

**НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ І
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ**

Факультет захисту рослин біотехнології та екології

ПОГОДЖЕНО

Декан факультету

захисту рослин біотехнології та екології
Юлія КОЛОМІЄЦЬ.

(підпис)

«__» _____ 2026 р.

ДОПУСКАЄТЬСЯ ДО ЗАХИСТУ

Завідувач кафедри фізіології,

біохімії рослин та біоенергетики
Світлана ПРИЛУЦЬКА

(підпис)

«__» _____ 2026 р.

БАКАЛАВРСЬКА КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА

на тему: «Динаміка коливань вмісту фотосинтетичних ферментів пшениці за дії стресу»

Спеціальність «162 Біотехнологія і біоінженерія»

Освітньо-професійна програма «Біотехнологія і біоінженерія»

Гарант освітньої програми

Кандидат біологічних наук,
доцент

(підпис)

Олена КВАСКО

**Керівник бакалаврської
кваліфікаційної роботи**

Кандидат
сільськогосподарських наук
доцент

(підпис)

Наталія НЕСТЕРОВА

Виконав

(підпис)

Максим КАБИШ

Київ – 2026

**НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ І
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ
Факультет захисту рослин біотехнології та екології**

ЗАТВЕРДЖУЮ

Завідувач кафедри

фізіології, біохімії рослин та біоенергетики

Професор, Доктор біологічних наук _____ Світлана ПРИЛУЦЬКА
“ _____ ” _____ 2026 р.

**З А В Д А Н Н Я
ДО ВИКОНАННЯ БАКАЛАВРСЬКОЇ КВАЛІФІКАЦІЙНОЇ РОБОТИ
ЗДОБУВАЧУ**

Кабишу Максиму Анатолійовичу

Спеціальність 162 «Біотехнологія і біоінженерія»

Освітньо-професійна програма «Біотехнології та біоінженерія»

Тема бакалаврської кваліфікаційної роботи

«Динаміка коливань вмісту фотосинтетичних ферментів пшениці за дії стресу»

затверджена наказом від «30» жовтня 2025 року № 2596 «С». Термін подання завершеної роботи на кафедру «22» травня 2026 р. Вихідні дані до бакалаврської кваліфікаційної роботи: насіння пшениці сорту «Аврора Миронівська», літературні та інтернет джерела, загальноприйняті методики досліджень.

Перелік питань, що підлягають дослідженню:

1. Які основні зміни морфометричних показників пшениці за дії стресу?
2. Як нестача вологи та високі температури впливають на вміст фотосинтетичних пігментів пшениці?
3. Які адаптаційні механізми стійкості пшениці до абіотичних чинників стресу?
4. Які зміни відбуваються у функціонуванні фотосинтетичного апарату пшениці?

Дата видачі завдання «09» вересень 2026р.

**Керівник бакалаврської
кваліфікаційної роботи**

Наталія НЕСТЕРОВА

(підпис)

Завдання взяв до виконання

Максим КАБИШ

(підпис)

РЕФЕРАТ

Кваліфікаційна робота на тему «Динаміка коливань вмісту фотосинтетичних ферментів пшениці за дії стресу» в обсязі 49 сторінках комп'ютерного тексту формату А4, налічує 9 рисунків, 5 таблиць та 37 літературних джерел. Складається з розділів: огляд літератури, умови та методи дослідження, результати досліджень та їх аналіз.

Актуальність теми – в умовах сучасних кліматичних змін, високі температури та дефіцит вологи є одними з головних чинників, що знижують продуктивність озимої пшениці. Тому важливим є вивчення впливу цих абіотичних факторів.

Мета дослідження – дослідити вплив теплового стресу та водного дефіциту на морфометричні показники, накопичення біомаси та стан фотосинтетичного апарату рослин озимої пшениці

Відповідно меті вирішувались такі завдання:

1. Вивчити вплив різних температурних режимів та водного дефіциту на морфометричні показники рослин озимої пшениці.
2. Визначити зміни маси сирої та сухої речовини, а також вмісту води у рослинах за умов дії стресових факторів.
3. Встановити особливості змін вмісту суми хлорофілів a+b та феофітинів.
4. Оцінити ступінь адаптації сорту «Аврора Миронівська» до дії високих температур та недостатньої вологи.

Об'єкт дослідження – рослини озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту «Аврора Миронівська».

Предмет дослідження – вплив теплового стресу та водного дефіциту на морфометричні показники, накопичення біомаси, водний режим та стан фотосинтетичного апарату рослин озимої пшениці.

Ключові слова: АБІОТИЧНИЙ СТРЕС, АДАПТАЦІЯ РОСЛИН, ВОДНИЙ ДЕФІЦИТ, МОРФОМЕТРИЧНІ ПОКАЗНИКИ, ОЗИМА ПШЕНИЦЯ, ТЕПЛОВИЙ СТРЕС, ФОТОСИНТЕТИЧНІ ПІГМЕНТИ.

ABSTRACT

Qualification work on the topic "Dynamics of fluctuations in the content of photosynthetic enzymes in wheat under stress" in the amount of 49 pages of computer text in A4 format, includes 9 figures, 5 tables and 37 literary sources. Consists of sections: literature review, research conditions and methods, research results and their analysis.

The relevance of the topic - in conditions of modern climate change, high temperatures and moisture deficiency are one of the main factors that reduce the productivity of winter wheat. Therefore, it is important to study the impact of these abiotic factors.

The purpose of the study is to investigate the impact of heat stress and water deficiency on morphometric indicators, biomass accumulation and the state of the photosynthetic apparatus of winter wheat plants

In accordance with the purpose, the following tasks were solved:

1. To study the impact of different temperature regimes and water deficiency on morphometric indicators of winter wheat plants.
2. To determine changes in the mass of fresh and dry matter, as well as water content in plants under the influence of stress factors.
3. To establish the features of changes in the content of the sum of chlorophylls a+b and pheophytins.
4. To assess the degree of adaptation of the variety "Avrora Myronivska" to the effects of high temperatures and insufficient moisture.

The object of the study is winter wheat plants (*Triticum aestivum* L.) of the variety "Avrora Myronivska".

The subject of the study is the influence of heat stress and water deficit on morphometric indicators, biomass accumulation, water regime and the state of the photosynthetic apparatus of winter wheat plants.

Keywords: ABIOTIC STRESS, PLANT ADAPTATION, WATER DEFICIT, MORPHOMETRIC INDICATORS, WINTER WHEAT, HEAT STRESS, PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS.

ЗМІСТ

ВСТУП.....	7
РОЗДІЛ 1.ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	8
1.1. Ботанічна характеристика та біологічні особливості пшениці.....	8
1.2. Чинники стресу пшениці озимої	15
1.3. Фотосинтетичний апарат пшениці та роль ферментів у фотосинтезі за дії стресу	17
Розділ 2. Умови та проведення дослідження	23
2.1. Об'єкт дослідження та умови проведення дослідіду	23
2.2. Методи визначення морфометричних показників рослин	30
2.3. Методи визначення фотосинтетичних пігментів	34
РОЗДІЛ 3. АНАЛІЗ РЕЗУЛЬТАТІВ ПРОВЕДЕНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ	37
3.1. Особливості формування морфометричних показників рослин за умов теплового стресу	37
3.2. Вплив температурного стресу та дефіциту вологи на вміст фотосинтетичних пігментів у листках рослин озимої пшениці	41
ВИСНОВКИ	45
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	46
ДОДАТКИ	Error! Bookmark not defined.

ВСТУП

Пшениця є однією з найважливіших продовольчих культур світу, що забезпечує значну частину потреб людства. Особливе значення має (*Triticum aestivum*), яка займає провідні площі посівів у більшості аграрних регіонів. Продуктивність цієї культури значною мірою визначається інтенсивністю фотосинтезу, від якого залежить формування біомаси та врожаю.

У контексті сучасних глобальних кліматичних змін, зокрема підвищення частоти посух, екстремальних температурних режимів і засолення ґрунтів, проблема стресостійкості рослин набуває особливої важливості. Абіотичні стреси суттєво порушують водний баланс рослин, змінюють архітектуру клітинних мембран, спричиняють накопичення активних форм кисню та негативно впливають на функціонування фотосинтетичного апарату. Особливо чутливим компонентом фотосинтетичної системи є комплекс ферментів, який відповідає за реалізацію процесів темної фази фотосинтезу.

Фотосинтетичні ферменти, насамперед рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (Рубіско), стримують центральну роль у процесах фіксації вуглекислого газу та синтезу органічних речовин. Ферментів під впливом стресових чинників прямо впливають на ефективність фотосинтезу. Характер динаміки таких змін є складним і зумовлюється природним стресом, його інтенсивністю, тривалістю та фазою розвитку рослин. Детальний аналіз коливальної активності та вмісту фотосинтетичних ферментів дозволяє краще зрозуміти адаптивні механізми, притаманні пшениці за умов несприятливих факторів навколишнього середовища.

Попри значну кількість виконавчих досліджень щодо впливу стресових факторів на функціонування фотосинтетичного апарату, аспекти часової динаміки змін ферментативної активності залишаються недостатньо вивченими. Зокрема, особливу увагу варто приділити встановленню закономірностей як ранніх так, і довготривалих реакцій рослин на стресові умови. Такий підхід є необхідним для розробки ефективних стратегій селекції стресостійких сортів і вдосконалення агротехнологічних заходів для підвищення врожайності.

РОЗДІЛ 1.ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Ботанічна характеристика та біологічні особливості пшениці

Зерновиробництво є стратегічною галуззю агропромислового комплексу України, що визначає рівень продовольчої безпеки та стабільність національної економіки. На сучасному етапі країна впевнено інтегрована у світовий ринок зерна та посідає позицію одного з провідних експортерів. Незважаючи на те, що загальними обсягами виробництва зерна лідирують: США, Китай та Індія, в європейському просторі Україна стабільно входить до трійки провідних країн конкуруючи з Францією та Німеччиною. Досягнення такого високого статусу вимагає не лише розширення посівних площ, але й детального вивчення потенціалу зернових культур, зокрема пшениці, що дозволяє забезпечувати стабільну врожайність навіть за мінливих кліматичних умов[16,36].

Пшениця є однією з найважливіших зернових культур світу і належить до родини тонконогових (*Poaceae*) та роду (*Triticum*). Завдяки своїй високій поживній цінності зерна, значному вмісту білка та крохмалю, а також широкими можливостями використання в харчовій промисловості, пшениця займає провідне місце серед зернових культур. Зерно цієї культури використовується для виробництва борошна, хлібобулочних виробів, макаронів, круп, а також у кормовій та переробній промисловості [4,36].

Найбільше господарське значення мають два основні види – м'яка (*Triticum aestivum* L.), та тверда (*Triticum durum*). М'яка пшениця є найбільш поширеною у світі та використовується переважно для виробництва хліба, хлібобулочних і кондитерських виробів. Також її використовують у пивоварінні для виробництва «світлого» пива. Вона містить близько 9-11% білка, що забезпечує чудові хлібопекарські властивості борошна. Тверда пшениця характеризується більшим вмістом білка близько 16-18% та клейковини, тому її зерно використовують для виробництва макаронних виробів, круп та деяких видів борошна хоча воно менш придатне для хлібопекарства [23,36].

За біологічними особливостями пшеницю поділяють на озимі та ярі форми. Озима пшениця висівається восени, після чого проходить період зимового спокою і відновлює вегетацію навесні. Для переходу рослин до генеративної фази розвитку необхідний вплив низьких температур, що називається процесом яровизації. Після завершення цього процесу рослини здатні формувати генеративні органи та переходити до фази колосіння і цвітіння. Завдяки довшому періоду вегетації озима пшениця зазвичай формує вищу врожайність порівняно з ярими формами. Тривалість вегетаційного періоду пшениці визначається сукупністю генетичних особливостей сорту та впливом зовнішніх факторів середовища, зокрема температури, вологості та освітлення [23,16,35].

Вегетаційний період озимої пшениці умовно поділяють на два основні етапи: від появи сходів до колосіння від колосіння до досягання зерна. Найважливішим для формування врожаю є період від сходів до колосіння, оскільки саме в цей час рослини проходять більшість етапів ортогенезу – приблизно 8 з 11. У цей період формуються зачатки колоса, визначається кількість колосків і потенційна кількість зерен, що значною мірою визначає майбутню врожайність культури.

На ріст та розвиток пшениці значний вплив мають погодні умови. Температура повітря, кількість опадів і тривалість вегетаційного періоду визначають інтенсивність ростових процесів та формуванню врожаю. Недостатня кількість вологи чи неправильний температурний режим в критичні фази розвитку можуть призводити до зменшення кількості продуктивних стебел, скорочення періоду наливу зерна та зниження врожайності культури [23].

Для нормального розвитку пшениці важливе значення має достатнє забезпечення рослин вологою протягом усього періоду вегетації. За даними досліджень, оптимальна кількість опадів або води, необхідна для формування повноцінного врожаю пшениці, становить приблизно 30-80 см (2800-4000 м³/га), а вологість має бути від 60% до 80% протягом вегетаційного періоду. При цьому як дефіцит, так і надлишок опадів призводить до пригнічення росту рослин, тоді

як надмірне зволоження може спричиняти вилягання посівів і розвиток грибкових хвороб [24].

Пшениця також має вимоги до ґрунтових умов. Найбільш придатним для її вирощування є родючі, добре структуровані ґрунти з достатнім вмістом гумусу та нейтральною або слабнокислою реакцією середовища. Оптимальний показник кислотності рН 5,5 – 7,5. За умов підвищеної засоленості або низької родючості ґрунту спостерігається погіршення росту рослини та зниження врожайності. Важливу роль відіграє також забезпечення рослини макро- і мікроелементами, зокрема: (азотом, фосфором, калієм, кальцієм, магнієм, цинком, марганцем та бором), які беруть участь у формуванні повноцінного зерна [22,24]. Натомість піщані та супіщані ґрунти є малородючими, тому на них рослини слабше кущаться і формують нижчу продуктивність. Також озиму пшеницю доцільно вирощувати на мінеральних осушених ґрунтах, зокрема суглинкових, осушених закритим дренажем, де врожайність може становити 50-60 і/га.

Температурний режим є одним з найважливіших факторів успішного вирощування озимої пшениці. Насіння культури здатне прорости вже за температури 1-2 °С, однак найбільш сприятливою для проростання є температура 12-17 °С. За таких умов сходи з'являються швидко та розвиваються рівномірно. Підвищення температури понад 25 °С у період проростання може негативно впливати на розвиток рослини, оскільки сходи стають більш уразливими до хвороб і формують слабшу кореневу систему.

Добре підготовлені рослини здатні витримувати зниження температури на глибині вузла кущення до -16...-18 °С, а морозостійкі сорти до -20 °С. Значну роль у збереженні посівів відіграє сніговий покрив. Шар снігу товщиною близько 15-20 см здатний захистити рослини навіть при сильних морозах до -35...-40 °С. Проте наприкінці зими та на початку весни стійкість пшениці до холоду знижується через коливання температур і чергування відтавання та замерзання ґрунту. У цей період рослини можуть пошкоджуватися навіть при відносно невеликих морозах -6...-8 °С [4,16].

Важливим етапом технологій вирощування пшениці є правильний вибір строків сівби та підготовки ґрунту, Озиму пшеницю висівають наприкінці літа або на початку осені, приблизно 6-8 тижнів до настання перших заморозків. Це дозволяє рослинам сформувати добре розвинену кореневу систему. Яру пшеницю висівають навесні, коли ґрунт достатньо прогрівається. Тривалість вирощування пшениці залежить від її біологічної форми та кліматичних умов.

Період вегетації ярої пшениці становить 100-130 днів, а озимої пшениці може тривати 180-250 днів, включаючи період зимового спокою рослини. У зимовий період озимі посіви можуть перебувати у стані зимового спокою до 90 днів, після чого навесні відновлюють вегетацію. Тривалість росту рослин значною мірою залежить від температури ґрунту, кількості опадів та інших природніх факторів [24].

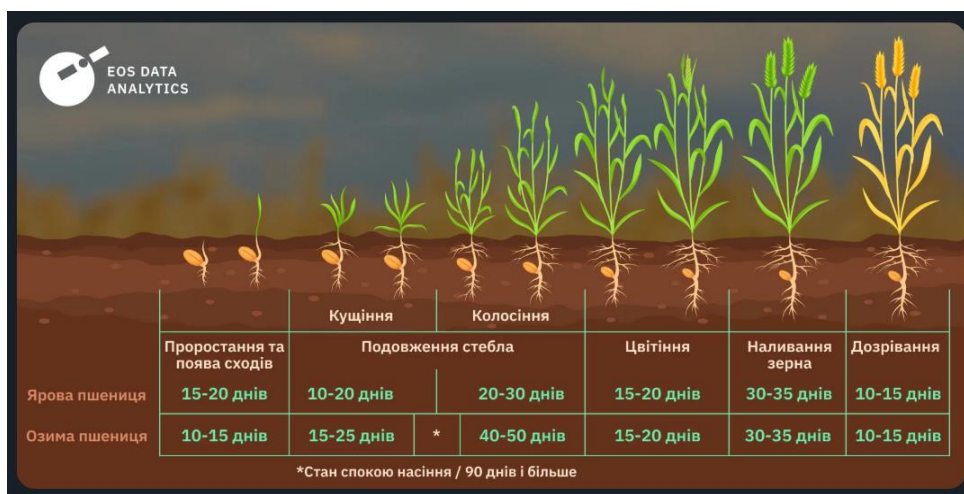


Рис 1. Схематичне зображення фаз розвитку і росту пшениці (URL: <https://phzt-journal.isgkr.com.ua/74-2/4.pdf>)

За морфологічними та господарськими ознаками види пшениці поділяють на дві основні групи голозерні (справжні) та плівчасті. Для плівчастих форм характерний ламкий колос, який при досяганні легко розпадається на окремі колоски. Зерно в таких видів щільно покрите квітковими лусками і під час обмолоту не відокремлюється від них. До цієї групи належать давні форми - полба, спельта та однозернянка. Голозерні пшениці мають міцний колос, а зернівка легко відділяється від лусок під час обмолоту. Саме до цієї групи

належать основні культурні види м'яка і тверда пшениці, які широко вирощуються у сучасному землеробстві [4,16].

Пшениця є однорічною трав'янистою рослиною з добре розвиненою мичкуватою кореневою системою. Вона складається із зародкових (первинних) та вузлових (вторинних) коренів. Зародкові корені утворюються під час проростання насіння і забезпечують початкове живлення рослини. Вузлові корені формуються з вузла кущіння та розміщуються у верхніх шарах ґрунту. Основна маса кореневої системи знаходиться на глибині 0 – 40 см, проте окремі корені можуть проникати на глибину до 2 - 2,5 м залежно від умов вирощування. Коренева система забезпечує поглинання води та мінеральних речовин з ґрунту, транспортування їх до надземних органів, а також взаємодією з ґрунтовими мікроорганізмами в ризосфері. Завдяки добре розвиненій кореневій системі рослини здатні ефективно використовувати запаси вологи та поживних речовин з ґрунту, що є важливим фактором формування врожайності [4,16].

Стебло пшениці являє собою порожнисту соломину, яка складається з вузлів і міжвузлів. У більшості сортів формується від п'яти до семи міжвузлів. Висота рослин залежить від сорту, умов вирощування, рівня забезпечення вологою та поживними речовинами і може коливатися в 60 до 150 см. Ріст стебла відбувається за рахунок подовження нижніх частин міжвузлів і має назву інтеркалярного росту. Характерною біологічною особливістю пшениці є здатність до кущіння – утворення додаткових пагонів із вузла кущіння, що значною мірою впливає на формування продуктивності рослини. Від інтенсивності кущіння залежить кількість продуктивних стебел на одиниці площі, що безпосередньо впливає на величину врожаю [16].

Листки пшениці мають лінійну форму та складаються з листкової пластинки і піхви, яка щільно охоплює стебло. У місці переходу піхви в листкову пластинку розташований язичок, що перешкоджає проникненню води та патогенних мікроорганізмів у міжвузля. На основі листкової пластинки знаходяться невеликі вирости – вушка. Листковий апарат відіграє важливу роль у процесі фотосинтезу, оскільки саме в листках відбувається утворення

органічних речовин. Особливе значення для формування врожаю має прапорцевий листок, який забезпечує значну частину асимілянтів, необхідних для наливу зерна. Стан листового апарату значною мірою визначає інтенсивність фотосинтетичних процесів і продуктивність рослин [16].

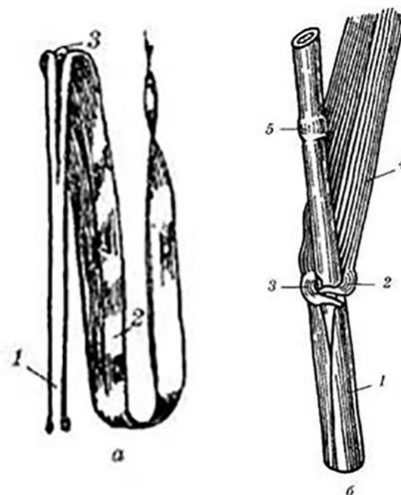


Рис 2. Будова стебла і листків пшениці:

а – листок; б – частини листка; 1 – листкова піхва; 2 – вушка; 3 – язичок;
4 – листкова пластинка; 5 – стебловий вузол.

(URL: <https://buklib.net/books/30096/>)

Суцвіття пшениці складний колос, який складається з колосового стрижня та колосків, розміщених по чергові по його боках. На кожному виступі стрижня формується один колосок. У середньому в колосі міститься 16 - 22 колоски. Кожен колосок має дві колоскові луски та кілька квіток, зазвичай від двох до п'яти. Цвітіння пшениці починається, як правило, із середньої частини колоса і поступово поширюється до його верхівки та основи. У кожному колоску формується від однієї до п'яти зернівок залежно від біологічних особливостей сорту та умов вирощування. Кількість зерен у колосі та їх маса є важливими показниками, що визначають рівень продуктивності культури [4,16].

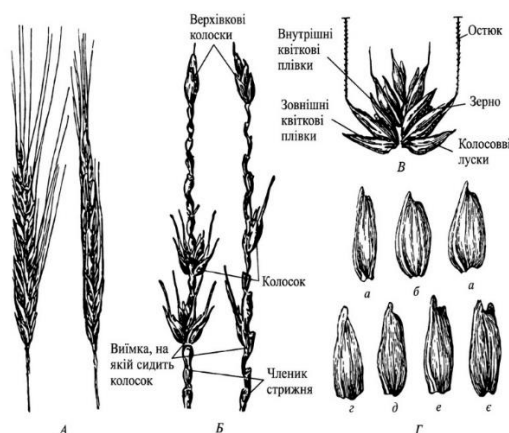


Рис 3. Основні елементи будови колоса пшениці озимої:

А,Б – колос; В – колосок; Г – колоскові луски: а – ланцетна; б – овальна; в – яйцеподібна; г – без плеча; д – із скошеним плечем; е – з прямим; є – піднятим.

(URL: <https://buklib.net/books/30096/>)

Плід пшениці – зернівка, яка складається з плодової та насінної оболонки, ендосперму та зародка. Основну частину зернівки становить ендосперм, клітини якого містять значну кількість крохмалю та білкових речовин. У нижній частині зерна розташований зародок, який відокремлений від ендосперму спеціальною тканиною – щитком. Зовнішній шар ендосперму алеїроновий, характеризується підвищеним вмістом білків, ферментів та біологічно активних речовин, що відіграють важливу роль під час проростання зерна. Саме хімічний склад визначає його харчову та технологічну цінність [4].

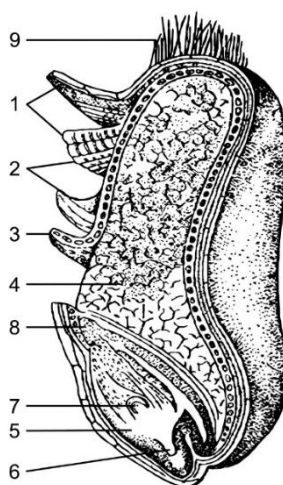


Рис 4. Будова зернівки пшениці: 1 – плодові оболонки; 2 – насінні оболонки; 3 – алеїроновий шар; 4 – ендосперм; 5 – зародок; 6 – зародкові корінці; 7 – брунька; 8 – щиток; 9 – чубок.

(URL:https://pidru4niki.com/75626/agropromislovist/zagalni_ponyattya_sistematiku_zernovih_kultur)

Таким чином, пшениця характеризується складною морфологічною будовою та значною екологічною пластичністю. Її біологічні особливості визначають адапційні можливості культури до різних умов вирощування та значною мірою впливають на формування врожайності. Знання морфобіологічних властивостей пшениці є важливими для розроблення ефективних технологій вирощування, підвищення продуктивності культури та забезпечення стабільного виробництва високоякісного зерна.

1.2. Чинники стресу пшениці озимої

У природних і виробничих умовах рослини пшениці постійно піддаються впливу різноманітних несприятливих факторів середовища, які можуть порушувати нормальний перебіг фізіологічних і біохімічних процесів та знижувати продуктивність культури. Сукупність таких факторів прийнято називати стресовими чинниками, а реакцію рослини на їх дію – стресовою відповіддю. У сучасній фізіології рослин усі стресові фактори умовно поділяють на дві основні групи абіотичні – пов’язані з умовами навколишнього середовища і людини, та біотичні, спричинені дією живих організмів, зокрема патогенних.

Серед абіотичних факторів одним із найбільш поширених і небезпечних для пшениці є водний стрес, що виникає внаслідок дефіциту ґрунтової вологи або атмосферної посухи. Нестача води призводить до порушення водного балансу рослини, зниження тургору клітин, уповільнення ростових процесів і зменшення площі листової поверхні. За таких умов істотно пригнічується фотосинтетична активність, оскільки зменшується продихова провідність і обмежується надходження вуглекислого газу до клітин мезофілу. Крім того, спостерігається зниження вмісту фотосинтетичних пігментів у листках, що додатково обмежує ефективність і накопичення органічної речовини. У

результаті зменшується формування генеративних органів і суттєво знижується врожайність культури [5,19].

Також доволі частим стресовим фактором є також засолення ґрунтів, екстремальні температури та дефіцит елементів мінерального живлення. Засолення ґрунту спричиняє осмотичний стрес, який ускладнює поглинання води кореневою системою, а також викликає порушення іонного балансу клітин унаслідок накопичення іонів натрію та хлору. Температурні стреси можуть проявлятися як у вигляді підвищених температур, так і у вигляді холодового впливу. Високі температури здатні пошкоджувати фотосинтетичні пігменти та порушувати транспорт електронів у хлоропластах. Низькі температури, у свою чергу, уповільнюють метаболічні процеси та пригнічують активність ферментів фотосинтезу. Нестача елементів мінерального живлення, зокрема азоту, фосфору, магнію та заліза, негативно впливає на формування хлорофілу та структуру хлоропластів, що призводить до зниження інтенсивності фотосинтезу [17,11].

Крім абіотичних чинників, на розвиток і продуктивність пшениці значною мірою впливають біотичні фактори, до яких належать різноманітні гриби, бактеріальні та вірусні хвороби, а також шкідники. Ураження рослин призводить до пошкодження листової поверхні, зменшення площі фотосинтетично активних тканин та порушення процесів асиміляції вуглекислого газу. У таких умовах рослини змушені витрачати значну частину енергії на формування захисних реакцій, що також негативно позначається на формуванні врожаю.

Дія багатьох стресових факторів супроводжується розвитком окиснювального стресу, який виникає внаслідок порушення балансу між утворенням і знешкодженням активних форм кисню. До таких сполук належать супероксидний радикал (O_2^-), гідроксильний радикал ($OH\cdot$) і перекис водню (H_2O_2). У невеликих концентраціях ці сполуки виконують сигнальні функції у клітинах, однак їх надмірне накопичення призводить до пошкодження клітинних мембран, білків, ферментів і нуклеїнових кислот [5,30].

Особливо чутливими до дії активних форм кисню є фотосинтетичний апарат рослин, оскільки процес фотосинтезу супроводжується інтенсивним транспортом електронів у хлоропластах. За умов посухи, температурних коливань або інших стресових факторів порушується нормальний перебіг фотохімічних реакцій, що сприяє підвищеному утворенню активних форм кисню. Це призводить до пошкодження фотосистем, деградації фотосинтетичних пігментів і зниження ефективності використання світлової енергії у цих процесах [29,21].

Таким чином, різноманітні стресові чинники, зокрема дефіцит вологи, температурні коливання, засолення ґрунтів, нестача елементів мінерального живлення та біотичні ураження, істотно впливають на ріст і розвиток пшениці. Їх дія супроводжується розвитком окислювального стресу. Розуміння механізмів адаптації рослин до несприятливих умов середовища є важливим для підвищення стійкості сортів пшениці та вдосконалення технологій їх вирощування.

1.3. Фотосинтетичний апарат пшениці та роль ферментів у фотосинтезі за дії стресу

Фотосинтез є одним із основних фізіологічних процесів, що забезпечує життєдіяльність рослин і формування врожаю. Саме завдяки фотосинтетичним реакціям відбувається перетворення світлової енергії на енергію хімічних зв'язків органічних сполук, які використовуються рослинами для росту, розвитку та формування генеративних органів. Для зернових культур, зокрема озимої пшениці (*Triticum-aestivum* L), ефективність фотосинтетичного апарату безпосередньо визначає рівень продуктивності рослин і врожайність культури [15,29].

Фотосинтетичний апарат рослин є складною функціональною системою, до складу якої входять хлоропласти, фотосистеми, фотосинтетичні пігменти, електротранспортні ланцюги та ферментні комплекси, що забезпечують перебіг

фотосинтетичних реакцій. Основні процеси фотосинтезу відбуваються у хлоропластах – спеціалізованих органелах рослинної клітини. У мембранах тилакоїдів хлоропластів розташовані фотоситеми I та II, які забезпечують поглинання світлової енергії і запуск фотохімічних реакцій. Під час світлової фази фотосинтезу відбувається фотоліз води, утворення АТФ і відновлених коферментів НАДФН, що використовуються у темновій фазі для синтезу органічних речовин у циклі Кальвіна [10].

Важливу роль у функціональній групі фотосинтетичного апарату відіграють фотосинтетичні пігменти. Основними з них є хлорофіли та каротиноїди. Хлорофіл а бере участь у фотохімічних реакціях, тоді як хлорофіли b розширює спектр поглинання світлової енергії. Каротиноїди виконують допоміжну функцію у процесі передачі енергії, а також беруть участь у захисті фотосинтетичного апарату від фотодеструкції та окислювального пошкодження [11,12].

Ефективність фотосинтезу значною мірою залежить від активності ферментів, що беруть участь у фіксації вуглекислого газу та синтезі органічних речовин. Ключовим ферментом цього процесу є рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (Rubisco), яка каталізує реакцію приєднання CO_2 до рибулозо-1,5-бісфосфату в циклі Кальвіна. Крім цього ферменту, у фотосинтетичних реакціях беруть участь ферменти регенерації рибулозо-1,5-бісфосфату, а також ряд ферментів, що забезпечують енергетичний та вуглеводний обмін у рослинах [25,29,34].

У природних умовах рослини пшениці постійно піддаються впливу різноманітних стресових факторів середовища. До найбільш поширених абіотичних факторів належать посуха, температурні коливання, засолення ґрунтів, а також дефіцит елементів мінерального живлення. Дія цих факторів може суттєво порушувати фізіологічні та біохімічні процеси у рослинах, що призводить до зниження інтенсивності фотосинтезу та зменшення продуктивності культури [5;16].

Одним із найбільш поширених і небезпечних факторів для рослин пшениці є водний дефіцит. Посуха призводить до порушення водного балансу рослин, зниження тургору клітин і пригнічення ростових процесів. У таких умовах спостерігається зменшення площі листкової поверхні, що обмежує фотосинтетичну активність. Крім того, закривання продихів у відповідь на водний дефіцит призводить до обмеження надходження CO_2 у листок, що знижує швидкість фотосинтетичних реакцій [5;30].

Встановлено, що дія посухи супроводжується змінами у структурі хлоропластів і порушенням функціонування фотосистем. Особливо чутливою до дії водного дефіциту є фотосистема I, яка забезпечує початкові етапи фотохімічних реакцій фотосинтезу. Пошкодження її структурних компонентів призводить до порушення транспорту електронів та зниження ефективності фотосинтезу [15;25].

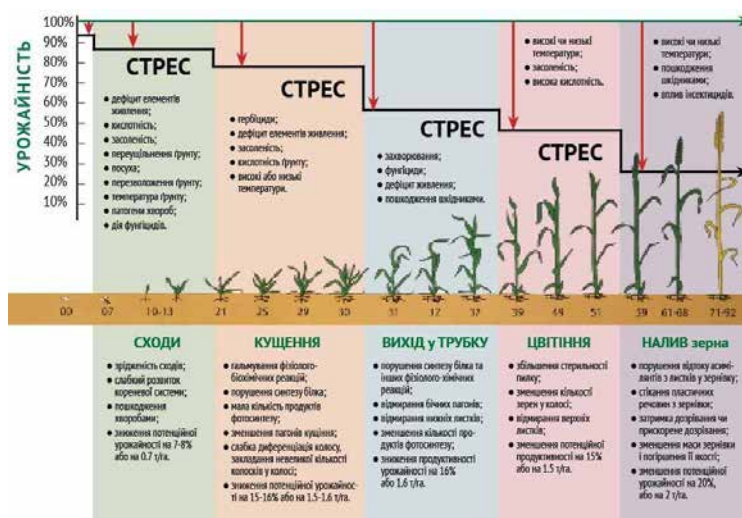


Рис 5. Вплив стресових умов на врожайність озимої пшениці.

(URL: <https://books.google.com.ua/books>)

Крім водного дефіциту, значний вплив на фотосинтетичний апарат рослин мають температурні стреси. Високі температури можуть спричинити денатурацію білків, руйнування мембранних структур хлоропластів та порушення функціонування фотосистем. У результаті знижується інтенсивність фотосинтезу і зменшується продуктивність рослин [19].

Дослідження свідчать, що одним із найбільш чутливих компонентів фотосинтетичного апарату рослин до дії стресових факторів є фотосистема II

(ФС II), яка забезпечує початкові етапи фотохімічних реакцій фотосинтезу, зокрема поглинання світлової енергії та фотоліз води. Порушення її структури або функціонування призводить до зниження інтенсивності фотосинтезу та продуктивності рослин [15].

Встановлено, що водний дефіцит викликає зміни у пігмент білкових комплексах хлоропластів. У менш стійких сортів озимої пшениці спостерігаються значні зміни спектрів флуоресценції, що пов'язано з частковим руйнуванням білків D1/D2 реакційного центру фотосистеми I та порушенням електронного транспорту [7]. У більш стійких сортів ці зміни менш виражені, що свідчить про більшу стабільність фотосинтетичного апарату за умов посухи.

Крім того, встановлено, що короточасний тепловий шок може спричиняти більш суттєві зміни у структурі фотосистеми II, ніж посуха. За температури близько 45 °C спостерігається значне зниження вмісту структурних білків фотосистеми II, що супроводжується зменшенням інтенсивності її флуоресценції. Особливо чутливими до таких змін є менш стійкі сорти озимої пшениці. [7].

Цікавим є також вплив комбінованої дії стресових факторів. Дослідження показали, що попередній вплив посухи може сприяти формуванню неспецифічної стійкості рослин до теплового стресу. У більш стійких сортів у таких умовах не спостерігається значного посилення руйнування фотосистеми II, а іноді навіть відзначається незначне підвищення рівня флуоресценції, що свідчить про активацію адаптаційних механізмів [7;25].

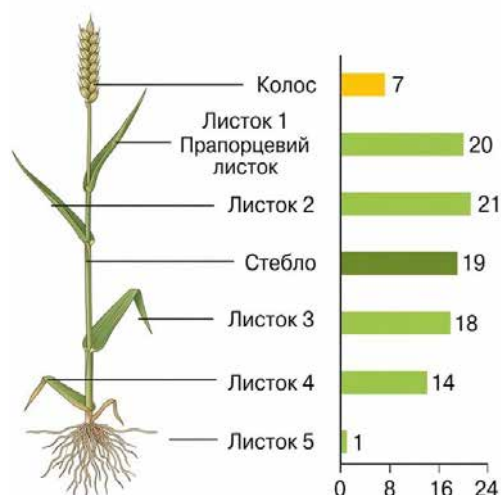


Рис 6. Розподіл фотосинтетичної поверхні між окремими органами пшениці.

(URL: https://www.tnv-agro.ksauniv.ks.ua/archives/131_2023/13.pdf)

Важливу роль у формуванні врожаю відіграють верхні листки рослин, зокрема прапорцевий та під прапорцевий листки. Саме вони забезпечують більшу частину асимілятів, необхідних для формування зернівки у період наливу зерна. Дослідження показують, що близько 45 % органічних речовин, які надходять до зерна, синтезуються у прапорцевому листку, близько 35% у під прапорцевому листку та інших листках, і близько 20 % безпосередньо у колосі [21;23].

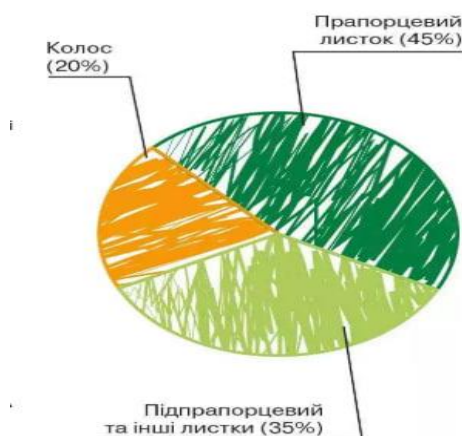


Рис. 7. Джерела надходження асимілянтів та їх частка у формуванні врожаю.

(URL: <https://journal-grain-crops.com/uk/arhiv/view/593e74c922d2c.pdf>)

Важливим наслідком дії стресових факторів на рослини є утворення активних форм кисню (reactive oxygen species, ROS), до яких належать супероксидний радикал (O_2^-), гідроксильний радикал (OH) та перекис водню (H_2O_2). У нормальних умовах ці сполуки утворюються як побічні продукти метаболізму, однак за дії несприятливих факторів середовища їх кількість різко зростає. Надмірне накопичення активних форм кисню призводить до розвитку окиснювального стресу, який супроводжується пошкодженням клітинних мембран, білків і фотосинтетичних пігментів [21].

Особливо чутливими до дії активних форм кисню є структури хлоропластів, де відбуваються світлові реакції фотосинтезу. За стресових умов

порушується перебіг фотохімічних процесів, що сприяє накопиченню ROS та призводить до пошкодження пігмент білкових комплексів фотосистем і зниження ефективності фотосинтезу [21].

Для захисту від окиснювального стресу у рослин функціонує антиоксидантна система, яка включає ферментні та неферментні компоненти. До основних ферментів антиоксидантного захисту належать супероксилисмутаза, каталаза та пероксидази. Вони каталізують реакції перетворення активних форм кисню на менш токсичні сполуки та запобігають пошкодженню клітинних структур [21;29].

Крім ферментних систем, важливу роль у адаптації рослин до стресових умов відіграють низькомолекулярні метаболіти, зокрема амінокислота пролін. За умов посухи або засолення його вміст у тканинах пшениці значно зростає. Пролін сприяє стабілізації клітинних мембран, захищає білки та бере участь у регуляції осмотичного балансу клітин [29].

Таким чином, фотосинтетичний апарат пшениці є складною функціональною системою, ефективність якої визначає рівень продуктивності рослин. Дія абіотичних стресових факторів, зокрема посухи та високих температур, може призводити до порушення структури фотосистем і зниження інтенсивності фотосинтезу. Водночас сорти пшениці, що характеризуються більшою стабільністю фотосистеми II та активністю ферментних систем, демонструють підвищену стійкість до стресових умов середовища, що має важливе значення для селекції та підвищення продуктивності культур

Розділ 2. Умови та проведення дослідження

2.1. Об'єкт дослідження та умови проведення дослідів

Об'єктом дослідження у даній роботі були рослини пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) сорту «Аврора Миронівська» (рис. 2). Даний сорт: належить до сучасних високопродуктивних сортів інтенсивного типу та характеризується високим потенціалом урожайності, чудовою зимостійкістю, екологічною пластичністю, адаптивністю до різних ґрунтово кліматичних умов вирощування та підвищеною стійкістю до дії несприятливих факторів навколишнього середовища [8;3]. Сорт створений селекціонерами Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла НААН України та рекомендований для вирощування у природно кліматичних зонах Степу, Лісостепу та Полісся України [8].

«Аврора Миронівська» сорт пшениці, який відноситься до різновиду - еритросперум (*Erythrosperrum*).



Рис 8. Сорт пшениці «Аврора Миронівська»

В умовах сучасних кліматичних змін особливої актуальності набуває проблема підвищення стійкості озимої пшениці до теплового стресу та водного дефіциту. Підвищення температури повітря й збільшення тривалості посушливих періодів негативно впливають на ріст, розвиток і продуктивність рослин [10;12]. У зв'язку з цим важливим є вивчення сортів, здатних зберігати стабільність фізіолого-біохімічних процесів за несприятливих умов. Сорт «Аврора Миронівська» відзначається високою екологічною пластичністю, адаптивністю та стабільною реалізацією продуктивного потенціалу в різних агрокліматичних умовах [23;3]. Дослідження свідчать, що рослини цього сорту здатні підтримувати відносно високий рівень продуктивності за умов помірного водного дефіциту та підвищених температур.

Сорт «Аврора Миронівська» характеризується здатністю ефективно використовувати ґрунтову вологу та підтримувати відносно стабільну інтенсивність фотосинтетичних процесів за несприятливих умов вирощування [10;28]. За дії посухи та високих температур у рослин порушується водний баланс, знижується активність фотосинтетичного апарату та посилюється утворення активних форм кисню [12;34]. Водночас адаптивні сорти здатні підтримувати більш стабільну роботу фотосистем і антиоксидантної системи захисту, що підвищує їх стійкість до абіотичних стресів.

За ботанічною класифікацією сорт «Аврора Миронівська» належить до різновидності м'якої пшениці – еритросперум (*Erythrospermum*), для якої характерні безості або слабкостисті колоси, червоне зерно та високої хлібопекарської якості [20]. Представники цієї групи відзначаються високою екологічною пластичністю та гарними адаптаційними властивостями. Дослідження показують, що сорти типу *Erythrospermum* характеризуються підвищеною стійкістю фотосистеми II до дії водного дефіциту та теплового стресу [7]. Це проявляється у кращому збереженні фотосинтетичних пігментів, структури хлоропластів та активності ферментів фотосинтезу. Крім того, для них характерна підвищена активність антиоксидантних ферментів, які забезпечують захист клітин від окиснювального стресу [12;21;34].

Морфобіологічні особливості сорту «Аврора Миронівська».

Сорт «Аврора Миронівська» належить до середньоранніх сортів озимої пшениці, тривалість вегетаційного періоду якого становить у середньому 275 - 285 діб залежно від погодних умов та агротехнології вирощування [8]. Протягом цього періоду рослини проходять основні фази розвитку: проростання, кущення, вихід у трубку, колосіння, цвітіння, налив зерна та досягання [23].

Важливою біологічною особливістю сорту є висока зимостійкість і здатність успішно відновлювати вегетацію після перезимівлі. Це забезпечується гарно розвиненим вузлом кущення та накопиченням запасних поживних речовин восени, що підвищує стійкість рослин до низьких температур [23].

Сорт характеризується потужною мичкуватою кореневою системою, яка забезпечує ефективне поглинання води та елементів мінерального живлення. Завдяки цьому рослини краще підтримують водний баланс за умов недостатнього зволоження та відзначаються підвищеною посухостійкістю [10;28]. Добре розвинена коренева система також сприяє інтенсивнішому перебігу фізіолого-біохімічних процесів і формуванню високої продуктивності рослин. Рослини сорту «Аврора Миронівська» формують міцне стебло висотою близько 90 - 100 см, що забезпечує високу стійкість до вилягання та ефективний транспорт води, мінеральних речовин і продуктів фотосинтезу [16;23]. Добре розвинена провідна система сприяє підтриманню водного балансу за умов недостатнього зволоження. Листковий апарат представлений темно-зеленими листками з розвиненою асиміляційною поверхнею, що забезпечує високу інтенсивність фотосинтезу та накопичення органічної речовини. Важливу роль у формуванні врожаю відіграє добре розвинений прапорцевий листок, який забезпечує значну частину асиміляцій для наливу зерна [21]. Колос середньої щільності, циліндрично-конічної форми, добре озернений. Зернівка велика, червоного кольору, маса 1000 зерен становить у середньому 42-46 т, що свідчить про високий продуктивний потенціал сорту [3;8]. Зерно характеризується добрими борошномельними та хлібопекарськими властивостями.

Сорт відзначається високою здатністю до кушення, формування продуктивного стеблостою та добре реагує на покращення умов вирощування. За даними досліджень, рослини характеризуються підвищеною стійкістю фотосинтетичного апарату до дії водного дефіциту та високих температур, що проявляється у кращому збереженні фотосинтетичних пігментів і стабільнішому функціонуванні фотосистем [7;34].

Важливою перевагою сорту є здатність підтримувати відносно стабільну фотосинтетичну активність за несприятливих умов завдяки ефективному регулюванню водного режиму та роботі антиоксидантної системи захисту [10;12]. Це дозволяє рослинам зберігати продуктивність навіть за дії теплового стресу та дефіциту вологи. Для борошномельної та хлібопекарської промисловості сорт «Аврора Миронівська» є цінним завдяки високому вмісту білка і клейковини, чудовій якості борошна та здатності формувати тісто з високими технологічними властивостями. За комплексом показників зерно належить до пінних продовольчих пшениць [3;8] :

- Вміст білка у середньому – 12,6-17,6%.
- Вміст сирої клейковини – 28,7-32,5 %.
- Сила борошна – 250-300 ао.
- Натура зерна – 780-808 г/л.

Завдяки високому вмісту білка та клейковини зерно сорту «Аврора Миронівська» характеризується гарними борошномельними властивостями та придатністю для виробництва високоякісного хліба. Крім того, сорт забезпечує формування еластичного тіста з високою тазоутримувальною здатністю, що позитивно впливає на об'єм, пористість та органолептичні показники готової продукції. Саме тому сорт є перспективним для використання як у продовольчому зерновиробництві, так і у хлібопекарській промисловості [17].

Таким чином, сорт «Аврора Миронівська» поєднує комплекс цінних біологічних та морфологічних ознак, серед яких висока продуктивність, зимостійкість, екологічна пластичність, добре розвинений фотосинтетичний апарат та відносна стійкість до абіотичних стресових факторів. Сукупність всіх

цих властивостей робить даний сорт перспективним об'єктом для фізіолого-біохімічних досліджень та практичного використання в сучасних агротехнологіях вирощування озимої пшениці.

За даними сучасних досліджень, посуха є одним із найбільш лімітуючих факторів продуктивності зернових культур у світі [34]. Водний дефіцит викликає порушення водного балансу рослин, зниження тургору клітин, пригнічення ростових процесів та суттєве зниження інтенсивності фотосинтезу.

Одним із перших проявів реакції рослин на нестачу води є закриття продихів, що обмежує надходження вуглекислого газу до мезофілу листка та зменшує інтенсивність асиміляції CO₂ [10; 12]. Водночас високі температури призводять до дестабілізації мембранних структур хлоропластів, порушення функціонування фотосистем та деградації фотосинтетичних пігментів [15].

Особливо чутливим до дії стресових факторів є фотосинтетичний апарат рослин. Саме фотосинтез забезпечує формування близько 90-95 % сухої речовини рослинного організму, тому навіть незначні порушення фотохімічних реакцій можуть суттєво впливати на рівень урожайності [10]. Центральне місце у фотосинтетичному апараті займають фотосистеми I та II, пігментний комплекс хлоропластів та ферментативна система циклу Кальвіна. Одним із ключових ферментів фотосинтезу є Rubisco, який забезпечує фіксацію CO₂ та синтез органічних сполук [23]. За дії стресу активність цього ферменту значно знижується, що супроводжується пригніченням асиміляції вуглецю та зменшенням синтезу органічної речовини [34].

Дослідження проводилися в умовах лабораторії фізіології та біохімії рослин із використанням вегетаційного методу. Методика досліджень була сформована на основі сучасних наукових підходів до вивчення функціонування фотосинтетичного апарату рослин за дії абіотичних стресових факторів. Під час виконання роботи використовували методичні рекомендації та результати досліджень вітчизняних і зарубіжних авторів, присвячених вивченню реакцій рослин пшениці на посуху та тепловий стрес.

Для проведення дослідження використовували здорове, повноцінне та вирівняне за морфологічними показниками насіння пшениці озимої. Перед посівом насіння проходило попередню підготовку, яка включала калібрування та поверхневу стерилізацію. Насіння обробляли слабким розчином перманганату калію протягом 10-15 хвилин із подальшим промиванням дистильованою водою. Така обробка дозволяла мінімізувати ризик розвитку патогенних мікроорганізмів та забезпечити рівномірність проростання насіння.

Посів проводили у пластикові вегетаційні контейнери та посудини, заповнені ґрунтовим субстратом із достатньою аерацією та вологоємністю. Насіння висівали на глибину 2-3 см із дотриманням однакової густоти посіву. Після висівання ґрунт зволожували до оптимального рівня вологості. Упродовж усього періоду дослідження проводили контроль за станом рослин, рівнем вологості субстрату та температурним режимом.



Рис 9. Результат посадки (контроль),(фото автора).
Таблиця 2.1. Схема вирощування дослідного об'єкта

1	Для дослідження використовували сорт пшениці озимої «Подільська».
2	Насіння попередньо замочували у дистильованій воді протягом 3 годин.
3	Пророщування насіння проводили протягом 3 діб у чашках Петрі на зволоженому фільтрувальному папері за температури $22 \pm 1^{\circ}\text{C}$ у темному місці.

4	Пророщене насіння висаджували у вегетаційні посудини з універсальним ґрунтовим субстратом.
5	Рослини вирощували за контрольованих умов після чого створювали модельні умови водного дефіциту та теплового стресу.
6	Дослідження фізіолого – біологічних показників рослин проводили на 7,10 та 14 добу росту рослин.

У ході дослідження було сформовано чотири експериментальні варіанти:

- Контрольні рослини.
- Рослини за умов водного дефіциту.
- Рослини за умов теплового стресу.
- Рослини за комбінованої дії посухи та високої температури.

Для створення стресових умов застосовували модель водного дефіциту та теплового стресу. Посуху моделювали шляхом припинення або обмеження поливу рослин у критичні фази розвитку культури. Відомо, що саме періоди кущення, виходу в трубку, колосіння та наливу зерна є найбільш чутливими до нестачі вологи [3]. За умов посухи спостерігається порушення синтезу хлорофілу, деградація фотосинтетичних пігментів та зниження активності ферментів циклу Кальвіна [34; 23].

Одним із важливих наслідків дії стресу є розвиток окиснювального стресу, який супроводжується накопиченням активних форм кисню (ROS). Надмірне утворення супероксидного радикалу, перекису водню та гідроксильних радикалів призводить до пошкодження мембран, білків та нуклеїнових кислот [20; 34]. Для захисту від окиснювального пошкодження у рослин активуються антиоксидантні системи, зокрема супероксидисмутаза, каталаза та аскорбатпероксидаза [21].

Тепловий стрес моделювали шляхом короткочасного впливу температури близько 45°C. Такий температурний режим широко використовується у дослідженнях функціонування фотосистеми II за умов теплового шоку [7]. Заданими літератури, високі температури спричиняють дестабілізацію

тилакоїдних мембран, руйнування білкових комплексів D1/D2 реакційного центру фотосистеми I та порушення транспорту електронів [15; 33].

Таблиця 2.2. Моделювання теплового стресу та водного дефіциту пшениці сорту «Аврора Миронівська» за варіантами

№ Варіанту	Температурний режим	Водний режим
Контроль	22±1°C	Оптимальне зволоження
1 варіант	30±1°C	Оптимальне зволоження
2 варіант	40±1°C	Оптимальне зволоження
3 варіант	22±1°C	Помірний водний дефіцит, 50% від контролю
4 варіант	30±1°C	Помірний водний дефіцит, 50% від контролю
5 варіант	40±1°C	Помірний водний дефіцит, 50% від контролю
6 варіант	45±1°C	Помірний водний дефіцит, 50% від контролю

Особливу увагу приділяли дослідженню фотосистеми II як одного з найбільш чутливих компонентів фотосинтетичного апарату. Відомо, що саме фотосистема II першою реагує на дію стресових факторів зміною параметрів хлорофільної флуоресценції [7]. Руйнування її пігмент білкових комплексів призводить до порушення фотохімічних реакцій та зниження ефективності фотосинтезу.

У процесі дослідження визначали морфометричні, фізіологічні та біохімічні показники рослин. Зокрема, оцінювали висоту рослин, довжину кореневої системи, площу листової поверхні, вміст фотосинтетичних пігментів та активність антиоксидантних ферментів.

2.2. Методи визначення морфометричних показників рослин

Метод морфометрії це система кількісного аналізу, яка використовується для оцінки, опису та порівняння форми, розмірів і маси досліджуваних об'єктів.

Даний напрям досліджень поєднує елементи геометричного аналізу та статистичних методів, що підтверджується широким використанням

морфометричних підходів у сучасних біологічних і фізіолого-біохімічних дослідженнях. Морфометричний аналіз передбачає оцінку не лише розмірних характеристик, але й особливостей форми та просторової організації органів рослини. Крім того, застосування морфометричних методів дає можливість досліджувати вплив різних факторів навколишнього середовища, зокрема температури, вологості, інтенсивності освітлення та інших абіотичних чинників, на морфологічні показники рослин. За допомогою такого аналізу оцінюють зміни параметрів листків, пагонів, кореневої системи, генеративних органів та інших структур рослинного організму.

Для комплексної оцінки впливу абіотичних стресових факторів на ріст і розвиток рослин пшениці озимої у роботі проводили визначення основних морфометричних показників. Аналіз морфометричних параметрів є одним із базових етапів фізіолого-біохімічних досліджень, оскільки дозволяє оцінити інтенсивність ростових процесів, рівень накопичення біомаси, ступінь розвитку вегетативних органів та загальну адаптивну реакцію рослин на дію несприятливих факторів середовища [10; 12].

Відомо, що посуха та високі температури безпосередньо впливають на процеси клітинного поділу, розтягнення клітин, формування асиміляційної поверхні та розвиток кореневої системи. У результаті цього змінюються основні морфометричні показники рослин, зокрема висота пагонів, площа листкової поверхні, довжина кореневої системи та маса рослин [37;18]. Саме тому визначення цих параметрів є необхідним для оцінки ступеня стійкості рослин пшениці до дії абіотичних стресових чинників.

У процесі проведення дослідження визначали:

- Висоту рослини.
- Довжину кореневої системи.
- Кількість листків.
- Площу листкової поверхні.
- Сиру масу рослин.
- Суху масу рослин.

Вимірювання проводили на 7, 10 та 14 добу росту рослин, що дозволяло простежити динаміку ростових процесів та оцінити зміни морфометричних показників за дії стресових факторів.

Висоту рослин визначали за допомогою міліметрової лінійки шляхом вимірювання від поверхні ґрунту до верхівки найдовшого листка. Отримані результати виражали у сантиметрах. Даний показник використовували для оцінки інтенсивності росту надземної частини рослин та ступеня пригнічення ростових процесів за умов водного дефіциту і теплового стресу.

За даними літератури, дія посухи призводить до суттєвого зниження інтенсивності росту рослин через порушення водного режиму клітин та зменшення тургору тканин [34]. Крім того, за умов нестачі вологи спостерігається пригнічення синтезу фітогормонів росту, що негативно впливає на поділі розтягнення клітин [1]. Високі температури також здатні пригнічувати ріст рослин внаслідок дестабілізації клітинних мембран та порушення активності ферментативних систем [15].

Довжину кореневої системи визначали після обережного вилучення рослин із субстрату та промивання коренів дистильованою водою. Вимірювання проводили від основи стебла до кінчика головного кореня. Результати виражали у сантиметрах.

Оскільки саме корені забезпечують поглинання води та мінеральних речовин із ґрунту, встановлено, що за умов помірного водного дефіциту рослини можуть формувати довшу та більш розгалужену кореневу систему як адаптаційну реакцію на нестачу вологи [12]. Подібні зміни сприяють покращенню поглинання води з глибших шарів ґрунту та частково компенсують негативний вплив посухи. Однак за тривалої дії стресових факторів розвиток кореневої системи також пригнічується, що негативно впливає на водозабезпечення рослин.

Кількість листків визначали шляхом підрахунку повністю сформованих листових пластинок на кожній рослині. Одночасно оцінювали загальний стан

листяного апарату, інтенсивність забарвлення листків, ступінь втрати тургору та наявність ознак хлорозу або некротичних пошкоджень.

Відомо, що листки є основним органом фотосинтезу, тому зміни їх структури безпосередньо впливають на рівень фотосинтетичної продуктивності рослин [14]. За умов посухи часто спостерігається скручування листків, зменшення площі асиміляційної поверхні та передчасне старіння фотосинтетично активної тканини [15]. Такі зміни розглядаються як адаптаційна реакція рослин, спрямована на зменшення інтенсивності транспірації та економію води.

Площу листкової поверхні визначали методом вимірювання довжини та ширини листкових пластинок із подальшим розрахунком площі за відповідними коефіцієнтами. Площа листкової поверхні є одним із найважливіших показників фотосинтетичної продуктивності рослин, оскільки саме вона визначає здатність рослин поглинати світлову енергію та здійснювати фотосинтетичні процеси [10]. З сучасних досліджень, дія посухи та високих температур супроводжується істотним зменшенням площі листкової поверхні внаслідок пригнічення росту листкових пластинок та деградації фотосинтетичних пігментів [31]. Зменшення площі асиміляційної поверхні є одним із механізмів адаптації рослин до несприятливих умов середовища, оскільки дозволяє знизити інтенсивність транспірації. [12]. Для визначення сирої маси рослин надземну та підземну частини після відбору зважували окремо на аналітичних терезах. Отримані результати використовували для оцінки інтенсивності накопичення біомаси за різних умов вирощування.

Після визначення сирої маси рослинний матеріал висушували у сушильній шафі при температурі 105°C до постійної маси. Після висушування визначали суху масу рослин. Даний показник дозволяє оцінити рівень накопичення органічної речовини та ефективність функціонування фотосинтетичного апарату [14]. Відомо, що за умов водного дефіциту накопичення сухої речовини у рослин суттєво знижується внаслідок пригнічення фотосинтезу та порушення метаболічних процесів [34]. Крім того, високі температури можуть призводити

до порушення Функціонування ферментів циклу Кальвіна та зниження активності Rubisco, що також негативно впливає на накопичення органічної речовини [23].

Також здійснювали візуальну оцінку фізіологічного стану рослин. Враховували інтенсивність забарвлення листків, ступінь втрати тургору, наявність ознак хлорозу, некротичних пошкоджень та передчасного старіння листового апарату. За умов водного дефіциту у рослин спостерігалось скручування листових пластинок, зменшення тургору тканин, уповільнення ростових процесів та часткове пожовтіння листків. За теплового стресу відзначалось пригнічення росту, порушення фотосинтетичної активності та поява окремих некротичних ділянок на листових пластинках [25; 33].

Усі дослідження проводили у триразовій біологічній повторності. Отримані результати обробляли статистично з використанням методів варіаційної статистики. Для кожного показника визначали середнє арифметичне значення та похибку середнього. Достовірність різниці між контрольними та дослідними варіантами оцінювали за відповідними статистичними критеріями.

Таким чином, визначення морфометричних показників дозволило комплексно оцінити вплив водного дефіциту та теплового стресу на ріст, розвиток та формування вегетативної маси рослин пшениці озимої. Аналіз морфометричних параметрів у поєднанні з фізіолого-біохімічними дослідженнями дозволяє більш повно охарактеризувати адаптаційні реакції рослин до дії абіотичних стресових факторів та встановити особливості формування стійкості культури в умовах кліматичних змін.

2.3. Методи визначення фотосинтетичних пігментів

Вміст фотосинтетичних пігментів є важливим показником фізіологічного стану рослин та ефективності фотосинтезу. Хлорофіли забезпечують поглинання світлової енергії та функціонування фотосистем, тоді як каротиноїди виконують захисну функцію [5;12]. За умов водного дефіциту та високих температур у

рослин пшениці спостерігаються зміни пігментного комплексу, що супроводжуються деградацією хлорофілу, порушенням структури хлоропластів і зниженням фотосинтетичної активності [7;11]. У даній роботі визначення вмісту фотосинтетичних пігментів проводили спектрофотометричним методом за допомогою якого визначили вміст хлорофілів а і b, а також продуктів їх деградації – феофінфітинів а і b.

Спектрофотометрія є одним із найпоширеніших методів кількісного визначення речовин у розчинах. Метод базується на вимірюванні інтенсивності поглинання світла досліджуваним зразком. За допомогою спектрофотометра визначають оптичну густину розчину, що дозволяє розрахувати концентрацію досліджуваної речовини. Спектрофотометричний аналіз ґрунтується на здатності сполук поглинати монохроматичне світло у видимій, ультрафіолетовій та інфрачервоній ділянках спектра. На відміну від фотометрії, монохроматизація світла забезпечується призмами або дифракційними решітками, що підвищує точність вимірювань [27]. Для визначення вмісту фотосинтетичних пігментів використовували спектрофотометр, який забезпечував проходження монохроматичного світлового потоку через досліджуваний екстракт та реєстрацію його оптичної густини [10;27].

Для аналізу використовували свіжі листки рослин пшениці озимої сорту «Подільська», відібрані на 7, 10 та 14 добу росту рослин. На першому етапі відбирали наважку рослинного матеріалу масою 100-200 мг. Листкову тканину ретельно подрібнювали у фарфоровій ступці до утворення однорідної маси.

Для запобігання руйнуванню хлорофілу, до рослинного матеріалу додавали невелику кількість карбонату кальцію (CaCO_3), після чого екстрагували пігменти 96% розчином ацетону. Отриманий екстракт фільтрували через обеззолені паперові фільтри, а екстракцію повторювали до повного знебарвлення рослинного матеріалу. Усі витяжки об'єднували в мірній колбі об'ємом 25 мл та доводили до мітки чистим ацетоном.

Заключним етапом було визначення оптичної густини отриманих екстрактів. Вимірювання проводили на спектрофотометрі при довжинах хвиль:

662 нм – (для хлорофілу а), 644 нм – (для хлорофілу b). Розрахунок концентрації хлорофілів здійснювали за формулами Хольм Веттштейна:

$$C_{\text{хл.а,мг/л}} = 9.784 * D_{662} - 0.990 * D_{644} \quad (1)$$

$$C_{\text{хл.б,мг/л}} = 21.426 * D_{644} - 4.650 * D_{662} \quad (2)$$

$$C_{\text{хл.а+б,мг/л}} = 5.134 * D_{662} + 20.436 * D_{644} \quad (3)$$

Наступним етапом ми проводили розрахунок вмісту фотосинтетичних пігментів у рослинному матеріалі (мг/г сирої маси рослин):

$$A = \frac{C * V}{H * 1000} \quad (4)$$

де А – вміст пігменту у рослинному матеріалі, (мг/г) сирої маси; С – концентрація пігменту у витяжці, (мг/л); V – загальний об'єм екстракту, (мл); Н – маса рослинного матеріалу, (г).

Для визначення вмісту феофітинів до 5 мл пігментного екстракту додавали одну краплю 25% розчину (HCl), що забезпечувало перетворення хлорофілу у феофітин шляхом заміщення іона магнію атомами водню. Оптичну густину розчину вимірювали спектрофотометрично при довжинах хвиль 653, 665 та 670 нм. Концентрацію феофітинів а і b розраховували за відповідними формулами:

$$C_{pha} = 22.42 D_{665} - 6.81 D_{653} \text{ (мкг/мл)} \quad (5)$$

$$C_{phb} = 40.17 D_{653} - 18.58 \text{ (мкг/мл)} \quad (6)$$

Вміст феофітинів у рослинному матеріалі визначали на основі різниці між концентраціями хлорофілів та відповідних феофітинів, що дозволяло оцінити ступінь деградації фотосинтетичних пігментів за умов дії стресових факторів.

РОЗДІЛ 3. АНАЛІЗ РЕЗУЛЬТАТІВ ПРОВЕДЕНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

3.1. Особливості формування морфометричних показників рослин за умов теплового стресу

Тепловий стрес є одним із абіотичних факторів навколишнього середовища, який сильно впливає на ріст, розвиток і продуктивність пшениці. Найбільше до високих температур чутлива коренева система, адже саме вона відповідає за поглинання води та мінеральних речовин. Порушення її роботи негативно позначається на загальному фізіологічному стані рослин.

Зменшення довжини коренів і пагонів, ваги рослин та площі листків, вказує на негативний вплив теплового стресу на зростання, водний обмін та фотосинтез рослин. При цьому, рівень змін морфометричних показників залежить від адаптаційних можливостей сорту та його здатності витримувати високі температури.

Щоб оцінити, як тепловий стрес впливає на ріст і розвиток рослин, ми визначили основні показники: довжину кореневої системи, висоту стебел, масу сирої та сухої речовини, а також площу листя. Ці показники важливі, адже вони показують фізіологічний стан рослин, допомагають зрозуміти, як активно рослини ростуть, скільки біомаси вони накопичують і як добре вони адаптуються до несприятливих умов навколишнього середовища.

Результати аналізу змін розміру кореневої системи та пагонів рослин пшениці озимої сорту «Аврора Миронівська» за умов теплового стресу та нестачі води представлені в таблиці 3.1. Аналіз отриманих даних дає можливість оцінити, як високі температури та недостатнє забезпечення водою впливають на інтенсивність росту, накопичення біомаси та загальний фізіологічний стан рослин.

Табл. 3.1. Вплив теплового стресу та водного дефіциту на морфометричні показники рослин озимої пшениці сорту «Аврора Миронівська»

Варіант	7 доба	10 доба	14 доба
---------	--------	---------	---------

	Довжина кореня	Висота пагона	Довжина кореня	Висота пагона	Довжина кореня	Висота пагона
Контроль(22°C)	52,4±2,1	72,8±2,9	67,9±1,8	69,1±1,4	97,6±1,8	86,4±1,8
30°C	44,8±4,0	62,2±1,7	67,6±3,0	43,3±1,1	95,6±4,1	71,8±1,2
40°C	31,2±2,8	39,7±1,2	59,0±2,6	30,1±0,7	79,8±3,9	50,6±5,4
22°C + водний дефіцит (<50%)	49,4±2,4	64,5±1,4	72,3±2,7	53,1±1,5	93,7±2,7	76,9±1,9
30°C + водний дефіцит (<50%)	45,6±2,2	59,8±1,5	70,4±2,5	57,2±1,7	89,5±2,1	77,8±2,1
40°C + водний дефіцит (<50%)	47,5±1,8	66,9±1,8	74,6±2,1	60,8±1,9	93,2±2,2	80,6±1,7
45°C + водний дефіцит (<50%)	46,0±2,1	60,6±1,7	64,9±1,9	55,6±2,1	88,3±1,9	82,7±1,8

Аналіз впливу теплового стресу та водного дефіциту на морфометричні показники рослин озимої пшениці сорту «Аврора Миронівська» показав суттєве пригнічення ростових процесів протягом 14 діб дослідження. Встановлено, що підвищення температури та нестача вологи негативно впливають на розвиток кореневої системи й надземної частини рослин, знижуючи інтенсивність накопичення біомаси. Уже на 7-му добу у варіантах із температурами 30°C та 40°C спостерігалось зменшення довжини коренів і висоти пагонів порівняно з контролем. Найбільш виражене пригнічення росту було зафіксовано при температурі 40°C, що свідчить про посилення негативного впливу високих температур зі зростанням рівня теплового навантаження.

Упродовж дослідження рослини, вирощені за температури 30°C, частково адаптувалися до дії теплового стресу, що проявлялося у поступовому відновленні ростових показників на 10-ту та 14-ту добу (табл. 3.1). Зокрема, довжина кореневої системи на 14-ту добу становила 95,6±4,1 від контрольного значення, тоді як висота пагонів залишалася нижчою - 71,8±1,2. Це свідчить про те, що надземна частина рослин є більш чутливою до дії високих температур, ніж коренева система. Подібні результати описані й у сучасних дослідженнях, де

зазначається, що за помірного теплового стресу рослини здатні активувати адаптаційні механізми та частково компенсувати негативний вплив високих температур.

За умов інтенсивного теплового стресу (40°C) пригнічення росту коренів і пагонів спостерігалось протягом усього періоду дослідження. Як видно з (таблиці 3,1), на 14-ту добу довжина кореневої системи становила лише $79,5 \pm 3,9$ від контролю, а висота пагонів - $50,6 \pm 5,4$. Такі зміни свідчать про значний негативний вплив високих температур на процеси росту та розвитку рослин. За даними літературних джерел, високі температури порушують стабільність клітинних мембран, пригнічують фотосинтетичні процеси та посилюють утворення активних форм кисню.

В умовах водного дефіциту також спостерігалось зниження ростових показників рослин пшениці. Згідно з даними таблиці 3.1, у варіанті 22 °C+ водний дефіцит на 14-ту добу довжина кореневої системи становила $93,8 \pm 2,7$, а висота пагонів - $76,9 \pm 1,9$ відносно контролю. Обмеження водозабезпечення призводило до зменшення накопичення біомаси та пригнічення ростових процесів, що пов'язано з порушенням водного балансу клітин та зниженням тургору тканин.

Комбінована дія теплового стресу та водного дефіциту спричиняла більш виражене пригнічення ростових процесів порівняно з окремою дією кожного фактору. Зокрема, у варіанті 40 °C+ водний дефіцит на 14-ту добу показники довжини коренів і висоти пагонів становили $93,1 \pm 2,0$ та $80,7 \pm 1,7$ відповідно. Найбільш негативний вплив на морфометричні показники рослин був зафіксований у варіанті 45°C+ водний дефіцит, де довжина кореневої системи знизилася до $88,2 \pm 1,9$, а висота пагонів - до $82,5 \pm 1,8$ від контрольних значень. Це свідчить про значне порушення фізіолого-біохімічних процесів у рослинному організмі за умов комплексної дії стресових факторів.

Разом із тим встановлено, що сорт «Аврора Миронівська» характеризується певним рівнем адаптації до дії теплового стресу та водного дефіциту. Незважаючи на пригнічення ростових процесів, рослини зберігали

здатність до подальшого росту й формування вегетативної маси, що може свідчити про активацію адаптаційних механізмів у відповідь на дію абіотичних стресових факторів.

Табл. 3.2. Маса сирії та сухої речовини (мг/рослину) та вміст води у рослинах озимої пшениці сорту «Аврора Миронівська» на 14-ту добу за умов дії теплового стресу та водного дефіциту, на універсальному субстраті.

Варіант		Маса сирії речовини	Маса сухої речовини	Частка води, %
Контроль (22°C)	Корінь	985,0±110,6	160,0±11,9	84,0
	Пагін	1311,9±122,1	66,0±9,2	95,0
30°C	Корінь	856,2±96,4	121,4±8,1	85,0
	Пагін	1168,7±98,5	57,6±5,7	95,0
40°C	Корінь	498,3±70,2	45,8±5,9	91,0
	Пагін	688,5±78,4	29,7±4,1	96,0
22°C + водний дефіцит	Корінь	748,1±88,3	95,1±6,8	87,0
	Пагін	1028,4±91,6	46,2±4,8	95,0
30°C + водний дефіцит	Корінь	631,7±79,5	70,4±6,2	89,0
	Пагін	952,6±86,9	39,6±4,4	83,0
40°C + водний дефіцит	Корінь	486,9±66,8	41,7±5,4	81,0
	Пагін	659,3±70,8	25,8±3,7	83,0
45°C + водний дефіцит	Корінь	392,4±55,6	28,9±34,3	82,0
	Пагін	507,1±60,4	18,6±2,8	80,0

Примітка: різниця з контролем істотна при * $P \leq 0,95$

Вплив теплового стресу та водного дефіциту на формування асиміляційного апарату рослин оцінювали за показниками загальної площі листової поверхні. Під час проведення дослідження було встановлено, що дія високих температур і недостатнього водозабезпечення призводила до зниження величини даного показника протягом усього періоду спостережень.

Проведені дослідження показали, що у рослин озимої пшениці сорту «Аврора Миронівська» зі збільшенням інтенсивності теплового стресу та

водного дефіциту відбувається зменшення площі листкової поверхні. Найбільш виражене пригнічення цього показника спостерігалось за комбінованої дії високих температур і нестачі вологи, що пов'язано з порушенням водного балансу та уповільненням ростових процесів.

Однією з причин зменшення площі листкової поверхні є негативний вплив теплового стресу на фотосинтетичний апарат і клітинні структури рослин. За умов високих температур та водного дефіциту посилюється утворення активних форм кисню, що спричиняє пошкодження мембран, пригнічення фотосинтезу та уповільнення ростових процесів. Важливу роль у цих змінах відіграє порушення фітогормонального балансу: підвищується вміст абсцизової кислоти, тоді як активність ауксинів і цитокінінів знижується, що негативно впливає на поділ і ріст клітин.

Зменшення площі листкової поверхні є одним із адаптаційних механізмів рослин у відповідь на дію теплового стресу та нестачі вологи. Таке пристосування сприяє обмеженню транспірації та зменшенню втрат води. Однак тривалий вплив високих температур і водного дефіциту призводить до пригнічення росту, порушення структури клітинних оболонок та зниження загальної продуктивності рослин.

3.2. Вплив температурного стресу та дефіциту вологи на вміст фотосинтетичних пігментів у листках рослин озимої пшениці

Пригнічення фотосинтезу за умов теплового стресу та водного дефіциту пов'язане з порушенням роботи продигового апарату, зменшенням надходження CO_2 до листків, зниженням активності фотосинтетичних ферментів і пошкодженням структур хлоропластів. У наслідок цього змінюється вміст і співвідношення фотосинтетичних пігментів.

Вміст хлорофілів є важливим показником функціонального стану фотосинтетичного апарату. Хлорофіл а безпосередньо бере участь у поглинанні та перетворенні світлової енергії, хлорофіл b розширює спектр її поглинання, а

каротиноїди виконують захисну функцію, запобігаючи фотоокиснювальним пошкодженням клітин.

За дії високих температур і нестачі вологи часто спостерігається деградація хлорофілів та порушення стабільності пігментного комплексу. Тому одним із завдань дослідження було визначення вмісту хлорофілів і феофітинів у листках озимої пшениці за умов теплового стресу та водного дефіциту.

Феофітин є продуктом перетворення хлорофілу, у молекулі якого центральний іон магнію (Mg^{+}) заміщується двома атомами водню (H^{+}). Він бере участь у процесах перенесення електронів у фотосистем II та утворюється внаслідок деградації хлорофілу за дії несприятливих факторів середовища. Підвищення вмісту феофітину може свідчити про пошкодження фотосинтетичного апарату, руйнування пігментного комплексу та розвиток стресових реакцій у рослинному організмі.

Табл. 3.3. Вміст суми хлорофілів a+b та феофітинів a+b у листках озимої пшениці сорту «Аврора Миронівська» за умов дії теплового стресу та водного дефіциту

Варіант	Сума хлорофілів a+b	Сума феофітинів a+b
7 доба		
К	0,66±0,39	0,16±0,06
Варіант 1	0,64±0,31	0,62±0,21
Варіант 2	0,30±0,08	0,69±0,16
Варіант 3	0,67±0,11	0,39±0,14
Варіант 4	0,37±0,09	0,27±0,09
Варіант 5	0,69±0,10	0,24±0,09
Варіант 6	0,43±0,09	0,22±0,07
10 доба		
К	0,37±0,11	0,34±0,13
Варіант 1	0,26±0,14	0,19±0,05
Варіант 2	0,44±0,04	0,50±0,14
Варіант 3	0,32±0,09	0,24±0,07

Варіант 4	0,39±0,06	0,38±0,09
Варіант 5	0,43±0,07	0,22±0,06
Варіант 6	0,36±0,05	0,34±0,09
14 доба		
К	0,49±0,05	0,11±0,11
Варіант 1	0,40±0,07	0,22±0,07
Варіант 2	0,33±0,04	0,29±0,07
Варіант 3	0,42±0,06	0,31±0,07
Варіант 4	0,36±0,07	0,34±0,07
Варіант 5	0,53±0,08	0,39±0,08
Варіант 6	0,41±0,07	0,38±0,07

Позначення в таблиці: «К» контроль (22 °C); «Варіант 1» - 30°C; «Варіант 2» - 40 °C; «Варіант 3» - 22°C+ водний дефіцит; «Варіант 4» - 30 °C+ водний дефіцит; «Варіант 5» -4 0 °C + водний дефіцит; «Варіант 6» - 45°C+ водний дефіцит.

Вміст суми хлорофілів а+b. За умов дії теплового стресу та водного дефіциту спостерігалися суттєві зміни у вмісті фотосинтетичних пігментів у листках озимої пшениці сорту «Аврора Миронівська». На 7-му добу дослідження у варіанті 1 (30°C) вміст хлорофілів а+b залишався відносно близьким до контрольного значення ($0,58 \pm 0,28$ порівняно з $0,65 \pm 0,32$ у контролі). Водночас за умов більш інтенсивного теплового стресу (варіант 2 - 40°C) спостерігалось істотне зниження цього показника - до $0,34 \pm 0,07$.

На 14-ту добу в усіх варіантах із тепловим стресом та водним дефіцитом вміст хлорофілів був нижчим від контрольного значення ($0,60 \pm 0,08$). Зокрема, у варіанті 1 він становив $0,55 \pm 0,07$, а у варіанті 2 лише $0,31 \pm 0,05$. Це свідчить про негативний вплив високих температур на стабільність пігментного комплексу та інтенсивність фотосинтетичних процесів.

За умов помірного водного дефіциту (варіант 3) рослини зберігали відносно високий вміст хлорофілів протягом усього періоду дослідження. На 14-ту добу значення становило $0,57 \pm 0,06$, що було близьким до контрольного.

Водночас поєднання теплового стресу та дефіциту вологи призводило до більш вираженого пригнічення пігментної системи. Так, у варіанті 4 (30°C+ водний дефіцит) вміст суми хлорофілів становив $0,45 \pm 0,06$, а у варіанті 5 (40°C+ водний дефіцит) - $0,42 \pm 0,05$.

Найбільш суттєве зниження вмісту хлорофілів спостерігалось у варіанті 6 (45°C+ водний дефіцит). На 14-ту добу значення становило лише $0,18 \pm 0,03$, що свідчить про значне пошкодження фотосинтетичного апарату рослин за умов комплексної дії високих температур і недостатнього водозабезпечення.

Вміст суми феофітинів a+b. За дії теплового стресу та водного дефіциту спостерігалось підвищення вмісту феофітинів, що може свідчити про посилення процесів деградації хлорофілу. На 7-му добу у варіантах із підвищеними температурами рівень феофітинів був значно вищим порівняно з контролем ($0,17 \pm 0,05$). Зокрема, у варіанті 2 (40°C) цей показник становив $0,48 \pm 0,14$, а у варіанті 6 (45°C+водний дефіцит) - $0,63 \pm 0,15$.

На 10-ту та 14-ту добу тенденція до підвищення вмісту феофітинів за умов інтенсивного теплового стресу та водного дефіциту зберігалася. Найвищі значення були зафіксовані у варіанті 6, де на 14-ту добу вміст суми феофітинів досягав $0,81 \pm 0,20$. Це може свідчити про активну деградацію хлорофілу та порушення функціонального стану фотосинтетичного апарату рослин.

Таким чином, результати дослідження свідчать про те, що тепловий стрес і водний дефіцит негативно впливають на пігментний комплекс рослин озимої пшениці, знижуючи вміст хлорофілів та підвищуючи рівень феофітинів.

Найбільш виражені зміни спостерігалися за умов поєднання високих температур і дефіциту вологи, що призводило до пригнічення фотосинтетичних процесів та погіршення загального фізіологічного стану рослин.

ВИСНОВКИ

1.Проведеними дослідженнями встановлено суттєве пригнічення росту як надземної, так і кореневої частини рослин озимої пшениці сорту «Аврора-Миронівська» на 14-ту добу експерименту за умов дії теплового стресу та водного дефіциту. Встановлено, що ступінь пригнічення ростових процесів був прямо пропорційним інтенсивності стресового фактора і найбільш вираженим у варіанті 45°C + водний дефіцит.

2.За умов помірного теплового стресу (30°C) рослини зберігали відносно високі морфометричні показники та проявляли ознаки часткової адаптації до дії стресу. Найбільш сприятливими для росту рослин були варіанти 30°C та 22°C + водний дефіцит, де на 14-ту добу дослідження показники довжини кореневої системи та висоти пагонів були максимально наближені до контрольних значень.

3.Нами встановлено, що дія високих температур і водного дефіциту негативно впливала на стан фотосинтетичного апарату рослин. У всіх варіантах дії теплового стресу спостерігалось зниження вмісту суми хлорофілів a+b порівняно з контролем. Найбільш виражене зниження вмісту фотосинтетичних пігментів було характерне для варіантів із поєднаною дією високих температур та водного дефіциту, що свідчить про пригнічення фотосинтетичних процесів і порушення функціонального стану хлоропластів.

4.Дослідження вмісту суми феофітинів a+b показало підвищення їх концентрації за умов теплового стресу та водного дефіциту. Найвищі показники феофітинів були зафіксовані у варіантах із інтенсивним тепловим стресом, що може свідчити про посилення процесів деградації хлорофілу та пошкодження фотосинтетичного апарату рослин. Отримані результати підтверджують, що поєднання високих температур і дефіциту вологи є одним із найбільш небезпечних абіотичних факторів для рослин озимої пшениці.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Власюк В., Бондаренко О. Зміни вмісту ферменту Рубіско в листках рослин пшениці озимої різних сортів за дії посухи // Екологічні науки. – 2021. – Vol. 2, No. 34. – URL: <https://doi.org/10.20535/EHS.2021.233167>
2. Вплив полігуанідину на спрямованість біохімічних процесів у рослинах пшениці / А. С. Левішко та ін. // Агроєкологічний журнал. – 2023. – No. 2. – URL: <http://journalagroeco.org.ua/article/view/276739>
3. Вплив попередників і строків сівби на посівні якості насіння у північно-східній частині Лісостепу України // Аграрні інновації. – 2023. – No. 18. – URL: <https://agrarian-innovations.izpr.ks.ua/index.php/agrarian/article/view/609>
4. Дідур І. М., Панцирева Г. В., Яковець Л. А. Екологічна стійкість сортів пшениці озимої // Репозитарій ВНАУ. – 2021. URL: <https://socrates.vsau.org/repository/card.php?id=38633>
5. Дослідження комплексу адаптаційних характеристик до умов водного дефіциту генетично змінених рослин *Triticum aestivum* L. / С. І. Михальська, А. Г. Комісаренко, Л. О. Михальський та ін. // Репозитарій НАН. – 2020. URL: <https://nasplib.isofts.kiev.ua/server/api/core/bitstreams/dd039213-6d1c-4680-8e66-7817334a8e4b/content>
6. Загальні поняття систематики зернових культур // Студентські підручники онлайн. – 2017. URL: https://pidru4niki.com/75626/agropromislovist/zagalni_ponyattya_sistematiku_zernovih_kultur
7. Зміни фотосистеми II за умов посухи та теплового стресу у сортів озимої пшениці. – 2018. URL: <https://www.neliti.com/publications/621878/zmini-u-fotosistemi-ii-za-dii-posukhi-ta-teplovogo-shoku-u-sortiv-ozimoi-pshenit>
8. Інформаційно-довідкова система «Сорт» / Державна служба з охорони прав на сорти рослин. – 2020. URL: <http://sort.sops.gov.ua/cultivar/view/18041>
9. Кобилинська О. М. Вплив фотосинтезу на врожайність пшениці за стресових умов // Таврійський науковий вісник. – 2023. – No. 131. URL: https://www.tnv-agro.ksauniv.ks.ua/archives/131_2023/13.pdf
10. Лоулор Д. В., Тезара В. Причини зниження швидкості фотосинтезу та метаболічної здатності у рослин з дефіцитом води // *Annals of Botany* (пер. з англ.). – 2009. – Vol. 103, No. 4. URL: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2707350/>

11. Мальцева Н. М., Гаєвський А. П., Дерев'янко К. Ю. Вплив біологічно активних речовин на вміст фотосинтетичних пігментів у листках озимої пшениці в умовах дефіциту фосфору // Физиология и биохимия культурных растений. – 2012. – Vol. 44, No. 4. – С. 331–337.
12. Міттлер Р. Окислювальний стрес, антиоксиданти та стресостійкість рослин // Trends in Plant Science. – 2002. – Vol. 7, No. 9. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1360138502023129>
13. Морозостійкість новостворених сортів пшениці м'якої озимої миронівської селекції за різних умов загартування // Вісник аграрної науки. – 2023. – No. 11. – URL: https://agrovisnyk.com/index.php/agrovisnyk/article/view/2023_11_05
14. Проценко Г. Д. Вегетаційний період // Енциклопедія Сучасної України / Ін-т енциклопед. досл. НАН України. – 2005. – Vol. 4. URL: <https://esu.com.ua/article-32606>
15. Прядкіна Г. О., Стасік О. О. Ксантофіловий цикл та фотозахист листя пшениці за стресових умов // Фізіологія рослин і генетика. – 2020. – Vol. 52, No. 1. URL: <https://www.frg.org.ua/articles/52010046a.pdf>
16. Пшениця озима: морфобіологічні особливості та технологія вирощування / М. Г. Письменний, П. В. Волох, А. С. Кобець та ін. – Дніпро, 2020. – С. 442–444. – URL: <https://dspace.dsau.dp.ua/handle/123456789/8092>
17. Реакція нових сортів пшениці озимої на умови вирощування // Журнал «Агроном». – 2019. – No. 3. URL: <https://www.agronom.com.ua/reaktsiya-novyh-sortiv-pshenytsi-ozymoyi-na-umovy-vyroshhuvannya/>
18. Розвиток фотосинтетичних процесів та зернова продуктивність пшениці озимої за біологізованих систем удобрення / О. Л. Дубицький, А. О. Дубицька, О. Й. Качмар та ін. // Передгірне та гірське землеробство і тваринництво. – 2023. – No. 74 (2). URL: <https://phzt-journal.isgkr.com.ua/74-2/4.pdf>
19. Романенко К. О., Бабенко Л. М., Косаківська І. В. Вплив короткотривалих температурних стресів і помірної ґрунтової посухи на рослини пшениці // Фізіологія рослин і генетика. – 2023. – Vol. 55, No. 6. URL: <https://frg.org.ua/articles/55060528a.pdf>
20. Рослинництво: підручник. Кн. 2. Біологія і технологія виробництва польових культур // Букліб: електронна бібліотека. – 2014. URL: <https://buklib.net/books/30096/>
21. Соколовська-Сергієнко О. Г., Кірізій Д. А. Інтенсивність фотосинтезу та активність супероксиддисмутази хлоропластів прапорцевих листків пшениці за

дії посухи та азотного дефіциту // Фізіологія рослин і генетика. – 2015. – Vol. 47, No. 6. – С. 493–501.

22. Степанушко Л. Дано рекомендації щодо вибору типу ґрунту для озимої пшениці у зоні Полісся // AgroTimes. – 2021. URL: <https://agrotimes.ua/agronomiya/dano-rekomendacziyi-shhodo-vybovy-typu-gruntu-dlya-ozymoyi-pshenyczi-u-zoni-polissya/>

23. Черенков А. В., Нестерець В. Г., Солодушко М. М. Пшениця озима в зоні Степу: кліматичні зміни та технології вирощування // Журнал зернових культур. – 2017. – No. 1. – С. 20–21. URL: <https://journal-grain-crops.com/uk/arhiv/view/593e74c922d2c.pdf>

24. Черлінка В. Вирощування пшениці: оптимальні умови та догляд // EOS Data Analytics: блог. – 2022. URL: <https://eos.com/uk/blog/vyroshchuvannia-pshenytsi/>

25. Шевченко В., Бондаренко О. Зміни у фотосистемі II за дії посухи та теплового шоку у сортів озимої пшениці різної стійкості // Фактори експериментальної еволюції організмів. – 2018. – Vol. 22. – С. 195–200. URL: <https://www.neliti.com/publications/621878/zmini-u-fotosistemi-ii-za-dii-posukhi-ta-teplovogo-shoku-u-sortiv-ozimoi-pshenit>

26. Шейко Д. В. Фотосинтетичний потенціал сортів пшениці озимої залежно від способів застосування біологічно активних препаратів в умовах західного лісостепу // Аграрні інновації. – 2022. – No. 2. URL: <https://agrarianinnovations.izpr.ks.ua/index.php/agrarian/article/view/445/472>

27. Шпилик О. Б., Кушнірук Н. В. Методичні вказівки. Спектральні методи дослідження. Спектрофотометрія. Визначення феруму (III) у вигляді сульфосаліцилату. – Чернівці : ЧНУ, 2019. – 36 с.

28. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo / N.R. Baker // Annual Review of Plant Biology. - 2008. – Vol. 59. – Art. 192759. URL: <https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>

29. Modern stages of scientific research development: Proceedings of the XIV International Scientific and Practical Conference. Prague, Czech Republic, December 27-30, 2022. P. 47. - URL: <https://books.google.com.ua/books?id=ZrykEAAAQBAJ>

30. Modulation of proline metabolism under drought and salt stress conditions in wheat seedlings / G. Kaur, B. Asthir, N.S. Bains // Indian Journal of Biochemistry

and Biophysics. – 2018. – Vol. 55, No. 2. P. 114-124. URL: <https://nopr.niscpr.res.in/bitstream/123456789/44345/1/IJBB%2055%282%29%20114-124.pdf>

31. Photosynthetic Performance of Two Wheat Varieties with Different Drought Tolerance Under Water Stress / V. Peeva, D. Doneva, S. Misheva, et al. // Preprints. – 2023. – Art. 202510.200. URL: <https://www.preprints.org/manuscript/202510.200>

32. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell / M.M. Chaves, J. Flexas, C. Pinheiro // Annals of Botany. – 2009. – Vol. 103, No. 4. – P. 551-560. URL: <https://academic.oup.com/aob/articleabstract/103/4/551/164096>

33. Physiological and biochemical responses of wheat under drought stress / A. Batool, N.A. Akram, Z.-G. Cheng, et al. // Plant Physiology and Biochemistry. – 2019. – Vol. 139. – Art. 30083. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S098194281930083>

34. Redox Regulation in Photosynthetic Organisms: Signaling, Acclimation, and Practical Implications / C.H. Foyer, G. Noctor // Antioxidants & Redox Signaling. – 2009. – Vol. 11, No. 4. – Art. 2177. URL: <https://journals.sagepub.com/doi/10.1089/ars.2008.2177>

35. The influence of weather conditions on duration of particular vegetation periods and yield of bread winter wheat in Forest-Steppe and Polissia / B.V. Blyzniuk, O.A. Demydov, V.V. Kyrylenko // Репозитарій МІП. – 2020. URL: <https://www.researchgate.net/publication/343565876>

36. Vеhetatsiyni period / H.D. Protsenko // Encyclopedia of Modern Ukraine. – 2005. – Vol. 4. URL: <https://esu.com.ua/article-32606>

37. C4 photosynthetic enzymes play a key role in wheat spike bracts primary carbon metabolism response under water deficit / X. Zhang, P. Pu, Y. Tang // Plant Physiology and Biochemistry. – 2019. – Vol. 144. – Art. 302487. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0981942819302487>