьому генотипні відмінності виявлялися контрастніше. Встановлено, що фотосинтетичний апарат листків пшениці пластичного сорту (Софія Київська) здатен адаптуватися до нетривалої помірної посухи та практично повністю відновлюватися після її припинення. У менш стійкого сорту (Чигиринка) ця здатність була виражена слабше, що призвело до істотного зниження зернової продуктивності рослин. Виявлено, що пригнічення інтенсивності асиміляції CO_2 в листках пшениці за умов посухи більшою мірою зумовлене її негативним впливом власне на фотосинтетичний апарат клітин мезофілу, ніж на функціонування продихів. У підданих дії стресора рослин знижується ефективність використання води при фотосинтезі. У пластичнішого сорту цей показник швидко відновлювався до контрольного рівня, а у менш стійкого — залишався істотно меншим навіть через тиждень після припинення посухи.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., озима м'яка пшениця, посуха, фотосинтез, транспірація, світлова індукція, продуктивність.

Цитування: Кірізій Д.А., Кедрук А.С., Соколовська-Сергієнко О.Г., Махаринська Н.М., Стасик О.О. Особливості світлової індукції газообміну листків пшениці за впливу посухи різної тривалості та в період відновлення. *Фізіологія рослин і генетика*. 2024. 56, № 3. С. 230—253. <https://doi.org/10.15407/frg2024.03.230>

У зв'язку з уповільненням останніми роками приросту врожайності однієї з провідних продовольчих культур світу — пшениці, та наближення індексу її зернової продуктивності до біологічної межі (близько 60 % маси надземної частини) постає проблема пошуку подальших шляхів підвищення генетичного потенціалу її продуктивності [1, 2, 3]. Вважається, що ефективність фотосинтезу пшениці нижча за свій теоретичний потенціал, хоча й була трохи покращена завдяки селекції [4]. Зокрема показано, що зі збільшенням $K_{\text{госп}}$ частка фотосинтезу, отриманих колосом із прапорцевого листка, зростає упродовж останніх десятиліть [5]. Тому наразі фотосинтез є важливим напрямом для подальшого покращення генетичного потенціалу врожайності [6].

Відомо, що у посівах умови освітлення листків нестабільні через періодичну хмарність і затінення іншими листками або колосами під час вітру [7–10]. Проте при зміні опромінення фотосинтез не досягає свого кінцевого значення миттєво, а з певною затримкою [11]. Через спричинене як біохімічними, так і дифузійними ефектами уповільнення пристосування до змін освітлення фотосинтетична ефективність листків і посівів у цілому нижча порівняно зі стаціонарними умовами, наприклад, фітотрону. При цьому втрати асимільованого вуглецю внаслідок нестабільності умов освітлення можуть становити близько 20 % порівняно з виміряними за стабільного яскравого освітлення [9].

На біохімічному рівні обмеження швидкості індукції фотосинтезу при переході від темряви до світла зумовлені активацією Рубіско за участі Рубіско-активази, активацією редокс-залежних ферментів, які беруть участь у регенерації рибулозобісфосфату, накопиченням проміжних продуктів вуглецевого метаболізму [7, 12, 13]. Встановлено, що накопичення рибулозобісфосфату лімітує фотосинтез перші 1–2 хв після збільшення освітленості, тоді як повна активація Рубіско займає близько 10 хв і є основною причиною затримки індукції на цьому етапі [14, 15].

На рівні листка за нормальних умов водозабезпечення фотосинтез гальмується надходженням CO_2 у міжклітинники через повільне відкриття продихів, що потенційно створює значне обмеження асиміляції [16–18]. За деякими даними, провідність мезофілу чинить незначний вплив на асиміляцію CO_2 після зміни освітлення порівняно з продиховою провідністю [19].

Виявлено також, що у динамічному за освітленням середовищі кореляція між продиховою провідністю і швидкістю асиміляції CO_2 може порушуватись, що призводить до розбалансування цих фізіологічних процесів, лімітування асиміляції та зниження ефективності використання води [20, 21]. Значні генотипні варіації, виявлені для постійної часу відкриття продихів і досягнення стаціонарного стану асиміляції CO_2 [14, 22], відкривають перспективи покращення процесів індукції фотосинтезу за зміни умов освітлення для підвищення продуктивності фотосинтетичного апарату, ефективності використання води і як наслідок — врожайності [7–9, 17, 23–25]. Застосування біотехнологічних прийомів для генетичного поліпшення швидкості адаптації до змін освітлення дало позитивні результати [26–28].

Внутрішньовидова варіабельність швидкості реакції продохів також розглядається як потенційна мішень для селекції з метою оптимізації фізіологічних реакцій пшениці на динамічні польові умови [7, 10, 11, 16, 29–31].

Проте переважна більшість робіт, присвячених цим проблемам, не зважає на стресовий вплив на фотосинтез посухи, ризик якої дедалі збільшується у зв'язку з глобальними змінами клімату. Відомо, що генотипи пшениці значно різняться за реакцією продохової провідності та інтенсивності асиміляції CO_2 на нестачу води [32]. Але інформації про те, як зміни освітлення впливатимуть на ці процеси за умов посухи та у відновний після неї період обмаль. Нам відома лише одна праця, в якій між іншого розглядається ця проблема та зазначається, що зменшена доступність води спричинювала асиметричні реакції відкриття і закриття продохів за динамічного освітлення [21].

Мета нашої роботи полягала у дослідженні особливостей динаміки параметрів індукції процесів CO_2 - і H_2O -газообміну прапорцевих листків рослин пшениці двох контрастних за посухостійкістю генотипів за зміни освітлення як за умов посухи, так і у відновний період. Це необхідно для пошуку шляхів подальшого поліпшення функціонування фотосинтетичного і продохового апаратів за змінних умов довкілля.

Методика

Досліджували рослини озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сортів Чигиринка і Софія Київська. Після перезимівлі в природних умовах рослини пшениці у фазі весняного кушіння на початку квітня пересадили в посудини (10 кг суміші сірого опідзеленого ґрунту — рН (КСІ) 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 (ВВСН 34). Рослини вирощували на вегетаційному майданчику під поліетиленовим накриттям. Температура і освітленість — природні.

До початку цвітіння, а в контрольному варіанті впродовж всієї вегетації, вологість ґрунту підтримували на рівні 70 % повної вологості (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. Визначали показники водного режиму, вмісту фотосинтетичних пігментів, інтенсивності газообміну та активності антиоксидантних ферментів хлоропластів прапорцевих листків контрольних і дослідних рослин за досягнення рівня вологості ґрунту 30 % ПВ (далі — перша доба посухи), через сім діб вирощування за 30 % ПВ (сьома доба посухи) та через тиждень після відновлення вологості

грунту в посудинах з дослідними рослинами до рівня контролю. Елементи структури зернової продуктивності рослин обліковували після досягнення повної стиглості зерна зважуванням повітряно-сухого матеріалу.

Водний дефіцит листка визначали за стандартною методикою [33]. Для обчислення маси сухої речовини зразки фіксували за 105 °С впродовж 30 хв і висушували до постійної маси за 65 °С. Вміст хлорофілів *a* і *b* у листках вимірювали після екстрагування диметилсульфоксидом (ДМСО) спектрофотометричним методом [34].

Інтенсивність фотосинтезу і темного дихання реєстрували за контрольованих умов на установці, змонтованій на базі оптико-акустичного інфрачервоного газоаналізатора ГІАМ-5М, увімкненого за диференційною схемою. Середні частини інтактних прапорцевих листків головного пагона (по 2 паралельно) уміщували 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/(м² · с) ФАР. Кондиціоноване повітря (вологість — 9,5–10 мбар) продували крізь камеру зі швидкістю 1 л/хв. Інтенсивність асиміляції CO₂ вираховували за зниженням його концентрації у повітрі після камери порівняно з атмосферним, темного дихання — за підвищенням. 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. Цей самий прилад використовували і для реєстрації концентрації CO₂ у повітрі на вході в камеру. Інші параметри газообміну (продихова провідність, концентрація CO₂ у міжклітинниках листка) вираховували на основі первинних експериментальних даних згідно з [35].

Індукційні криві фотосинтезу і транспірації прапорцевих листків реєстрували за наступною методикою. Після розміщення листків у камері їх витримували у темряві упродовж 30 хв. Наприкінці цього періоду реєстрували інтенсивність темного дихання і вмикали світло (одразу на повну потужність). З інтервалом у 10 хв повітря з камери подавали на газоаналізатори і реєстрували показники CO₂ і H₂O-газообміну. Загальний термін освітлення становив 60 хв.

Хлоропласти для визначення активності антиоксидантних ферментів виділяли як описано раніше [32]. Активність супероксиддисмутази (СОД, ЕС 1.15.1.1) визначали спектрофотометрично з використанням нітротетразолієвого синього [36]. Активність аскорбатпероксидази (АПО, ЕС 1.11.1.11) вимірювали за методом Чена та Асади [37].

Повторність досліду — 5 посудин на варіант, повторність визначень водного дефіциту — 5-разова, аналітична повторність визначень вмісту фотосинтетичних пігментів для об'єднаного зразка листків 5 окремих рослин — 5-разова, визначень показників газообміну та активності ферментів — 4-разова, елементів зернової продуктивності — 20-разова. Дані були статистично оброблені з використанням ANOVA та критерію Тьюкі вірогідних відмінностей для середніх значень. Результати подані як середнє значення та стандартна помилка ($\bar{x} \pm SE$). Відмінності між варіантами вважали вірогідними за $p < 0,05$.

Результати та обговорення

На першу добу досягнення вологості ґрунту 30 % ПВ в посудинах з дослідними рослинами в їх листках значно зріс водний дефіцит (ВД): у сорту Чигиринка — в 4,5 раза, у сорту Софія Київська — в 2,7 раза порівняно з контролем (рис. 1, а). На сьому добу посухи цей показник ще збільшився і в рослин сорту Чигиринка перевищив контрольне значення в 7,5 раза, а у сорту Софія Київська — в 3,1 раза. Через тиждень після відновлення оптимального поливу (14 доба експерименту) у дослідних рослин сорту Софія Київська ВД листків зменшився до контрольного рівня, а у сорту Чигиринка його перевищував, хоча й менше (в 1,7 раза), ніж за умов посухи.

Вміст хлорофілу в листках дослідних рослин також знижувався порівняно з контролем упродовж дії посухи (перша і сьома доби), а також був нижчим за контроль і після відновлення оптимального поливу (14 доба експерименту) (рис. 1, б). Слід зазначити, що вологість ґрунту в посудинах з дослідними рослинами знижувалась до 30 % ПВ поступово протягом 3 діб, що виявилось достатнім для зміни співвідношення процесів синтезу і деградації хлорофілу. На першу добу посухи 30 % ПВ у рослин сорту Чигиринка вміст хлорофілу зменшився до 76,6, а у сорту Софія Київська — до 82,1 % відносно контролю. На сьому добу посухи цей показник у дослідних рослин становив, відповідно, 70,2 і 81,4 % контролю.

Для детальнішого дослідження генотипних особливостей перебігу фізіологічних процесів у рослинах пшениці за дії посухи ми дослідили параметри індукції газообміну контрольних і дослідних рослин після переходу від темряви до світла. Інтенсивність фотосинтезу листків контрольних рослин швидко підвищувалась після увімкнення світла з поступовим гальмуванням через 40–50 хв і виходом на насичення чи вираженою тенденцією виходу через годину після по-

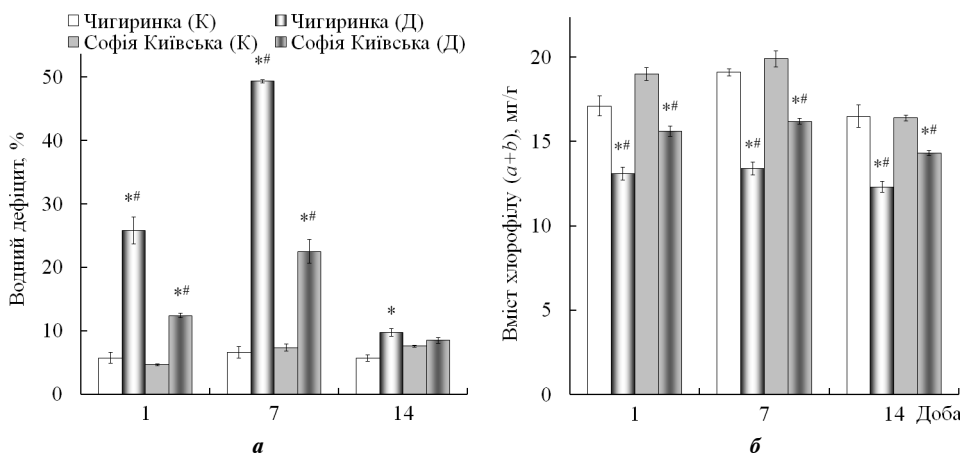


Рис. 1. Водний дефіцит (а) і вміст хлорофілу (б) у прапорцевих листках контрольних (К) і дослідних (Д) рослин озимої пшениці двох сортів на першу і сьому доби посухи (30 % ПВ) та через тиждень (14-та доба) після відновлення оптимальної вологості ґрунту (70 % ПВ); $x \pm SE$, $n = 5$; * різниця між контролем і дослідом в одного сорту вірогідна за $p < 0,05$; # різниця між дослідними варіантами обох сортів вірогідна за $p < 0,05$

чатку вимірювання (рис. 2, а). Водночас кут нахилу початкової ділянки індукційної кривої у рослин сорту Софія Київська був значно більший (прискорення інтенсивності фотосинтезу у перші 30 хв становило $8,5 \pm 0,4$ нмоль $\text{CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{c}^2)$), ніж у сорту Чигиринка (прискорення — $4,6 \pm 0,2$ нмоль $\text{CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{c}^2)$), а максимальна величина асиміляції CO_2 у першого сорту була на 25 % більшою, ніж у другого. Слід відзначити, що ми будували індукційні криві фотосинтезу починаючи з показників газообміну CO_2 у темряві (відповідає нульовому значенню на осі абсцис), який, на відміну від поглинання за фотосинтезу на світлі, супроводжується виділенням CO_2 внаслідок темного дихання (тобто втратами асимільованого вуглецю), тому на осі ординат ми відклали ці значення як негативні.

Вже на першу добу досягнення вологості ґрунту 30 % інтенсивність фотосинтезу дослідних рослин значно загальмувалась, що

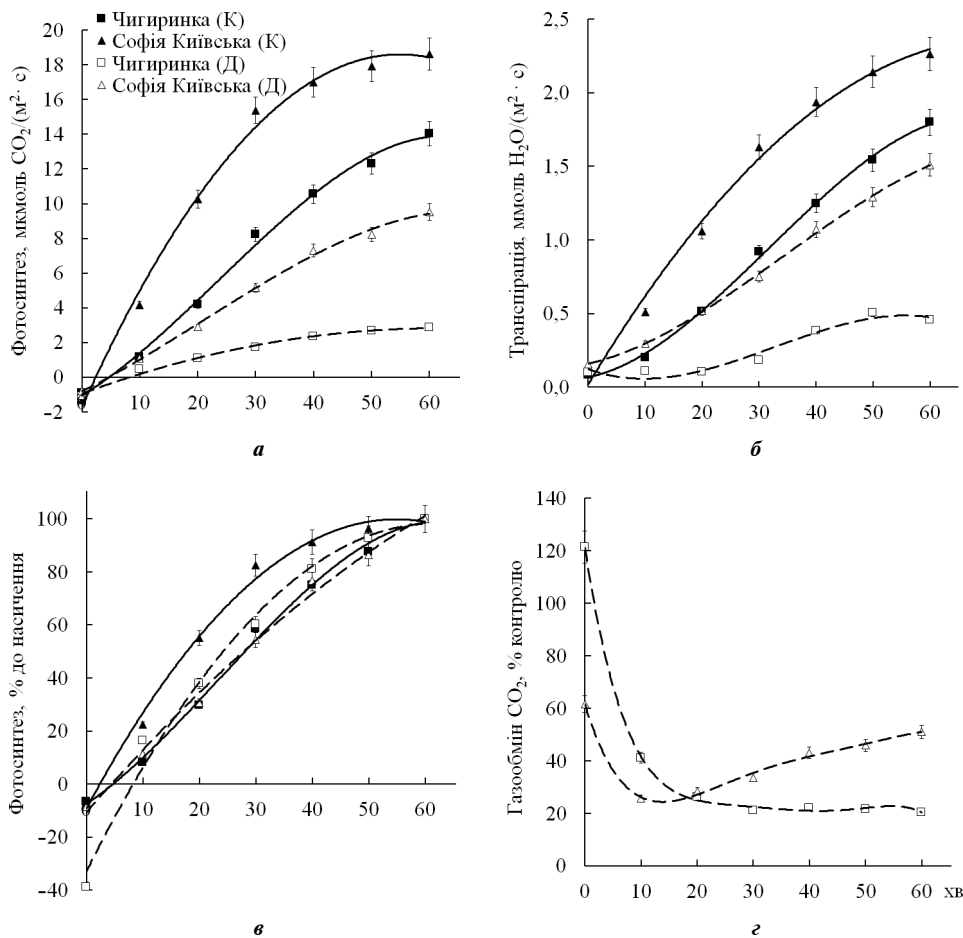


Рис. 2. Індукційні криві параметрів газообміну після увімкнення світла прапорцевих листків контрольних (К, суцільні лінії) і дослідних (Д, пунктирні лінії) рослин озимої пшениці на першу добу посухи (30 % ПВ) у фазу цвітіння:

а — інтенсивність фотосинтезу; б — інтенсивність транспірації; в — інтенсивність газообміну CO_2 , нормована на максимальний показник (через 60 хв освітлення); г — інтенсивність газообміну CO_2 включно із диханням у темряві (нульове значення на осі абсцис), нормована на відповідні контрольні показники; $x \pm SE$, $n = 4$

супроводжувалося зменшенням кута нахилу індукційної кривої. У рослин сорту Софія Київська прискорення інтенсивності фотосинтезу перші 30 хв освітлення становило $2,9 \pm 0,1$, а сорту Чигиринка — $1,0 \pm 0,1$ нмоль $\text{CO}_2 / (\text{м}^2 \cdot \text{с}^2)$ (див. рис. 2, а). В цей час відмінність між сортами стала ще виразнішою: максимальна інтенсивність фотосинтезу дослідних рослин сорту Софія Київська перевищувала таку в сорту Чигиринка в 3,3 раза, хоча цей показник був нижчий за контроль, відповідно, в 2 і 4,9 раза. Прикметно, що у дослідних рослин останнього сорту інтенсивність фотосинтезу значно раніше виходила на насичення, ніж в контролі та у дослідних рослин сорту Софія Київська.

Індукційні криві інтенсивності транспірації загалом були подібні до інтенсивності фотосинтезу за винятком окремих деталей, що свідчить про узгодженість продихової регуляції в процесі індукції асиміляції CO_2 після зміни освітлення як за нормального водозабезпечення, так і за умов посухи (рис. 2, б). Головна відміна цих кривих від таких для газообміну CO_2 полягала у тому, що вони починалися із позитивних значень, дещо вищих за нуль. Тобто у темряві листки рослин так само втрачали вологу (хоча й зі швидкістю, на порядок меншою, ніж на світлі) внаслідок неповного закриття продихів і випаровування через кутикулу. На світлі, коли продихи відкриті, значення останнього стає неістотним порівняно із продиховою провідністю. Нещодавно встановлено, що в рослин рису рівень продихової провідності впродовж ночі слабо залежить від вологозабезпеченості рослин, але тісно корелює з інтенсивністю темного дихання [38].

У якості ще однієї відміни варто відзначити дещо повільніший підйом індукційних кривих транспірації впродовж перших 20 хв і меншу тенденцію виходу на плато наприкінці періоду вимірювання у контрольних рослин Чигиринки і дослідних рослин Софії Київської.

У дослідних рослин сорту Чигиринка і меншою мірою в сорту Софія Київська протягом перших 20 хв після початку освітлення спостерігалася певна лаг-фаза індукційної кривої транспірації, що не відзначали для інтенсивності фотосинтезу дослідних рослин, а також транспірації контрольних. Це може свідчити про порушення узгодженості між функціонуванням фотосинтетичного і продихового апаратів за умов посухи при зміні освітленості внаслідок збільшення інерційності продихів, що, можливо, зумовлено підвищеним вмістом стресового фітогормону АБК в листках. [39].

Для оцінки власне швидкості індукції фотосинтезу незалежно від величини кінцевого максимального значення ми побудували індукційні криві із значень, нормованих на максимальні для кожного варіанта (рис. 2, в). Виявлено, що через 30 хв після увімкнення світла контрольні рослини сорту Софія Київська досягли 83 % максимуму, а сорту Чигиринка — лише 59 %. Водночас, цей параметр швидкості індукції у дослідних рослин становив, відповідно, 54 і 60 %, тобто різниця була набагато меншою, за деякою перевагою сорту Чигиринка, що пояснюється дуже сильним пригніченням інтенсивності фотосинтезу рослин останнього сорту за умов посухи та ранішим виходом на насичення цього показника, тоді як у сорту

Софія Київська протягом наступних 30 хв він збільшився майже вдвічі.

Розрахунок інтенсивності газообміну CO_2 дослідних рослин стосовно відповідних показників контрольних рослин показав, що на світлі (починаючи з 10-ї хв освітлення) у сорту Софія Київська цей параметр поступово підвищувався (з 26 до 51 %), тобто дослідні рослини ніби «наздоганяли» контрольні (рис. 2, з). Це було зумовлено значно більшою швидкістю індукції фотосинтезу впродовж перших 30 хв після увімкнення світла і швидшим виходом на плато в контролі (див. рис. 2, в). У сорту Чигиринка, навпаки, інтенсивність фотосинтезу дослідних рослин поступово «відставала» від контролю (зниження з 41 до 20 %). Нагадаємо, що показники, які відповідають нульовій точці на осі абсцис, характеризують інтенсивність темного дихання. Видно, що у дослідних рослин сорту Чигиринка цей показник вищий за контроль, а у сорту Софія Київська — нижчий.

За результатами вимірювання параметрів індукційних кривих газообміну листків на сьому добу посухи можна вважати, що у фотосинтетичному апараті під час дії цього стресора відбулися адаптаційні процеси (рис. 3). Що відбулася саме адаптація фотосинтетичного апарату, а не пом'якшення якимось чином жорсткості стресу, свідчить подальше підвищення водного дефіциту в листках порівняно з першою добою посухи (рис. 1, а).

Так, кут нахилу кривої індукції інтенсивності фотосинтезу у перші 30 хв після увімкнення світла у дослідних рослин сорту Софія Київська майже співпав з таким у контрольних рослин (рис. 3, а). Прискорення інтенсивності фотосинтезу дослідних рослин у перші 30 хв становило $7,4 \pm 0,4$, а контрольних — $7,0 \pm 0,4$ нмоль $\text{CO}_2 / (\text{м}^2 \cdot \text{с}^2)$. Відміна між ними полягала в тому, що у перших вихід на плато відбувся раніше (після 40 хв освітлення), тоді як у контрольних рослин інтенсивність асиміляції CO_2 продовжувала зростати, хоча і з меншою швидкістю, ніж одразу після початку освітлення. В результаті інтенсивність фотосинтезу листків дослідних рослин сорту Софія Київська через годину освітлення була лише на 8 % меншою, ніж контрольних.

У дослідних рослин сорту Чигиринка теж відбулась адаптація фотосинтетичного апарату до посухи, хоча й меншою мірою, ніж у сорту Софія Київська. Кут нахилу індукційної кривої підвищився порівняно з першою добою посухи, проте залишився меншим, ніж у контрольних. Прискорення інтенсивності фотосинтезу листків дослідних рослин у перші 30 хв становило $2,0 \pm 0,1$, а контрольних — $4,4 \pm 0,2$ нмоль $\text{CO}_2 / (\text{м}^2 \cdot \text{с}^2)$. Через годину освітлення інтенсивність фотосинтезу листків дослідних рослин сорту Чигиринка становила 49 % контролю, тобто значно більше за цей показник на першу добу посухи (20 %).

Індукційні криві інтенсивності транспірації листків контрольних і дослідних рослин на сьому добу посухи загалом відповідали таким щодо інтенсивності фотосинтезу, із деякими особливостями, вже обговореними для даних за першу добу, включно із лаг-фазою чітко вираженою у рослин сорту Чигиринка і слабо вираженою у сорту Софія Київська на початку освітлення (рис. 3, б).

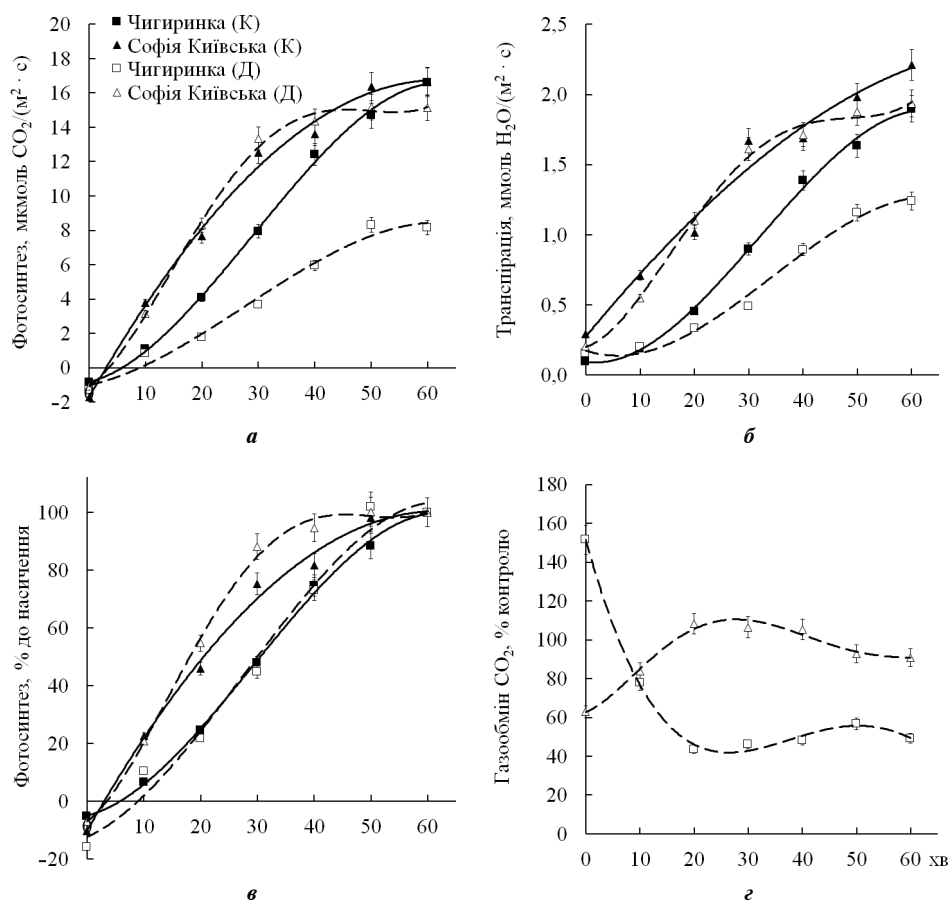


Рис. 3. Індукційні криві параметрів газообміну після увімкнення світла прапорцевих листків контрольних (К, суцільні лінії) і дослідних (Д, пунктирні лінії) рослин озимої пшениці на сьому добу посухи (30 % ПВ) у фазу цвітіння:

a — інтенсивність фотосинтезу; *б* — інтенсивність транспірації; *в* — інтенсивність газообміну CO_2 , нормована на максимальний показник (через 60 хв освітлення); *г* — інтенсивність газообміну CO_2 включно із диханням у темряві (нульове значення на осі абсцис), нормована на відповідні контрольні показники; $x \pm SE$, $n = 4$

Розрахунки проміжних значень індукційних кривих інтенсивності фотосинтезу, нормованих на максимальні значення цього показника для кожного варіанта через годину після початку освітлення, виявили, що у дослідних рослин сорту Софія Київська через 30 хв перебування на світлі інтенсивність асиміляції CO_2 становила 88 % кінцевого максимального значення, а у контрольних — 75 % (рис. 3, в). Її дещо вище значення у дослідних рослин пояснюється більшою порівняно з контрольними рослинами швидкістю підвищення інтенсивності фотосинтезу в проміжку між 10 і 30 хв освітлення. При цьому інтенсивність фотосинтезу в дослідних рослин раніше виходила на плато насичення. У контрольних і дослідних рослин сорту Чигиринка проміжні значення інтенсивності фотосинтезу щодо максимального були майже однаковими упродовж всього часу індукції, і через 30 хв становили 46 %, що істотно нижче, ніж у сорту Софія Київська.

Адаптацію фотосинтетичного апарату дослідних рослин обох сортів на сьому добу посухи демонструють розрахунки рівня інтенсивності фотосинтезу стосовно значень контрольних рослин (рис. 3, з). Сильніші зміни цього показника порівняно з початком посухи виявили в сорту Софія Київська. Через 10 хв після початку освітлення у дослідних рослин сорту Софія Київська рівень асиміляції CO_2 становив 84 % контролю, а через 20 хв — навіть 108 %. Згодом спостерігалось його поступове зменшення до 91 % через годину після увімкнення світла. У дослідних рослин сорту Чигиринка значення інтенсивності фотосинтезу щодо контролю теж підвищилися порівняно з першою добою посухи. Через 10 хв освітлення показник дослідних рослин становив 78 % контролю, а через 20 хв — 44 % і з неістотними коливаннями залишався на цьому рівні до кінця вимірювання. Як і на першу добу посухи, інтенсивність темного дихання листків дослідних рослин сорту Чигиринка була значно вищою, ніж у контрольних, а у сорту Софія Київська — нижчою.

Через тиждень після відновлення оптимальної волостості ґрунту (до 70 % ПВ) в посудинах з дослідними рослинами кути нахилу індукційних кривих інтенсивності фотосинтезу листків у всіх варіантах упродовж 40 хв після початку освітлення майже не різнились (рис. 4, а). Прискорення інтенсивності асиміляції CO_2 у цей період для контрольних і дослідних рослин сорту Чигиринка становило, відповідно, $5,2 \pm 0,3$ і $5,1 \pm 0,2$ нмоль $\text{CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{c}^2)$, у сорту Софія Київська — відповідно, $5,2 \pm 0,3$ і $5,7 \pm 0,3$ нмоль $\text{CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{c}^2)$. Після цього у дослідних рослин сорту Чигиринка спостерігався вихід на насичення, а у сорту Софія Київська — через 50 хв. У контрольних рослин першого сорту початок виходу на насичення спостерігався після 50 хв освітлення, а у другого — інтенсивність фотосинтезу зростала до кінця періоду вимірювання.

Індукційні криві інтенсивності транспірації контрольних рослин сортів Чигиринка і Софія Київська та дослідних рослин останнього сорту практично співпали (рис. 4, б). У дослідних рослин сорту Чигиринка інтенсивність транспірації після 30 хв освітлення навіть дещо перевищувала інші варіанти. Проте нагадаємо, що інтенсивність фотосинтезу у них з 30 до 40 хв після початку освітлення не відрізнялась від інших варіантів, а після цього виходила на насичення і була найнижчою. З огляду на це можна припустити, що у сорту Чигиринка власне асиміляційний апарат зазнав сильніших пошкоджень від посухи, ніж продиховий, тоді як у дослідних рослин сорту Софія Київська пошкодження було неістотним.

Через 30 хв після початку освітлення інтенсивність фотосинтезу, нормована на максимальну, у контрольних рослин сорту Софія Київська становила 48, а у сорту Чигиринка — 62 %. У дослідних рослин цих сортів — відповідно, 60 і 77 % (рис. 4, в). Ця різниця між сортами та дослідними варіантами пояснюється майже однаковою швидкістю підвищення інтенсивності асиміляції CO_2 перші 40 хв після увімкнення світла, але нижчими максимальними значеннями у дослідних рослин порівняно з контрольними, а також найвищим показником у рослин сорту Софія Київська (див. рис. 4, а).

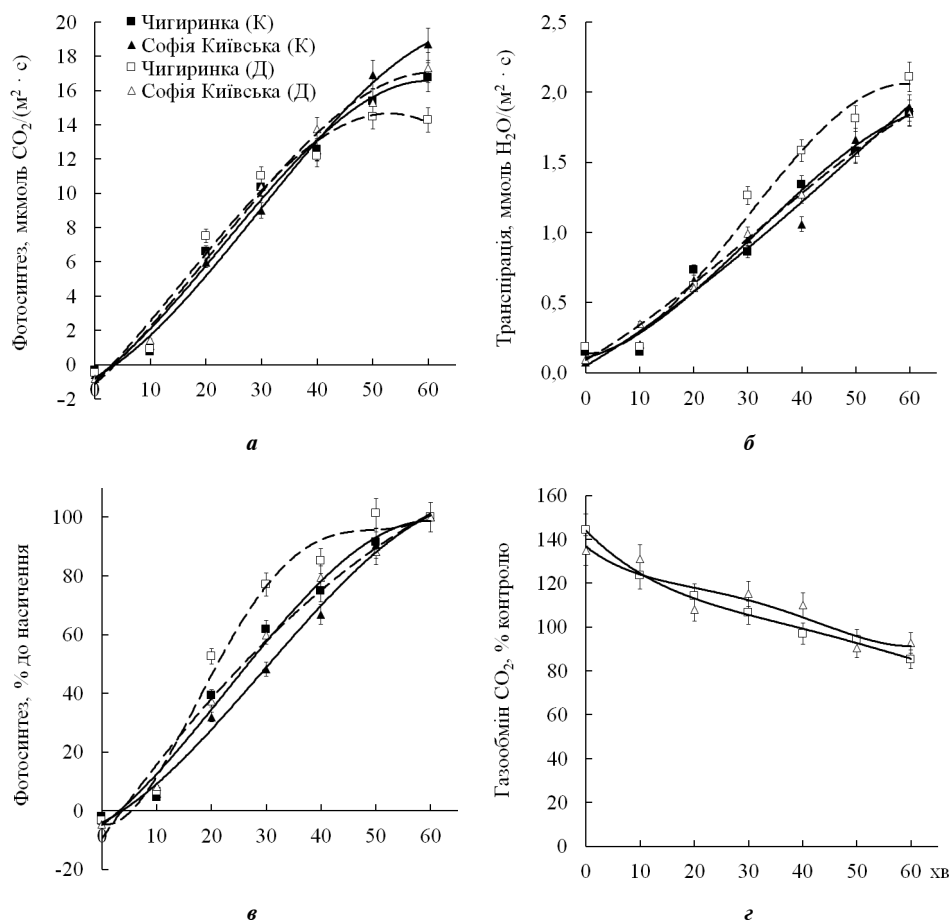


Рис. 4. Індукційні криві параметрів газообміну після увімкнення світла прапорцевих листків контрольних (К, суцільні лінії) і дослідних (Д, пунктирні лінії) рослин озимої пшениці через тиждень після відновлення оптимальної (70 %) вологості ґрунту:

a — інтенсивність фотосинтезу; *б* — інтенсивність транспірації; *в* — інтенсивність газообміну CO_2 , нормована на максимальний показник (через 60 хв освітлення); *г* — інтенсивність газообміну CO_2 включно із диханням у темряві (нульове значення на осі абсцис), нормована на відповідні контрольні показники; $x \pm SE$, $n = 4$

Динаміка інтенсивності фотосинтезу дослідних рослин щодо відповідних контрольних показників в обох сортів різнилася неістотно (рис. 4, *г*), зокрема поступово знижувалась упродовж вимірювання. Водночас в період 10—30 хв після увімкнення світла цей показник в обох сортів був у середньому на 25—10 % навіть вищий за контроль. Оскільки вважають, що визначальним чинником зростання рівня асиміляції CO_2 в цей період є ступінь активації Рубіско [13, 14], можна припустити, що зазначена перевага дослідних рослин пов'язана зі змінами співвідношення ізоформ Рубіско-активази і/або впливом зміни окисно-відновного балансу в хлоропластах на активність редоксзалежної α -ізоформи [40]. Деякою мірою це підтверджується вищою активністю ферментів антиоксидантного захисту в хлоропластах дослідних рослин, яка зберігалась і через тиждень після відновлення оптимального поливу.

Так, активність СОД і АПО у дослідних рослинах обох сортів була вищою за контрольні показники як за умов посухи, так і через тиждень після відновлення оптимальної вологості ґрунту (рис. 5). Також видно, що у дослідних рослин сорту Чигиринка активність СОД була вищою як за дії посухи, так і в період відновлення, ніж у сорту Софія Київська. Для активності АПО таке перевищення спостерігалось лише на першу добу посухи. Це можна пояснити наявністю в клітинах інших, крім АПО, систем детоксикації її субстрату — пероксиду водню, що може впливати на відношення активностей СОД/АПО.

Отже, отримані дані щодо динаміки водного дефіциту, вмісту хлорофілу в листках, особливостей індукції CO_2 - і H_2O -газообміну у підданих посузі рослин та у відновний період після зняття дії стресора вказують на наявність істотних відмінностей між сортами за ступенем реакції на зміну вологозабезпеченості рослин та свідчать про адаптивні можливості їх фотосинтетичного апарату.

Зменшення вмісту хлорофілу в листках підданих посузі рослин (див. рис. 1, б) можна розглядати не тільки як результат пошкодження фотосинтетичного апарату за впливу посухи, а й як певного роду захисну реакцію, спрямовану на зменшення кількості поглинутої світлової енергії. Відомо, що за умов посухи її надлишок збільшується внаслідок скорочення використання енергетичних кофакторів для асиміляції CO_2 і гальмування фотохімічної активності фотосистем [41]. Це загрожує інтенсифікацією перенесення електронів з електрон-транспортного ланцюга (ЕТЛ) на кисень, що супроводжується утворенням підвищеної кількості активних форм кисню (АФК), які пошкоджують компоненти фотосинтетичного апарату.

Після відновлення оптимального водного режиму ґрунту (14 доба експерименту) вміст хлорофілу в листках дослідних рослин обох

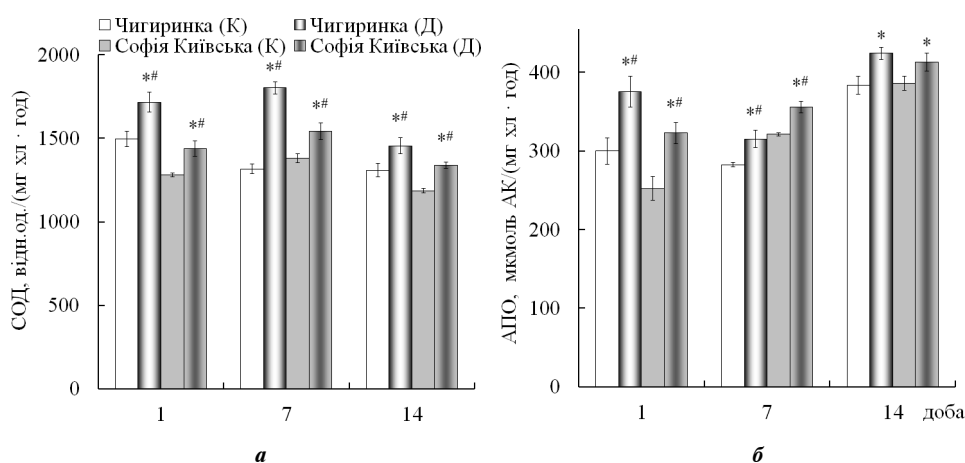


Рис. 5. Активність супероксиддисмутази (СОД) (а) і аскорбатпероксидази (АПО) (б) у хлоропластах прапорцевих листків контрольних (К) і дослідних (Д) рослин озимої пшениці двох сортів на першу і сьому доби посухи (30 % ПВ) та через тиждень (14-та доба) після відновлення оптимальної вологості ґрунту (70 % ПВ); $x \pm SE$, $n = 4$; * різниця між контролем і дослідом в одного сорту вірогідна за $p < 0,05$; # різниця між дослідними варіантами обох сортів вірогідна за $p < 0,05$

сортів залишився істотно меншим, ніж у контрольних. Можна припустити, що це зумовлено прискоренням старіння рослин за дії посухи внаслідок утворення підвищеної кількості АФК, які, крім іншого, беруть участь у функціонуванні сигнальних систем, пов'язаних з програмою розвитку [42–44]. У пшениці старіння листків супроводжується ремобілізацією у зерно азотовмісних сполук, більшість яких зосереджена саме у фотосинтетичному апараті [45].

Досліджені сорти істотно різнилися як за ступенем пригнічення інтенсивності фотосинтезу за дії посухи, так і за кінетикою індукції фотосинтезу при переході темрява—світло. Посуха значно сильніше інгібувала інтенсивність асиміляції CO_2 в сорту Чигиринка, ніж у сорту Софія Київська. Відомо, що основними чинниками гальмування інтенсивності фотосинтезу за умов посухи є зниження продигової провідності, уповільнення дифузії CO_2 з міжклітинників листка до центрів карбоксилювання (мезофільна провідність), а також порушення транспорту електронів і синтезу АТФ в хлоропластах, зниження активності і порушення синтезу Рубіско та інших ферментів циклу Кальвіна-Бенсона і посилення інтенсивності фотодихання [41].

Головна функція продихів полягає в оптимізації балансу між надходженням CO_2 всередину листка і втратами води при транспірації, підтриманні певної концентрації CO_2 у міжклітинниках листка (C_i), достатньої для забезпечення його асиміляції у хлоропластах клітин мезофілу відповідно до швидкості перебігу їх світлових і темнових реакцій [46]. Тобто C_i і водний режим листка є основними чинниками регуляції продигової провідності [47]. За нормального стану продигового апарату на світлі концентрація CO_2 всередині листка нижча за таку в повітрі над листком, оскільки надходження CO_2 обмежується його дифузиею через продихи. У темряві вона вища за атмосферну через виділення CO_2 клітинами мезофілу внаслідок темного дихання, при цьому стан продихів характеризується мінімальною апертурою, а отже — і провідністю. Ці положення ілюструють проведені нами розрахунки динаміки продигової провідності для CO_2 та C_i у міжклітинниках листків пшениці після увімкнення світла (рис. 6).

Провідність продихів у контрольних рослин сорту Софія Київська після увімкнення світла підвищувалась майже лінійно (рис. 6, а). Те саме спостерігалось у контрольних рослин сорту Чигиринка, але після 20 хв освітлення. Одразу після увімкнення світла підвищення цього показника у них відбувалось повільніше, ніж у першого сорту. Аналогічну затримку відкриття продихів на початку освітлення можна відзначити і для дослідних рослин сорту Софія Київська. Характерним для цих трьох варіантів є те, що до кінця періоду вимірювання (60 хв) провідність продихів невпинно зростала, навіть не виявляючи тенденції до виходу на насичення, на відміну від асиміляції CO_2 (див. рис. 2, а). Лише у дослідних рослин сорту Чигиринка динаміка цього показника була подібною до такої інтенсивності фотосинтезу.

Зазвичай, уповільнення підвищення інтенсивності фотосинтезу за високих значень продигової провідності пояснюється збільшенням

ОСОБЛИВОСТІ СВІТЛОВОЇ ІНДУКЦІЇ ГАЗООБМІНУ ЛИСТКІВ

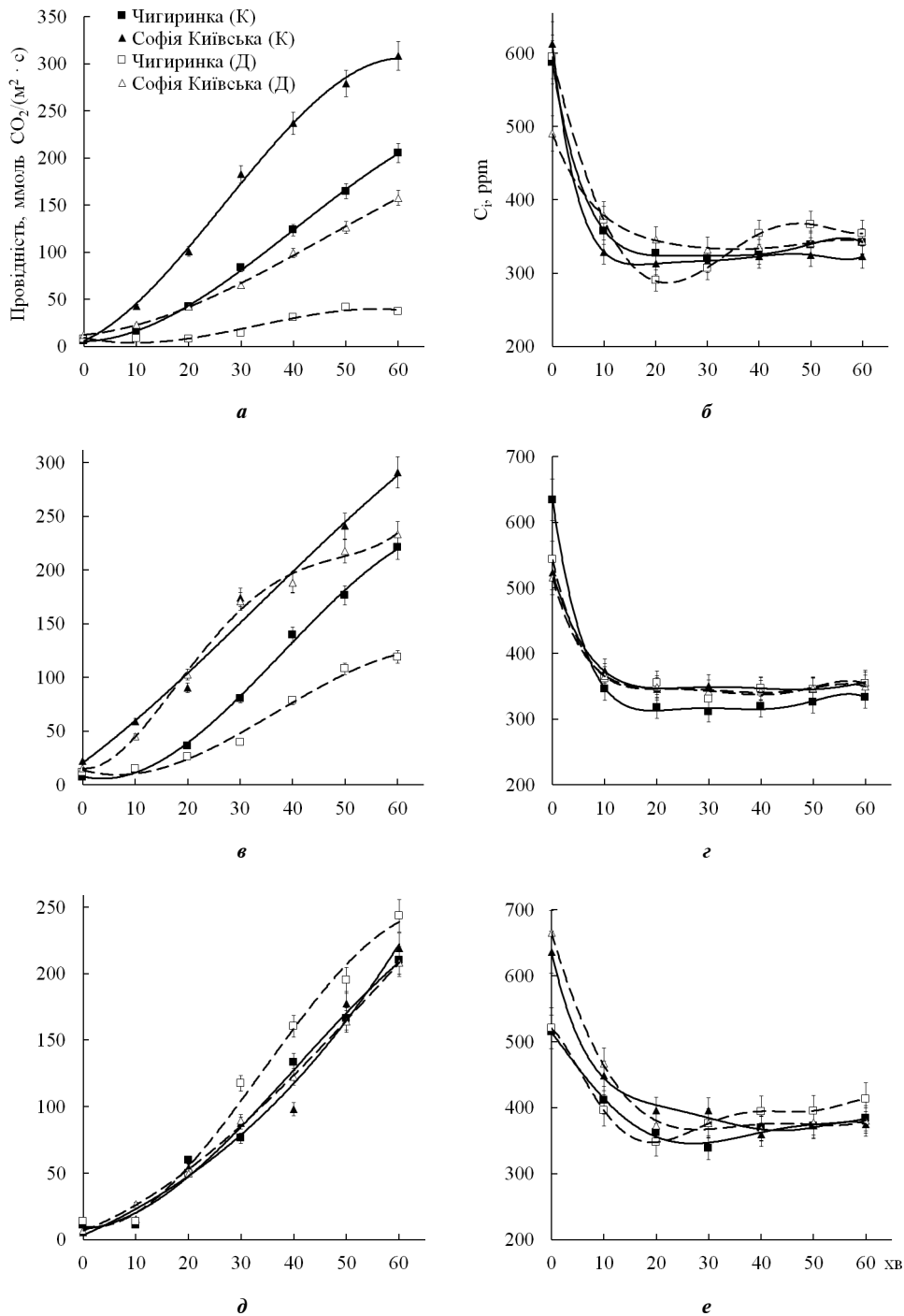


Рис. 6. Провідність продихів для CO₂ (*a*, *в*, *д*) і концентрація CO₂ у міжклітинниках листків (*б*, *г*, *е*) контрольних (К) і підданих посуї (Д) рослин пшениці на першу (*a*, *б*) і сьому (*в*, *г*) доби посухи (30 % ПВ) та через тиждень після відновлення оптимальної вологості ґрунту (*д*, *е*); $\bar{x} \pm SE$, $n = 4$

частки непродихових чинників у лімітуванні асиміляції CO₂ [11]. До останніх, зокрема, належить швидкість регенерації рибулозобісфос-

фату в циклі Кальвіна-Бенсона, інтенсивність активації Рубіско ферментом Рубіско-активазою та ефективність функціонування ЕТЛ.

Розрахунки C_i показали, що у темряві (точка 0 на осі абсцис) вона була вища за атмосферну (яка становила 430 ppm), а з початком освітлення стрімко падала і після 20 хв освітлення у контрольних рослин обох сортів та дослідних сорту Софія Київська стабілізувалась на рівні приблизно 330 ppm без істотної різниці між цими варіантами (рис. 6, б). У дослідних рослин сорту Чигиринка C_i на 20 хв вимірювання була нижчою, ніж сорту Софія Київська, в діапазоні 40–50 хв проявляла тенденцію до перевищення, а через 60 хв освітлення зрівнялась з іншими варіантами.

Така динаміка в останньому варіанті була зумовлена затримкою реакції продохів на початку освітлення, що добре видно на рис. 6, а, коли їх провідність упродовж перших 20 хв після увімкнення світла залишалась практично на одному рівні з темрявою. Проте асиміляція CO_2 у клітинах мезофілу вже почалася (хоча й зі значно зменшеною порівняно з контролем швидкістю), що врешті-решт призвело до зниження C_i . Після цього продохи почали відкриватися, і через 30 хв після початку освітлення C_i у цьому варіанті зрівнялась з іншими. Перевищення C_i середнього рівня в діапазоні 40–50 хв після початку освітлення можна пояснити сильним пригніченням посухою власне процесів асиміляції CO_2 у рослин сорту Чигиринка. Тому подальше відкривання продохів привело до надходження у міжклітинники кількості CO_2 , більшої, ніж фотосинтетичний апарат клітин мезофілу міг засвоїти. І лише через 60 хв після увімкнення світла ці процеси узгодилися.

На сьому добу посухи провідність продохів дослідних рослин значно підвищилась порівняно з першою добою (рис. 6, в), що пояснюється адаптацією фотосинтетичного апарату до умов водного стресу і підвищенням інтенсивності асиміляції CO_2 . Істотної різниці між варіантами за C_i на світлі не спостерігалось (рис. 6, з). Те саме можна відзначити для контрольних і дослідних рослин через тиждень після відновлення оптимальної вологості ґрунту (рис. 6, д, е). Після 20 хв освітлення C_i стабілізувалась на одному рівні (хоча інтенсивність фотосинтезу продовжувала підвищуватись) без істотної різниці між варіантами.

Обговорювані результати свідчать, що у рослин пшениці нетривала посуха на рівні 30 % ПВ сильніше пригнічує активність фотосинтетичного апарату клітин мезофілу, ніж функціональний стан продохів. Останні лише підлаштовуються до реальної інтенсивності потоку CO_2 із міжклітинників до хлоропластів, яка визначається швидкістю його фіксації у циклі Кальвіна-Бенсона. Це підтверджується відсутністю різниці за C_i між контрольними і дослідними рослинами після 20 хв освітлення, хоча інтенсивність асиміляції CO_2 в останніх за умов посухи істотно нижча, ніж у контрольних.

Протягом перших 10–20 хв після увімкнення світла відбувається узгодження роботи продохового і власне фотосинтетичного апаратів, яке супроводжується певним зниженням C_i внаслідок повільнішого підвищення продохової провідності щодо асиміляції CO_2 . Більша інерційність продохів порівняно з асиміляцією CO_2 є типовою рисою

індукції фотосинтезу в культурних рослин [28]. Так, у дослідях з пшеницею виявили, що в перші хвилини індукції фотосинтезу частка продигового лімітування фотосинтезу становила близько 50 % і знижувалася до 30 % при виході інтенсивності газообміну на плато [9].

Важливо відзначити, що за переходу від темряви чи затінення до яскравого освітлення процеси конверсії світлової енергії й транспорту електронів у хлоропластах активуються значно швидше, ніж власне асиміляція CO_2 , внаслідок повільнішої активації Рубіско [9, 14]. Лаг-фаза динаміки продигової провідності перші 10–20 хв після увімкнення світла і повільніше зростання інтенсивності процесів асиміляції CO_2 , в яких витрачається енергія, порівняно з активністю транспорту електронів і синтезу енергетичних кофакторів створюють енергетичний дисбаланс в хлоропластах, перевідновлення компонентів ланцюга транспорту електронів, підвищують ризик фотопошкоджень фотосинтетичних структур.

Особливо проблема надлишку енергії в хлоропластах загострюється за умов посухи, коли процеси асиміляції CO_2 пригнічені [48]. В цей час першорядного значення набувають регуляторні системи, які зменшують кількість поглинутої світлової енергії (нагадаємо про зменшення вмісту хлорофілу в листках дослідних рослин), або посилюють її нефотохімічну дисипацію [41, 49]. Однак повністю захистити фотосинтетичний апарат від підвищення кількості АФК вони не в змозі, і тут настає черга захисної функції антиоксидантних систем, в тому числі ферментативних [50].

Відомо, що СОД і АПО працюють у «тандемі» — СОД дезактивує дуже небезпечний супероксидний аніон-радикал, що утворюється при перенесенні електронів з ЕТЛ хлоропластів безпосередньо на кисень. Водночас утворюється пероксид водню, який АПО розкладає до води і кисню [50]. На рис. 5 видно, що здебільшого підвищення активності СОД у дослідних рослин супроводжується підвищенням активності АПО.

На нашу думку, підвищена активність СОД у дослідних рослин сорту Чигиринка опосередковано свідчить про збільшення кількості утвореного супероксидного аніон-радикалу, а отже — про менш ефективну роботу інших регуляторних захисних систем, призначених запобігти цьому, порівняно із сортом Софія Київська. Очевидно, це було однією із причин сильнішого пригнічення інтенсивності фотосинтезу листків дослідних рослин першого сорту за умов посухи.

Варто зазначити, що активність ферментів СОД і АПО в хлоропластах також розглядають як один із шляхів переносу електронів в ЕТЛ хлоропластів — так званий цикл вода—вода (ЦВВ) або цикл Асада—Галівела, який виконує регуляторні й захисні функції [51]. Як і циклічний транспорт електронів, ЦВВ сприяє захисту фотосистем від фотопошкоджень і збільшенню швидкості синтезу АТФ відносно відновлення НАДФН. Вважається, що за стаціонарного освітлення активність ЦВВ досить невисока навіть за стресових умов [49]. Водночас відносна активність і фізіологічна значимість ЦВВ зростає за змінного освітлення, зокрема за переходу від темряви чи затінення до яскравого світла, коли інтенсивність транспорту електронів перевищує потреби асиміляції CO_2 [51, 52]. Можна припустити, що в нашо-

му досліді за умов посухи значимість ЦВВ в регуляції енергетичного балансу в хлоропластах зростала (особливо в менш стійкого сорту Чигиринка) як наслідок недостатності інших механізмів, зокрема циклічного транспорту електронів і малатного шунта.

Для подальшого аналізу балансу двох різноспрямованих газових потоків у листку — водяної пари назовні та CO_2 всередину — ми побудували залежності між інтенсивностями транспірації та асиміляції CO_2 (рис. 7). Розрахунки коефіцієнтів кореляції для контрольних і дослідних рослин окремо за всіма точками індукційних кривих (крім дихання у темряві) та строками вимірювання виявили високу щільність зв'язку між цими параметрами газообміну, який апроксимувався лінійними рівняннями. Їх інформаційна цінність полягає в тому, що коефіцієнт при аргументі функції характеризує миттєву ефективність використання води під час фотосинтезу (WUE_i), тобто скільки мкмоль CO_2 фіксується на 1 ммоль випаруваної води [53]. На рис. 7, а представлені лінії трендів та рівняння, що їх апроксимують, для двох масивів даних, отриманих на контрольних і дослідних рослинах упро-

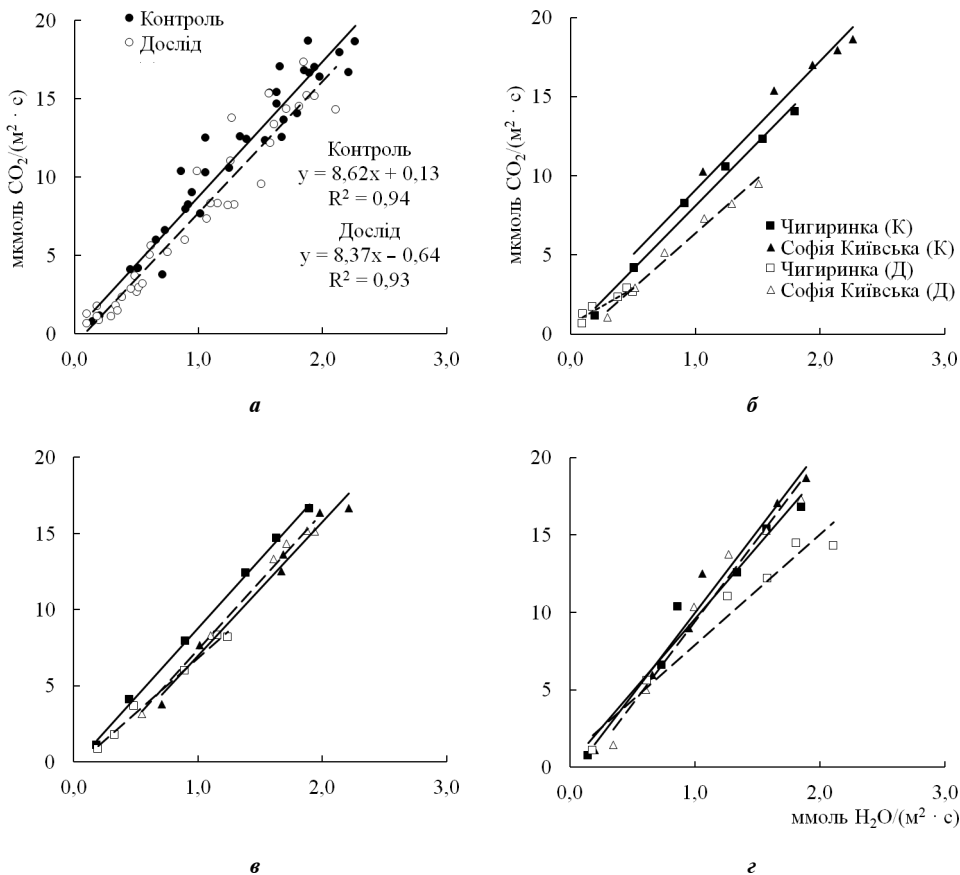


Рис. 7. Кореляційні зв'язки між інтенсивністю транспірації і фотосинтезу прапорцевих листків контрольних (суцільні лінії) і дослідних (пунктирні лінії) рослин озимої пшениці по всіх варіантах і строках вимірювання (а) та на першу (б) і сьому (в) добу посухи (30 % ПВ) і через тиждень (14-та доба) (г) після відновлення оптимальної вологості ґрунту (70 % ПВ)

довж усього експерименту. Видно, що лінія тренду в дослідних рослин проходить нижче такої для контрольних, а коефіцієнт при аргументі функції має тенденцію до зменшення. Це свідчить про загальне зниження WUE_i у підданих посусі рослин.

Детальніший розгляд по сортах, варіантах і строках вимірювання дав змогу уточнити сортоспецифічність цього показника залежно від умов водозабезпечення (рис. 7, табл. 1). На першу добу посухи WUE_i у дослідних рослин обох сортів була істотно нижчою, ніж у контрольних (рис. 7, б). Водночас цей показник у дослідних рослин сорту Софія Київська був істотно вищим, ніж у сорту Чигиринка, як на першу добу експерименту, так і подальші строки вимірювання. На сьому добу посухи WUE_i у дослідних рослин значно підвищилась (рис. 7, в). Проте у рослин сорту Чигиринка вона не досягла контрольного значення, а у сорту Софія Київська навіть неістотно його перевищила. Через тиждень після відновлення оптимальної вологості ґрунту в дослідних посудинах у підданих посусі рослин сорту Чигиринка WUE_i була істотно меншою, ніж в контролі, а у сорту Софія Київська різниці практично не було (рис. 7, г).

Отже, у рослин сорту Чигиринка посуха істотно негативно вплинула на WUE_i , причому цей вплив зберігся навіть через тиждень після зняття дії стресора. У рослин сорту Софія Київська такий ефект спостерігався лише на початку посухи. Слід також зазначити, що різниця за WUE_i між контрольними рослинами обох сортів була неістотною в усі строки вимірювань.

Беручи до уваги обговорювані вище результати розрахунків C_i , які засвідчують менший вплив посухи на продиховий апарат, ніж на асиміляцію CO_2 в клітинах мезофілу, можна дійти висновку, що зменшення WUE_i у дослідних рослин зумовлене саме пригніченням процесів фіксації CO_2 у хлоропластах. При цьому детальніше проявилися генотипні відмінності між рослинами пшениці за стійкістю асиміляційного апарату до посухи.

Оскільки фотосинтез є основою продукційного процесу в рослинному організмі, ці відмінності не могли не позначитись на зер-

ТАБЛИЦЯ 1. Рівняння, коефіцієнти достовірності апроксимації та кореляції зв'язків між інтенсивностями транспірації та асиміляції CO_2 , наведеними на рис. 7, б, в, г ($x \pm SE$; $n = 6$)

Сорт	Варіант	Перша доба посухи	Сьома доба посухи	Відновлення
Чигиринка	Контроль	$y = 8,05x + 0,06$ $R^2 = 0,99$ $r = 0,99$	$y = 9,06x - 0,29$ $R^2 = 1,00$ $r = 1,00$	$y = 9,38x + 0,21$ $R^2 = 0,97$ $r = 0,98$
	Дослід	$y = 4,49x + 0,62^{**}$ $R^2 = 0,90$ $r = 0,95$	$y = 7,23x - 0,40^{**}$ $R^2 = 0,99$ $r = 0,99$	$y = 7,13x + 0,77^{**}$ $R^2 = 0,96$ $r = 0,98$
Софія Київська	Контроль	$y = 8,16x + 0,92$ $R^2 = 0,98$ $r = 0,99$	$y = 8,78x - 1,81$ $R^2 = 0,98$ $r = 0,99$	$y = 10,61x - 0,63$ $R^2 = 0,98$ $r = 0,99$
	Дослід	$y = 6,94x - 0,59^{**}$ $R^2 = 0,98$ $r = 0,99$	$y = 9,01x - 1,62^{\#}$ $R^2 = 0,99$ $r = 0,99$	$y = 10,70x - 1,30^{\#}$ $R^2 = 0,97$ $r = 0,98$

* різниця між контролем і дослідом в одного сорту вірогідна за $p < 0,05$; # різниця між дослідними варіантами обох сортів вірогідна за $p < 0,05$.

новій продуктивності дослідних рослин. Дійсно, з даних, наведених у табл. 2, видно, що маса зерна з головних пагонів і цілих контрольних рослин досліджених сортів практично не різнилась. Водночас, тижнева посуха у фазу цвітіння набагато сильніше вплинула на зернову продуктивність рослин сорту Чигиринка, ніж Софія Київська. Зниження маси зерна у дослідних рослин обох сортів відбулося переважно внаслідок істотного зменшення кількості зерен. Відомо, що фаза цвітіння є критичною для формування зернової продуктивності пшениці, і нестача асимілятів у цей період спричиняє відмирання квіток і абортів зав'язей [54]. Проте у дослідних рослин сорту Софія Київська маса 1000 зерен була навіть вищою за контроль, а у сорту Чигиринка — меншою. Оскільки маса окремої зернівки визначається забезпеченістю асимілятатами під час наливання зерна, це свідчить про високу активність асиміляції CO₂ у дослідних рослин першого сорту в цей період. В літературі є дані, що озима пшениця за відновлення поливу після короткочасного або легкого водного стресу може повністю відновити функціональну активність [55]. За зменшеної кількості зерен внаслідок дії посухи під час цвітіння забезпеченість зернівок, що вижили, асимілятатами починаючи з молочної стиглості підвищилась, що й спричинило збільшення маси 1000 зерен.

У дослідних рослин сорту Чигиринка асиміляційна активність, очевидно, повністю не відновилась, конкуренція між зернівками за

ТАБЛИЦЯ 2. Вплив тижневої посухи (30 % ПВ) у фазу цвітіння на зернову продуктивність рослин озимої пшениці сортів Чигиринка і Софія Київська ($x \pm SE$; $n = 20$)

Сорт	Варіант	Маса пагона, г	Маса зерна, г	Кількість зерен, шт.	Маса 1000 зерен, г
Головний пагін					
Чигиринка	Контроль	3,19±0,20	1,81±0,05	43,2±1,7	41,5±0,8
	Дослід	2,62±0,11	1,16±0,07 [#]	33,3±1,2 [#]	35,4±2,1 [#]
	% контролю	82,3*	64,3*	77,1*	85,3*
Софія Київська	Контроль	3,14±0,10	1,80±0,06	41,5±1,2	43,2±0,8
	Дослід	3,02±0,09	1,79±0,06 [#]	38,1±0,7 [#]	46,9±1,2 [#]
	% контролю	96,0	99,4	91,8*	108,7*
Ціла рослина					
Чигиринка	Контроль	5,31±0,48	2,93±0,26	77,5±6,9	38,1±0,9
	Дослід	3,56±0,27	1,50±0,13 [#]	44,0±3,4	34,8±2,1 [#]
	% контролю	67,0*	51,3*	56,8*	91,4
Софія Київська	Контроль	4,78±0,39	2,66±0,22	68,3±5,9	39,3±0,7
	Дослід	3,73±0,26	2,17±0,15 [#]	47,3±3,2	46,1±1,1 [#]
	% контролю	78,1*	81,6	69,2*	117,2*

* різниця між контролем і дослідом одного сорту вірогідна за $p < 0,05$; [#] різниця між дослідними варіантами обох сортів вірогідна за $p < 0,05$.

асиміляти залишалась напруженою (особливо на головному пагоні), що й призвело до зменшення їх виповненості. У свою чергу, на тлі скорочення кількості зерен це призвело до значно сильнішого падіння зернової продуктивності, ніж у сорту Софія Київська. Слід також зазначити, що зменшення асиміляційної активності листків дослідних рослин сорту Чигиринка в період наливання зерна могла бути спричинена не тільки незворотним пригніченням фотосинтетичного апарату посухою, а й згаданим вище прискоренням його старіння, про що опосередковано свідчать менший вміст хлорофілу в листках (рис. 1, б) і вища активність антиоксидантних ферментів (рис. 5) через тиждень після припинення посухи, тобто вже в період молочної стиглості зерна.

Таким чином, у результаті проведених досліджень виявлено генотипні відмінності за динамікою індукції інтенсивності асиміляції CO_2 і транспірації листків озимої пшениці за переходу від темряви до світла. Посуха істотно впливає на динаміку індукції, зокрема знижує швидкість зростання інтенсивності газообміну та її кінцеве значення за світлового насичення, при цьому генотипні відмінності проявляються контрастніше.

За дії посухи істотно зменшується вміст хлорофілу в листках та підвищується активність антиоксидантних ферментів хлоропластів — СОД і АПО. Ці зміни спостерігаються як безпосередньо під час дії стресора, так і в період відновлення. Ефект був сильніше виражений у менш стійкого сорту.

Фотосинтетичний апарат листків пшениці пластичного сорту здатен адаптуватися до нетривалої помірної посухи та практично повністю відновлюватися після її припинення. У менш стійкого сорту ця здатність була виражена слабше, що призвело до істотного зниження зернової продуктивності рослин.

Виявлено, що пригнічення інтенсивності асиміляції CO_2 в листках пшениці за умов посухи більшою мірою зумовлене її негативним впливом власне на фотосинтетичний апарат клітин мезофілу, ніж на функціонування продихів. Це підтверджується розрахунками C_i , яка після 20 хв від початку освітлення стабілізувалась на одному рівні без істотної різниці між контрольними і дослідними варіантами, хоча при цьому інтенсивність фотосинтезу і транспірації у них значно різнилась. Отже, продихи підлаштовували свою провідність під потребу поточного фотосинтезу, що і є їх головною функцією, незважаючи на вплив посухи.

Внаслідок сильніше вираженого впливу посухи на фотосинтетичний апарат, ніж на продихи, у підданих дії стресора рослин знижується ефективність використання води при фотосинтезі. У пластичного сорту цей показник швидко відновлюється до контрольного рівня, а у менш стійкого — залишається істотно меншим навіть через тиждень після припинення посухи.

Виявлені генотипні відмінності щодо впливу посухи на параметри функціонування фотосинтетичного і продихового апаратів листків пшениці за зміни умов освітлення свідчать про перспективність використання цих показників для оцінки селекційного матеріалу з метою підвищення екологічної пластичності нових сортів пшениці.

REFERENCES

1. Ray, D.K., Ramankutty, N., Mueller, N.D., West, P.C. & Foley, J.A. (2012). Recent patterns of crop yield growth and stagnation. *Nature Comm.*, 3, 1293. <https://doi.org/10.1038/ncomms2296>
2. Ray, D.K., Mueller, N.D., West, P.C. & Foley, J.A. (2013). Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *PLoS One*, 8, e66428. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066428>
3. Long, S.P., Marshall-Colon, A. & Zhu, X.G. (2015). Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential. *Cell*, 161, pp. 56-66. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.03.019>
4. Carmo-Silva, E., Andralojc, P.J., Scales, J.C., Driever, S.M., Mead, A., Lawson, T., Raines, C.A. & Parry, M.A.J. (2017). Phenotyping of field-grown wheat in the UK highlights contribution of light response of photosynthesis and flag leaf longevity to grain yield. *J. Exp. Bot.*, 68, pp. 3473-3486. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx169>
5. Sanchez-Bragado, R., Elazab, A., Zhou, B.W., Serret, M.D., Bort, J., Nieto-Taladriz, M.T. & Araus, J.L. (2014). Contribution of the ear and the flag leaf to grain filling in durum wheat inferred from the carbon isotope signature: genotypic and growing conditions effects. *J. Int. Plant Biol.*, 56, pp. 444-454. <https://doi.org/10.1111/jipb.12106>
6. 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.A. (2023). Wiring diagram for source strength traits impacting wheat yield potential. *J. Exp. Bot.*, 74 (1), pp. 72-90. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac415>
7. Slattery, R.A., Walker, B.J., Weber, A.P. & Ort, D.R. (2018). The impacts of fluctuating light on crop performance. *Plant Physiol.*, 176, pp. 990-1003. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01234>
8. Tanaka, Y., Adachi, S. & Yamori, W. (2019). Natural genetic variation of the photosynthetic induction response to fluctuating light environment. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 49, pp. 52-59. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.04.010>
9. 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. *Philosoph. Transact. Royal Society B, Biol. Sci.*, 372 (1730), 20160543. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0543>
10. Wang, Y., Burgess, S.J., de Becker, E.M. & Long, S.P. (2020). Photosynthesis in the fleeting shadows: an overlooked opportunity for increasing crop productivity? *Plant J.*, 101 (4), pp. 874-884. <https://doi.org/10.1111/tpj.14663>
11. Deans, R.M., Farquhar, G.D. & Busch, F.A. (2019). Estimating stomatal and biochemical limitations during photosynthetic induction. *Plant, Cell Env.*, 42, pp. 3227-3240. <https://doi.org/10.1111/pce.13622>
12. Acevedo-Siaca, L., Coe, R., Quick, W.P. & Long, S.P. (2021). Variation between rice accessions in photosynthetic induction in flag leaves and underlying mechanisms. *J. Exp. Bot.*, 72 (4), pp. 1282-1294. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa520>
13. Taylor, S.H., Gonzalez-Escobar, E., Page, R., Parry, M.A.J., Long, S.P. & Carmo-Silva, E. (2022). Faster than expected Rubisco deactivation in shade reduces cowpea photosynthetic potential in variable light conditions. *Nature Plants*, 8, pp. 118-124. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-01068-9>
14. Salter, W.T., Merchant, A.M., Richards, R.A., Trethowan, R. & Buckley, T.N. (2019). Rate of photosynthetic induction in fluctuating light varies widely among genotypes of wheat. *J. Exp. Bot.*, 70(10), pp. 2787-2796. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz100>
15. Soleh, M.A., Tanaka, Y., Nomoto, Y., Iwahashi, Y., Nakashima, K., Fukuda, Y., Long, S.P. & Shiraiwa, T. (2016). Factors underlying genotypic differences in the induction of photosynthesis in soybean *Glycine max* (L.) Merr. *Plant, Cell and Env.*, 39, pp. 685-693. <https://doi.org/10.1111/pce.12674>
16. Deans, R.M., Brodribb, T.J., Busch, F.A. & Farquhar, G.D. (2019). Plant water use strategy mediates stomatal effects on the light induction of photosynthesis. *New Phytol.*, 222, pp. 382-395. <https://doi.org/10.1111/nph.15572>
17. McAusland, L., Vialet-Chabrand, S., Davey, P., Baker, N.R., Brendel, O. & Lawson, T. (2016). Effects of kinetics of light-induced stomatal responses on photosynthesis and water use efficiency. *New Phytol.*, 211, pp. 1209-1220. <https://doi.org/10.1111/nph.14000>

18. Zhang, Q., Peng, S. & Li, Y. (2019). Increase rate of light-induced stomatal conductance is related to stomatal size in the genus *Oryza*. *J. Exp. Bot.*, 70 (19), pp. 5259-5269. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz267>
19. Sakoda, K., Yamori, W., Groszmann, M. & Evans, J.R. (2021). Stomatal, mesophyll conductance, and biochemical limitations to photosynthesis during induction. *Plant Physiol.*, 185 (1), pp. 146-160. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab011>
20. Kaiser, E., Morales, A., Harbinson, J., Heuvelink, E., Prinzenberg, A.E. & Marcelis, L.F.M. (2016). Metabolic and diffusional limitations of photosynthesis in fluctuating irradiance in *Arabidopsis thaliana*. *Sci. Rep.*, 6, 31252. <https://doi.org/10.1038/srep31252>
21. Faralli, M., Cockram, J., Ober, E., Wall, S., Galle, A., Van Rie, J., Raines, C. & Lawson, T. (2019). Genotypic, developmental and environmental effects on the rapidity of g_s in wheat: Impacts on carbon gain and water-use efficiency. *Front. Plant Sci.*, 10, 492. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00492>
22. Taylor, S.H., Orr, D.J., Carmo-Silva, E. & Long, S.P. (2020). During photosynthetic induction, biochemical and stomatal limitations differ between Brassica crops. *Plant, Cell Env.*, 43, pp. 2623-2636. <https://doi.org/10.1111/pce.13862>
23. Murchie, E.H., Kefauver, S., Araus, J.L., Muller, O., Rascher, U., Flood, P.J. & Lawson, T. (2018). Measuring the dynamic photosynthetic. *Ann. Bot.*, 122 (2), pp. 207-220. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy087>
24. Kaiser, E., Morales, A. & Harbinson, J. (2018). Fluctuating light takes crop photosynthesis on a rollercoaster ride. *Plant Physiol.*, 176, pp. 977-989. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01250>
25. Lawson, T. & Vialet-Chabrand, S. (2019). Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytol.*, 221 (1), pp. 93-98. <https://doi.org/10.1111/nph.15330>
26. Kromdijk, J., Glowacka, 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. *Sci.*, 354, pp. 857-861. <https://doi.org/10.1126/science.aai8878>
27. Faralli, M., Matthews, J. & Lawson, T. (2019). Exploiting natural variation and genetic manipulation of stomatal conductance for crop improvement. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 49, pp. 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.01.003>
28. Long, S.P., Taylor, S.H., Burgess, S.J., Carmo-Silva, E., Lawson, T., De Souza, A.P., Leonelli, L. & Wang, Y. (2022). Into the shadows and back into sunlight: Photosynthesis in fluctuating light. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 73, pp. 617-648. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-070221-024745>
29. Eyland, D., van Wesemael, J., Lawson, T. & Carpentier, S. (2021). The impact of slow stomatal kinetics on photosynthesis and water use efficiency under fluctuating light. *Plant Physiol.*, 186 (2), pp. 998-1012. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab114>
30. Vialet-Chabrand, S., Matthews, J.S.A., Simkin, A.J., Raines, C.A. & Lawson, T. (2017). Importance of fluctuations in light on plant photosynthetic acclimation. *Plant Physiol.*, 173 (4), pp. 2163-2179. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01767>
31. Yamori, W., Kusumi, K., Iba, K. & Terashima, I. (2020). Increased stomatal conductance induces rapid changes to photosynthetic rate in response to naturally fluctuating light conditions in rice. *Plant Cell Env.*, 43, pp. 1230-1240. <https://doi.org/10.1111/pce.13725>
32. Morgun, V.V., Stasik, O.O., Kiriziy, D.A. & Sokolovska-Sergiienko, O.G. (2019). Effect of drought on photosynthetic apparatus, activity of antioxidant enzymes, and productivity of modern winter wheat varieties. *Regul. Mechan. Bio.*, 10 (1), pp. 12-21. <https://doi.org/10.15421/021903>
33. Shmatko, I.G., Grigoryuk, I.A., Shvedova, O.E. & Petrenko, N.I. (1985). Determination of the physiological reaction of cereals to deterioration of water availability and temperature increase. IPPG, Kiev [in Russian].
34. 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. *Plant Physiol.*, 144, pp. 307-313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
35. Laisk, A. & Oja, V. (1998). Dynamics of leaf photosynthesis: rapid response measurements and their interpretations. Collingwood, CSIRO Publishing.
36. Giannopolitis, C.N. & Ries, S.K. (1977). Superoxide dismutase. Occurrence in higher plants. *Plant Physiol.*, 59 (2), pp. 309-314. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>

37. Chen, G.-X. & Asada, K. (1989). Ascorbate peroxidase in tea leaves: occurrence of two isozymes and the differences in their enzymatic and molecular properties. *Plant and Cell Physiol.*, 30, pp. 987-998. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a077844>
38. Yan, Y., Ryu, Y., Dechant, B., Li, B. & Kim, J. (2023) Dark respiration explains nocturnal stomatal conductance in rice regardless of drought and nutrient stress. *Plant, Cell & Env.*, 46, pp. 3748-3759. <https://doi.org/10.1111/pce.14710>
39. Zhang, J., Chen, X., Song, Y. & Gong, Z. (2024). Integrative regulatory mechanisms of stomatal movements under changing climate. *J. Integr. Plant Biol.*, 66, No. 3, pp. 368-393. <https://doi.org/10.1111/jipb.13611>
40. Amaral, J., Lobo, A.K.M. & Carmo-Silva, E. (2024). Regulation of Rubisco activity in crops. *New Phytol.*, 241, pp. 35-51. <https://doi.org/10.1111/nph.19369>
41. Zahra, N., Hafeez, M.B., Kausar, A., Al Zeidi, M., Asekova, S., Siddique, K. H. & Farooq, M. (2023). Plant photosynthetic responses under drought stress: Effects and management. *J. Agr. Crop Sci.*, 209 (5), pp. 651-672. <https://doi.org/10.1111/jac.12652>
42. Krieger-Liszkay, A., Krupinska, K. & Shimakawa, G. (2019). The impact of photosynthesis on initiation of leaf senescence. *Physiol. Plant.*, 166, pp. 148-164. <https://doi.org/10.1111/ppl.12921>
43. Sade, N., del Mar Rubio-Wilhelmi, M., Umnajkitikorn, K. & Blumwald, E. (2018). Stress-induced senescence and plant tolerance to abiotic stress. *J. Exp. Bot.*, 69, No. 4, pp. 845-853. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx235>
44. Stasik, O.O., Kiriziy, D.A., Sokolovska-Sergiienko, O.G. & Bondarenko, O.Yu. (2020). Influence of drought on the photosynthetic apparatus activity, senescence rate, and productivity in wheat plants. *Fiziol. rast. genet.*, 52, No. 5, pp. 371-387. <https://doi.org/10.15407/frg2020.05.371>
45. Have, M., Marmagne, A., Chardon, F. & Masclaux-Daubresse, C. (2017). Nitrogen remobilization during leaf senescence: lessons from Arabidopsis to crops. *J. Exp. Bot.*, 68, No. 10, pp. 2513-2529. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw365>
46. Nunes, T.D.G., Zhang, D. & Raissig, M.T. (2020). Form, development and function of grass stomata. *Plant J.*, 101, pp. 780-799. <https://doi.org/10.1111/tpj.14552>
47. Ehonen, S., Yarmolinsky, D., Kollist, H. & Kangasjärvi, J. (2019). Reactive oxygen species, photosynthesis, and environment in the regulation of stomata. *Antioxidants & Redox Sign.*, 30, No. 9, pp. 1220-1237. <https://doi.org/10.1089/ars.2017.7455>
48. Henry, C., John, G.P., Pan, R., Bartlett, M.K., Fletcher, L.R., Scoffoni, C. & Sack, L. (2019). A stomatal safety-efficiency trade-off constrains responses to leaf dehydration. *Nature Comm.*, 10, 3398. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11006-1>
49. 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, 301. <https://doi.org/10.3390/plants9030301>
50. Foyer, C. H. & Shigeoka, S. (2011). Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. *Plant Physiol.*, 155 (1), pp. 93-100. <https://doi.org/10.1104/pp.110.166181>
51. Endo, T. & Asada, K. (2008). Photosystem I and photoprotection: cyclic electron flow and water-water cycle. In: Demmig-Adams, B., Adams, W.W. & Mattoo, A.K. (Eds.). *Photoprotection, Photoinhibition, Gene Reg. Env.* (pp. 205-221), Dordrecht: Springer Sci., Business Media B.V. https://doi.org/10.1007/1-4020-3579-9_14
52. Sun, H., Yang, Y.-J. & Huang, W. (2020). The water-water cycle is more effective in regulating redox state of photosystem I under fluctuating light than cyclic electron transport. *Biochim. Biophys. Acta. Bio.*, 1861, 148235. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2020.148235>
53. Endres, L., Silva, J.V., Ferreira, V.M. & de Souza Barbosa, G. (2010). Photosynthesis and water relations in brazilian sugarcane. *Open Agricult. J.*, 4 (1), pp. 31-37. <https://doi.org/10.2174/1874331501004010031>
54. Morgun, V.V., Stasik, O.O., Kiriziy, D.A., Sokolovska-Sergiienko, O.G. & Makharynska, N.M. (2019). Effects of drought at different periods of wheat development on the leaf photosynthetic apparatus and productivity. *Reg. Mech. Biosyst.*, 10 (4), pp. 406-414. <https://doi.org/10.15421/021961>
55. Wu, H. & Yang, Z. (2024). Effects of drought stress and postdrought rewatering on winter wheat: A meta-analysis. *Agronom.*, 14, 298. <https://doi.org/10.3390/agronomy14020298>

Received 15.04.2024

FEATURES OF LIGHT INDUCTION OF GAS EXCHANGE IN WHEAT LEAVES UNDER DROUGHT OF DIFFERENT DURATION AND DURING THE RECOVERY PERIOD

D.A. Kiriziy, A.S. Kedruk, O.G. Sokolovska-Sergiienko, N.M. Makharynska, O.O. Stasik

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

In order to find ways to further improve the functioning of photosynthetic and stomatal apparatus under changing environmental conditions, the peculiarities of induction processes dynamics of CO₂ and H₂O gas exchange parameters in flag leaves of wheat plants of two genotypes contrasting in drought resistance were investigated at changes in lighting both under drought conditions and during the recovery period. Plants of winter bread wheat varieties Chygyrynka and Sofia Kyivska were grown under the conditions of pot experiment. Temperature and lighting were natural. The plants were subjected to a 7-day drought (30 % FC) during the flowering period. After that, the soil moisture in the pots with experimental plants was restored to the control level (70 % FC), which was maintained until the end of the growing season. Induction curves of flag leaves photosynthesis and transpiration were recorded after keeping them in the dark for 30 minutes. At the end of this period, the dark respiration rate was recorded and the light was turned on. CO₂ and H₂O gas exchange indices were recorded at 10-minute intervals. The total lighting time was 60 minutes. Genotypic differences in the dynamics of CO₂ assimilation and transpiration induction in winter wheat leaves during the transition from darkness to light were revealed. Drought had a significant effect on the induction dynamics, in particular, it reduced the increase in gas exchange rate and its final value under light saturation, while genotypic differences were more contrasted. The photosynthetic apparatus of wheat leaves of the drought-tolerant variety (Sofia Kyivska) was able to adapt to short-term moderate drought and recover almost completely after its termination. In the sensitive variety (Chygyrynka), this ability was expressed less, which led to a significant decrease in grain productivity of plants. It was found that suppression of CO₂ assimilation rate in wheat leaves under drought conditions was more due to its negative effect on the photosynthetic apparatus of the mesophyll cells than on the functioning of the stomata. The water use efficiency during photosynthesis decreases in plants exposed to stressor. In the drought-tolerant variety, this index quickly recovered to the control level, and in the sensitive variety, it remained significantly lower even a week after the end of the drought.

Key words: *Triticum aestivum* L., winter bread wheat, drought, photosynthesis, transpiration, light induction, productivity.

ORCID

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

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

О.Г. СОКОЛОВСЬКА-СЕРГІЄНКО — O.G. Sokolovska-Sergiienko
<https://orcid.org/0000-0001-6967-8221>

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

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