

<https://doi.org/10.15407/frg2020.01.046>

УДК (577.118+631.8):633.11

ВПЛИВ ПОЗАКОРЕНЕВОЇ ОБРОБКИ РОСЛИН ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ КОМПЛЕКСОМ МІКРОЕЛЕМЕНТІВ, ОТРИМАНИМ ЗА ДОПОМОГОЮ НАНОТЕХНОЛОГІЙ, НА ЇХ ФОТОСИНТЕТИЧНУ АКТИВНІСТЬ ЗА РІЗНИХ УМОВ ВОЛОГОЗАБЕЗПЕЧЕННЯ

О.О. СТАСИК¹, Г.О. ПРЯДКІНА¹, Д.А. КІРІЗІЙ¹, С.К. СИТНИК¹,
О.С. КАПІТАНСЬКА², А.І. МІХНО¹, Н.М. МАХАРИНСЬКА¹

¹Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17

²Науково-виробнича компанія «Квадрат»
61001 Харків, просп. Гагаріна, 41/2, сек. 7
e-mail: phot-ecol@ifrg.kiev.ua

Вивчали вплив позакореневої обробки рослин пшениці озимої комплексом мікроелементів аватар-1, створеним за допомогою нанотехнологій, який містить магній, мідь, залізо, цинк, манган, молібден і кобальт, хелатовані природними карбоновими кислотами, на показники фотосинтетичної активності прапорцевого листка за різних умов вологозабезпечення. Дослідження проведені у вегетаційному досліді на двох сортах озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) — високоврожайному Астарта, що характеризується тривалим збереженням активності фотосинтетичного апарату в період наливання зерна (stay-green фенотип), та Наталка з високим вмістом білка в зерні. У фазу колосіння (ВВСН 59) дослідні рослини обприскували мікроелементним комплексом. Контролем слугували рослини, обприскані водопровідною водою. Через 6 діб після обробки на початку фази цвітіння (ВВСН 61) половину рослин дослідного і контрольного варіантів піддавали дії посухи (7 діб за вологості ґрунту 30 % повної вологоємності (ПВ)), друга половина рослин розвивалась за оптимального вологозабезпечення 70 % ПВ. Встановлено, що посуха істотно зменшувала інтенсивність фотосинтезу листків порівняно з умовами нормального поливу, однак фотосинтетична активність рослин, оброблених мікроелементним комплексом, знижувалась менше — відповідно на 36 і 33 % у сортів Астарта і Наталка, тоді як у необроблених рослин — на 46 і 52 %. При цьому за дефіциту вологи інтенсивність фотосинтезу прапорцевих листків рослин, оброблених мікроелементним комплексом, була вищою, ніж у необроблених: у сорту Астарта на 22 %, у сорту Наталка — на 34 %. Інтенсивність фотодихання прапорцевого листка на відміну від фотосинтезу істотно зростала за умов посухи: у необроблених рослин сорту Астарта на 82 %, в оброблених мікроелементним комплексом — на 39 %, у сорту Наталка, навпаки, в рослин дослідного варіанта — на 96 %, в необроблених — на 44 %. Обробка рослин мікроелементним комплексом підвищувала фотохімічну активність ФС II їх прапорцевого листка як за оптимального вологозабезпечення, так і за умов посухи й ослаб-

лювала пошкоджувальну дію останньої. Максимальна квантова ефективність ФС II в оброблених рослин обох сортів знижувалась приблизно на 2 %, у контрольних рослин сортів Астарта й Наталка — відповідно на 5 і 12 %. Зроблено висновок, що позакоренева обробка рослин пшениці озимої комплексом мікроелементів істотно підвищує стійкість їх фотосинтетичного апарату до ґрунтової посухи, хоча помітно не змінює інтенсивність асиміляції CO₂ за оптимального вологозабезпечення. Збереження високих рівнів асиміляції CO₂ і фотохімічної активності ФС II за умов посухи у разі обробки мікроелементним комплексом сприяло підвищенню зернової продуктивності рослин. Позитивний ефект мікродобрива сильніше виражений у менш стійкого до посухи сорту.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., газообмін CO₂, фотохімічна активність ФС II, мікроелементи, хелатовані карбоновими кислотами, зернова продуктивність.

Сучасні зміни клімату характеризуються збільшенням частоти та вираженості екстремальних кліматичних явищ, що загрожують виробництву рослинної продукції, в тому числі пшениці [1]. Серед них посуха є одним із найвагоміших абіотичних пошкоджувальних чинників. Прогнозується, що частота й жорсткість посух зростатимуть під впливом майбутніх кліматичних змін — посилення просторової та часової нерівномірності опадів і збільшення випаровування, зумовленого глобальним потеплінням [2].

Найчутливішими до дії посухи фізіологічними процесами є фотосинтетична асиміляція CO₂, ріст клітин розтягненням, а також розвиток статевих клітин і репродуктивних органів [3, 4]. За нетривалої м'якої посухи CO₂-газообмін інгібується змиканням продихів, у результаті чого зменшується надходження CO₂ всередину листка без істотних пошкоджень фотосинтетичного апарату. Тривала і жорстка посуха спричинює істотні порушення фотосинтетичного метаболізму і пошкодження клітинних структур за участю активних форм кисню (АФК). Інтенсивність асиміляції CO₂ різко знижується, насамперед унаслідок порушень фотофосфорильовання, зниження вмісту та активності РБФК/О і РБФК/О-активази. Гальмування процесів фотосинтезу і порушення репродуктивного розвитку призводять до втрати до 90 % врожаю пшениці залежно від жорсткості, тривалості посухи і фази розвитку рослин [5].

Крім того посуха є причиною дисбалансу в системі мінерального живлення рослин і вторинних негативних ефектів [6]. За недостатнього вологозабезпечення погіршується транспорт мінеральних поживних речовин з кореня до надземних органів унаслідок зниження інтенсивності транспірації і порушення функціонування мембранних переносників. Навіть якщо рослини зростають на багатих на поживні речовини ґрунтах, посуха може спричинити дефіцит елементів мінерального живлення через безпосередній вплив на фізико-хімічні властивості ґрунту, зниження рухливості та інтенсивності поглинання поживних речовин коренем [7]. За таких умов ефективність позакореневого підживлення мінеральними елементами може бути вищою, ніж внесення мінеральних добрив у

грунт [8]. При цьому позакореневе підживлення сприяє зменшенню техногенного навантаження на ґрунти, підвищує стійкість рослин до стресів, у тому числі до посухи [9].

Мікроелементи є важливими складовими метаболізму рослинних організмів. Вони беруть участь у фотосинтетичному метаболізмі, окисно-відновних реакціях азотного й вуглеводного обмінів, входять до складу активних центрів ферментів, фотосинтетичних пігментів і вітамінів [10, 11]. Деякі мікроелементи, такі як залізо (Fe), цинк (Zn), мідь (Cu) і манган (Mn), є кофакторами антиоксидантних ферментів, тому за дефіциту цих мікроелементів знижена активність антиоксидантних ферментів не забезпечує достатнього захисту клітинних структур від пошкоджувального впливу АФК, унаслідок чого значно підвищується чутливість рослин до посухи [12]. Низкою досліджень доказано, що позакореневе підживлення рослин мікроелементами може істотно збільшити врожайність певних культур за умов посухи [13, 14]. У результаті позакореневого підживлення мікроелементами рослин пшениці підвищуються інтенсивність і загальна продуктивність фотосинтезу, життєздатність пилку, кількість продуктивних пагонів, озерненість колоса, внаслідок чого поліпшується ефективність використання води і збільшується вміст мікроелементів у зерні [15].

Потреба підвищення ефективності використання добрив і необхідність зменшення техногенного навантаження на довкілля актуалізують створення нових форм мікродобрив, які б мали ліпшу засвоюваність, високу біологічну активність у тканинах рослин та були екологічно безпечними. Нині разом із традиційними мікродобривами створюють нанотехнологічні засоби нового покоління, яким властиві низькі дози внесення мікроелементів [16]. Одним із таких сучасних мікродобрив, створених в Україні, є аватар — комплекс карбоксилатів біометалів-мікроелементів, який отримують за ерозійно-вибуховою технологією. Високореакційні наночастки металів, що утворились, хелатують природними карбоновими кислотами (лимонною, бурштиною та ін.) [17]. До складу комплексу аватар-1 входять 7 основних біогенних металів: магній, мідь, залізо, цинк, манган, молібден, кобальт у концентрації (за вмістом діючої речовини) відповідно 0,05; 0,02; 0,02; 0,003; 0,005; 0,005; 0,001 %.

Дію мікроелементних комплексів, створених із використанням нанотехнологій, на сільськогосподарські культури активно вивчають. Зокрема показано їх позитивний вплив на врожай, окремі показники його структури, якість зерна пшениці, розвиток і фізіологічну активність кореневої системи, її здатність використовувати фосфор та азот важкорозчинних мінеральних сполук ґрунту [18, 19]. З'ясовано, що за позакореневої обробки новими мікроелементними комплексами підвищуються вміст фотосинтетичних пігментів у листках, хлорофільний індекс та чиста продуктивність фотосинтезу посіву пшениці озимої в репродуктивний період розвитку [20, 21]. Водночас вплив позакореневого підживлення рослин мікродобривами, створеними з використанням нанотехнологій, на інтенсивність фотосинтезу за умов посухи залишається маловивченим.

Метою цієї роботи було дослідження впливу позакореневої обробки рослин комплексом мікроелементів аватар-1 на фотосинтетичну активність прапорцевих листків і зернову продуктивність рослин пшениці озимої за різних умов вологозабезпечення.

Методика

Вегетаційний дослід проведено на двох сортах озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) — високоврожайному Астарті західноєвропейського екотипу, що тривало зберігає активність фотосинтетичного апарату в період наливання зерна (stay-green фенотип), та Наталка, що має високий вміст білка в зерні і належить до класу надсильних пшениць [22]. Насіння пшениці цих сортів восени висівали у ґрунт, де рослини зимували за природних умов. Навесні по 20 рослин кожного сорту пересаджували у вегетаційні посудини, наповнені 12 кг суміші сірого опідзоленого ґрунту та піску у співвідношенні 3 : 1 за вологості 70 % повної вологоємності. Під час пересаджування рослин у ґрунт добавляли нітроамофоску ($N_{80}P_{80}K_{80}$ мг/кг ґрунту). Друге підживлення такою ж кількістю нітроамофоски проводили у фазу виходу рослин у трубку (ВВСН 39) [23].

У фазу колосіння (ВВСН 59) дослідні рослини обприскували мікроелементним комплексом аватар-1 відповідно до рекомендованої розробником засобу дози. Обприскували рослини увечері (після 18-ї години), коли температура повітря не перевищувала 20 °С. Контролем слугували рослини, обприскані такою ж кількістю водопровідної води.

Посуху створювали на початку фази цвітіння (ВВСН 61) припиненням поливу контрольних і дослідних рослин до зниження вологості ґрунту до 30 % ПВ і підтримували її на цьому рівні протягом одного тижня, потім полив відновлювали до рівня 70 % ПВ. У варіанті оптимального вологозабезпечення вологість ґрунту підтримували на рівні 70 % ПВ упродовж усього періоду вегетації. Вологість ґрунту в посудинах контролювали гравіметрично двічі на добу. Повторність досліді — 5 посудин на варіант. Елементи структури зернової продуктивності рослин визначали після досягнення повної стиглості зерна зважуванням повітряно-сухого матеріалу. Вибірка становила 20 рослин на варіант.

Показники газообміну реєстрували на 7-му добу посухи за вологості ґрунту 30 % ПВ на невідокремлених від рослин прапорцевих листках за контрольованих умов на установці, змонтованій на базі оптико-акустичного інфрачервоного газоаналізатора ГІАМ-5М. Для цього середню частину листкової пластинки вміщували у термостатовану листкову камеру площею 20 см² і освітлювали лампою розжарювання КГ-2000 крізь водяний фільтр (для уловлювання надлишку інфрачервоної радіації у спектрі її випромінювання). Густина променевого потоку на рівні листків становила 400 Вт/м², температура — 25 °С, швидкість продування атмосферного повітря — 1 л/хв. Інтенсивності фотосинтезу, фото- і темного дихання та транспірації розраховано за стандартними методиками [24]. На ри-

сунках і в таблицях наведено усереднені дані вимірювань газообміну чотирьох окремих листків.

Параметри індукційної кривої флуоресценції хлорофілу *a* в листках вимірювали за допомогою РАМ-флуориметра FL2LP (Qubit system Inc., Канада). Інтенсивність флуоресценції визначали на інтактних листках, попередньо витриманих у темряві протягом 20 хв. Після встановлення стаціонарного рівня флуоресценції хлорофілу *a* вмикали насичувальний спалах світла з інтенсивністю понад 3000 мкмоль/(м² · с). Такий рівень освітленості близький до інтенсивності ФАР, що насичує транспорт електронів у електронтранспортному ланцюзі за світлоадаптованого стану листків. Тривалість спалаху насичувального світла становила 0,8 с, інтенсивність актинічного світла — 750 мкмоль/(м² · с). Показники активності фотосинтетичного апарату визначали за загальноприйнятими формулами [25, 26].

Результати оброблено статистично за програмою Microsoft Excel згідно із загальноприйнятими методами варіаційної статистики [27]. На рисунках і в таблицях наведено середньоарифметичні і стандартні похибки середнього. Статистичну вірогідність різниці між варіантами оцінено за ANOVA-тестом за $p < 0,05$.

Результати та обговорення

За оптимального вологозабезпечення рослин інтенсивність асиміляції CO₂ прапорцевим листком обох сортів пшениці була практично однаковою — 28—30 мг CO₂/(дм² · год) як у варіантах з обробкою рослин мікроелементним комплексом, так і в контролі (рис. 1). Посуха істотно зменшувала інтенсивність фотосинтезу порівняно з умовами нормального поливу, однак фотосинтетична активність рослин, оброблених мікроелементним комплексом, знижувалась менше — у сортів

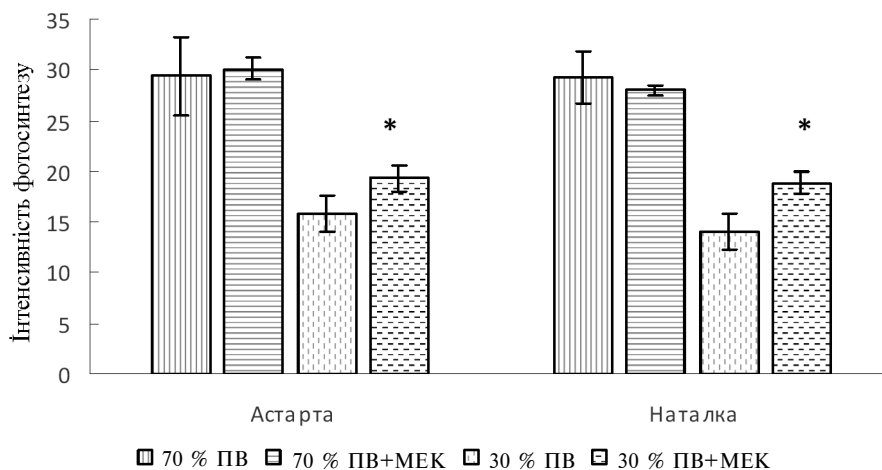


Рис. 1. Вплив обробки рослин пшениці озимої мікроелементним комплексом (МЕК) аватар-1 на інтенсивність фотосинтезу, мг CO₂/(дм² · год), прапорцевого листка сортів Астарта і Наталка за умов оптимального вологозабезпечення (70 % ПВ) і посухи упродовж 7 діб (30 % ПВ).

* — різниця між контролем і варіантом з обробкою рослин мікроелементним комплексом істотна за $p < 0,05$

ВПЛИВ ПОЗАКОРЕНЕВОЇ ОБРОБКИ РОСЛИН ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ

ТАБЛИЦЯ 1. Вплив обробок рослин пшениці озимої мікроелементним комплексом на інтенсивність фото- та темного дихання їх прапорцевих листків за умов оптимального вологозабезпечення (70 % ПВ) і посухи упродовж 7 днів (30 %)

Варіант	Інтенсивність, мг CO ₂ /(дм ² · год)			
	Фотодихання		Темнове дихання	
	Астарта	Наталка	Астарта	Наталка
70% ПВ	3,30±0,38	4,00±0,25	1,88±0,23	2,75±0,28
70% ПВ+МЕК	4,10±0,13*	3,25±0,14*	2,90±0,38*	2,00±0,25*
30% ПВ	6,00±0,50	5,75±0,52	2,25±0,30	2,50±0,27
30% ПВ+МЕК	5,80±0,43	6,38±0,13	1,80±0,24	2,25±0,25

Примітка. Тут і в табл. 2, 3: * – різниця між контролем і варіантом з обробкою рослин мікроелементним комплексом (МЕК) істотна за $p < 0,05$.

Астарта і Наталка відповідно на 36 і 33 %, тоді як у необроблених рослин — на 46 і 52 %. При цьому за дефіциту вологи інтенсивність фотосинтезу в рослин, оброблених мікроелементним комплексом, була вищою, ніж у необроблених: у сорту Астарта — на 22 %, у сорту Наталка — на 34 %.

Для рослин пшениці з C₃-типом фотосинтезу за умов посухи значно зростає роль фотодихання в балансі CO₂-газообміну [28, 29]. На відміну від фотосинтезу реакції інтенсивності фотодихання прапорцевого листка на обробку мікроелементним комплексом за оптимального вологозабезпечення у рослин досліджених сортів відрізнялись (табл. 1). У контрольних рослин сорту Астарта активність фотодихання була дещо меншою і зростала на 24 % за обробки мікроелементами, у сорту Наталка — знижувалась на 19 %. Зазначені відмінності можуть бути пов'язані з особливостями онтогенетичної динаміки CO₂-газообміну рослин цих сортів, що зумовлено різною швидкістю старіння прапорцевого листка [30]. Сорт Наталка характеризується високим вмістом білка в зернівках і, відповідно, швидшим зниженням вмісту азоту і фотосинтетичної активності в листках, тоді як для сорту Астарта характерне триваліше збереження фотосинтетичної активності прапорцевого листка в період наливання зерна.

За умов посухи інтенсивність фотодихання листків істотно зростала: у сорту Астарта більше у необроблених рослин (82 %) порівняно з рослинами, обробленими мікроелементним комплексом (39 %), у сорту Наталка, навпаки, в рослин дослідного варіанта (96 %) порівняно з контрольним (44 %).

Зростання інтенсивності фотодихання за умов посухи, спричинене зниженням концентрації CO₂ в стромі хлоропластів унаслідок закриття продихів і зменшення провідності мезофілу, а також порушенням функціонування гліколатного циклу, істотно знижує продуктивність фотосинтезу, проте має важливе адаптивне значення [31]. На фоні гальмування асиміляції CO₂, яке зумовлює менше використання відновних і енергетичних еквівалентів у циклі Кальвіна та, як

наслідок, спричинює надвідновлення компонентів електронтранспортного ланцюга і збільшення перенесення електронів на кисень, чим підвищує ризик фоторуйнування хлоропластних структур, посилення інтенсивності фотодихання зменшує завантаження електронтранспортного ланцюга і підтримує функціональний стан фотосинтетичного апарату. Показано, що за різкого зниження доступу CO_2 до хлоропластів унаслідок водного стресу чи експериментального зменшення рівня CO_2 в атмосфері фотодихання стає основним споживачем енергії фотосинтетичного транспорту електронів і тим самим захищає фотосинтетичний апарат від фотоінгібування і фотодеструкції [32].

Зміни інтенсивності темного дихання листків рослин досліджених сортів за обробки їх мікроелементним комплексом в умовах оптимального вологозабезпечення були подібними до зазначених для фотодихання (див. табл. 1). У сорту Астарта рівень темного дихання зростав на 54 % за нижчих значень у контрольному варіанті порівняно із сортом Наталка, в якого за обробки мікроелементами цей показник зменшувався на 27 %. За умов посухи в необроблених рослин сорту Наталка інтенсивність темного дихання залишалась на тому самому рівні, що й за 70 % ПВ ґрунту, а в сорту Астарта спостерігалась тенденція до її підвищення. В оброблених мікроелементним комплексом рослин сорту Астарта інтенсивність темного дихання за дії посухи істотно знижувалась, а в сорту Наталка — практично не змінювалась. Логічно припустити, що різна реакція активності дихальних процесів у досліджених сортів пшениці озимої пов'язана із зазначеними вище особливостями швидкості старіння фотосинтетичного апарату їх прапорцевого листка.

Транспірація є дуже чутливим до зниження вологості ґрунту процесом, оскільки практично повністю визначається ступенем відкритості продохів. Одночасне дослідження змін інтенсивності транспірації та фотосинтетичної активності дає змогу з'ясувати, чи спричинені зміни останньої внутрішньоклітинними метаболічними процесами, чи вони є результатом продохової регуляції [31, 33]. За оптимального вологозабезпечення інтенсивність транспірації прапорцевого листка рослин досліджених варіантів варіювала у межах 1,77—2,04 г $\text{H}_2\text{O}/(\text{дм}^2 \cdot \text{год})$ (рис. 2). Посуха істотно знижувала інтенсивність транспірації, проте статистично вірогідні зміни у сорту Астарта спостерігали лише у варіанті з обробкою рослин мікроелементним комплексом (на 32 % порівняно з оптимальним вологозабезпеченням), у сорту Наталка — в обох варіантах (на 28 % у контролі та 25 % за обробки мікроелементним комплексом).

Зменшення інтенсивності транспірації за умов посухи, з одного боку, є виявом адаптації, оскільки сприяє зниженню витрат води рослиною й підтриманню обводненості клітин, з іншого — саме закриття продохів призводить до пригнічення процесів асиміляції CO_2 , субстратно-енергетичного виснаження клітин, посилення фотопошкодження структур фотосинтетичного апарату, що значно гальмує відновлення його нормального функціонування після припинення посухи і посилює її негативний вплив на зерно-

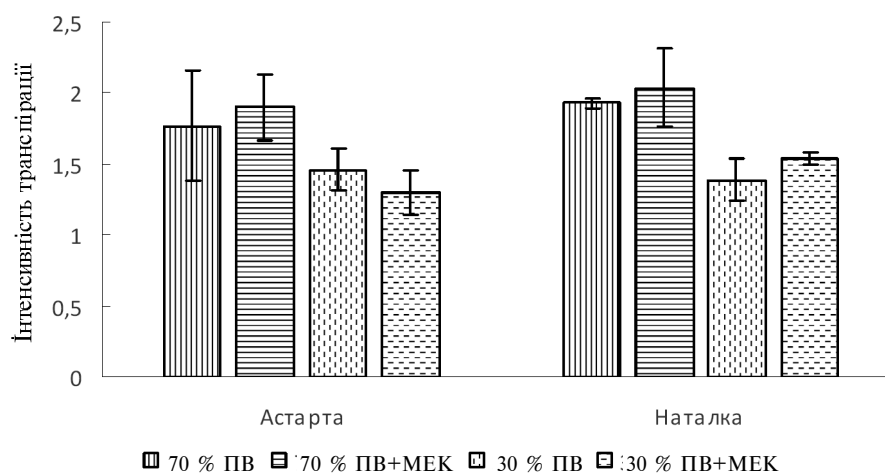


Рис. 2. Вплив обробки рослин пшениці озимої мікроелементним комплексом аватар-1 на інтенсивність транспірації, г Н₂О/(дм² · год), прапорцевого листка сортів Астарта і Наталка за умов оптимального вологозабезпечення (70 % ПВ) і посухи упродовж 7 діб (30 % ПВ)

ву продуктивність. Водночас, відсутність узгодженості змін інтенсивностей транспірації і фотосинтезу в досліджених варіантах за дефіциту ґрунтової вологи свідчить, що слабше інгібування інтенсивності фотосинтезу в рослин, оброблених мікроелементним комплексом, зумовлене впливом безпосередньо на фотосинтетичний апарат клітин мезофілу, а не особливостями реакції прорихів (див. рис. 1, 2).

Позитивний ефект обробки рослин окремими мікроелементами на показники газообміну зернових культур засвідчують і літературні дані. Зокрема виявлено збільшення асиміляції СО₂, продигової провідності та швидкості транспірації в листках двох сортів кукурудзи на різних стадіях розвитку як за одно-, так і за дворазової обробки рослин сульфатом цинку порівняно з варіантом без його додавання. Концентрація СО₂ у міжклітинниках за таких обробок, навпаки, зменшувалась [34]. У низці робіт також встановлено зменшення негативного впливу стресів за обробки рослин мікроелементами. Так, на фоні низьких температур за обробки молібденом рослин двох ліній пшениці озимої інтенсивність фотосинтезу значно зростала порівняно з варіантом без обробки, а продигова провідність, концентрація СО₂ у міжклітинниках та інтенсивність транспірації, навпаки, зменшувались [35]. За позакореневої обробки рослин пшениці цинком, бором і магнієм на пізніх етапах розвитку інтенсивність фотосинтезу за умов посухи також підвищувалась хоча за оптимального поливу такого впливу не виявлено [36].

Обприскування рослин пшениці мікроелементним комплексом істотно впливало на функціональний стан фотосинтетичного апарату тилакоїдних мембран хлоропластів, зокрема на фотохімічну активність ФС II, як за оптимального вологозабезпечення, так і за умов посухи (табл. 2).

ТАБЛИЦЯ 2. Вплив обробок рослин пшениці озимої мікроелементним комплексом на показники фотохімічної активності ФС II їх прапорцевих листків за умов оптимального вологозабезпечення (70 % ПВ) і посухи упродовж 7 діб (30 %)

Варіант	F_v/F_m	$\Phi_{ФСII}$	NPQ
Астарта			
70 % ПВ	0,807±0,004	0,165±0,012	1,98±0,06
70 % ПВ+МЕК	0,813±0,006	0,187±0,007	2,01±0,05
30 % ПВ	0,767±0,002	0,140±0,007	2,48±0,14
30 % ПВ+МЕК	0,799±0,002*	0,153±0,011	2,58±0,01
Наталка			
70 % ПВ	0,801±0,013	0,142±0,004	2,12±0,02
70 % ПВ+МЕК	0,796±0,003	0,198±0,006*	2,14±0,07
30 % ПВ	0,706±0,006	0,133±0,015	2,51±0,23
30 % ПВ+МЕК	0,779±0,005*	0,179±0,004*	2,26±0,09

Максимальна квантова ефективність ФС II (F_v/F_m) за оптимального поливу вірогідно не відрізнялась у рослин контрольного і дослідного варіантів обох сортів. Наприкінці тижневої посухи, яка істотно знижувала фотохімічну активність ФС II, максимальний квантовий вихід флуоресценції ФС II у дослідних рослин був вірогідно вищим, ніж у контролі: на 4 % у сорту Астарта і на 10 % у сорту Наталка. Отже, обробка мікроелементним комплексом зм'якшувала пошкоджувальну дію посухи на фотосинтетичний апарат. Зниження максимальної квантової ефективності ФС II становило близько 2 % у оброблених рослин обох сортів та 5 і 12 % у контрольних рослин відповідно сортів Астарта й Наталка.

Реальна квантова ефективність ФС II ($\Phi_{ФСII}$), що характеризує інтенсивність потоку електронів через ФС II, у світлоадаптованих листках рослин, оброблених мікроелементним комплексом, підвищувалася порівняно з контролем як за оптимального поливу, так і за умов посухи. У сорту Астарта ці відмінності були статистично не вірогідними (< 10 %). У сорту Наталка за оптимального вологозабезпечення $\Phi_{ФСII}$ збільшилась на 39 % порівняно з контролем, за умов посухи — на 35 %.

Слід зазначити, що квантова ефективність ФС II на світлі за умов посухи інгібувалася значно менше (на 6—18 %), ніж інтенсивність асиміляції CO₂ (див. рис. 1). Логічно припустити, що підтримання потоку електронів через ФС II за посухи забезпечувалося підвищенням активності фотодихання (див. табл. 1), яке, як відомо [32], істотно збільшує використання енергетичних кофакторів у метаболізмі фотосинтезувальних клітин.

Обробка рослин мікроелементним комплексом істотно не впливала на нефотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу (NPQ) у досліджених сортів пшениці озимої за обох рівнів зволоження ґрунту. Водночас за дії посухи NPQ підвищувалось. При цьому зростання показника нефотохімічного гасіння флуоресценції, яке вважають механізмом захисту фотосинтетичного апарату від надлишку енергії

ВПЛИВ ПОЗАКОРЕНЕВОЇ ОБРОБКИ РОСЛИН ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ

ТАБЛИЦЯ 3. Вплив обробки рослин пшениці озимої мікроелементним комплексом на зернову продуктивність окремих рослин сортів Астарта і Наталка та її складові за різних умов вологозабезпечення

Варіант	Маса зерна, г	Кількість зерен, шт.	Маса 1000 зернин, г	$K_{госп}$	Продуктивна кущистість, шт.
Астарта					
70 % ПВ	3,44±0,21	85,3±5,4	40,8±1,1	0,53±0,01	2,35±0,15
70 % ПВ+МЕК	3,60±0,18	90,1±5,2	40,5±0,9	0,53±0,01	2,53±0,15
30 % ПВ	2,82±0,22	62,9±5,5	46,4±2,2	0,50±0,02	1,85±0,20
30 % ПВ+МЕК	3,02±0,16	64,3±3,4	47,3±1,2	0,52±0,01	1,94±0,16
Наталка					
70 % ПВ	2,80±0,15	67,8±4,0	41,8±0,7	0,49±0,01	1,81±0,13
70 % ПВ+МЕК	3,18±0,24	73,2±6,2	44,1±1,0*	0,49±0,01	1,82±0,20
30 % ПВ	1,99±0,15	47,2±3,8	42,5±0,9	0,44±0,01	1,60±0,15
30 % ПВ+МЕК	2,35±0,14*	56,1±3,3*	37,8±0,8*	0,43±0,01	1,82±0,07

за інгібування асиміляції CO_2 в умовах посухи [31], у сорту Астарта було сильнішим, ніж у сорту Наталка.

Позитивний ефект обробки рослин окремими мікроелементами на параметри флуоресценції хлорофілу засвідчують також і літературні дані. Зокрема, за позакореневої обробки рослин соняшнику нанорозмірним оксидом цинку (ZnO) в умовах засолення і без нього максимальний квантовий вихід ФС II (F_v/F_m) збільшувався [37]. Встановлено також зростання максимального й реального квантових виходів ФС II, коефіцієнтів фотохімічного і нефотохімічного гасіння та швидкості перенесення електронів у листках пшениці, вирощеної на поживному середовищі з добавлянням кремнію [38].

Обробка рослин мікроелементним комплексом аватар-1 за оптимального вологозабезпечення в умовах нашого дослідження практично не впливала на показники зернової продуктивності рослин пшениці озимої сорту Астарта, але дещо підвищувала продуктивність рослин сорту Наталка (табл. 3). Маса зерна з однієї рослини сорту Наталка зростала на 14 %, хоча статистична вірогідність цього підвищення в нашому дослідженні була недостатньо високою. Врожайність зростала внаслідок збільшення як кількості зернин, так і їх виповненості. Останній ефект був статистично вірогідним.

Тижнева посуха значно знижувала зернову продуктивність окремої рослини пшениці озимої. У сорту Астарта в контрольному варіанті маса зерна з рослини зменшувалась на 18 %, за обробки рослин комплексом мікроелементів — на 16 % порівняно з відповідними варіантами за оптимальної вологості ґрунту, а в сорту Наталка — відповідно на 29 і 26 %.

Зниження зернової продуктивності окремих рослин обох сортів за дії посухи було зумовлене, головним чином, зменшенням кількості зернин. При цьому маса однієї зернівки у рослин, що зазнали дії

стресу, здебільшого зростала, за винятком варіанта з обробкою рослин сорту Наталка мікроелементним комплексом. Такий характер змін компонентів зернової продуктивності був пов'язаний з тим, що посуху тривалістю в один тиждень створювали експериментально в період цвітіння рослин, який визначально впливає на кількість сформованих зав'язей і в подальшому — зернівок. Після відновлення оптимального поливу менша кількість зернівок у рослин, що зазнали стресу, ліпше забезпечувалась асимілятами під час їх наливання і дозрівання.

Слід зазначити, що обробка рослин комплексом мікроелементів зм'якшувала негативну дію водного стресу на зернову продуктивність рослин. Маса зерна з рослини в дослідному варіанті порівняно з контрольним була дещо вищою у сорту Астарт (на 7 %) та істотно вищою у сорту Наталка (на 18 %). Основним чинником вищої зернової продуктивності в оброблених комплексом мікроелементів рослин сорту Наталка було збереження більшої кількості зерен унаслідок більших продуктивної кушистості та озерненості окремого колоса.

Механізми позитивної дії на рослини комплексу мікроелементів аватар-1 можуть бути пов'язані з наявністю в його складі найважливіших для рослинного метаболізму мікроелементів, кожен з яких може впливати на фотосинтетичні процеси як безпосередньо, так і опосередковано. Наприклад, залізо і молібден впливають на швидкість транспорту електронів в електронтранспортному ланцюзі [10, 39]. Залізо, цинк, мідь і манган входять до складу активного центру антиоксидантних ферментів [12]. Важливу роль цинку у зм'якшенні дії посухи внаслідок підвищення активності антиоксидантних ферментів та ефективності використання води встановлено низкою досліджень [40, 41]. Значні відмінності в експресії генів, пов'язаних із фотозахисними системами фотосинтетичного апарату, виявлено в рослин арабідопсису за дефіциту магнію [42].

Раніше ми експериментально встановили, що в разі обробки рослин пшениці мікроелементним комплексом аватар-1 підвищується активність антиоксидантних ферментів, тривалий час зберігаються фотосинтетичні пігменти у листках, підвищується зернова продуктивність рослин [18]. Логічно припустити, що ліпше збереження фотосинтетичної активності за умов посухи в рослин, оброблених мікроелементним комплексом, пов'язане, насамперед, з активізацією антиоксидантного захисту у фотосинтезувальних клітинах. Оскільки мікродобрива, отримані з використанням нанотехнологій [16], мають високі фізіологічну активність і проникну здатність, ймовірно, що мікроелементи, внесені в невеликих кількостях (порівняно з традиційним внесенням мінеральних солей), можуть відігравати не стільки трофічну, скільки значно важливішу регуляторну роль унаслідок активування захисних систем організму. Характерно, що чітко виражений ефект обробки мікроелементним комплексом спостерігався саме за умов посухи і в чутливого до посухи сорту, тоді як за оптимального поливу і в стійкого сорту він здебільшого виявлявся тільки як тенденція. Очевидно, позитивний вплив мікроелементного комплексу аватар-1 на зернову продук-

тивність пшениці, виявлений у польових дослідах [20, 21], також зумовлений підвищенням толерантності рослин до несприятливих чинників довкілля.

Отже, в умовах вегетаційного дослідження встановлено, що позакоренева обробка рослин пшениці озимої комплексом мікроелементів, отриманим із використанням нанотехнології, істотно підвищує стійкість їх фотосинтетичного апарату до ґрунтової посухи, хоча не викликає значних змін фотосинтетичної асиміляції CO_2 за оптимального вологозабезпечення. Збереження за умов посухи істотно вищої інтенсивності асиміляції CO_2 і фотохімічної активності ФС II за обробки мікроелементним комплексом супроводжувалося підвищенням зернової продуктивності рослин. Позитивний ефект мікродобрива сильніше виражений у менш стійкого до посухи сорту.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Lesk C., Rowhani P., Ramankutty N. Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*. 2016. **529**, N 7584. P. 84–87.
2. IPCC: Summary for policymakers. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Pt. A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Field C.B., Barros V.R., Dokken D.J., Mach K.J., Mastrandrea M.D., Bilir T.E., Chatterjee M., Ebi K.L., Estrada Y.O., Genova R.C., Girma B., Kissel E.S., Levy A.N., MacCracken S., Mastrandrea P.R., White L.L. (Eds.). New York, USA: Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, 2014. P. 1–32.
3. Reynolds M.P., Quilligan E., Aggarwal P.K., Kailash C., Bansal K.C., Cavalieri A.J., Chapman S.C., Chapotin S.M., Datta S.K., Duveiller E., Gill K.S., Jagadish K.S.V., Joshi A.K., Koehler A.-K., Kosina P., Krishnan S., Lafitte R., Mahala R.S., Muthurajan R., Paterson A.H., Prasanna B.M., Rakshit S., Rosegrant M.W., Sharma I., Singh R.P., Sivasankar S., Vadez V., Ravi Valluru R., Prasad P.V., Yadav O.P. An integrated approach to maintaining cereal productivity under climate change. *Glob. Food Security*. 2016. **8**. P. 9–18.
4. Feller U. Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. *J. Plant Physiol*. 2019. **203**. P. 84–94.
5. Farooq M., Hussain M., Siddique K.H.M. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 2014. **33**. P. 331–349.
6. Ahanger M.A., Morad-Talab N., Abd-Allah E.F., Ahmad P., Hajiboland R. Plant growth under drought stress: Significance of mineral nutrients. In: *Water Stress and Crop Plants: A Sustainable Approach*. Vol. 2. Ahmad P. (ed.). John Wiley & Sons, Ltd. 2016. P. 650–668.
7. Aroca R., Porcel R., Ruiz-Lozano J.M. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *J. Exp. Bot*. 2011. **63**, N 1. P. 43–57.
8. Silva E.C., Nogueira R.J.M.C., Silva M.A., Albuquerque M. Drought stress and plant nutrition. *Plant Stress*. 2011. **5**, N 1. P. 32–41.
9. Waraich E.A., Ahmad R., Ashraf M.Y., Sanullah Eh. Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. *Aust. J. Crop Sci*. 2011. **5**. P. 764–777.
10. Битюцкий Н.П. Микроэлементы высших растений. Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 2011. 368 с.
11. Khan M., Ahmad R., Khan M.D., Rizwan M., Ali S., Khan M. J., Azam M., Irum G., Ahmad M.N., Zhu S. Trace Elements in Abiotic Stress Tolerance. *Plant Nutrients and Abiotic Stress Tolerance*. 2018. P. 137–151.
12. Колупаев Ю.Е., Кокорев А.И. Участие полиаминов в регуляции редокс-гомеостаза у растений. *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*. 2019. **46**, № 1. С. 6–22.
13. Karim M.R., Zhang Y.Q., Zhao R.R., Chen X.P., Zhang F.S., Zou C.Q. Alleviation of drought stress in winter wheat by late foliar application of zinc, boron, and manganese. *J. Plant Nutr. Soil Sci*. 2012. **175**. P. 142–151.

14. Гуральчук Ж.З., Трач В.В., Гринюк С.А. Ефективність використання мікродобрив і перспективи розробки нових їх видів. *Вісн. Львів. нац. аграр. ун-ту*. 2011. № 15 (2). С. 98—103.
15. Da Silva Folli-Pereira M., Ramos A.C., Canton G.C., da Conceicao J.M., de Souza S.B., Cogo A.J.D., Figueira F.F., Eutropio F.J., Rasool N. Foliar application of trace elements in alleviating drought stress. *Water Stress and Crop Plants: A Sustainable Approach*. Vol. 2. Ahmad P. (Ed.). John Wiley & Sons, Ltd. 2016. P. 669—681.
16. Thul S.T., Sarangi B.K., Pandey R.A. Nanotechnology in agroecosystem: Implication of plant productivity and its soil environment. *Sci Technol. J.* 2013. 2, N 1. P. 1—7.
17. Косінов М.В., Каплуненко В.Г. Спосіб отримання карбоксилатів металів «Нанотехнологія отримання карбоксилатів металів»: пат. на корисну модель UA № 38391 C07C 51/41, C07F 5/00, C07F 15/00, C07C 53/126 (2008.01), C07C 53/10 (2008.01), A23L 1/00, B82B 3/00. Заявл. 08.09.2008. Опубл. 12.01.2009.
18. Соколовська-Сергієнко О.Г., Капітанська О.С., Прядкіна Г.О., Стасик О.О. Антиоксидантна і фотопротекторна системи фотосинтетичного апарату озимої пшениці за дії мікродобрива, хелатованого бурштиновою кислотою. *Физиология растений и генетика*. 2017. 49, № 5. С. 434—443.
19. Давидова О.Є., Каплуненко В.Г. Ефективність застосування новітніх мікроелементних комплексів за вирощування пшениці озимої. *Физиология растений и генетика*. 2015. 47, № 3. С. 213—223.
20. Капітанська О.С., Прядкіна Г.О., Стасик О.О., Гуральчук Ж.З. Зв'язок показників активності фотосинтетичного апарату озимої пшениці з урожайністю за дії хелатованих мікродобрив. *Физиология растений и генетика*. 2016. 48, № 6. С. 530—537.
21. Капитанская О.С., Прядкина Г.А., Стасик О.О. Влияние обработки растений карбоксилатами микроэлементов на фотосинтетические пигменты в листьях озимой пшеницы. *Журнал Белорусс. гос. ун-та. Биология*. 2018. № 2. С. 85—94.
22. Моргун В.В., Санін Є.В., Швартау В.В. Клуб 100 центнерів. Сучасні сорти та системи живлення і захисту озимої пшениці. Київ: Логос, 2014. 150 с.
23. Zadoks J.C., Chang T.T., Konzak F. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*. 1974. 14, N 6. P. 15—21.
24. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения. Мокронос А.Т. (ред.) Москва: Агропромиздат, 1989. 460 с.
25. Gilmore A.M., Hazlett T.L., Debrunner P.G., Govindjee G. Comparative time-resolved photosystem II chlorophyll *a* fluorescence analyses reveal distinctive difference between photoinhibitory reaction center damage and xanthophylls cycle-dependent energy dissipation. *Photochem Photobiol.* 1996. 64, N 3. P. 552—563.
26. Корнеев Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. Киев: Альтерпрес, 2002. 188 с.
27. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат, 1985. 351 с.
28. Стасик О.О. Фотодыхание: метаболизм и физиологическая роль. Современные проблемы фотосинтеза. Т. 2. Аллахвердиева С.И., Рубина А.Б., Шувалова В.А. (ред.). Москва-Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2014. С. 505—535.
29. Voss I., Sunil B., Scheibe R., Raghavendra A.S. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. *Plant Biology*. 2013. 15, N 4. P. 713—722.
30. Кірізій Д.А., Стасик О.О., Рижикова П.Л., Троценко В.А. Онтогенетична динаміка газообміну листків верхніх ярусів у рослин пшениці. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2017. 49, № 3. Р. 265—274.
31. Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез: ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции. Т. 2. Киев: Логос, 2014. 480 с.
32. Стасик О.О. Реакція фотосинтетичного апарату C₃-рослин на водний дефіцит. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2007. 39, № 1. Р. 14—27.
33. Lawlor D.W., Tezara W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of process. *Ann Bot.* 2009. 103. P. 561—579.

34. Liu H., Gan W., Rengel Z., Zhao P. Effect of zinc fertilizer rate and application method on photosynthetic characteristics and grain yield of summer maize. *J. Soil Sci. and Plant Nutr.* 2016. **16**, N 2. P. 550–562.
35. Sun X., Hu C., Tan Q., Gan Q. Effects of molybdenum on photosynthetic characteristics in winter wheat under low temperature stress. *Acta Agronomica Sinica.* 2006. **32**. P. 1418–1422.
36. Karim M.R., Zhang Y.Q., Zhao R.R., Chen X.P., Zhang F.S., Zou C.Q. Alleviation of drought stress in winter wheat by late foliar application of zinc, boron, and manganese. *J. Plant Nutr. and Soil Sci.* 2012. **175**. P. 142–151.
37. Torabian Sh., Zahedi M., Khoshgoftar A.H. Effects of foliar spray of two kinds of zinc oxide on the growth and ion concentration of sunflower cultivars under salt stress. *J. Plant Nutr.* 2016. **39**, N 2. P. 172–180.
38. Perez C.E., Rodrigues F.A., Moreira W.R., DaMatta F.M. Leaf gas exchange and chlorophyll a fluorescence in wheat plants supplied with silicon and infected with *Pyricularia oryzae*. *Phytopathology.* 2014. **104**, N 2. P. 143–149.
39. Pospisil P. The role of metals in production and scavenging of reactive oxygen species in Photosystem II. *Plant Cell Physiol.* 2014. **55**, N 7. P. 1224–1232.
40. Yavas I., Unay A. Effects of zinc and salicylic acid on wheat under drought stress. *J. Anim. Plant Sci.* 2016. **26**. P. 1012–1018.
41. Tabatabai S.M.R., Oveysi M., Honarnejad R. Evaluation of some characteristics of corn under water stress and zinc foliar application. *Gmp Rev.* 2015. **16**. P. 34–38.
42. Verbruggen N., Hermans Ch. Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants. *Plant Soil.* 2013. **368**. P. 87–99.

Отримано 17.12.2019

REFERENCES

1. Lesk, C., Rowhani, P. & Ramankutty, N. (2016). Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*, 529, No. 7584, pp. 84–87.
2. IPCC: Summary for policymakers. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Pt A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Field, C.B., Barros, V.R., Dokken, D.J., Mach, K.J., Mastrandrea, M.D., Bilir, T.E., Chatterjee, M., Ebi, K.L., Estrada, Y.O., Genova, R.C., Girma, B., Kissel, E.S., Levy, A.N., MacCracken, S., Mastrandrea, P.R. & White, L.L. (Eds.) (pp. 1–32), New York USA: Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York. 2014. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415379>
3. Reynolds, M.P., Quilligan, E., Aggarwal, P.K., Kailash, C., Bansal, K.C., Cavalieri, A.J., Chapman, S.C., Chapotin, S.M., Datta, S.K., Duveiller, E., Gill, K.S., Jagadish, K.S.V., Joshi, A.K., Koehler, A.-K., Kosina, P., Krishnan, S., Lafitte, R., Mahala, R.S., Muthurajan, R., Paterson, A.H., Prasanna, B.M., Rakshit, S., Rosegrant, M.W., Sharma, I., Singh, R.P., Sivasankar, S., Vadez, V., Ravi Valluru, R., Prasad, P.V. & Yadav, O.P. (2016). An integrated approach to maintaining cereal productivity under climate change. *Glob. Food Security*, 8, pp. 9–18.
4. Feller, U. (2019). Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. *J. Plant Physiol.*, 203, pp. 84–94.
5. Farooq, M., Hussain, M. & Siddique, K.H.M. (2014). Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 33, pp. 331–349.
6. Ahanger, M.A., Morad-Talab, N., Abd-Allah, E.F., Ahmad, P. & Hajiboland, R. (2016). Plant growth under drought stress: Significance of mineral nutrients. In: *Water Stress and Crop Plants: A Sustainable Approach, Vol. 2*, Ahma, P. (Ed.) (pp. 650–668). John Wiley & Sons, Ltd.
7. Aroca, R., Porcel, R. & Ruiz-Lozano, J.M. (2011). Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *J. Exp. Bot.*, 63, No. 1, pp. 43–57. <https://doi.org/10.1093/jxb/err266>
8. Silva, E.C., Nogueira, R.J.M.C., Silva, M.A. & Albuquerque, M. (2011). Drought stress and plant nutrition. *Plant Stress*, 5, No. 1. pp. 32–41.

9. Waraich, E.A., Ahmad, R., Ashraf, M.Y. & Sanullah, Eh. (2011). Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. *Aust. J. Crop Sci.*, 5, pp. 764-777.
10. Bityutskiy, N.P. (2011). Trace elements of higher plants. Sankt-Peterburg: Izd-vo SPb. universiteta [in Russian].
11. Khan, M., Ahmad, R., Khan, M. D., Rizwan, M., Ali, S., Khan, M. J., Azam, M., Irum, G., Ahmad, M.N. & Zhu, S. (2018). Trace Elements in Abiotic Stress Tolerance. *Plant Nutrients and Abiotic Stress Tolerance*, pp. 137-151. doi:10.1007/978-981-10-9044-8_5
12. Kolupaev, Yu.E. & Kokorev, O.I. (2019). Participation of polyamines in regulation of redox homeostasis of plants. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, 46, No. 1, pp. 6-22 [in Russian].
13. Karim, M.R., Zhang, Y.Q., Zhao, R.R., Chen, X.P., Zhang, F.S. & Zou, C.Q. (2012). Alleviation of drought stress in winter wheat by late foliar application of zinc, boron, and manganese. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 175, pp. 142-151.
14. Guralchuk, Zh.Z., Trach, V.V. & Grinyuk, S.A. (2011). Efficiency of the use of micro-fertilizers and prospects of development of their new kinds. *Bull. L'viv. Nat. Agr. Univ.*, 15, No. 2, pp. 98-103 [in Ukrainian].
15. Da Silva Folli-Pereira, M., Ramos, A.C., Canton, G.C., da Conceicao, J.M., de Souza, S.B., Cogo, A.J.D., Figueira, F.F., Eutropio, F.J. & Rasool, N. (2016). Foliar application of trace elements in alleviating drought stress. In Ahmad, P.(Ed.). *Water Stress and Crop Plants: A Sustainable Approach.*, (pp. 669-681), Vol. 2, John Wiley & Sons, Ltd.
16. Thul, S.T., Sarangi, B.K. & Pandey, R.A. (2013). Nanotechnology in agroecosystem: Implication of plant productivity and its soil environment. *Sci. Technol. J.*, 2, No. 1, pp. 1-7.
17. Pat. 38391 UA, IPC: C07C 51/41, C07F 5/00, C07F 15/00, C07C 53/126, C07C 53/10, A23L 1/00, B82B 3/00. Method of obtaining metal carboxylates "Nanotechnology for the production of metal carboxylates", Kosinov, M.V., Kaplunenko, V.G. Publ. 12.01.2009 [in Ukrainian].
18. Sokolovska-Sergiienko, O.G., Kapitanska, O.S., Priadkina, G.O. & Stasik, O.O. (2017). Antioxidant and photoprotection systems of photosynthetic apparatus in winter wheat plants treated with micronutrients, chelated by succinic acid. *Fiziol. rast. genet.*, 49, No. 5, pp. 434-443 [in Ukrainian].
19. Davydova, O.E. & Kaplunenko, V.G. (2015). Effectiveness of new microelement complexes at winter wheat cultivation. *Fiziol. rast. genet.*, 47, No. 3, pp. 213-223 [in Ukrainian].
20. Kapitanska, O.S., Priadkina, G.O., Stasik, O.O. & Huralchuk, Zh.Z. (2016). Relationship between parameters of photosynthetic apparatus activity and yield of winter wheat under chelated microfertilizers treatment. *Fiziol. rast. genet.*, 48, No. 6, pp. 530-537 [in Ukrainian].
21. Kapitanska, O.S., Priadkina, G.O. & Stasik, O.O. (2018). The effect of foliar application of microelements carboxylates on photosynthetic pigments in winter wheat leaves. *J. Belarus. State Univ.*, 2, pp. 85-94 [in Russian].
22. Morgun, V.V., Sanin, Ye.V., Shwartau, V.V. & Omelianenko, O.A. (2014). 100 centners club. Winter wheat varieties of the Institute of Plant Physiology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine and Singenta protection system. Kyiv: Logos [in Ukrainian].
23. Zadoks, J.C., Chang, T.T. & Konzak, F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research.*, 14, No. 6, pp. 15-21.
24. Mokronosov, A.T. & Kovalev, A.G. (Eds.) (1989). *Photosynthesis and bioproductivity: methods of determination.* Moscow: Agropromizdat [in Russian].
25. Gilmore, A.M., Hazlett, T.L., Debrunner, P.G. & Govindjee, G. (1996). Comparative time-resolved photosystem II chlorophyll *a* fluorescence analyses reveal distinctive difference between photoinhibitory reaction center damage and xanthophylls cycle-dependent energy dissipation. *Photochem. Photobiol.*, 64, No. 3, pp. 552-563.
26. Korneev, D.Yu. (2002). *Information possibilities of chlorophyll fluorescence induction method.* Kyiv: Altpress [in Russian].
27. Dosepohov, B.A. (1973). *The methods of field experiment.* Moscow: Agropromizdat [in Russian].

28. Stasik, O.O. (2014). Photorespiration: Metabolism and the physiological role. In Allahverdiyev, S.I., Rubin, A.B. & Shuvalov, V.A. (Eds.). Modern photosynthetic problems (pp. 505-535), Moskva-Izhevsk: Institute of Computer Research [in Russian].
29. Voss, I., Sunil, B., Scheibe, R. & Raghavendra, A.S. (2013). Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. *Plant Biology*, 15, No. 4, pp. 713-722.
30. Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Ryzhykova, P.L. & Trotsenko, V.A. (2017). Ontogenetic dynamics of gas exchange of top tier leaves. *Fiziol. rast. genet.*, 49, No. 3, pp. 265-274 [in Ukrainian].
31. Pospisil, P. (2014). The role of metals in production and scavenging of reactive oxygen species in Photosystem II. *Plant Cell Physiol.*, 55, No. 7, pp. 1224-1232.
32. Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Priadkina, G.O. & Shadchina, T.M. (2014). Photosynthesis: CO₂ assimilation and mechanisms of its regulation. Vol. 2. Kyiv: Logos [in Russian].
33. Stasik, O.O. (2007). The response of photosynthetic apparatus of C₃ plants to water deficits. *Fiziologiya i biokhimiya cult. rastenii*, 39, No. 1, pp. 14-27 [in Ukrainian].
34. Lawlor, D.W. & Tezara, W. (2009). Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of process. *Ann. Bot.*, 103, pp. 561-579.
35. Liu, H., Gan, W., Rengel, Z. & Zhao, P. (2016). Effect of zinc fertilizer rate and application method on photosynthetic characteristics and grain yield of summer maize. *J. Soil Sci. and Plant Nutrition.*, 16, No. 2, pp. 550-562.
36. Sun, X., Hu, C., Tan, Q. & Gan, Q. (2006). Effects of molybdenum on photosynthetic characteristics in winter wheat under low temperature stress. *Acta Agronomica Sinica*, 32, pp. 1418-1422.
37. Karim, Md. R., Zhang, Y. Q., Zhao, R. R., Chen, X. P., Zhang, F. S. & Zou, C. Q. (2012). Alleviation of drought stress in winter wheat by late foliar application of zinc, boron, and manganese. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 175, pp. 142-151. <http://doi.org/10.1002/jpln.201100141>
38. Torabian, Sh., Zahedi, M. & Khoshgoftar, A.H. (2016). Effects of foliar spray of two kinds of zinc oxide on the growth and ion concentration of sunflower cultivars under salt stress. *J. Plant Nutrition*, 39, No. 2, pp. 172-180.
39. Perez, C.E., Rodrigues, F.A., Moreira, W.R. & DaMatta, F.M. (2014). Leaf gas exchange and chlorophyll a fluorescence in wheat plants supplied with silicon and infected with *Pyricularia oryzae*. *Phytopathology*, 104, No. 2, pp. 143-149.
40. Yavas, I. & Unay, A. (2016). Effects of zinc and salicylic acid on wheat under drought stress. *J. Anim. Plant Sci.*, 26, pp. 1012-1018.
41. Tabatabai, S.M.R., Oveysi, M. & Honarnejad, R. (2015). Evaluation of some characteristics of corn under water stress and zinc foliar application. *Gmp Rev.*, 16, pp. 34-38.
42. Verbruggen, N. & Hermans, Ch. (2013). Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants. *Plant Soil.*, 368, pp. 87-99.

Received 17.12.2019

EFFECT OF FOLIAR TREATMENT WITH MICROELEMENT COMPLEX,
OBTAINED BY NANOTECHNOLOGY, ON THE PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY
OF WINTER WHEAT PLANTS UNDER DIFFERENT MOISTURE CONDITIONS

*O.O. Stasik¹, G.O. Pryadkina¹, D.A. Kiriziy¹, S.K. Sytnik¹, O.S. Kapitanska², A.I. Mikhno¹,
N.M. Makharinska¹*

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

²Research and Production Company "Kvadrat"
sec. 7, 41/2, Gagarin Ave., Kharkiv, 61001, Ukraine
e-mail: phot-ecol@ifrg.kiev.ua

The effect of foliar treatment of winter wheat plants with the microelement complex Avatar-1 created using nanotechnologies, containing chelated with natural carboxylic acids magne-

sium, copper, iron, zinc, manganese, molybdenum and cobalt, on the flag leaf photosynthetic activity under different soil moisture conditions was studied. The studies were carried out in a pot experiment on two varieties of winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.), a high-yielding Astarta variety characterized by a long-lasting activity of the photosynthetic apparatus during the grain filling period (stay-green phenotype), and Natalka variety with a high grain protein content. At the heading stage (BBCH 59), the experimental plants were sprayed with a microelement complex. Plants treated with tap water served as a control. Six days after treatment at the beginning of the anthesis stage (BBCH 61), half of the experimental and control plants were exposed to drought (7 days at soil moisture 30 % of field capacity (FC)), the another half remained at an optimum moisture supply of 70 % FC. It was found that drought significantly reduced the net assimilation rate compared with normal irrigation. However, the decrease in photosynthetic activity in plants treated with the microelement complex was less (36 and 33 %) comparing to untreated plants (46 and 52 %) in varieties Astarta and Natalka, respectively. Under moisture deficiency, the photosynthetic rate in plants treated with a microelement complex was higher than in untreated plants – by 22 % for Astarta and 34 % for Natalka. The photorespiration rate in flag leaf, in contrast to photosynthesis, increased significantly under drought conditions. In untreated Astarta variety plants the increase was greater (82 %) compared with plants treated with the microelement complex (39 %), but, on the contrary, in Natalka variety it was less in treated plants (44 %) compared with untreated (96 %). Treatment with a microelement complex increased the PS II photochemical activity in the flag leaf both under optimal and limited moisture supply, mitigating drought damaging effect. The decrease in the PS II maximum quantum efficiency was about 2 % in the treated plants of both varieties and 5 and 12 %, respectively, in the control plants of Astarta and Natalka varieties. It was concluded that foliar treatment of winter wheat plants with a microelement complex, obtained by nanotechnology, significantly increases the photosynthetic apparatus resistance to soil drought, although it does not cause significant changes in the CO₂ assimilation rate under optimal moisture supply. Maintaining high level of CO₂ assimilation and PS II photochemical activity under drought conditions due to the treatment with microelement complex contributed to an increase in the grain productivity of plants. The positive effect of microfertilizer on grain productivity was more pronounced in the less resistant to drought variety.

Key words: *Triticum aestivum* L., CO₂ gas exchange, PS II photochemical activity, microelements chelated with carboxylic acids, grain productivity.

ВЛИЯНИЕ ВНЕКОРНЕВОЙ ОБРАБОТКИ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ОЗИМОЙ КОМПЛЕКСОМ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ, ПОЛУЧЕННЫМ С ПОМОЩЬЮ НАНОТЕХНОЛОГИЙ, НА ИХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ПРИ РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ВЛАГООБЕСПЕЧЕННОСТИ

O.O. Стасик¹, Г.А. Прядкина¹, Д.А. Киризий¹, С.К. Сытник¹, О.С. Капитанская², А.И. Михно¹, Н.М. Махаринская¹

¹Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

²Научно-производственная компания «Квадрат», Харьков
e-mail: phot-ecol@ifrg.kiev.ua

Изучали влияние внекорневой обработки растений пшеницы озимой комплексом микроэлементов аватар-1, созданным с помощью нанотехнологии, содержащим магний, медь, железо, цинк, марганец, молибден и кобальт, хелатированные природными карбоновыми кислотами, на показатели фотосинтетической активности флагового листа при разных условиях влагообеспеченности. Исследования проведены в вегетационном опыте на двух сортах озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) — высокоурожайном Астарта, характеризующемся длительным сохранением активности фотосинтетического аппарата в период налива зерна (stay-green фенотип), и Наталка с высоким содержанием белка в зерне. В фазу колошения (BBCH 59) опытные растения были опрысканы микроэлементным комплексом. Контролем служили растения, опрысканные водопроводной водой. Через 6 суток после обработки в начале

фазы цветения (ВВСН 61) половину растений опытного и контрольного вариантов подвергали воздействию засухи (7 суток при влажности почвы 30 % полной влагоемкости (ПВ)), вторая половина растений развивалась при оптимальной влагообеспеченности 70 % ПВ. Установлено, что засуха существенно уменьшала интенсивность фотосинтеза листьев по сравнению с условиями нормального полива, однако фотосинтетическая активность растений, обработанных микроэлементным комплексом, снижалась меньше — соответственно на 36 и 33 % у сортов Астарта и Наталка, тогда как у необработанных растений — на 46 и 52 %. При этом при дефиците влаги интенсивность фотосинтеза флаговых листьев растений, обработанных микроэлементным комплексом, была выше, чем у необработанных: у сорта Астарта на 22 %, у сорта Наталка — на 34 %. Интенсивность фотодыхания флагового листа в отличие от фотосинтеза существенно возрастала в условиях засухи: у необработанных растений сорта Астарта на 82 %, у обработанных микроэлементным комплексом — на 39 %, у сорта Наталка, наоборот, у растений опытного варианта — на 96 %, у необработанных — на 44 %. Обработка растений микроэлементным комплексом повышала фотохимическую активность ФС II флагового листа как при оптимальной влагообеспеченности, так и в условиях засухи и смягчала повреждающее действие последней. Максимальная квантовая эффективность ФС II у обработанных растений обоих сортов снижалась приблизительно на 2 %, у контрольных растений сортов Астарта и Наталка — соответственно на 5 и 12 %. Сделан вывод, что внекорневая обработка растений пшеницы озимой комплексом микроэлементов существенно повышает устойчивость их фотосинтетического аппарата к почвенной засухе, хотя ощутимо не изменяет интенсивность ассимиляции CO_2 при оптимальной влагообеспеченности. Сохранение высоких уровней ассимиляции CO_2 и фотохимической активности ФС II в условиях засухи при обработке микроэлементным комплексом способствовало повышению зерновой продуктивности растений. Положительный эффект микроудобрения сильнее выражен у менее устойчивого к засухе сорта.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., газообмен CO_2 , фотохимическая активность ФС II, микроэлементы, хелатированные карбоновыми кислотами, зерновая продуктивность.