

Міністерство освіти і науки України  
Ніжинський державний університет імені Миколи Гоголя

Кваліфікаційна наукова  
праця на правах рукопису

**Паливода Юлія Миколаївна**

УДК 581.1:633.111:632.112(043.5)

**ДИСЕРТАЦІЯ**

**ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ МЕХАНІЗМИ ФОРМУВАННЯ  
ПОСУХОСТІЙКОСТІ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ДІЇ МЕТАБОЛІЧНО  
АКТИВНИХ СПОЛУК**

Спеціальність 091 – Біологія

Галузь знань 09 – Біологія

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,  
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

---

Паливода Юлія Миколаївна

Науковий керівник: **Гавій Валентина Миколаївна**, кандидат біологічних наук,  
доцент

Ніжин – 2023

## АНОТАЦІЯ

*Паливода Ю.М.* Фізіолого-біохімічні механізми формування посухостійкості м'якої пшениці за дії метаболічно активних сполук. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – Біологія. – Ніжинський державний університет імені Миколи Гоголя, Ніжин, 2023.

Виробництво пшениці є однією із найважливіших галузей суспільного виробництва у забезпеченні продовольчої безпеки країни, регіону і світу в цілому. Пшениця є однією із головних зернових культур, які вирощуються не тільки на території України, а і у країнах світу. Сприятливі кліматичні умови та надзвичайно родючі ґрунти мають значний вплив на високі показники врожайності пшениці.

Україна є однією з країн лідерів у світовому виробництві пшениці. Посівні площі пшениці становлять більше 22% усіх посівних площ зернових. З кожним роком обсяги виробництва пшениці зростають. В Україні нарощування виробництва пшениці є пріоритетним завданням і не втрачає своєї актуальності. Наявна тенденція до зміну клімату у бік зниження опадів та підвищених температур впливає на продуктивність культур, зокрема пшениці. Неприятливі умови навколишнього середовища, що зумовлені глобальними змінами клімату, висувають надзвичайно важливе завдання перед аграріями – підвищення продуктивності пшениці. Одним із найгостріших екологічних факторів, який негативно впливає на фізіологічні та обмінні процеси і, як наслідок, до зниження кількості накопиченої рослинами органічної речовини в рослинах є водний дефіцит, спричинений посухою. Водний дефіцит є найбільшим лімітуючим фактором формування врожаю серед факторів, які викликають стрес рослин. Посуха є фізіологічною формою водного дефіциту, при якій ґрунтова вода, доступна рослині, є недостатньою, що негативно впливає на її

метаболізм. Порушення водного балансу в рослинному організмі призводить до зміни інтенсивності фотосинтезу, вуглеводного і білкового обміну. Дефіцит води викликає затримку росту і розвитку рослин, порушує низку важливих метаболічних процесів.

Питання щодо вивчення механізмів посухостійкості пшениці м'якої (*T. aestivum*) орієнтовані на вивчення реакцій рослин на водний дефіцит та впровадження методів підвищення стійкості рослин до посухи.

Реакція рослин на дефіцит вологи є комплексною відповіддю, яка включає сприйняття рослинним організмом дії стресора та формуванням різних складних механізмів стійкості та адаптації. Зазвичай, рослини використовують три механізми для досягнення посухостійкості:

1. підвищення здатності поглинання води за рахунок добре розвиненої кореневої системи та збільшення співвідношення корінь/пагін;
2. зменшення листової поверхні та продихової транспірації;
3. осмотичне регулювання за рахунок накопичення органічних і неорганічних осмолітів.

На сьогодні досліджуються різноманітні стратегії стійкості до посухи, серед яких застосування екзогенних регуляторів, синтетичних гормонів і сполук, які мають велике значення для підвищення стійкості до посухи на різних стадіях росту рослин. Перспективними регуляторами росту, які є високоефективними в малих концентраціях, не шкідливими для навколишнього середовища та не токсичними для здоров'я людини і тварин є метаболічно активні сполуки такі, як вітамін E, убіхінон-10, метіонін, параоксибензойна кислота, MgSO<sub>4</sub>.

У дисертаційній роботі з'ясовано особливості впливу обробки насіння метаболічно активними речовинами та їх комбінаціями на фізіолого-біохімічні особливості формування посухостійкості пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) сорту Провінціалка. Для моделювання водного дефіциту використовували

розчин нейоногенного високомолекулярного полімеру поліетиленгліколю 6000 (ПЕГ 6000) концентрацією 12%.

З'ясовано, що водний дефіцит пригнічує проростання насіння через уповільнення надходження в нього води та мобілізацію поживних резервів насінини, що проростає. Метаболічно активні сполуки та їх комбінації, у змодельованих умовах посухи, сприяють кращому проростанню та схожості насіння. Попередня обробка комбінацією ЕМППМg найефективніше стимулювала проростання насіння в умовах посухи.

Досліджено, що метаболічно активні речовини мають рістрегулюючі властивості та впливають на ріст та розвиток кореневої системи в умовах водного дефіциту. Метаболічно активні речовини сприяють підвищенню водного потенціалу коренів, забезпечуючи додаткові переваги для росту та розвитку пшениці м'якої сорту Провінціалка. Так, обробка насіння розчином М найефективніше стимулювала коренеутворення, перевищуючи показник контролю на 8,5%. Лінійний ріст коренів, в умовах водного дефіциту, найбільш ефективно стимулював розчин Q, перевищуючи показник контролю на 16,9%, комбінація ЕМП – на 14,2% та комбінація ЕМППМg – на 10,2%. У змодельованих умовах посухи, комбінація EQ найефективніше стимулювала накопичення біомаси коренів, перевищуючи показник контролю на 31,4%.

Встановлено, що нестача води пригнічує ріст та розвиток надземних частин проростків пшениці. Попередня обробка насіння розчином Q та комбінація EQ, найефективніше стимулювали лінійний ріст пагону проростків пшениці, насіння якої знаходилося у змодельованих умовах посухи, перевищуючи показник контролю на 22,1%. Розчин Q стимулював накопичення біомаси пагонами, перевищуючи показники контролю на 41,8%.

Досліджено, що у змодельованих умовах посухи у тканинах як коренів, так і пагону проростків пшениці зменшився вміст води. Обробка насіння метаболічно активними речовинами стимулювали накопичення вмісту води, що є одним із напрямів пристосованості до збереження оптимальної обводненості

тканин в умовах водного дефіциту. Водозатримуючі процеси коренів в умовах водного дефіциту посилює обробка насіння пшениці розчином E та комбінацією EMPPMg перевищуючи показники рослин, насіння яких знаходилося в умовах посухи, на 11% та 11,5% відповідно, а накопичення води у тканинах пагону найбільш ефективно стимулює комбінація EMPPMg, перевищуючи показник ПЕГ 6000 на 1,1%.

Результати досліджень показують, що рослини здатні підтримувати нормальні фізіологічні процеси в умовах стресу від посухи шляхом формування ксероморфної структури листків, яка проявляється у збільшенні вмісту зелених фотосинтетичних пігментів при зменшенні площі асиміляційної поверхні. В умовах водного дефіциту, площа асиміляційної поверхні зменшується, а обробка насіння розчинами P, Q та Mg збільшила ці показники. Так, за обробки насіння пшениці *T. aestivum* розчином P в умовах водного дефіциту площа асиміляційної поверхні проростків зростає на 17,7%, за обробки розчином Q – на 16,5%, розчином Mg – на 16,2% порівняно з площею асиміляційної поверхні проростків, насіння яких знаходилося у змодельованих умовах посухи. Висока ефективність також була відмічена при використанні комбінації EMPPMg.

Обробка насіння метаболічно активними речовинами та їх комбінаціями викликає зміни у пігментному складі листків рослин пшениці у змодельованих умовах водного дефіциту. Обробка насіння пшениці м'якої розчином Q та комбінацією EQ найефективніше стимулювали синтез хлорофілу *a* в умовах водного дефіциту, перевищуючи показники контролю на 29,3%, та на 26,7% відповідно, а показники проростків, насіння яких знаходилося в змодельованих умовах посухи, на 16,9% та 14,3% відповідно. Дещо нижча ефективність щодо підвищення вмісту хлорофілу *b* за обробки насіння комбінацією EQ – значення фотосинтетичного показника підвищилося порівняно з контролем на 18,8%, а з посухою на 9,2%. Застосування комбінації EQ збільшила показник суми хлорофілів *a* і *b* у листках на 27,8% порівняно з контролем і на 15,4% порівняно з проростками, насіння яких знаходилося в

умовах посухи. Площа асиміляційної поверхні проростків пшениці м'якої зазначених груп рослин є меншою порівняно з контролем, що є показником ксероморфної структури листків та вказує на високу адаптаційну здатність пшениці м'якої сорту Провінціалка до умов посухи.

Встановлено, що обробка насіння пшениці метаболічно активними сполуками та їх комбінаціями впливає на активність ферментів антиоксидантного захисту проростків в умовах водного дефіциту. Розчином E підвищує активність аскорбатпероксидази в проростках, перевищуючи показник контролю на 65,5% та на 2,4% порівняно з показниками проростків, насіння яких знаходилося у змодельованих умовах посухи. Підвищення активності аскорбатпероксидази є залежною від акумуляції  $H_2O_2$  в тканинах проростків. Під час дослідження встановлено, що в умовах посухи, активність каталази збільшилася. Обробка насіння розчином Mg найефективніше знижує активність каталази на 3,1% порівняно з контролем та на 11,6% порівняно з показниками проростків, насіння яких знаходилося у змодельованих умовах посухи. Зниження активності каталази корелює з підвищенням активності аскорбатпероксидази.

У цілому аскорбатглутатіоновий цикл є центральним антиоксидантним механізмом у рослинах, відповідальний за детоксикацію  $H_2O_2$  та має вирішальне значення для формування посухостійкості. За дії змодельованого водного дефіциту відбувається накопичення аскорбату у тканинах проростків. Розчин Q в умовах водного дефіциту, найефективніше підвищив вміст аскорбату на 46,3% у тканинах проростків пшениці м'якої. Попередня обробка насіння пшениці розчином E та комбінацією ЕМП збільшила показник вмісту глутатіону у проростках 59,9% та 59,2% відповідно, порівняно з проростками, насіння яких знаходилося в умовах посухи.

З'ясовано, що захисна дія метаболічно активних речовин в умовах посухи полягає в індукції накопичення вмісту вільного проліну у пагонах насіння пшениці м'якої сорту Провінціалка. Обробка насіння пшениці комбінаціями EQ

та ЕМПМg найефективніше стимулювали нагромадження вільного проліну в проростках пшениці в умовах водного дефіциту на 77,8% та 71,1% відповідно. Накопичення проліну як осмотично-активної органічної речовини сприяє утриманню води в клітинах та приймає участь у стабілізації клітинних мембран. Тож, шляхом активації ферментів антиоксидантного захисту під час посухи, рослини підтримують біохімічні процеси.

Отже, використання метаболічно активних речовин сприяло формуванню відповідних адаптивних реакцій пшениці м'якої сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту. Обробка насіння розчином Q, комбінаціями EQ та ЕМПМg ефективно підвищує адаптивні зміни кореневої системи, пагонів проростків, листового та фотосинтетичного апарату пшениці м'якої до умов водного дефіциту, а обробка насіння розчином E, комбінаціями EQ, ЕМП та ЕМПМg посилює синтез ферментів та активність компонентів системи антиоксидантного захисту проростків пшениці м'якої, що приймають участь у нейтралізації активних форм кисню в умовах водного дефіциту. Результати досліджень можуть бути використані для виробництва нових сучасних препаратів для підвищення посухостійкості зернових культур. Передпосівна обробка насіння метаболічно активними сполуками та їх комбінаціями може бути використана як елемент технології при вирощування зернових культур в умовах водного дефіциту.

**Ключові слова:** насіння, пшениця м'яка, метаболічно активні речовини, вітамін E, убіхінон-10, параоксибензойна кислота, метіонін, MgSO<sub>4</sub>, посуха, фотоасиміляційний апарат, площа асиміляційної поверхні, хлорофіли *a* та *b*, аскорбатпероксидаза, каталаза, аскорбат, глутатіон, пролін.

## ABSTRACT

*Palyvoda Y.M.* Physiological and biochemical mechanisms of formation of soft wheat drought resistance under the action of metabolically active compounds. – Manuscript.

Dissertation on competition of the degree of Doctor of Philosophy, specialty 091 – Biology. – Nizhyn Mykola Gogol State University, Nizhyn, 2023.

The thesis presents the study of wheat production which is one of the most important branches of social production in ensuring food security of the country, the region and the world. Wheat is proved to be one of the main grain crops that are grown not only on the territory of Ukraine, but also in the whole world. Favorable climatic conditions and extremely fertile soils are known to have a significant impact on high wheat harvest rates.

Ukraine is one of the leading world wheat production countries and does not lose its relevance. Sown areas of wheat make up more than 22% of all sown areas of cereals and the volume of wheat production is increasing. Climate change in terms of lower precipitation and higher temperatures affects the productivity of crops, particularly wheat. Unfavorable environmental conditions caused by global climate change pose an extremely important task for farmers – increasing the productivity of wheat. One of the most acute environmental factors, which negatively affects physiological and metabolic processes and, as a result, reduces the amount of organic matter accumulated by plants in plants, is water deficit caused by drought. Water deficit is the biggest limiting factor in crop formation among factors that cause plant stress. Drought is a physiological form of water deficit, in which the soil water available to the plant is insufficient, which negatively affects its metabolism. Violation of the water balance in the plant organism leads to a change in the intensity of photosynthesis, carbohydrate and protein metabolism. Lack of water causes a delay in the growth and development of plants, disrupts a number of important metabolic processes.



The aim of this paper is to study the mechanisms of drought resistance of common wheat (*T. aestivum*), its reaction to water deficit and the implementation of methods to increase plant resistance to drought.

The reaction of plants to moisture deficit is a complex issue, which includes the perception of the stressor by the plant organism and the formation of various complex mechanisms of resistance and adaptation. Basically, plants are investigated to use three mechanisms to achieve drought resistance: increasing the water absorption capacity due to a well-developed root system and increasing the root/shoot ratio; reduction of leaf surface and stomatal transpiration; osmotic regulation due to the accumulation of organic and inorganic osmolytes.

Various drought tolerance strategies are known to have been investigated, including the use of exogenous regulators, synthetic hormones, and compounds that are of great importance for increasing drought tolerance at different stages of plant growth. Metabolically active compounds such as vitamin E, ubiquinone-10, methionine, paraoxybenzoic acid, MgSO<sub>4</sub> are promising growth regulators that are highly effective in low concentrations, not harmful to the environment, and not toxic to human and animal health.

In the thesis the peculiarities of the influence of seed treatment with metabolically active substances and their physiological and biochemical combination characteristics of the formation of drought resistance of common wheat (*Triticum aestivum* L.) named Provintsialka have been clarified. A solution of nonionic high molecular weight polymer polyethylene glycol 6000 (PEG 6000) with a concentration of 12% was used to simulate water deficit.

It has been found out that water deficit suppresses seed germination due to the slowing down of water entering it and the mobilization of nutrient reserves of the germinating seed. Metabolically active compounds and their combinations under simulated drought conditions turn out to contribute to better seed germination and germination. EMPMg pretreatment reveals to stimulate seed germination under drought conditions most effectively.

It has been investigated that metabolically active substances have growth-regulating properties and influence the growth and development of the root system in case of water deficit. Metabolically active substances are proved to help increase the water potential of the roots, providing additional benefits for the growth and development of soft wheat Provintsialka. Thus, seed treatment with solution M stimulates root formation most effectively, exceeding the control rate by 8,5%. The linear growth of roots, under conditions of water deficit, is stimulated by the Q solution, exceeding the control by 16,9%, the EMP combination by 14,2%, and the EMPMg combination by 10,2%. Under simulated drought conditions, the EQ combination stimulates the accumulation of root biomass most effectively, exceeding the control by 31,4%.

The lack of water is proved to suppress the growth and development of the aerial parts of wheat seedlings. The pretreatment of seeds with solution Q and the combination of EQ stimulates the linear growth of the shoot of wheat seedlings most effectively, the seeds of which are under simulated drought conditions, exceeding the control by 22,1%. Solution Q stimulates biomass accumulation by shoots, exceeding the control by 41,8%.

The study highlights that water content in the tissues of both roots and shoots of wheat seedlings under simulated drought conditions decrease. Treatment of seeds with metabolically active substances stimulate the accumulation of water content, which is one of the directions of adaptation to maintaining optimal hydration of tissues in case of water deficit. The water-retaining processes of roots are enhanced by the treatment of wheat seeds with solution E and the combination of EMPMg, exceeding the indicators of plants whose seeds have been in drought conditions by 11,0% and 11,5%, respectively, and the accumulation of water in shoot tissues is most effectively stimulated by the combination of EMPMg, exceeding PEG 6000 indicator by 1,1%.

Research results show that plants are able to maintain normal physiological processes under conditions of drought stress by forming a xeromorphic structure of

leaves, which is manifested in an increase in the content of green photosynthetic pigments with a decrease in the area of the assimilation surface. Under the conditions of water deficit, the area of the assimilation surface decreases, and treatment of seeds with P, Q and Mg increase these indicators. Thus, when *T. aestivum* wheat seeds are treated with P under the conditions of water deficit, the assimilation surface area of seedlings increase by 17,7%, when treated with Q solution – by 16,5%, with Mg solution – by 16,2% compared to the assimilation surface area seedlings whose seeds have been under simulated drought conditions. High efficiency is also noted when using EMPMg.

Treatment of seeds with metabolically active substances and their combinations is noted to cause changes in the pigment composition of leaves of wheat plants under simulated conditions of water deficit. Treatment of common wheat seeds with Q solution and the combination of EQ stimulate the synthesis of chlorophyll *a* under water deficit conditions most effectively, exceeding the control indicators by 29,3% and 26,7%, respectively, and the indicators of seedlings whose seeds have been under simulated drought conditions by 16,9% and 14,3%, respectively. A somewhat lower efficiency in increasing the content of chlorophyll *b* when treating seeds with the EQ combination – the value of the photosynthetic index increases compared to the control by 18,8%, and with drought by 9,2%. The use of the EQ combination increases the amount of chlorophylls *a* and *b* in the leaves by 27.8% compared to the control and by 15,4% compared to the seedlings whose seeds have been under drought conditions. The area of the assimilation surface of the soft wheat seedlings of the specified plant groups is smaller compared to the control, which is an indicator of the xeromorphic structure of the leaves and indicates the high adaptability of Provintsialka to drought conditions.

We have revealed that the treatment of wheat seeds with metabolically active compounds and their combinations affects the activity of enzymes of antioxidant protection of seedlings under the conditions of water deficit. Solution E increases the activity of ascorbate peroxidase in seedlings, exceeding the control indicator by

65,5% and by 2,4% compared to the indicators of seedlings whose seeds have been under simulated drought conditions. The increase in the activity of ascorbate peroxidase is dependent on the accumulation of  $H_2O_2$  in seedling tissues. It has been proved that under drought conditions the activity of catalase increases. Treatment of seeds with Mg solution reduces catalase activity by 3,1% compared to the control and by 11,6% and compared to the indicators of seedlings whose seeds have been under simulated drought conditions. A decrease in catalase activity correlates with an increase in ascorbate peroxidase activity.

This paper has clearly shown that the ascorbate-glutathione cycle is a central antioxidant mechanism in plants, responsible for the detoxification of  $H_2O_2$  and crucial for the formation of drought tolerance. Ascorbate accumulates in seedling tissues under the influence of a simulated water deficit. Solution Q under conditions of water deficit increases the content of ascorbate by 46,3% in the tissues of common wheat seedlings. Pretreatment of wheat seeds with solution E and a combination of EMP increases the content of glutathione in seedlings by 59,9% and 59,2%, respectively, compared to seedlings whose seeds have been under drought conditions.

The conducted experiments demonstrate that the protective effect of metabolically active substances under drought conditions consists in induction of the accumulation of free proline content in the shoots of seeds of Provintsialka. Treatment of wheat seeds with EQ and EMPMg combinations stimulate the accumulation of free proline in wheat seedlings in case of water deficit by 77,8% and 71,1%, respectively. The accumulation of proline as an osmotically active organic substance contributes to the retention of water in cells and participates in the stabilization of cell membranes. Thus, by activating antioxidant defense enzymes during droughts, plants can support biochemical processes.

The practical significance of the results is that the use of metabolically active substances contribute to the formation of appropriate adaptive reactions of Provintsialka under the conditions of water deficit. Treatment of seeds with solution Q, EQ and EMPMg combinations increases the adaptive changes of the root system,

seedling shoots, leaf and photosynthetic apparatus of soft wheat to conditions of water deficit. In its turn, treatment of seeds with E solution, EQ, EM and EMPMg combinations enhances the synthesis of enzymes and the activity of components systems of antioxidant protection of common wheat seedlings, which take part in the neutralization of active forms of oxygen under the conditions of water deficit. Research results can be used for the production of new modern drugs to increase the drought resistance of grain crops. Presowing treatment of seeds with metabolically active compounds and their combinations can be used as an element of technology when growing grain crops under the conditions of water deficit.

**Key words:** seeds, common wheat, metabolically active substances, vitamin E, ubiquinone-10, paraoxybenzoic acid, methionine,  $MgSO_4$ , drought, photoassimilation apparatus, assimilation surface area, chlorophylls a and b, ascorbate peroxidase, catalase, ascorbate, glutathione, proline.

## СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА:

### Наукові праці, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації:

1. Паливода Ю.М., Гавій В.М., Кучменко О.Б. Фізіолого-біохімічні показники проростків пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) при моделюванні водного дефіциту за дії метаболічно активних сполук. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*, 2021. № 3 (81). С. 44-54. <https://doi.org/10.25128/2078-2357.21.3.7>. Фахове наукове видання МОН України (біологічні науки) (кат. Б) та індексується в міжнародній науковій базі даних Index Copernicus.
2. Паливода Ю.М., Гавій В.М. Вплив обробки насіння метаболічно активними речовинами на фотосинтетичну продуктивність проростків пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) за моделювання водного дефіциту. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія: Агронія та біологія*, 2023. № 3 (49). С. 49-55. <https://doi.org/10.32845/agrobio.2022.3.7>. Фахове наукове видання МОН України (біологічні науки) (кат. Б) та індексується в міжнародній науковій базі даних Index Copernicus.
3. Паливода Ю.М., Гавій В.М. Вплив обробки насіння метаболічно активними речовинами на формування ксероморфної структури листків та водний потенціал пагонів проростків пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) за умов водного дефіциту. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*, 2023. № 1-2 (83). С. 60-70. <https://doi.org/10.25128/2078-2357.23.1-2.9>. Фахове наукове видання МОН України (біологічні науки) (кат. Б) та індексується в міжнародній науковій базі даних Index Copernicus.
4. Паливода Ю.М., Гавій В.М. Вплив попередньої обробки насіння метаболічно активними речовинами на формування кореневої системи та водний потенціал коренів проростків пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) за умов водного дефіциту. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія: Агронія та біологія*. 2023, № 2(52), С. 78-83.

<https://doi.org/10.32782/agrobio.2023.2.10>. Фахове наукове видання МОН України (біологічні науки) (кат. Б) та індексується в міжнародній науковій базі даних Index Copernicus.

5. Паливода Ю.М., Гавій В.М. Фізіолого-біохімічні особливості формування адаптивної відповіді рослин в умовах водного дефіциту. *Наукові записки. Біологічні науки (Ніжинський державний університет імені Миколи Гоголя)*, 2023, №1, С. 52-58. <https://doi.org/10.31654/2786-8478-2023-BN-1-52-58>.

**Наукові праці, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:**

6. Паливода Ю.М. Фізіолого-біохімічні механізми посухостійкості зернових культур. VII Міжнародна заочна науково-практична конференція "Актуальні питання біологічної науки": Збірник статей, Ніжин: НДУ імені Миколи Гоголя, 2021. С. 55-59.

7. Паливода Ю.М., Гавій В.М., Кучменко О.Б. Фізіологічні показники проростків пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) при моделюванні водного дефіциту за дії метаболічно активних сполук. Scientific Collection «InterConf» with the Proceedings of the 3 rd International Scientific and Practical Conference «Experimental and Theoretical Research in Modern Science». Kishinev, Moldova: Giperion Editura, 2021. №68. С.150-158.

8. Паливода Ю.М., Гавій В.М., Кучменко О.Б. Вплив передпосівної обробки насіння метаболічно активними речовинами на лінійний ріст пагонів проростків пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) при моделюванні водного дефіциту. I Всеукраїнські науково-практичні читання пам'яті професора І. І. Гордієнка: Збірник статей – Ніжин: НДУ імені Миколи Гоголя, 2021. С. 64-67.

9. Паливода Ю.М., Гавій В.М., Кучменко О.Б. Вплив попередньої обробки насіння метаболічно активними речовинами на показники накопичення біомаси проростками пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) при моделюванні водного дефіциту. Scientific Collection «InterConf» with the Proceedings of the 4 th International Scientific and Practical Conference «International scientific discussion:

problems, tasks and prospects» (February 19-20, 2022). Brighton, Great Britain: A.C.M. Webb Publishing Co Ltd., 2022. №99. С. 567-574.

10. Паливода Ю.М., Гавій В.М., Кучменко О.Б. Вплив попередньої обробки насіння метаболічно активними речовинами на вміст вільного проліну у проростках пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) при моделюванні водного дефіциту. VIII Міжнародна заочна науково-практична конференція «Актуальні питання біологічної науки»: Збірник статей – Ніжин: НДУ імені Миколи Гоголя, 2022. С. 57-62.

11. Паливода Ю.М., Гавій В.М. Вплив метаболічно активних сполук на формування асиміляційної поверхні проростків пшениці м'якої ярої сорту Провінціалка за умов посухи. II Всеукраїнські науково-практичні читання пам'яті професора І. І. Гордієнка: Збірник статей – Ніжин: НДУ імені Миколи Гоголя, 2022. С. 30-34.

12. Паливода Ю.М., Гавій В.М. Вплив обробки насіння метаболічно активними речовинами на вміст фотосинтетичних пігментів в проростках пшениці м'якої за моделювання водного дефіциту. The 14th International scientific and practical conference “Modern stages of scientific research development” (December 27 - 30, 2022) Prague, Czech Republic. International Science Group. 2022.С. 45-52.

13. Паливода Ю.М., Гавій В.М. Вплив обробки насіння метаболічно активними речовинами на вміст хлорофілів а і b у листках проростків пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) за моделювання водного дефіциту. III Всеукраїнські науково-практичні читання пам'яті професора І. І. Гордієнка: Збірник статей – Ніжин: НДУ імені Миколи Гоголя, 2023. С. 28-33.

14. Паливода Ю.М., Гавій В.М. Вплив обробки насіння метаболічно активними речовинами на вміст води у проростках пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) за умов водного дефіциту. IX Міжнародна заочна науково-практична конференція «Актуальні питання біологічної науки»: Збірник статей – Ніжин: НДУ імені Миколи Гоголя, 2023. С. 30-34.



15. Паливода Ю.М., Гавій В.М. Вплив обробки насіння метаболічно активними речовинами на активність каталази в проростках пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) за моделювання водного дефіциту // Актуальні питання виробництва продукції рослинництва та садівництва: матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції (Запоріжжя, 8 листопада 2023 р.) / ТДАТУ; ред. кол. С. В. Кюрчев, А.І. Панченко [та ін.]. Запоріжжя : ТДАТУ, 2023. С.76 – 79.

## ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ.....	20
ВСТУП.....	21
Список використаних джерел до вступу.....	27
РОЗДІЛ 1. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ АДАПТИВНОЇ ВІДПОВІДІ РОСЛИН В УМОВАХ ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ).....	30
Список використаних джерел до розділу 1.....	43
РОЗДІЛ 2. УМОВИ ТА МЕТОДИКИ ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	56
2.1. Характеристика об'єктів дослідження.....	56
2.2. Методики проведення досліджень .....	60
2.3. Статистична обробка результатів.....	65
Список використаних джерел до розділу 2.....	65
РОЗДІЛ 3. ФІЗІОЛОГІЧНІ МЕХАНІЗМИ АДАПТАЦІЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ДО УМОВ ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ ЗА ДІЇ МЕТАБОЛІЧНО АКТИВНИХ СПОЛУК.....	70
3.1. Морфометричні показники та водний потенціал проростків пшениці м'якої при моделюванні водного дефіциту за дії метаболічно активних сполук.....	70
3.2. Фотосинтетична продуктивність проростків пшениці м'якої при моделюванні водного дефіциту за дії метаболічно активних сполук.....	82
Висновки до розділу 3.....	89
Список використаних джерел до розділу 3.....	90
РОЗДІЛ 4. БІОХІМІЧНІ МЕХАНІЗМИ ФОРМУВАННЯ ПОСУХОСТІЙКОСТІ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ПРИ МОДЕЛЮВАННІ ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ ЗА ОБРОБКИ НАСІННЯ МЕТАБОЛІЧНО АКТИВНИМИ СПОЛУКАМИ.....	94
Висновки до розділу 4.....	105
Список використаних джерел до розділу 4.....	106

РОЗДІЛ 5. УЗАГАЛЬНЕННЯ.....	110
Список використаних джерел до розділу 5.....	114
ВИСНОВКИ.....	116
ДОДАТКИ.....	119

## ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

АБК – абсцизова кислота

АК – аскорбат

АПО – аскорбатпероксидаза

АФК – активні форми кисню

ГSH – відновлений глутатіон

ЕТЛ – ланцюга транспорту електронів

Е – розчин вітаміну Е

М – розчин метіоніну

НАДФ·Н – відновлений нікотинамідаденіндинуклеотид

$\text{H}_2\text{O}_2$  – перекис водню

$^1\text{O}_2$  – синглетний кисень

$\text{O}_2^{\bullet -}$  – супероксидний аніон радикал

ОН· – гідроксильний радикал

П – розчин параоксибензойної кислоти

ПЕГ – поліетиленгліколь

ПОБК – параоксибензойна кислота

ПОЛ – перекисне окиснення ліпідів

СОД – супероксиддисмутаза

EQ – комбінація речовин: вітамін Е + убіхінон-10

ЕМП – комбінація речовин: вітамін Е + метіонін + параоксибензойна кислота

ЕМПМg – комбінація речовин: вітамін Е + метіонін + параоксибензойна кислота + магнію сульфат

Mg – розчин магнію сульфату

$\text{MgSO}_4$  – магнію сульфат

Q – розчин убіхінону-10

## ВСТУП

### **Актуальність дослідження.**

Зернове господарство є однією з головних галузей агропромислового комплексу України, розвиток якої значною мірою обумовлює формування продовольчого, кормового фонду та економіки в цілому. Пшениця, одна з найважливіших сільськогосподарських культур у світі, виробництво якої є важливим для людства. В Україні серед зернових культур *Triticum aestivum* L. належить перше місце. Вона займає понад 6 млн га, що становить понад 22% усіх посівних площ зернових культур [1]. Нарощування виробництва пшениці в Україні є пріоритетним і не втрачає своєї актуальності. За останні 10 років в Україні зростає виробництво пшениці [2].

Попит на зерно пшениці зростає, що обумовлено її виключною поживною цінністю та можливістю виробляти з неї харчові продукти. Зерно пшениці м'якої ярої має високий вміст білка – 14-16% і клейковини – 28-40%. Унікальні властивості клейковини дозволяють використовувати пшеницю для отримання хліба, інших хлібобулочних виробів, локшини та макаронних виробів та ряду функціональних інгредієнтів. Зерно ярої пшениці використовують також і у комбікормовій промисловості. Індустріально розвинені країни постійно приділяють велику увагу збільшенню виробництва зерна пшениці, яка є не тільки цінним харчовим продуктом, але і джерелом високого доходу.

Але через несприятливі кліматичні умови, в окремі роки, спостерігається зниження урожайності зернових [3]. Несприятливі умови навколишнього середовища, що зумовлені глобальними змінами клімату, висувають надзвичайно важливе завдання перед аграріями – підвищення продуктивності пшениці. Вважається, що до 50% врожаю втрачається тільки під впливом абіотичних стресорів (екстремальні температури, посуха, засолення тощо) [4, 5].

Одним із найгостріших екологічних факторів, який негативно впливає на фізіологічні та обмінні процеси в рослинах є водний дефіцит, спричинений

посухою. Посуха є фізіологічною формою водного дефіциту. Ґрунтова посуха – один із головних чинників, що лімітує продуктивність сільськогосподарських культур. Недостатнє водозабезпечення гальмує фізіолого-біохімічні процеси, ріст і розвиток рослин [6]. Шкідлива дія посухи полягає у зневодненні та порушенні метаболічних процесів у рослинах, що призводить до розпаду білків, зміни стану цитоплазми клітини і, як наслідок, до зниження кількості накопиченої рослинами органічної речовини [7, 8].

Реакція рослин на дефіцит вологи є комплексною відповіддю, яка включає сприйняття рослинним організмом дії стресора та формування різних складних механізмів стійкості та адаптації [9].

Рослини використовують різні підходи для пом'якшення несприятливих наслідків посухового стресу. Вчені світу досліджують різноманітні стратегії стійкості до посухи, серед яких застосування екзогенних регуляторів, синтетичних гормонів і сполук, які мають велике значення для підвищення стійкості до посухи на різних стадіях росту рослин.

В умовах сьогодення у галузі рослинництва для обробки зернових культур для підвищення їх стійкості до дії різних стресових чинників, включаючи і посуху та збільшення врожаю застосовують біологічно активні речовини та природні антиоксиданти [10-12].

На сьогодні перспективними регуляторами росту зернових та зернобобових культур вважають метаболічно активні речовини, які є високоефективними у малих концентраціях, не токсичними для здоров'я людини і тварин та не шкідливими для навколишнього середовища [13, 14]. Отже, вивчення впливу метаболічно активних сполук та їх комбінацій за попередньої обробки насіння на фізіолого-біохімічні механізми формування посухостійкості м'якої пшениці обумовило актуальність наших досліджень.

### **Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.**

Дослідження було виконане у навчально-науковій лабораторії з біохімічних та медико-валеологічних досліджень Ніжинського державного

університету імені Миколи Гоголя у рамках двох комплексних науково-дослідних тем кафедри біології: «Регуляція процесів росту і розвитку рослин» (реєстраційний номер 0119U100677) впродовж 2021-2023 років та «Фізіолого-біохімічні аспекти процесів регуляції росту і розвитку рослин» (реєстраційний номер 0123U100747) впродовж 2023 року.

**Об'єкт дослідження** – проростки пшениці м'якої ярої *Triticum aestivum* L. сорту Провінціалка за обробки насіння метаболічно активними речовинами та їх комбінаціями.

**Предмет дослідження** – морфометричні показники, водний потенціал, фотосинтетична продуктивність та біохімічні показники роботи антиоксидантної системи проростків пшениці м'якої в умовах водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000 за обробки насіння метаболічно активними речовинами та їх комбінаціями.

**Мета дослідження** – дослідити фізіолого-біохімічні механізми формування посухостійкості пшениці м'якої за обробки насіння метаболічно активними речовинами в умовах водного дефіциту.

Для досягнення цієї мети були поставлені наступні **завдання**:

1. З'ясувати вплив обробки насіння комбінаціями метаболічно активних речовин на енергію проростання та схожість насіння пшениці м'якої за умов водного дефіциту;

2. Дослідити вплив обробки насіння метаболічно активними речовинами та їх комбінаціями на адаптивні зміни кореневої системи проростків пшениці м'якої в умовах водного дефіциту.

3. Вивчити вплив обробки насіння метаболічно активними речовинами та їх комбінаціями на формування надземної частини проростків пшениці м'якої за умов водного дефіциту;

4. Встановити вплив метаболічно активних речовин на стан обводненості тканин проростків пшениці м'якої в умовах водного дефіциту;

5. Вивчити вплив обробки насіння метаболічно активними сполуками та їх комбінаціями на формування адаптаційних реакцій листкового та фотосинтетичного апарату проростків пшениці м'якої в умовах водного дефіциту;

6. Встановити вплив метаболічно активних речовин та їх комбінацій на активність складових антиоксидантної системи у проростках пшениці м'якої у змодельованих умовах посухи;

7. Провести порівняльний аналіз дії метаболічно активних речовин на формування відповідних адаптивних реакцій рослин в умовах водного дефіциту.

**Методи дослідження:** теоретичні (аналіз та систематизація літературних, наукових, методичних та інших джерел з досліджуваної теми), морфометричні методи, біохімічні методи (визначення вмісту фотосинтетичних пігментів, активності аскорбатпероксидази, активності каталази, вмісту аскорбату, активності відновленого глутатіону, вмісту вільного проліну), методи статистичної обробки результатів дослідження.

**Наукова новизна одержаних результатів.** На основі експериментальних досліджень та їх теоретичного аналізу з'ясовано особливості впливу обробки насіння пшениці м'якої сорту Провінціалка розчинами метаболічно активних речовин та їх комбінацій на фізіолого-біохімічні механізми формування посухостійкості рослин.

**Вперше** встановлено, що використання метаболічно активних сполук та їх комбінацій в умовах посухи сприяє кращому проростанню насіння пшениці м'якої сорту Провінціалка.

**Вперше** показано, що попередня обробка насіння метаболічно активними речовинами та їх комбінаціями стимулює розвиток кореневої системи та накопичення вмісту води у тканинах коренів проростків в умовах водного дефіциту, що забезпечує підвищення посухостійкості пшениці м'якої.



*Вперше* виявлено вплив обробки насіння метаболічно активними сполуками та їх комбінаціями на формування ксероморфної структури листків та водний потенціал пагонів проростків пшениці м'якої сорту Провінціалка за умов водного дефіциту. Показано, що використання метаболічно активних сполук в умовах посухи стимулює накопичення вмісту води у тканинах надземних органів рослин та сприяє максимальній реалізації фотосинтетичної продуктивності за рахунок посилення ксероморфної будови листків.

*Вперше* встановлено вплив метаболічно активних сполук та їх комбінацій на активність ферментів антиоксидантного захисту проростків пшениці сорту Провінціалка в умовах посухи.

**Практичне значення одержаних результатів.** Отримані в роботі результати дисертаційного дослідження роблять вагомий внесок у розуміння механізмів антистресової дії метаболічно активних сполук та їх комбінацій та свідчать про перспективність їх застосування для зменшення негативного впливу посухи на зернові культури. Результати створюють ґрунтовну теоретичну базу для вирішення наукової задачі розширення асортименту сучасних регуляторів росту рослин, здатних проявляти високу ефективність підвищенню посухостійкості зернових культур. Передпосівна обробка насіння метаболічно активними речовинами може бути використана як елементи технології за вирощування зернових культур в умовах водного дефіциту.

Отримані результати впроваджені у навчальний процес при викладанні навчальних курсів «Фізіологія рослин», «Біохімія рослин» для підготовки здобувачів Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя, навчальних курсів «Інноваційні технології в рослинництві», «Екологічні та біологічні основи вирощування сільськогосподарських культур» для підготовки здобувачів Національного університету «Чернігівський колегіум» імені Т.Г. Шевченка, навчальних курсів «Фізіологія рослин та формування врожаю», «Біохімія та фізіологія рослин», «Екологія рослин» для підготовки здобувачів

Таврійського державного агротехнологічного університету імені Дмитра Моторного, що підтверджується відповідними Довідками про впровадження.

**Особистий внесок здобувача.** Дисертаційна робота є самостійною завершеною науковою працею. Здобувачка самостійно здійснила інформаційний пошук, аналіз та інтерпретацію даних джерел наукової літератури із проблематики дослідження. Разом із науковим керівником було сформульовано мету та завдання, узгоджені методи і методики проведення дослідження. Здобувачка самостійно здійснила статистичне опрацювання та аналіз одержаних даних, написала усі розділи дисертаційної роботи. Разом із науковим керівником проведено узагальнення основних результатів, обговорено висновки.

**Апробація результатів дисертації.** Основні теоретичні і практичні результати дослідження апробовано на науково-практичних конференціях:

– *міжнародних*: VII Міжнародна заочна науково-практична конференція "Актуальні питання біологічної науки" (Ніжин, 2021); III Міжнародна науково-практична конференція Experimental and theoretical research in modern science (Молдова, 2021); IV Міжнародна науково-практична конференція "international scientific discussion: problems, tasks and prospects" (Брайтон, 2022); VIII Міжнародна заочна науково-практична конференція «Актуальні питання біологічної науки» (Ніжин, 2022); XIV Міжнародна науково-практична конференція «Modern stages of scientific research development» (Прага, 2022); IX Міжнародна заочна науково-практична конференція «Актуальні питання біологічної науки» (Ніжин, 2023).

– *всеукраїнських*: I Всеукраїнські науково-практичні читання пам'яті професора І. І. Гордієнка (Ніжин, 2021); II Всеукраїнські науково-практичні читання пам'яті професора І. І. Гордієнка (Ніжин, 2022); III Всеукраїнські науково-практичні читання пам'яті професора І. І. Гордієнка (Ніжин, 2023); Всеукраїнська науково-практична конференція «Всеукраїнської науково-практичної конференції» (Запоріжжя, 2023)

**Публікації.** Результати дослідження висвітлено у наукових працях, з яких: 4 статті у фахових наукових виданнях України, 1 стаття у нефарховому науковому виданні України та 10 тез доповідей у збірниках матеріалів наукових Всеукраїнських та Міжнародних конференцій.

**Структура та обсяг роботи.** Робота складається зі вступу, п'яти розділів, висновків, списку використаних джерел, 16 рисунків і 15 таблиць. Повний обсяг дисертації становить 130 сторінок, з них основного тексту – 118 сторінок.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО ВСТУПУ:

1. Україна планує засіяти найбільшу площу ярої пшениці за останні 12 років. *UNN*. 2023. URL: <http://surl.li/mqabr>.
2. Динаміка збору пшениці в Україні за останні 10 років – графіка. *AgroPolit*. URL: <http://surl.li/mqabu>.
3. Як змінювалась урожайність основних культур в Україні протягом 2017–2020 років. *Слово і діло*. URL: <http://surl.li/dnjhc>.
4. Твердохліб О.В., Богуславський Р.Л. Видове різноманіття пшениці, напрямки і перспективи його використання. *Збірник наукових праць Уманського національного університету садівництва*. Умань, 2012. Вип. 80, ч. 1. С. 37–47.
5. Моргун В.В., Дубровна О.В., Моргун Б.В. Сучасні біотехнології отримання стійких до стресів рослин пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*. 2016. Т. 48, № 3. С. 196–214.
6. Oo A.T., van Huylenbroeck G., Speelman, S. Measuring the Economic Impact of Climate Change on Crop Production in the Dry Zone of Myanmar: A Ricardian Approach. *Climate*. 2020. Vol.8(1). P.9. <https://doi.org/10.3390/cli8010009>.
7. Хоменко С.О. Посухостійкість та елементи продуктивності колекційних зразків пшениці м'якої ярої в умовах Лісостепу України. *Миронівський вісник*. 2017. Вип. 4. С.79–87.
8. Nehal N., Sharma N., Singh M., Singh P., Rajpoot P., Kumar Pandey A., Khan A. H., Singh A. K., Yadav R. K. Effect of plant growth regulators on growth,

biochemical and yield of Indian mustard [*Brassica juncea*] under drought stress condition. *Plant Archives*, 2017. Vol.117(1). P. 580–584.

9. Oguz M., Aycan M., Oguz E., Poyraz I., Yildiz, M. Drought Stress Tolerance in Plants: Interplay of Molecular, Biochemical and Physiological Responses in Important Development Stages. *Physiologia*, 2022. Vol.2(4). P. 180–197. <http://doi.org/10.3390/physiologia2040015>.

10. Мальцева Н.М., Гаєвський А.П., Дерев'янку К.Ю. Вплив біологічно активних речовин та їх композицій на вміст фотосинтетичних пігментів у листках озимої пшениці в умовах дефіциту фосфору. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*, 2011. Т.43, №5. С. 403–411.

11. Ansari O., Azadi M., Sharif-Zadeh F., Younesi E. Effect of Hormone Priming on Germination Characteristics and Enzyme Activity of Mountain Rye (*Secale montanum*) Seeds under Drought Stress Conditions. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2013. Vol. 9(3). P. 61–71.

12. Заболотна А.В., Заболотний О.І., Розборська Л.В., Жиляк І.Д., Даценко А.А. Вміст пігментів і чиста продуктивність фотосинтезу кукурудзи за використання регуляторів росту рослин. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Агронімія і біологія»*. Суми: СНАУ. 2021. Вип.4, №46. С. 9–15.

13. Козючко А.Г., Гавій В.М., Кучменко О.Б. Вплив передпосівної обробки насіння метаболічно активними речовинами на окремі фізіологічні показники сої сорту Аннушка та її продуктивність. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія*. Тернопіль: ТНПУ ім. В. Гнатюка, 2020. Вип. 79, №1–2. С. 84–90. <http://doi.org/10.25128/2078-2357.20.1-2.12>.

14. Куриленко А.О., Куриленко О.В., Кучменко О.Б., Гавій В.М. Вплив передпосівної обробки насіння композиціями метаболічно активних речовин на морфометричні показники сортів жита озимого Синтетик 38 та Забава на різних етапах онтогенезу. *Вісник Сумського національного аграрного університету*.

*Серія: Агрономія та біологія.* Суми: СНАУ. 2021. Т. 46, №4. С. 25-32.  
<http://doi.org/10.32845/agrobio.2021.4.4>.

## **РОЗДІЛ 1. ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ АДАПТИВНОЇ ВІДПОВІДІ РОСЛИН В УМОВАХ ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)**

Посуха, як потужний несприятливий абіотичний чинник середовища, спричиняє серйозні порушення метаболізму рослин, що призводить до зниження продуктивності [1, 2]. Під посухою розуміють довготривалий період без дощів, що супроводжується підвищенням температури повітря. Виділяють дві основні форми посухи – ґрунтову і атмосферну, які залежно від комбінацій окремих метеорологічних факторів – опадів, температури повітря і ґрунту, вологості повітря, сили вітру, а також часу вияву, складають різноманітні варіації типу посухи [3]. Важливою різницею між ґрунтовою і атмосферою посухою, є те, що ґрунтова посуха наростає поступово і рослини встигають по мірі поступового зневоднення ґрунту певною мірою пристосовуються до умов, тоді як атмосферна посуха – настає швидко і рослини не встигають адаптуватися до неї [4]. Зміни умов водопостачання, зумовлені впливом кліматичних факторів, супроводжують рослини впродовж всього життєвого циклу [5, 6]. За умов дефіциту води, що є функціонально важливим компонентом рослинних клітин та залучена до всіх фізіологічних та біохімічних процесів, спостерігається індукція певних молекулярних реакцій, пов'язаних зі сприйняттям стресу та трансдукцією стресового сигналу [7], що призводить до морфологічних, фізіологічних і клітинних змін.

Здатність рослин витримувати значне зневоднення та перегрів, зберігаючи при цьому нормальний ріст, розвиток та здатність до відтворення називають посухостійкістю [3]. В одних випадках посухостійкість зумовлено пристосуванням до нестачі води в атмосфері (атмосферна посуха), в інших – до нестачі води в ґрунті (ґрунтова посуха). Під час посухи внаслідок різкого зниження відносної вологості повітря та підвищення температури вибагливі до вологи рослини перегріваються та втрачають воду. У них виникає водний

дефіцит, що викликає в'янення. Зневоднення та перегрівання призводять до порушення метаболічних процесів у рослинах, що призводить до розпаду білків, зміни колоїдно-хімічного стану цитоплазми клітини [8]. У результаті припиняється ріст, знижується продуктивність, іноді рослина гине.

Справляючись з дефіцитом води, рослини розвивають різні складні механізми стійкості та адаптації, включаючи фізіологічні та біохімічні реакції [9].

Рослини, зазвичай, використовують три механізми для досягнення посухостійкості:

1. підвищення здатності поглинання води за рахунок добре розвиненої кореневої системи, збільшення співвідношення корінь/пагін;
2. зменшення листової поверхні, продихової транспірації, згортання листків;
3. осмотичне регулювання за рахунок накопичення органічних і неорганічних осмолітів [10].

Рослини постійно отримують воду (а також поживні речовини) із ґрунту через корені, тому коренева система відіграє вирішальну роль у відповідь на стрес дефіциту води. Згідно з дослідженням групи вчених з Єгипту, Пакистану та Саудівської Аравії [11] корінь є першим органом, який реагує на водний дефіцит [12].

Дефіцит вологи в ґрунті серйозно знижує схожість насіння [13]. У процесі проростання насіння зародок, використовуючи запасні поживні речовини насінини, перетворюється на проросток, який здатний самостійно живитися [14]. Водний дефіцит призводить до пригнічення проростання насіння шляхом уповільнення надходження в нього води, впливаючи на мобілізацію поживних резервів насінини, що проростає. У відповідь на дефіцит вологи в ґрунті корені індукують стресовий сигнал. Деякі рослини збільшують ріст коренів на ранній стадії стресу від посухи, щоб поглинати воду з глибоких горизонтів ґрунту [15].

О.І. Жук [12] вважає, що в умовах посухи корені індукують хімічний і гідравлічний сигнали. Хімічний сигнал утворюють фітогормони, рН середовища, неорганічні іони, органічні кислоти, пептиди, низькомолекулярні сполуки. Абсцизова кислота (АБК) є основним компонентом хімічного сигналу, за зміни умов навколишнього середовища вона індукує замикання продихів і координує ріст рослин. За оптимальних умов вміст АБК у клітинах підтримується на низькому рівні. АБК бере участь у формуванні насіння, регуляції синтезу запасних білків, розвитку ембріона, процесах дозрівання насінини. АБК синтезується в коренях і листках, а за умов посухи її вміст зростає [16, 17]. Абсцизова кислота починає транспортуватись з коренів до пагонів, а далі проходить по ксилемі у формі кон'югатів із глюкозою та іншими цукрами і є стресовим сигналом для рослини [18]. Із зростанням концентрації АБК за дефіциту води змінюється рН ксилемного соку [19]. Сигнальний ефект АБК ослаблюється за лужного середовища й посилюється за кислого [20]. Під час посухи зменшується активність нітратредуктази, накопичуються нітрати, збільшується утворення органічних кислот, особливо малату [21]. Компенсація дефіциту цитокінінів за посухи сприяє стабілізації росту, сповільненню старіння листків і деструкцію пігментного комплексу [22]. У рослині є багато місць синтезу цитокінінів. Вони містяться в ксилемі та флоемі, але їх вважають гормонами кореня, що передають інформацію про стрес до пагона. [23].

Гідравлічний сигнал формується в умовах посухи, низької вологості повітря, високої інсоляції і температури. Він регулює надходження води та її використання рослиною [24]. Транспорт води і розчинів від кореня до пагона відбувається двома типами первинної ксилеми. Аквапоринові водні канали відіграють важливу роль у регуляції водного обміну та гідравлічного опору в кореневій системі. Ними також рухаються малі незаряджені водорозчинні молекули [25-27]. За наявності аквапоринів у мембранах забезпечується висока швидкість потоку води, особливо в критичних за водопостачанням ситуаціях [28].



На глибину, об'єм і розподіл коренів в основному впливають глибина і діапазон вологості ґрунту. Завдяки розгалуженій кореневій системі та великій глибині вкорінення рослини здатні підтримувати вищий водний потенціал і більш тривалу транспірацію в умовах посухи, що забезпечує додаткові переваги для їхнього росту та розвитку. Зменшення доступності води під час посухи, як правило, призводить до обмеженого загального поглинання поживних речовин і зниження їх концентрації в тканинах культурних рослин [29]. Однак, види рослин і генотипи виду можуть відрізнятися за своєю реакцією на поглинання мінералів під час водного стресу. Загалом, стрес посухою викликає збільшення потреби N, P та K.

Підвищені співвідношення коренів і пагонів часто спостерігаються в умовах водного стресу. Протягом тривалого часу співвідношення коренів до пагонів використовувалося як критерій для характеристики посухостійкості рослин [30]. За умов посухи значно пригнічується ріст та розвиток надземних частин проростків пшениці. В умовах посухи корінь починає інтенсивно рости, щоб знайти воду, а надземні органи затримуються у розвитку. Дослідженнями [31, 32] доведено, що за нестачі вологи у ґрунті знижується висота рослин. Співвідношення росту коренів та пагонів при недостатчі вологи, є адаптацією до посушливих умов, щоб підтримувати баланс між водою, яку отримують корені, та станом гідратації тканин.

Щоб підтримувати баланс між водою, яку отримують корені, та станом гідратації тканин, рослини можуть обмежити ріст листків, коли вони відчують водний дефіцит. За дефіциту води листки мають ксероморфну будову, яка проявляється у зменшенні площі листової поверхні та затримці процесів клітинного росту, кращому розвитку стовпчастої паренхіми [12]. Зменшення кількості листків на рослині, зменшення розміру листків та збільшення старіння листків – лише деякі наслідки шкідливої дії посухи. Іншою важливою фізіологічною реакцією, яка виникає у відповідь на водний дефіцит, є скручування листків, з метою зменшення швидкості транспірації рослини [9].

Українські вчені, вивчаючи механізми посухостійкості рослин [33], дійшли висновку, що рослини з підвищеною посухостійкістю часто мають ксероморфні структури: менші та товстіші листки, більше епідермальних трихом, менші та щільніші продихи, товстіший епідерміс кутикули, більш розвинену судинну систему, тощо. Трихоми епідермісу листків зменшують транспірацію рослин в умовах інтенсивного освітлення та допомагають відбивати світло.

Згідно з дослідженням Dencis та інші [34] невеликий розмір рослин та зменшена площа листків пов'язані із посухостійкістю. Авторами [35] з'ясовано, що першою фізіологічною реакцією рослин в умовах водного дефіциту є зменшення транспірації продихами. Закривання продихів регулює інтенсивність транспірації, зменшує втрати води за умов її дефіциту, надходження вуглекислого газу до місць його асиміляції, а також погіршує мінеральне живлення рослин через зменшення ксилемної провідності [36]. З'ясовано [12], чим раніше закриваються продихи, тим швидше зменшуються втрати води.

Тому, за рахунок зменшення втрат продихової транспірації та збільшення поглинання води добре сформованими кореневими системами в умовах посухи, водний потенціал рослини підтримується на високому рівні. Такі ксероморфні характеристики допомагають підтримувати високий потенціал води в тканинах рослин.

Вчені [37-39] вважають, що розмір асиміляційного листкового апарату та період його активної дії є прямим показником фотосинтетичної активності рослини та головним обмежувачем фотосинтетичного процесу.

Фотосинтетична система дуже чутлива до гальмівних факторів навколишнього середовища, і стрес від посухи призводить до пошкодження реакційних центрів [40]. Сучасний стан досліджень проблеми фотосинтезу дає підставу вважати, що фотосинтетична діяльність сільськогосподарських

культур є основою їх продуктивності й значною мірою залежить від вмісту пігментів у рослинах [41].

Концентрація хлорофілу вважається чутливим індикатором стану рослини і стійкості її до водного стресу. Вчені Ірану та Азербайджану довели, що існує тісна взаємодія між генотипами та водним дефіцитом на вміст хлорофілу у різних сортів твердої пшениці [42]. Згідно їх досліджень вміст хлорофілу під час водного дефіциту підвищується у сортів які мають високий індекс посухостійкості і зменшується у нестійких сортів. Це пояснюється вищим рівнем антиоксидантів у посухостійких сортів пшениці та більшою стійкістю молекул хлорофілу до окисного пошкодження.

У багатьох працях повідомляється про зниження вмісту хлорофілу і зміни співвідношення хлорофілів *a* і *b* внаслідок тривалої ґрунтової посухи [43]. У дослідженнях, де вивчали наслідки м'якої і помірної посухи, було показано незмінність вмісту хлорофілів [44].

Вважають, що вміст хлорофілу починає знижуватись тільки тоді, коли асиміляція CO<sub>2</sub> тривалий час була дуже пригніченою. Нетривала ґрунтова посуха не впливала на концентрацію хлорофілу у дослідних рослин посухостійких сортів озимої пшениці [43].

У працях Шматька та співавт. [45] показано, що за умов водного дефіциту посухостійкі сорти озимої пшениці характеризувалися стійкою пігментною системою порівняно із нестійкими сортами.

Фізіологічні зміни у рослинах, що зазнали дії стресу посухи, пов'язані з її впливом на різні метаболічні процеси та з дією захисних механізмів [46]. Одним з основних механізмів посухостійкості сільськогосподарських культур визнано осмотичне регулювання, яке реалізується шляхом зниження осмотичного потенціалу за рахунок накопичення органічних і неорганічних осмолітів у відповідь на дефіцит води. Цей механізм проявляється у всіх клітинах рослин [47].

Зниження відносного вмісту води призводить до зменшення водного потенціалу листа і до закриття продихів, що в кінцевому рахунку зменшує транспіраційні втрати і підвищує температуру листа. Підвищена температура листа призводить до порушення загальних метаболічних функцій, таких як дихання, фотосинтез, поглинання поживних речовин, а також синтез амінокислот і білків [31]. Недоступність  $\text{CO}_2$  через тривале закриття продихів сприяє накопиченню відновлених сполук ЕТЛ (ланцюга транспорту електронів). Однак накопичення цих сполук зменшує доступність молекулярного кисню та збільшує продукцію активних форм кисню (АФК), що призводить до окисного пошкодження хлоропластів [48]. АФК утворюються як побічні продукти в ланцюгах транспортування електронів не лише хлоропластів, а й мітохондрій та плазматичної мембрани [49]. Багато досліджень повідомляють, що окислювальний стрес спричиняє перекисне окислення ліпідів, пошкоджує нуклеїнові кислоти та білки та змінює вуглеводний обмін, що призводить до дисфункції клітин та смерті [50, 51]. Однак утворення АФК сильно залежить від видів рослин, генотипів, рівня стійкості до стресу та тривалості дії стресу. АФК можуть виступати у ролі посередників передачі стресових сигналів і подальшій індукції антиоксидантної системи рослин [52, 53].

Важливу роль у формуванні посухостійкості відіграє ефективна регуляція окисно-відновних реакцій, запобігання розвитку окислювальних процесів та забезпечення стабільності структурних компонентів клітин [54, 55]. Внаслідок закриття продихів рослиною відбувається й обмеження газообміну та фіксації  $\text{CO}_2$  [56, 57]. Дисбаланс між утворенням та використанням електронів призводить до гальмування фотосинтетичної активності та посилення утворення активних форм кисню (АФК) [58, 59]. До числа АФК відносять синглетний кисень  $^1\text{O}_2$ , супероксидний аніон радикал  $\text{O}_2^-$ , перекис водню  $\text{H}_2\text{O}_2$  та гідроксильний радикал  $\text{OH}^\cdot$ . Первинними клітинними місцями генерації АФК є хлоропласти, мітохондрії, пероксисоми, апопласт та плазматичні

мембрани [60]. Хоча АФК утворюються в рослині як частина нормального клітинного метаболізму, перенакопичення через стрес сильно пошкоджує білки, ліпіди, вуглеводи, ДНК клітини тощо [61]. АФК окрім ініціації окиснювального стресу можуть виступати у ролі сигнальних молекул, що індукують фізіологічні біохімічні реакції, які сприяють підвищенню стійкості організму [62, 63].

Супероксид аніон радикал  $O_2^{\cdot-}$  є першою сполукою, що утворюється внаслідок відновлення молекулярного  $O_2$  головним чином в ЕТЛ хлоропластів та мітохондрій.  $O_2^{\cdot-}$  характеризується високою реакційною здатністю та коротким періодом існування, з подальшим перетворенням у  $H_2O_2$ .  $H_2O_2$  утворюється в хлоропластах та пероксисомах фотосинтезуючих клітин [64], під час фотосинтетичного циклу окиснення вуглецю та під час фотодихання [65].  $H_2O_2$  здатен вільно дифундувати через мембрани і може долати значні відстані [59]. При цьому  $H_2O_2$  є менш токсичним порівняно з іншими АФК [62]. Зважаючи на це, вчені [62, 66] розглядають  $H_2O_2$  як таку, що виконує роль сигналіngu у рослин.

Foyer C.H. та Noctor G. [2] розглядають АФК як важливі посередники, залучені в передачу клітинних сигналів, що регулюють експресію генів і адаптивні реакції рослин на дію стресорів. У зв'язку з цим велика увага приділяється електрон-транспортному ланцюгу хлоропластів, який вважається основним джерелом АФК у фотосинтезуючих організмів [67]. Значна кількість АФК за дії стресорів може утворюватися в мітохондріях і апопласті. Вважається, що саме апопласт є компартментом, в якому локалізовані сенсори стресових сигналів і система їх передачі до білків регуляторів. Генерація АФК в апопласті зумовлена активністю НАДФН-оксидази [68]. John M. Cheeseman [69] встановив, що НАДФН-оксидази беруть участь у відповіді на посуху та інші абіотичні стресори.

Сигнали осмотичного впливу призводять до активації ферменту НАДФН-оксидази. Підвищення активності ферментних комплексів спричиняє посилення

генерації супероксидного аніон-радикала, який за допомогою апопластних форм СОД може перетворюватися на пероксид водню, що вільно проникає в цитоплазму через мембрану. Збільшення концентрації  $H_2O_2$  в клітинах призводить до модифікації внутрушньоклітинних білкових редокс-сенсорів. У кінцевому підсумку, АФК-сигнал призводить до зміни стану транскрипторів, що контролюють гени антиоксидантних ферментів. Активація експресії цих генів спричиняє накопичення транскриптів відповідних білків, а отже призводить до посилення синтезу антиоксидантних ферментів [70].

Рослини мають декілька механізмів детоксикації АФК. Насамперед це низькомолекулярні антиоксиданти, ферменти і комплексні системи, які перехоплюють АФК, захищаючи клітини. Основними антиоксидантними ферментами є супероксиддисмутаза (СОД), аскорбатпероксидаза (АПО), каталаза та глутатіон-пероксидаза. Разом з антиоксидантами – аскорбіновою кислотою та глутатіоном, ці ферменти забезпечують ефективний механізм детоксикації АФК.

Ферментативні антиоксиданти каталізують детоксикацію супероксиду та пероксидів.

Супероксиддисмутаза (СОД, КФ 1.15.1.11) є ключовим ферментом антиоксидантного захисту та перша виступає проти АФК [71]. Таку функцію СОД пов'язують з тим, що цей фермент зменшує ймовірність утворення гідроксильних радикалів, синглетного кисню, які через високу реакційну здатність не можуть бути видалені білковими каталізаторами [72, 73]. СОД каталізує реакцію диспропорціонування супероксидних аніон-радикалів до молекулярного кисню та пероксиду водню.

У багатьох роботах робилися спроби проаналізувати зв'язок між загальною активністю СОД або активністю її окремих форм та посухостійкістю. У більшості досліджень відзначено позитивний зв'язок між активністю ферменту в умовах стресу та стійкістю рослин. Показано, що у

посухостійких сортів рису, на відміну від нестійких у відповідь на стрес, підвищувалася активність СОД [74, 75]. При сильному зневодненні у посухостійкого сорту пшениці активність СОД вдвічі перевищувала контрольні значення, тоді як у нестійкого була вдвічі нижча, ніж у контролі [76]. Підвищена активність СОД була характерною і для посухостійких гібридів кукурудзи [77]. У посухостійкого сорту сорго ефект фотоінгібування, що викликається водним дефіцитом, виявлявся меншою мірою, ніж у нестійкого [74]. Цей феномен автори пов'язують із меншим накопиченням АФК у посухостійкого сорту, зумовленим більшою активністю СОД та інших антиоксидантних ферментів у хлоропластах. Для посухостійкого сорту індійської гірчиці також характерна висока активність СОД [78].

Активність СОД пов'язана з інтенсивністю ПОЛ та залежить від нагромадження інтермедіатів ПОЛ. З одного боку, накопичення токсичних пероксидних продуктів (пероксидів жирних кислот, альдегідів, кетонів та інших продуктів) викликає пригнічення активності СОД та інших ензимів антиоксидантного захисту (каталази, глутатіонпероксидази, глутатіонредуктази). З іншого боку, за принципом зворотного зв'язку, зниження активності СОД, зумовленої впливом різних чинників, може спричинити активізацію процесів ПОЛ, що не завжди повертається до вихідного рівня, незважаючи на нормалізацію рівня СОД і антиоксидантів [79].

Одним із компонентів антиоксидантного захисту рослинної клітини виступає каталаза (КФ 1.11.1.6) – ензим класу оксидоредуктаз, локалізована переважно в пероксисомах і цитозолі [80-82]. За нормальних фізіологічних умов роль ензиму полягає у регуляції вмісту  $H_2O_2$  в організмі, запобіганні його токсичній дії, а також відіграє важливу роль у процесі старіння рослин. Каталаза розщеплює  $H_2O_2$  з утворенням води й молекулярного кисню без використання відновлювального субстрату [82]. Каталаза належить до гемопротейнових ензимів, до складу яких входить Ферум. При цьому атом Феруму легко вступає в окисно-відновні реакції. Вважається, що каталаза

ефективно діє при високих концентраціях  $\text{H}_2\text{O}_2$ . Збільшення активності каталази залежить від ступеня посухи [83, 84]. Показано, що у рослин посухостійкої пшениці [85], кукурудзи [86] та рису [87] спостерігається висока активність каталази, у той час як дефіцит каталази призводить до накопичення АФК та підвищеної сприйнятливості за сильного стресового навантаження в листках тютюну [88].

Пероксидаза (КФ 1.11.1.7) – ензим, який у клітинах рослин локалізований у клітинних стінках, пероксисомах, мітохондріях, хлоропластах, цитоплазмі, вакуолях та ядрі (зокрема, у хромосомах та ядерці). Цей ензим каталізує реакції, у яких  $\text{H}_2\text{O}_2$  виступає акцептором електронів і бере участь в окисненні багатьох субстратів [89].

Пероксидаза – двокомпонентний ензим, який складається з активної групи, що взаємодіє з субстратами, та колоїдного протеїнового носія, який посилює каталітичну дію цієї групи. Пероксидаза каталізує окиснення субстратів органічної природи за рахунок кисню, що виділяється при розкладі  $\text{H}_2\text{O}_2$ . Цей ензим забезпечує осморегуляцію, сприяючи у такий спосіб захисту клітинної мембрани [90]. Узгоджена діяльність СОД, каталази та пероксидази дає можливість підтримувати стабільний рівень супероксидного радикалу і гідроген пероксиду у клітині [91].

Основними ензиматичними системами розщеплення  $\text{H}_2\text{O}_2$  в рослинному організмі є пероксидаза та каталаза. Пероксидази об'єднують оксидоредуктази, здатні окиснювати хімічні сполуки за рахунок кисню, що входить до складу перекису водню, з утворенням проміжних комплексів. Аскорбатпероксидаза та глутатіонпероксидаза каталізують першу реакцію аскорбат-глутатіонового циклу, де аскорбат розщеплює  $\text{H}_2\text{O}_2$  з утворенням води [92]. Глутатіонпероксидаза також розщеплює  $\text{H}_2\text{O}_2$  до  $\text{H}_2\text{O}$ , але використовує глутатіон як відновник.

Вважається, що аскорбатпероксидаза та глутатіонпероксидаза беруть участь у регуляції вмісту  $\text{H}_2\text{O}_2$  як сигнальної молекули, тоді як каталаза



необхідна для детоксикації цього АФК, оскільки вона не потребує додаткових субстратів та безпосередньо взаємодіє з  $\text{H}_2\text{O}_2$  [93]. Висока активність каталази у листках рослин за умов посухи дозволяє видаляти надлишковий  $\text{H}_2\text{O}_2$ , утворений в процесі фотодихання. Тому, каталаза виступає основним допоміжним компонентом фотосинтетичних процесів [94, 95].

Узгоджена діяльність СОД, каталази та пероксидаз дає можливість підтримувати стабільний рівень супероксидного радикалу і  $\text{H}_2\text{O}_2$  у клітині [37]

У системі антиоксидантного захисту важливу роль відіграють також низькомолекулярні антиоксиданти неензиматичної природи, такі як аскорбат, глутатіон і токоферол. Вони є своєрідними редокс-буферами, які взаємодіють з численними клітинними компонентами та є кофакторами ензимів [96]. Їхня роль не обмежується лише антиоксидантним захистом, вони здатні впливати на ріст і розвиток рослинного організму шляхом модуляції процесів починаючи від мітозу та видовження клітин, і до старіння та смерті [97, 98].

У рослин аскорбат є найпоширенішим низькомолекулярним антиоксидантом. Аскорбат локалізується в цитоплазмі, хлоропластах, мітохондріях, пероксисомах і апопласті [99].

Аскорбінова кислота має здатність взаємодіяти з радикальними АФК, синглетним киснем і пероксидом водню. Захисний ефект аскорбінової кислоти полягає в тому, що проміжні радикали і молекули, що утворюються при її окисленні, хімічно менш активні в порівнянні з АФК. Відновлена форма аскорбату здатна як безпосередньо взаємодіяти з АФК, та брати участь у відновленні інших низькомолекулярних антиоксидантів (токоферолу, глутатіону) у ферментативних та не ферментативних реакціях [100].

Глутатіон являє собою поліфункціональний трипептид. Він містить сульфгідрильну групу і може взаємодіяти з пероксидом водню та бере участь у відновленні дегідроаскорбату [101]. Для постійного видалення пероксиду водню необхідно, щоб рівень відновлених аскорбінової кислоти та глутатіону він був досить високим. Для цього спільно діють декілька ферментів у так

званому аскорбат-глутатіоновому циклі, що забезпечує знешкодження  $H_2O_2$ . Цикл включає взаємопов'язані окислювально-відновні реакції за участю аскорбату, глутатіону та НАДФ·Н. Аскорбатпероксидаза знешкоджує  $H_2O_2$ , окислюючи аскорбат до монодегідроаскорбату, який може відновлюватися монодегідроаскорбатредуктазою за рахунок НАДФ·Н. Інший шлях полягає в окисненні монодегідроаскорбату до дегідроаскорбату. Для його відновлення дегідроаскорбатредуктазою використовується відновлений глутатіон (GSH). У свою чергу окислений глутатіон відновлюється глутатіонредуктазою з використанням НАДФ·Н [99].

Низькомолекулярні антиоксиданти надають важливу інформацію про окисно-відновний стан клітин і залучені до механізмів регуляції експресії генів у відповідь на дію абіотичних стресорів.

Існують відомості про те, що для підвищення захисних властивостей клітин і тканин велике значення має збільшення вмісту проліну та інших амінокислот: аланіну, валіну, тощо. Вважається, що синтез проліну за умов стресу відбувається через глутаматний шлях, а регуляція накопичення цієї амінокислоти здійснюється шляхом активації синтезу глутамату та фіксації азоту, а також пригнічення активності проліндегідрогенази – основного ензиму розщеплення проліну [102]. Накопичення проліну сприяє знешкодженню аміаку, який утворився внаслідок дезамінування вільних амінокислот під впливом дефіциту вологи. Крім того, пролін, як гідрофільна амінокислота, значно впливає на гідратацію протоплазматичних структур і метаболічні процеси. На думку деяких вчених, пролін при погіршеному водозабезпеченні виконує не тільки захисну роль, тому що знешкоджує аміак, але й регуляторно-метаболічну роль через підвищення наводненості клітин і стабілізацію біохімічних процесів, які відповідають за гомеостаз на клітинному рівні [33]. Також вважається, що пролін може виконувати сигнальну роль та здатний активувати певні реакції – складові процесу адаптації [103]. Дослідженнями

вчених [104, 105] доведено, що екзогенна обробка проліном сприяє активації захисних механізмів та підвищує стійкість рослин до дії посухи.

### Висновок до розділу 1:

Отже, посуха є найпоширенішим несприятливим абіотичним чинником навколишнього середовища. Реакція рослин на стрес посухою, проявляється у накопиченні в них активних форм кисню, що призводить до багатьох шкідливих наслідків, зокрема, деградації білків, перекисного окиснення ліпідів та зміни колоїдно-хімічного стану цитоплазми клітини. Всі ці зміни призводять до зниження кількості накопиченої рослинами органічної речовини. Справляючись з дефіцитом води, рослини розвивають різні складні механізми стійкості та адаптації, включаючи фізіологічні та біохімічні реакції.

### СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 1:

1. 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(4). P.331–349. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.875291>.
2. Foyer C.H., Noctor G. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications. *Antioxid redox signal*. 2009. 11(4). P. 861-906. <https://doi.org/10.1089/ars.2008.2177>.
3. Москалець Т. З., Рибальченко В. К. Морфо-фізіологічні та молекулярно-генетичні ознаки ксероморфності *Triticum aestivum* L. *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія. Біологічні системи*. 2015. Т. 7, Вип. 1. С. 45-52.
4. Семенова, І. Г. Синоптичні та кліматичні умови формування посух в Україні: монографія. Одеський державний екологічний університет, Харків: "ФОП Панов А.М.". 2017. 236 с.
5. Tan Y, Liang Z, Shao H, Du F. Effect of water deficits on the activity of anti-oxidative enzymes and osmoregulation among three different genotypes of *Radix*

- Astragali at seeding stage. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. 2006. 49(1). P.60–65. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2006.02.014>.
6. Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production: Osmotic adjustment and plant production. *Plant, Cell & Environment*. 2016. 40(1). P. 4–10. <https://doi.org/10.1111/pce.12800>.
  7. Lata C, Muthamilarasan M, Prasad M. Drought stress responses and signal transduction in plants. Pandey GK, editor. *Elucidation of Abiotic Stress Signaling in Plants*. 2015. 2. P. 195–225. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2540-7\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2540-7_7).
  8. Хоменко С.О. Посухостійкість та елементи продуктивності колекційних зразків пшениці м'якої ярої в умовах Лісостепу України. *Миронівський вісник*. 2017. Том 4. С.79–87. <https://doi.org/10.31073/mvis201704-07>.
  9. Oguz M., Aycan M., Oguz E., Poyraz I., Yildiz, M. Drought Stress Tolerance in Plants: Interplay of Molecular, Biochemical and Physiological Responses in Important Development Stages. *Physiologia*, 2022. 2(4). P. 180–197. DOI: <http://doi.org/10.3390/physiologia2040015>.
  10. Mwadzingeni L., Shimelis H., Dube E. Laing M.D., Tsilo T.J. Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies. *Journal of Integrative Agriculture*. 2016. 15(5). P. 935–943. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(15\)61102-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(15)61102-9).
  11. Seleiman M.F., Al-Suhaibani N., Ali N., Akmal M., Alotaibi M., Refay Y., Dindaroglu T., Abdul-Wajid H., Battaglia M. Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. *Plants*. 2021. 10 (2). P.259 <https://doi.org/10.3390/plants10020259>.
  12. Жук О.І. Формування адаптивної відповіді рослин на дефіцит води. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*. 2011. Т.43(1). С. 26 – 37.
  13. Ansari O., Azadi M., Sharif-Zadeh F., Younesi E. Effect of hormone priming on germination characteristics and enzyme activity of mountain rye (*Secale*

montanum) seeds under drought stress conditions. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2013. 9 (3). P. 61–71.

14. Каленська С.М. Насіннезнавство та методи вивчення якості насіння сільськогосподарських культур: навчальний посібник. Вінниця: ФОП Данилюк, 2011. 320 с.

15. Chaichi M., Sanjarian F., Razavi K., Gonzalez-Hernandez J.L. Analysis of transcriptional responses in root tissue of bread wheat landrace (*Triticum aestivum* L.) reveals drought avoidance mechanisms under water scarcity. *Plos One*. 2019. 14(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212671>.

16. Xiong L., Zhu J.-K. Regulation of abscisic acid biosynthesis. *Plant Physiology*. 2003. 133(1). P. 29–36. <https://doi.org/10.1104/pp.103.025395>

17. Zhang J., Davies W. Abscisic acid produced in dehydration roots may enable the plant to measure the water status of the soil. *Plant Cell Environment*. 1989. 12(1). P. 73–81. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.1989.TB01918.X>.

18. Munns R., Sharp R. E. Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soil of low water potential. *Australian Journal of Plant Physiology*. 1993. 20(4-5). P. 425-437. <https://doi.org/10.1071/PP9930425>.

19. Watt M., McCully M.E., Canny M.J. Formation and stabilization of rhizosheaths in *Zea mays* L. effect of soil water content. *Plant Physiology*. 1994. Vol. 106. № 1. P. 179-186. <https://doi.org/10.1104/pp.106.1.179>.

20. Jia W., Davies W.J. Modification of leaf apoplastic pH in relation to stomatal sensitivity to root-sourced abscisic acid signals. *Plant Physiology*. 2007. Vol. 143. № 1. P. 68-77. <https://doi.org/10.1104/pp.106.089110>.

21. Wilkinson S. Nitrate signaling to stomata and growing leaves: interactions with soil drying, ABA and xylem sap pH in maize. *Journal of Experimental Botany*. 2007. Vol. 58(7). P. 1705-1716. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm021>.

22. Мусієнко М. М., Жук В. В. Вплив екзогенного цитокініну на стійкість пшениці за умов посухи. *Вісник аграрної науки*. 2011. № 3 (695). С. 34-36

23. Hirose N., Takei K., Kuroha T., Kamada-Nobusada T., Hayashi H., Sakakibara H. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation. *Journal of Experimental Botany*. 2008. Vol. 59(1). P. 75-83. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm157>.
24. McCully M. How do real roots work? *Plant Physiology*. 1995. Vol. 109(1). P. 1-6
25. Kaldenhoff R., Ribas-Carbo M., Sans J. F., Lovisolo C., Heckwolf M., Uehlein N. Aquaporins and plant water balance. *Plant, Cell and Environment*. 2000. Vol. 31(5). P. 658-666. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01792.x/>
26. Luu D. T., Maurel C. Aquaporins in a challenging environment: molecular gears for adjusting plant water status. *Plant, Cell and Environment*. 2005. Vol. 28(1). P. 85-96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01295.x/>.
27. Ruggiero C., Angelino G., Maggio A. Developmental regulation of water uptake in wheat. *Journal of Plant Physiology*. 2007. Vol. 164(9). P. 1170-1178. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2006.06.017>.
28. Sack L., Holbrook N. M. Leaf hydraulic. *Annual Review of Plant Biology*. 2006. Vol. 57. P. 361-381. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144141>
29. Фізіологія та біохімія рослин: Матеріали для опрацювання теми «Водний режим рослин» з курсу «Фізіологія та біохімія рослин» для студентів II та III курсів денної та заочної форми навчання спеціальності «Біологія» біологічного факультету / А.С. Машевська, Т.М. Єрмейчук. Луцьк : Вежа-Друк, 2015. – 40 с.
30. Bychkova O., Khlebova L. Physiological assessment of drought resistance in spring Durum wheat. *Acta Biologica Sibirica*. 2015. 1(1-2), 107–117. <https://doi.org/10.14258/abs.v1i1-2.853>.
31. Nezhadahmadi A., Prodhan Z.H., Faruq G. Drought Tolerance in Wheat. *The Scientific World Journal*. 2013. ID 610721. <https://doi.org/10.1155/2013/610721>
32. Liu H., Searle I.R., Mather D.E., Able A.J., Able J.A. Morphological, physiological and yield responses of durum wheat to pre anthesis water-deficit stress

are genotype-dependent. *Crop and Pasture Science*. 2015. Vol. 66(10). P. 1024-1038. <https://doi.org/10.1071/CP15013>.

33. Орлюк А.П., Усик Л.О. Морфологічні і фізіолого-біохімічні показники посухостійкості *Triticum aestivum* L. Чорноморський ботанічний журнал, 2005. Т. 1, № 1. С. 90-98.

34. Dencic S., Kastori R., Kobiljski B., Duggan B.. Evaluation of grain yield and its components in wheat cultivars and landraces under near optimal and drought conditions. *Euphytica*, 2000. Vol. 113(1). P. 43–52. DOI: <http://doi.org/10.1023/A:1003997700865>.

35. Rizza F., Badeck F.W., Cattivelli L., Lidestri O., N. di Fonzo, Stanca A.M. (2004). Use of a water stress index to identify barley genotypes adapted to rainfed and irrigated conditions. *Crop Science*, 2004. Vol. 44(6). pp. 2127–2137. DOI: <http://doi.org/10.2135/cropsci2004.2127>.

36. Pykalo S., Methods for evaluation of wheat breeding material for drought tolerance, *Series Biology*. 2020. Issue 82. pp. 63–79

37. Dunn J., Hunt L., Afsharinafar M., Al Meselmani M., Mitchell A., Howells R., Wallington E., Fleming A.J., Gray, J.E. Reduced stomatal density in bread wheat leads to increased water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*. 2019. Vol. 70(18), P. 4737-4748. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz248>.

38. Mafakheri A., Siosemardeh A., Bahramnejad B., Struik P., Sohrabi, E. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian Journal of Crop Science*. 2010. Vol. 4. P. 580-585

39. Шадчина Т.М., Гуляев Б.І., Киризій Д.А. Регуляція фотосинтезу і продуктивності рослин: фізіологічні та екологічні аспекти. Фітосоціоцентр. Київ, 2006. 384 с.

40. Khayatnezhad M., Gholamin R. The effect of drought stress on leaf chlorophyll content and stress resistance in maize cultivars (*Zea mays*). *African Journal of Microbiology Research*, 2012. Vol. 6 (12), P. 2844–2848.

41. Shin Y.K., Bhandari S.R., Jo J.S., Song J.W., Lee, J.G. Effect of Drought Stress on Chlorophyll Fluorescence Parameters, Phytochemical Contents, and Antioxidant Activities in Lettuce Seedlings. *Horticulturae*, 2021. Vol. 7(8), P.238. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7080238>.
42. Zaefyzadeh M., Quliyev R.A., Babayeva S.M., Abbasov M.A. The Effect of the Interaction between Genotypes and Drought Stress on the Superoxide Dismutase and Chlorophyll Content in Durum Wheat Landraces. *Turk J Biol.*, 2009. Vol. 33(1), P. 1–7. <https://doi.org/10.3906/biy-0801-12>.
43. Моргун В.В., Григорюк І.П., Нижник Т.П. Пігментний фонд хлоропластів в листках сортів за умов посухи та обробки полістимуліном К. *Наукові записки Тернопіль. пед. ун-ту. Серія Біологія*, 2002. № 3, С.180–186.
44. Flexas J., Medrano H. Energy dissipation in C3 plants under drought. *Funct. Plant Biology*, 2002. Vol. 29(10), P. 1209–1215. <https://doi.org/10.1071/FP02015>.
45. Шматко Ю. Г., Григорюк Ю. А., Шведова О. Е. Стійкість рослин до водного й температурного стресу. *Наук. думка*, Київ, 1989. 224 с.
46. Chorfil A., Taibi K. Biochemical screening for osmotic adjustment of wheat genotypes under drought stress. *Tropicultura*. 2011. Vol. 29 (2). P. 82- 87.
47. Колодка А.В., Твердохліб О.В. Механізм посухостійкості у рослин. П'ята міжнародна конференція молодих учених: Харківський природничий форум (19-20 травня 2022 р., м. Харків): збірник тез. Харків: ХНПУ імені Г. С. Сковороди, 2022. С. 50-54.
48. Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction, *Annual Review of Plant Biology*. 2004. Vol. 55. P. 373-399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>.
49. Sairam R.K., Srivastava G.C., Agarwal S., Meena R.C. Differences in antioxidant activity in response to salinity stress in tolerant and susceptible wheat genotypes, *Biologia plantarum*. 2005. Vol. 49. P. 85–91.



50. Hasanuzzaman M.; Bhuyan M.; Anee T.I.; Parvin K.; Nahar K.; Mahmud J.A.; Fujita M. Regulation of ascorbate-glutathione pathway in mitigating oxidative damage in plants under abiotic stress. *Antioxidants*. 2019. Vol. 8(9). P. 384. <https://doi.org/10.3390/antiox8090384>.
51. Mahmud J.A.; Bhuyan M.; Anee T.I.; Nahar K.; Fujita M.; Hasanuzzaman M. Reactive oxygen species metabolism and antioxidant defense in plants under metal/metalloid stress. In *Plant Abiotic Stress Tolerance*; Hasanuzzaman, M., Hakeem, K., Nahar, K., Alharby, H., Eds.; Springer: Cham, Switzerland, 2019; P. 221–257.
52. Abbas T., Rizwan M., Ali S., Adrees M., Mahmood A., Zia-ur-Rehman M., Ibrahim M., Arshad M., Qayyum M.F. Biochar application increased the growth and yield and reduced cadmium in drought stressed wheat grown in an aged contaminated soil. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2018. Vol. 148. P. 825–833. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.11.063>.
53. Rezayian M., Ebrahimzadeh H., Niknam V. Nitric oxide stimulates antioxidant system and osmotic adjustment in soybean under drought stress. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 2020. Vol. 20(13). 1122–1132.
54. Moller I.M, Jensen P.E, Hansson A. Oxidative Modifications to Cellular Components in Plants. *Annual Review of Plant Biology*. 2007. Vol. 58(1). P.459–481. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946>.
55. Sharma P, Jha A.B, Dubey R.S, Pessarakli M. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. *Journal of Botany*. 2012. Vol. 2012. P.1–26. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>.
56. Yang X., Lu M., Wang Y., Wang Y., Liu Z. Chen S. Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulturae*. 2021. Vol. 7(3), P. 50. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>.
57. Kolesnikov M., Gerasko T., Paschenko Yu., Pokoptseva L., Onyschenko O., Kolesnikova A.. (2023). Effect of water deficit on maize seeds (*Zea mays* L.)

- during germination. *Agronomy Research*. 2023. Vol. 21(1). P. 156-174. <https://doi.org/10.15159/AR.23.016>.
58. Peltzer D, Dreyer E, Polle A. Differential temperature dependencies of antioxidative enzymes in two contrasting species: *Fagus sylvatica* and *Coleus blumei*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2002. Vol. 40(2). P.141–150. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(01\)01352-3](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(01)01352-3).
59. Miller E.W, Dickinson B.C, Chang C.J. Aquaporin-3 mediates hydrogen peroxide uptake to regulate downstream intracellular signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2010. Vol. 107(36). P.15681–15686. <https://doi.org/10.1073/pnas.1005776107>.
60. Singh A., Kumar A., Yadav S., Singh I.K. Reactive oxygen species-mediated signaling during abiotic stress. *Plant Gene*. 2019. Vol. 18. P.100173. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2019.100173>.
61. Raja V., Majeed U., Kang H., Andrabi K.I., John R. Abiotic stress: Interplay between ROS, hormones and MAPKs. *Environ. Exp. Bot*. 2017. Vol. 137. P.142–157. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.02.010>.
62. Vranova E., Inze D., Breusegem F. Signal transduction during oxidative stress. *J. Exp. Bot*. 2002. Vol. 53. P. 1227-1236.
63. Jaspers P., Kangasjarvi J. Reactive oxygen species in abiotic stress signaling. *Physiologia Plantarum*. 2010. Vol. 138. P. 405-413. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01321.x>.
64. del Rio LA. Reactive Oxygen Species and Reactive Nitrogen Species in Peroxisomes. Production, Scavenging, and Role in Cell Signaling. *Plant physiology*. 2006. Vol.141(2). P.330–335. <https://doi.org/10.1104/pp.106.078204>.
65. Bhattacharjee S. The Language of Reactive Oxygen Species Signaling in Plants. *Journal of Botany*. 2012. Vol. 2012. P.1–22. <https://doi.org/10.1155/2012/985298>.
66. Bienert G.P., Moller A.L., Kristiansen K.A., Schulz A., Moller I.M., Schjoerring J.K., Jahn T.P. Specific aquaporins facilitate the diffusion of hydrogen

peroxide across membranes. *J. Biol. Chem.* 2007. Vol. 282(2). P. 1183–1192.  
<https://doi.org/10.1074/jbc.M603761200>.

67. Shao N., Krieger-Liszka A., Schroda M., Beck C.F. A Reporter system for the individual detection of hydrogen peroxide and singlet oxygen: its use for the assay of reactive oxygen species produced in vivo. *The Plant Journal*. 2007. Vol. 50(3). P. 475-487. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03065.x>.

68. Sagi M., Fluhr R. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases. *Plant Physiology*. 2006. Vol. 141(2). P. 336-340.  
<https://doi.org/10.1104/pp.106.078089>.

69. Cheeseman J.M. Hydrogen peroxide and plant stress: a challenging relationship. *Plant Stress*. 2007. Vol. 1(1). P. 4-15.

70. Колупаєв Ю. Є., Обозний О. І. Активні форми кисню і антиоксидантна система при перехресній адаптації рослин до дії абіотичних стресорів. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*, 2013, №3 (30), С. 18-31

71. Alscher R.G., Erturk N., Heath L.S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *J. Exp. Bot.* 2002. Vol. 53, P. 1331-1341.

72. Ogawa K., Kanematsu S., Asada K. Intra-and extra-cellular localization of “cytosolic” Cu/Zn-superoxide dismutase in spinach leaf and hypocotyls. *Plant Cell Physiol.* 1996. Vol. 37, P. 790-799.

73. Kuzniak E., Sklodowska M. The effect of Botrytic cinerea infection on the antioxidant proline of mitochondria from tomato leaves. *J. Exp. Bot.* 2004. Vol. 55. P. 605-612. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh076>.

74. Guo Z., Ou W., Lu S., Zhong Q. Differential responses of antioxidative system to chilling and drought in four rice cultivars differing in sensitivity. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2006. Vol. 44(11–12). P. 828–836.  
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2006.10.024>.

75. Samota M.K., Sasi M., Singh A. Impact of seed priming on proline content and antioxidant enzymes to mitigate drought stress in rice genotype. *Int. J. Curr.*

- Microbiol. App. Sci.* 2017. Vol. 6(5), P. 2459-2466.  
<https://doi.org/10.20546/ijcmas.2017.605.275>
76. Mamenko T.P., Yaroshenko O.A. Response of antioxidant system in contrasting by drought resistance winter wheat cultivars to water deficit. *Fiziol. Biochim. Kult. Rast.* 2012. Vol. 44(4). P. 323-330.
77. Anjum S.A., Ashraf U., Tanveer M., Khan I., Hussain S., Shahzad B., Zohaib A., Abbas F., Saleem M.F., Ali I., Wang L.C. Drought induced changes in growth, osmolyte accumulation and antioxidant metabolism of three maize hybrids. *Front. Plant Sci.* 2017. Vol.6. P. 69. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00069>.
78. Kumari N., Avtar R., Kumari A., Sharma B., Rani B., Sheoran, R.K. Antioxidative response of Indian mustard subjected to drought stress. *J. Oilseed Brassica.* 2018. Vol. 9(1). P. 40-44.
79. Платонова А. А., Костишин С. С. Вміст МДА та активність антиоксидантних ферментів у проростків гороху за дії іонів кадмію. *Фізіологія і біохімія культурних рослин.* 2000. Т. 2. № 2. С. 146–150.
80. Willekens H., Chamnongpol S., Davey M., Schraudner M., Langebartels C., Van Montagu M., Inze D., Van Camp W. Catalase is a sink for H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and is indispensable for stress defense in C3 plants. *The EMBO Journal.* 1997. Vol. 16. P. 4806-4816. <https://doi.org/10.1093/emboj/16.16.4806>.
81. Guan L.M., Scandalios J.G. Hydrogen peroxide-mediated catalase gene expression in response to wounding. *Free Radical Biol. Med.* 2000. Vol. 28(8). P. 1182-1190. [https://doi.org/10.1016/S0891-5849\(00\)00212-4](https://doi.org/10.1016/S0891-5849(00)00212-4).
82. Доліба І.М., Волков Р.А., Панчук І.І. Метод визначення каталазної активності у рослинному матеріалі. *Физиология и биохимия культурных растений.* 2010. Т. 42. № 6. С. 497–503.
83. Caverzan A., Passaia G., Rosa S.B., Ribeiro C.W., Lazzarotto F., MargisPinheiro M. Plant responses to stresses: role of ascorbate peroxidase in the antioxidant protection. *Genet. Mol. Biol.* 2012. Vol. 35(4). P. 1011-1019. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572012000600016>.

84. Secenji M., Hideg E., Bebes A., Gyorgyey J. Transcriptional differences in gene families of the ascorbate-glutathione cycle in wheat during mild water deficit. *Plant Cell Rep.* 2010. Vol. 29 (1). P. 37-50. <https://doi.org/10.1007/s00299-009-0796-x>.
85. Zhang Z., Zhang Q., Wu J., Zheng X., Zheng S., Sun X., Qiu Q., Lu T. Gene knockout study reveals that cytosolic ascorbate peroxidase 2 (OsAPX2) plays a critical role in growth and reproduction in rice under drought, salt and cold stresses. *PLoS One.* 2013. Vol. 8 (2). e57472. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057472>.
86. Ivanov S., Konstantinova T., Parvanova D., Todorova D., Djilianov D., Alexieva V. Effect of high temperatures on the growth, free proline content and some antioxidants in tobacco plants. *Comptes Rendus de l'Academie Bulgare des Sciences.* 2001. Vol. 54 (7). P. 71-74.
87. Hussain S., Khalid M.F., Saqib M., Ahmad S., Zafar W., Rao M.J., Morillon R., Anjum M.A. Drought tolerance in citrus rootstocks is associated with better antioxidant defense mechanism. *Acta Physiol. Plant.* 2018. Vol. 40. P. 135. <https://doi.org/10.1007/s11738-018-2710-z>.
88. Romero-Puertas M.C., Corpas F.J., Sandalio L.M., Leterrier M., RodriguezSerrano M., Del Rio L.A., Palma J.M. Glutathione reductase from pea leaves: response to abiotic stress and characterization of the peroxisomal isozyme. *New Phytol.* 2006. Vol. 170. P. 432-452 <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01643.x>.
89. Куриленко І.М., Палладіна Т.О. Вплив сольового стресу і синтетичних регуляторів росту на активність каталази та пероксидази у проростках кукурудзи. *Укр. біохім. журн.* 2005. Т. 77. № 6. С. 86–93.
90. Гащишин В.Р., Пацула О.І., Терек О.І., Вплив іонів цинку й міді та трептолему на вміст пероксиду водню й активність каталази та пероксидази рослин *Brassica napus* L. *Укр. ботан. журн.* 2012. Т. 69. № 5. С. 743–745.

91. Демура Т.А., Гришко В.М. Зміни про-/антиоксидантної рівноваги у проростків кукурудзи за різного рівня накопичення кадмію та нікелю. *Вісник Харківського аграрного університету. Серія біологія*. 2008. №1 (13). С. 22–29.
92. Correa-Aragunde N, Foresi N, Delledonne M, Lamattina L. Auxin induces redox regulation of ascorbate peroxidase 1 activity by S-nitrosylation/denitrosylation balance resulting in changes of root growth pattern in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*. 2013. Vol. 64(11). P. 3339–3349. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert172>.
93. Cuypers A, Karen S, Jos R, Kelly O, Els K, Tony R, et al. The cellular redox state as a modulator in cadmium and copper responses in Arabidopsis thaliana seedlings. *Journal of Plant Physiology*. 2011. Vol. 168(4). P.309–316. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.07.010>.
94. Bauwe H, Hagemann M, Kern R, Timm S. Photorespiration has a dual origin and manifold links to central metabolism. *Current Opinion in Plant Biology*. 2012. Vol. 15(3). P.269–275. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.01.008>.
95. Voss I, Sunil B, Scheibe R, Raghavendra A.S. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. Weber A, editor. *Plant Biology*. 2013. Vol. 15(4). P.713–722. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00710.x>.
96. Foyer C.H. Redox Homeostasis and Antioxidant Signaling: A Metabolic Interface between Stress Perception and Physiological Responses. *The plant cell online*. 2005. Vol. 17(7). P. 1866–1875. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.033589>.
97. de Pinto MC. Changes in the ascorbate metabolism of apoplastic and symplastic spaces are associated with cell differentiation. *Journal of Experimental Botany*. 2004. Vol. 55(408). P.2559–2569. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh253>.
98. Potters G. Dehydroascorbate Influences the Plant Cell Cycle through a Glutathione-Independent Reduction Mechanism. *Plant physiology*. 2004. Vol. 134(4). P.1479–1487. <https://doi.org/10.1104/pp.103.033548>.

99. Noctor G., Foyer C.H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1998. Vol. 49. P. 249-279. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.49.1.249>.
100. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010. Vol. 48(12). P. 909-930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>.
101. Foyer C.H, Shigeoka S. Understanding Oxidative Stress and Antioxidant Functions to Enhance Photosynthesis. *Plant physiology*. 2011. Vol. 155(1). P. 93–100. <https://doi.org/10.1104/pp.110.166181>.
102. Колупаев Ю.Е, Вайнер А.А, Ястреб Т.О. Пролін: фізіологічні функції і регуляція вмісту в рослинах в стресових умовах. *Вісник Харківського національного аграрного університету: Серія біологія*. 2014. №2(32). С.6–22.
103. Maggio A, Miyazaki S, Veronese P, Fujita T, Ibeas JI, Damsz B, et al. Does proline accumulation play an active role in stress-induced growth reduction? *The Plant Journal*. 2002. Vol.31(6). P.699–712. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01389.x>.
104. Moustakas M, Sperdouli I, Kouna T, Antonopoulou C-I, Therios I. Exogenous proline induces soluble sugar accumulation and alleviates drought stress effects on photosystem II functioning of *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant Growth Regulation*. 2011. Vol.65(2). P. 315–25.
105. Farooq M, Nawaz A, Chaudhry MAM, Indrasti R, Rehman A. Improving resistance against terminal drought in bread wheat by exogenous application of proline and gamma-aminobutyric acid. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2017. Vol.203(6). P. 464–72. <https://doi.org/10.1111/jac.12222>.

## РОЗДІЛ 2. УМОВИ ТА МЕТОДИКИ ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕНЬ

### 2.1. Характеристика об'єктів дослідження

Експериментальні дослідження проводилися в навчально-науковій лабораторії з біохімічних та медико-валеологічних досліджень Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя. Дослідження проводили з використанням насіння пшениці м'якої ярої *Triticum aestivum* L. сорту Провінціалка та комбінацій метаболічно активних речовин: вітамін Е, убіхінон-10, параоксибензойна кислота (ПОБК), метіонін та  $MgSO_4$  [1-4].

Сорт Провінціалка належить до середньопізнього сорту пшениці м'якої ярої та рекомендований для вирощування у Лісостеповій зоні та на Поліссі. За оцінкою Української державної системи сортовипробування, пшениця сорту Провінціалка має хороші показники врожайності (32 – 34,8 ц/га), високу якість зерна, стійка до осипання (8,9-9 балів), вилягання (8,6-9 балів), посухи (6,6-8,0 балів), основних захворювань (7,5-9 балів).

Пшениця м'яка сорту Провінціалка є результатом селекції Носівської селекційно-дослідної станції Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла Національної академії аграрних наук України [5].

Для моделювання водного дефіциту використовували розчин нейоногенного високомолекулярного полімеру поліетиленгліколю 6000 (ПЕГ 6000) концентрацією 12%. За дослідженнями [2, 6], зазначена концентрація ПЕГ 6000 є оптимальною для оцінки на стійкість до посухи.

Поліетиленгліколь (ПЕГ) – нейоногенний високомолекулярний, нейтральний, водорозчинний полімер. ПЕГ 6000 – тверда речовина, що має гідрофільні властивості. ПЕГ представлений лінійним або розгалуженим полієфіром із гідроксильними групами:  $(HOCH_2-[-CH_2OCH_2-]_n-CH_2OH)$ . Молекули поліетиленгліколю концентруються під дією молекулярних сил (адсорбуються) біля поверхні розділу фаз і знижують поверхневу енергію.



ПЕГ застосовується в експериментах для симуляції посухи через його здатність до перешкоджання потрапляння води до клітин, імітуючи ефекти висихання ґрунту та викликаючи плазмоліз. Крім того, ПЕГ не поглинається рослиною і не має токсичної дії [7].

Вивчення впливу метаболічно активних сполук на фізіолого-біохімічні процеси пшениці м'якої ярої за тривалої дії водного дефіциту проводили в чашках Петрі. Дослідження передбачало використання таких варіантів:

1. контроль (необроблене насіння + дистильована вода);
2. обробка насіння розчином ПЕГ 6000 (12%);
3. обробка насіння розчином вітаміну Е ( $10^{-8}\text{M}$ ) – Е;
4. обробка насіння розчином убіхінону-10 ( $10^{-8}\text{M}$ ) – Q;
5. обробка насіння розчином метіоніну (0,001%) – М;
6. обробка насіння розчином параоксибензойної кислоти (ПОБК) (0,001%) – П;
7. обробка насіння розчином  $\text{MgSO}_4$  (0,001%) – Mg;
8. обробка насіння комбінацією речовин: вітамін Е ( $10^{-8}\text{M}$ ) + убіхінон-10 ( $10^{-8}\text{M}$ ) – EQ;
9. обробка насіння комбінацією речовин: вітамін Е ( $10^{-8}\text{M}$ ) + метіонін (0,001 %) + ПОБК (0,001%) – ЕМП;
10. обробка насіння комбінацією речовин: вітамін Е ( $10^{-8}\text{M}$ ) + метіонін (0,001%) + ПОБК (0,001%) +  $\text{MgSO}_4$  (0,001%) – ЕМПМg.

Час обробки насіння пшениці складав 3 години. Після обробки насіння пшениці переносили у чашки Петрі на фільтрувальний папір та заливали 20 мл 12% розчину ПЕГ 6000 та пророщували в термостаті при температурі  $22^\circ\text{C}$ . Повторність досліду – чотирьохкратна, десятикратна.

При проведенні дослідження керувались «Основами наукових досліджень в агрономії» [8].

**Характеристика досліджуваних метаболічно активних сполук:**

1. *Вітамін Е (α-токоферол)* є потужним природним антиоксидантом, який рослини використовують як складову захисних систем від окиснювального стресу. Оскільки в насінні міститься висока концентрація поліненасичених жирних кислот (ПНЖК), токофероли виконують роль їхніх протекторів. Тому найвищу концентрацію токоферолів має насіння. Рослини з високим вмістом токоферолів мають більш стійкі до впливу різних негативних абіотичних факторів навколишнього середовища. Токофероли захищають рослини на ранніх етапах росту від згубної дії активних форм кисню, що утворюються під час активних біохімічних процесів у молодих рослинах, запобігає поширенню перекисного окислення ліпідів шляхом знешкодження ліпідних пероксильних радикалів у тилакоїдних мембранах. [9, 10, 11]. Вітамін Е координовано працює з іншими антиоксидантами, взаємодіє з фітогормонами (етиленом, абсцизовою кислотою, саліциловою кислотою тощо), впливає на проникність мембран та підвищує поглинання поживних речовин, що важливо в умовах посухи [9, 12, 13]. Досліджено, що сполука α-токоферолу захищає фотосинтетичний механізм від фотозбудження [14]. α-Токоферол активує антиоксидантні ферменти (каталазу, пероксидазу та супероксиддисмутазу) та неферментативні антиоксиданти [13]. Попередня обробка вітамін Е покращує ростові процеси і врожайність, призводить до збільшення вмісту пігментів, загального розчинного цукру, загальна кількість вуглеводів і загальна кількість вільних амінокислот[15].

2. *Убіхінон-10 (коензим Q10)* належить до групи природних біологічно активних хінонів та характеризується антиоксидантною функцією. Його захисна дія спрямована на ліпіди, білки та ДНК. Важливою властивістю убіхінону-10 є його здатність відновлювати інші антиоксиданти, такі як вітамін Е та аскорбінова кислота. У рослинах убіхінон бере участь в обмінних процесах і захищає клітинні мембрани від руйнівної дії активних форм кисню, які накопичуються в умовах водного дефіциту. Убіхінон-10 виступає в якості ефективного імуностимулятора. Це пов'язано з тим, що однією з

найважливіших функцій убіхінону-10 є транспорт електронів у дихальному ланцюзі під час фотосинтезу. Разом із пластохіноном він є складовою хімічних реакцій фотофосфорилування та окислювального фосфорилування відповідно у тилакоїдах хлоропластів та на внутрішній мембрані мітохондрій [16, 17].

3. *Метіонін* – незамінна сірковмісна амінокислота, яка є основним метаболітом у клітинах рослин. Через його перший метаболіт S-аденозилметіонін (SAM), метонін контролює рівень кількох ключових метаболітів, таких як етилен, поліаміни, вітамін B<sub>1</sub>, 3-диметилсульфоніопропіонат (осмопротектор). SAM також є основним донором метильних груп та сірки, що є необхідний в біосинтезі білків, бере участь в обміні води в рослинному організмі. Метіонін є попередником синтезу гормонів росту, впливає на роботу синтезуючого апарату, регулює відкриття продихів, бере участь у регуляції метаболізму, визначаючи ефективність роботи фітогормонів у разі виникнення посухи. Метіонін стимулює коренеутворення, адже завдяки збільшенню кількості корневих волосків зростає їх поглинальна здатність. Метіонін залучений до антиоксидантної системи, приймаючи участь у біосинтезі глутатіону [18-20].

4. *Параоксибензойна кислота* є ароматичною кислотою, яка виконує в клітині функцію сигнальних молекул при формуванні захисних реакцій, регулює активність комплексу антиоксидантних ферментів. Обробка насіння параоксибензойною кислотою підвищує стійкість рослин до посухи. Це обумовлено активацією ферментів антиоксидантної системи таких, як НАДФН-оксидази, пероксидази та СОД [21]. Параоксибензойна кислота володіє потужною антибактеріальною дією, захищаючи насіння від бактеріальних та грибкових інфекцій [22].

5. *Сіль MgSO<sub>4</sub>*, як мінеральне добриво, містить у своєму складі елементи, які є невід’ємною складовою фізіологічних процесів у всіх рослинах. MgSO<sub>4</sub> – це джерело іонів Mg<sup>2+</sup>, що підтримують осмотичний потенціал клітин. Магній є важливим рослинним макроелементом, який бере участь у численних

фізіологічних процесах під час росту та розвитку рослин. Магній відіграє важливу роль у фотосинтезі, оскільки входить до складу молекули хлорофілу у світловловлюючому комплексі хлоропластів, пектинових речовин, бере участь у синтезі білків, переміщенні фосфору, активізує ферменти. Сульфур як складова  $MgSO_4$ , входить до складу білкових амінокислот, таких як метіонін і цистеїн, глутатіон, вітаміни [23]. Сульфур контролює ріст і розвиток рослини, приймає участь у синтезі ферментів, білків, в окисно-відновних процесах клітини через глутатіон та його похідні, підвищує посухостійкість рослин [24, 25].

## 2.2. Методики проведення досліджень

### *Методики дослідження впливу метаболічно активних сполук на фізіологічні показники пшениці м'якої.*

Дослідження фізіологічних показників пшениці *Triticum aestivum* L. сорту Провінціалка проводилося в умовах посухи, змодельованої за допомогою ПЕГ-6000. Були проведені такі фізіологічні виміри:

- енергія проростання та схожість насіння (рахували насіння, що має не менше двох нормально розвинених корінців розміром більше довжини насіння і паросток розміром не менше половини його довжини та проростки з незначними дефектами у чотирьохкратній повторності) [26];
- кількість коренів (підрховували кількість коренів у 40 рослин, взятих у чотирьохкратній повторності на 7-му добу вегетації) [8];
- лінійний ріст коренів (визначали за допомогою мірної лінійки, аналізуючи 40 рослин у чотирьохкратній повторності на 7-му добу вегетації) [8];
- довжина пагону (визначали за допомогою мірної лінійки, аналізуючи 40 рослин у чотирьохкратній повторності на 7-му добу вегетації) [8];

- Маса сирієї речовини коренів (визначали ваговим методом, аналізуючи 40 рослин у чотирьохкратній повторності на 7-му добу вегетації) [8];
- Маса сирієї речовини пагону (визначали ваговим методом, аналізуючи 40 рослин у чотирьохкратній повторності) [8];
- Вміст води у проростках пшениці визначали ваговим методом у чотирьохкратній повторності таким чином:

Після висушування наважки при температурі 100 – 105°C вміст води у рослинних зразках розраховували за формулою:

$$V_p = V \cdot 100 / C_p$$

де  $V_p$  – вміст води в рослині, %;

$V$  – вміст води в наважці до висушування, г;

$C_p$  – маса наважки до висушування, г.

При попередньому визначенні вмісту води в рослинному зразку ( $V_p$ , %), вміст сухої речовини ( $C_x$ , %) визначали за рівнянням:

$$C_x (\%) = 100 - V_p.$$

Цей показник можна визначити також за формулою:

$$C_x (\%) = C_x \cdot 100 / C_p$$

де  $C_x$  – маса наважки після висушування;

$C_p$  – маса наважки до висушування [8].

**Методики дослідження впливу метаболічно активних сполук на фотосинтетичну продуктивність проростків пшениці.** Дослідження показників фотосинтетичної продуктивності проростків пшениці в умовах посухи проводилося із визначенням площі листової поверхні, визначення вмісту хлорофілів  $a$ ,  $b$  і суми хлорофілів  $a$  і  $b$  у десятикратній повторності.

Площу асиміляційної поверхні визначали за допомогою його довжини, ширини і перевірного коефіцієнта, який для злакових культур з лінійною (продовгуватою) формою листя становить 0,67. При цьому площу розраховують за такою формулою:

$$П = Д \times Ш \times К$$

де  $П$  – це площа листка,  $см^2$ ;

$Д$  – довжина листка,  $см$ ;

$Ш$  – ширина листка,  $см$ ;

$К$  – перевірочний коефіцієнт [27].

*Вміст хлорофілу  $a$ , хлорофілу  $b$  та вміст суми хлорофілів  $a$  і  $b$  у листках проростків пшениці м'якої сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин визначали спектрофотометричним методом на 7-му добу вегетації у десятикратній повторності.*

Для розрахунку концентрації хлорофілу використовували спектрофотометр СФ-26. Вимірювання проводилися за довжини хвиль 654, 649 і 665 нм. Для обчислень суми вмісту хлорофілу  $a$  і  $b$  у листках використовували наступну формулу:

$$C_a + C_b = 25,1 E_{654},$$

де  $C_a + C_b$  – концентрація хлорофілів  $a$  та  $b$ ;

$E_{654}$  – оптична густина екстракту за довжини хвилі 654 нм.

Для визначення концентрації хлорофілів  $a$  та  $b$  застосовують формули:

$$C_a = 13,7 E_{665} - 5,76 E_{649},$$

$$C_b = 25,8 E_{649} - 7,60 E_{665},$$

де  $C_a$  – концентрація хлорофілу  $a$ ;

$C_b$  – концентрація хлорофілу  $b$ ;

$E_{665}$  – оптична густина екстракту за довжини хвилі 665 нм.

$E_{649}$  – оптична густина екстракту за довжини хвилі 649 нм.

Вміст хлорофілу у тканинах проростків визначали в міліграмах на 1 г сирової маси за формулою:

$$V_{ек} = C_{хл} / 1000 m_{нав},$$

де  $V_{ек}$  – об'єм екстракту;

$C_{хл}$  – концентрація хлорофілу;

$m_{нав}$  – маса наважки [28, 29].

**Методика дослідження вмісту вільного проліну у проростках пшениці м'якої.** Дослідження показників вмісту вільного проліну визначали спектрофотометричним методом за методикою [30] на 10-ту добу вегетації у десятикратній повторності.

Для приготування витяжки подрібнену наважку (200 мг) проростків інкубували на киплячій водяній бані з 20 мл кип'яченої води протягом 10 хв та фільтрували. До 1,5 мл фільтрату додавали 1,5 мл крижаної  $\text{CH}_3\text{COOH}$ , 1,5 мл нінгідринного реактиву та знову інкубували на киплячій водяній бані протягом 20 хв. Отриману витяжку охолоджували на льоду та вимірювали інтенсивність поглинання червоного кольору використовуючи спектрофотометр СФ-26 за довжини хвилі 520 нм. Вміст проліну виражали в мкмоль/г маси сирої речовини.

**Методики визначення активності ферментів антиоксидантної системи у проростках пшениці м'якої в умовах водного дефіциту.**

Дослідження активності ферментів антиоксидантної системи у проростках пшениці м'якої сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000, проводилося з визначенням зазначених показників вмісту аскорбатпероксидази, аскорбінової кислоти, каталази та відновленого глутатіону на 10-ту добу вегетації у десятикратній повторності.

Визначення *активності аскорбатпероксидази* у проростках пшениці м'якої сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту проводили за методикою [31].

Для визначення активності аскорбатпероксидази наважку (0,15 г) листя проростків розтирали на льоду з невеликою кількістю (3 мл) 0,05 М фосфатного буфера (рН 7,8). Гомогенат центрифугували протягом 10 хв при 10000 об/хв. Надосад переносили у пробірку та тримали на льоду для попередження втрати активності. Активність ферменту визначали за температури 37°C. В кювету вносили 2,25 мл фосфатного буфера, 0,1 мл розчину аскорбінової кислоти, 0,1

мл розчину пероксиду водню, 0,05 мл розчину ЕДТА. Реакцію запускали додаванням 0,5 мл супернатанта. Суміш швидко струшували і вимірювали на спектрофотометрі зміну оптичної густини за 290 нм. Активність ферменту виражали в мкмоль аскорбата на 1 г сирі маси за 1 хвилину.

Визначення *вмісту аскорбінової кислоти* у проростках пшениці м'якої сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту проводили спектрофотометрично за методом Hewitt E.J. та Dickes G.J. [32]. Наважку рослинного матеріалу (0,25 г) гомогенізували з 2,5 мл 2% метафосфорної кислоти. Гомогенат переносили у мірну колбу та доводили об'єм до мітки 12,5 мл сумішшю 2%  $\text{HPO}_3$  і 0,21 М  $\text{Na}_3\text{PO}_4$ , взятими у співвідношенні 3:2 (V/V, pH 7,3 - 7,4). Екстракт центрифугували 15 хв при 3000 об/хв, екстинція розчину вимірювалася спектрофотометрично при 265 нм. Вміст аскорбінової кислоти виражали в ммоль/г маси сирі речовини [33].

Визначення *активності каталази* у проростках пшениці м'якої сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту проводили за методикою [34].

Наважку листя (0,2 г) розтирали на льоду з невеликою кількістю (2 мл) 0,1 М трис-НСІ буфера pH 7,4. Гомогенат центрифугували протягом 20 хв при 5000 об/хв. Надосад переносили в чисту пробірку та витримували на льоду для попередження втрати активності.

До 0,2 мл надосаду додавали 2 мл 0,03% перекису водню та інкубували протягом 10 хв при 37°C. Після цього додавали 1 мл 4% молібдату амонію. В контрольну пробу замість супернатанту вносили 0,2 мл дистильованої води. Активність каталази визначали спектрофотометрично при довжині хвилі 410 нм. Активність каталази виражали в мккат на 1 г сирі маси.

Визначення *активності відновленого глутатіону* у проростках пшениці м'якої сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту визначали спектрофотометрично за методом, описаним в літературі [35] із деякими модифікаціями. Наважку (0,5г) листя проростків пшениці подрібнювали, заливали 2,5 мл 5% розчину трихлороцтової кислоти і гомогенізували. Після



цього гомогенат переливали у мірний циліндр і доводили 5% розчином трихлороцтової кислоти до мітки 12,5 мл. Потім гомогенат струшували протягом 5 хв та фільтрували.

У кювети вносили 4 мл 0,3 М розчину  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$ , 0,5 мл 0,02% ДНТБК та 1 мл супернатанту. Вимірювали на спектрофотометрі зміну оптичної густини за 412 нм. Кількість відновленого глутатіону в розчині визначали за калібрувальним графіком.

### 2.3. Статистична обробка результатів

Статистична обробка результатів здійснювалась за допомогою методів математичної статистики, використовуючи стандартні вбудовані функції пакету спеціалізованого програмного забезпечення MS Office Excel – 2010. Для кількісних показників розраховували середнє арифметичне (M) і стандартну помилку середнього (m), середнє квадратичне відхилення, для якісних ознак – відносні (в %) частоти. Статистична оцінка проводилась за t – критерієм Стьюдента при рівні значимості  $p \leq 0,05$ .

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 2

1. Jia P., Melnyk A., Li L., Kong X., Dai H., Zhang Z., Butenko, S. Effects of drought and rehydration on the growth and physiological features of mustard seedlings. *Journal of Central European Agriculture*. 2021. Vol. 22(4), P. 836–847. <http://doi.org/10.5513/JCEA01/22.4.3246>.
2. Jia P., Melnyk A., Zhang Z., Butenko S. Kolosok V. Effects of seed pre-treatment with plant growth compound regulators on seedling growth under drought stress. *Agraarteadus: Journal of Agricultural Science*. 2021. Vol. 2(32). P. 251–256. <http://doi.org/10.15159/jas.21.35>.
3. Ansari O., Azadi M., Sharif-Zadeh F., Younesi E. Effect of Hormone Priming on Germination Characteristics and Enzyme Activity of Mountain Rye (*Secale*

- montanum*) Seeds under Drought Stress Conditions. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2013. Vol. 3(9). P. 61–71.
4. Vishvanathan M., Rathnavel G., Karunanandham K., Vellaichamy G.R., Adhimoolam K., Jegadeesan R. Seed Priming: A Feasible Strategy to Enhance Drought Tolerance in Crop Plants. *Int. J. Mol. Sci.* 2020. Vol. 21(21), P. 8258. <http://doi.org/10.3390/ijms21218258>
  5. Державний реєстр сортів рослин, придатних для поширення в Україні на 2022 рік. [Чинний від 2022-09-08]. Вид. офіц. Київ, 2022. 332 с.
  6. Kolesnikov M., Gerasko T., Paschenko Yu., Pokoptseva L., Onyschenko O., Kolesnikova A. Effect of water deficit on maize seeds (*Zea mays* L.) during germination. *Agronomy Research*. 2023. Vol. 1(21). P. 156–174. <http://doi.org/10.15159/AR.23.016>.
  7. Paul E. Verslues, Elizabeth A. Bray. *LWR1* and *LWR2* Are Required for Osmoregulation and Osmotic Adjustment in Arabidopsis. *Plant Physiology*. 2004. Vol. 1(136). P. 2831–2842. <https://doi.org/10.1104/pp.104.045856>.
  8. Основи наукових досліджень в агрономії: Підручник / В. О. Єщенко, П. Г. Копитко, П. В. Костогриз; В. П. Опришко. За ред. В. О. Єщенка. – Вінниця: ПП «ТД «Едельвейс і К»», 2014. 332 с.
  9. Sattler S., Gilliland L., Magallanes-Lundback M., Pollard M., Della Penna D. Vitamin E is essential for seed longevity and for preventing lipid peroxidation during germination. *Plant Cell*. 2004. Vol. 16(6). P.1419–1432. <https://doi.org/10.1105/tpc.021360>.
  10. Jia P., Melnyk A., Zhang Z. Differential adaptation of root and shoot to salt stress correlates with antioxidant capacity in mustard. *Pakistan journal of botany*. 2002. Vol. 54(6). P. 2001–2011. [https://doi.org/10.30848/PJB2022-6\(32\)](https://doi.org/10.30848/PJB2022-6(32))
  11. Ghosh U.K., Hossain S., Islam N., Khan A.R. Role of Tocopherol in Conferring Abiotic Stress Tolerance in Plants. *Antioxidant Defense in Plants*. 2022. P. 215–233. [https://doi.org/10.1007/978-981-16-7981-0\\_10](https://doi.org/10.1007/978-981-16-7981-0_10)

12. Szabados L., Savoure A. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*, 2010. Vol. 15 (2). P. 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>
13. Ali Q., Javed M., Haider M., Habib N., Rizwan M., Perveen R., Ali S., Alyemeni M., El-Serehy H., Al-Misned F.  $\alpha$ -Tocopherol foliar spray and translocation mediates growth, photosynthetic pigments, nutrient uptake, and oxidative defense in Maize (*Zea mays* L.) under drought stress. *Agronomy*. 2020. Vol. 10 (9). P.1235. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091235>
14. Mekki BED, Hussien H.A., Salem H. Role of glutathione, ascorbic acid and  $\alpha$ -tocopherol in alleviation of drought stress in cotton plants. *Int J Chem Technol Res*. 2015. Vol. 8(4). P. 1573–1581.
15. Sharma P., Jha A. B., Dubey R. S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *Journal of Botany*. 2012. P. 1-26. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>.
16. Liu M, Lu S. Plastoquinone and Ubiquinone in Plants: Biosynthesis, Physiological Function and Metabolic Engineering. *Front Plant Sci*. 2016. Vol. 7. P. 1898. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01898>
17. Hasanuzzaman M., Bhuyan M., Zulfiqar F., Raza A., Mohsin S., Mahmud J., Fujita M., Fotopoulos V. Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense in Plants under Abiotic Stress: Revisiting the Crucial Role of a Universal Defense Regulator. *Antioxidants*. 2020. Vol. 9, P. 681. <https://doi.org/10.3390/antiox9080681>
18. Августинович М., Чумак А. Амінокислоти у добривах для позакореневого живлення та їх застосування. URL: <https://makosh-group.com.ua/blog/aminokisloti-u-dobrivah-dlya-pozakoreneвого-zhivlennya-ta-yih-zastosuvannya/>. (дата звернення 29 червня 2020 р.).
19. Matthews B. F. Lysine, Threonine, and Methionine Biosynthesis / In: Singh B. K., Ed., *Plant Amino Acids: Biochemistry and Biotechnology*, Marcel Dekker Inc New York. 1999. P. 205–225.

20. Martinez Y., Li X., Liu G. et al. The role of methionine on metabolism, oxidative stress, and diseases. *Amino Acids*. 2017. Vol. 12(49). P. 2091–2098. <https://doi.org/10.1007/s00726-017-2494-2>
21. Barkosky R.R., Einhellig F.A. Allelopathic interference of plant water relationships by para-hydroxybenzoic acid. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*. 2003. Vol. 44. P.53–58.
22. Fernandez M.A., Garcia M.D., Saenz M.T. Antibacterial activity of the phenolic acids fractions of *Scrophularia frutescens* and *Scrophularia sambucifolia*. *Journal of Ethnopharmacology*. 1996. Vol. 1(53). P. 11–14. [https://doi.org/10.1016/0378-8741\(96\)01419-5](https://doi.org/10.1016/0378-8741(96)01419-5)
23. Li Q, Gao Y, Yang A. Sulfur homeostasis in plants. *Int J Mol Sci*. 2020. Vol. 21(23). P.8926. <https://doi.org/10.3390/ijms21238926>
24. Abid M., Haddad M., Ferchichi A. Effect of magnesium sulphate on the first stage of development of Lucerne. *Options Méditerranéennes: Série A*. 2008. Vol. 79. P. 405–408.
25. Guo W, Chen S, Hussain N, Cong Y, Liang Z, Chen K. Magnesium stress signaling in plant: just a beginning. *Plant Signal Behav*. 2015. Vol. 3(10). e992287. <https://doi.org/10.4161/15592324.2014.992287>
26. ДСТУ 4138-2002. Насіння сільськогосподарських культур. Методи визначення якості. [Чинний від 2004-01-01]. Вид. офіц. Київ, 2003. 156 с.
27. Грицаєнко З.М., Грицаєнко А.О., Карпенко В.П. Методи біологічних та агрономічних досліджень рослин і ґрунтів. Київ: ЗАТ «НІЧЛАВА», 2003. 320 с.
28. Починок Х.Н. Методи біохімічного аналізу рослин. – К.: Наукова думка, 1976. 334 с.
29. Горяча Л. М. Визначення кількісного вмісту хлорофілів у траві амброзії полинолистої / Л. М. Горяча, І. О. Журавель. *Технологічні та біофармацевтичні аспекти створення лікарських препаратів різної направленості дії: матеріали II міжнар. наук.-практ. інтернет – конф., м. Харків, 12–13 листоп. 2015 р.* Харків: Вид-во НФаУ, 2015. С. 92.

30. Moumita, Mahmud J., Biswas P., Nahar .K, Fujita M., Hasanuzzaman M. Exogenous application of gibberellic acid mitigates drought-induced damage in spring wheat. *Acta Agrobotanica* 2019. Vol. 2(72). P. 1776. <https://doi.org/10.5586/aa.1776>.
31. Nakano Y., Asada K. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts. *Plant Cell Physiol.* 1981. Vol. 22. P. 867–880.
32. Antonenko K., Duma M., Kreicberg V., Kunkulberga D. The influence of microelements selenium and cooper on the rye malt amylase activity and flour technological properties. *Agronomy Research.* 2016. Vol. 14(2). P. 1261–1270.
33. Alam M.M., Nahar K., Hasanuzzaman M., Fujita M. Exogenous jasmonic acid modulates the physiology, antioxidant defense and glyoxalase systems in imparting drought stress tolerance in different Brassica species. *Plant Biotechnol.* 2014. Vol. 8. P. 279–293.
34. Aebi H. Catalase in Vitro. *Methods Enzymol.* 1984. Vol. 105. P. 121–126.
35. Бериляк Р.В. Особливості функціонування  $\text{Ca}^{2+}$ -залежних регуляторних систем лімфоцитів крові жінок хворих на рак яєчника: дис.... доктор філософії: 222. Львів, 2021. 148 с.

### **РОЗДІЛ 3. ФІЗІОЛОГІЧНІ МЕХАНІЗМИ АДАПТАЦІЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ДО УМОВ ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ ЗА ДІЇ МЕТАБОЛІЧНО АКТИВНИХ СПОЛУК**

#### **3.1. Морфометричні показники та водний потенціал проростків пшениці м'якої при моделюванні водного дефіциту за дії метаболічно активних сполук**

У процесі проростання насіння зародок, використовуючи запасні поживні речовини насінини, перетворюється на проросток, який здатний самостійно житися. У цей період важлива роль приділяється енергії проростання та силі росту насіння, від яких залежить врожайність польових культур [1]. Під час фази бубнявіння сухе насіння поглинає воду до настання критичної вологості. У насінині посилюються процеси гідролізу, дихання, мобілізація запасних поживних речовини, що надходять до точки росту. Водний дефіцит призводить до пригнічення проростання насіння шляхом уповільнення надходження в нього води, впливаючи на мобілізацію поживних резервів насінини, що проростає. Обробка насіння метаболічно активними речовинами впливає на енергію проростання та схожість [2].

Визначення посівних якостей насіння за умов водного дефіциту вважається простим та чутливим параметром, що дає уяву про стійкість насіння до проростання за стресових умов [3]. Результати визначення схожості насіння пшениці м'якої (*T. aestivum*) за пророщування в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ 6000 із попереднім замочуванням у розчинах метаболічно активних сполук наведені у табл. 3.1. (Додаток Б.1.)

*Таблиця 3.1*

**Схожість насіння пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка за умов водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти дослідів	Енергія проростання	Схожість насіння
	%	%
Контроль	97,5±2,0	52,5±3,0
ПЕГ 6000	97,5±1,3	47,5±1,8
ПЕГ+Е	96,3±2,2	57,5±2,3#
ПЕГ Q	97,5±2,0	52,5±2,7#
ПЕГ+М	93,8±2,0	57,5±1,7#
ПЕГ+П	95,0±2,1	47,5±2,7
ПЕГ+Mg	96,3±3,0	61,3±2,0*#
ПЕГ+EQ	98,8±1,1	60,0±2,1*#
ПЕГ+ЕМП	96,3±2,0	60,0±2,2*#
ПЕГ+ЕМПMg	97,5±2,0	72,5±2,0*#

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Згідно отриманих нами результатів, пророщування насіння пшениці м'якої за дії метаболічно активних речовин на розчині осмотично-активної речовини ПЕГ 6000 не призвело до зниження енергії проростання дослідного насіння у порівнянні із контролем (дистильована вода). Визначення схожості насіння пшениці м'якої показало, що обробка розчином Mg та комбінаціями EQ, ЕМП, ЕМПMg зменшили пригнічуючу дію ПЕГ 6000, проявили стимулюючий ефект та підвищили схожість насіння. У результаті проведених досліджень було встановлено, що найвища схожість насіння в умовах водного дефіциту була виявлена за попередньої обробки насіння комбінацією метаболічно активних сполук ЕМПMg і складала 72,5%, що перевищило показники контролю на 20% та ПЕГ 6000 на 25%.

Процеси росту і розвитку рослин значною мірою залежать від формування та діяльності кореневої системи, яка відіграє одну з вирішальних ролей у процесі постачання рослинам вологи та у мінеральному живленні рослини.

Одним із механізмів адаптивної реакції пшениці на низький вміст води є розвиток потужної кореневої системи. Добре розвинена коренева система рослин сприяє кращому поглинанню поживних речовин з глибоких шарів ґрунту. Потужна коренева система дає можливість витримувати тривалий водний дефіцит. Завдяки розгалуженій кореневій системі та глибині вкорінення підтримується вищий водний потенціал, що забезпечує додаткові переваги для росту та розвитку пшениці м'якої сорту Провінціалка.

Нами досліджено вплив метаболічно активних речовин на формування кореневої системи, як один із механізмів адаптивної реакції пшениці на низький вміст води.

Показники розвитку кореневої системи проростків насіння пшениці, попередньо замоченого у розчинах метаболічно активних сполук в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ 6000 наведені у табл. 3.2. (Додаток Б.2.)

Таблиця 3.2

**Фізіологічні показники розвитку кореневої системи 7-ми добових проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка за умов водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти досліджу	Кількість коренів		Лінійний ріст коренів		Коефіцієнт депресії довжини коренів, %
	шт.	см	см	% до контролю	
		% до контролю		% до контролю	



## Продовження таблиці 3.2

Контроль	4,7±0,19	100,0	7,5±0,5#	100,0	0
ПЕГ 6000	4,5±0,18	95,1	6,1±0,3*	81,4	19,6
ПЕГ+E	4,6±0,12	98,1	6,7±0,2#	89,0	11,0
ПЕГ+Q	4,7±0,12	99,4	8,8±0,2*#	116,9	-16,9
ПЕГ+M	5,1±0,10*	108,5	6,9±0,2#	91,6	8,4
ПЕГ+П	4,6±0,13	97,2	7,6±0,3#	100,7	-0,7
ПЕГ+Mg	4,7±0,11	99,8	8,2±0,2*#	108,9	-8,9
ПЕГ+EQ	4,9±0,06	105,1	7,5±0,2#	99,6	0,4
ПЕГ+EMП	4,8±0,08	102,1	8,6±0,2*#	114,2	-14,2
ПЕГ+EMПMg	4,8±0,09	102,1	8,3±0,2*#	110,2	-10,2

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Якщо порівнювати показники ризогенезу та лінійного росту коренів проростків пшениці, насіння якої було попередньо оброблене метаболічно активними речовинами з показниками насіння, що знаходилося в змодельованих умовах посухи (ПЕГ 6000), то з'ясовано, що метаболічно активні речовини володіють рістрегулюючими і антистресовими властивостями, сприяють росту кореневої системи в умовах посухи (табл. 3.2). Обробка насіння розчином М найефективніше стимулювала утворення коренів на проростках пшениці в умовах водного дефіциту, кількість яких склала в середньому 5,1 шт. на одній рослині. Найбільш ефективно стимулює лінійний ріст коренів в умовах водного дефіциту розчин Q, перевищуючи показник контролю на 16,9%, нівелюючи інгібуючий вплив ПЕГ 6000, на що і вказує коефіцієнт депресії довжини коренів.

Висока ефективність щодо стимулювання лінійного росту коренів проростків пшениці в умовах посухи була відмічена також при використанні

таких комбінацій метаболічно активних речовин: ЕМП і ЕМПМg, а також розчину Mg. Вони не тільки зменшили інгібуючу дію ПЕГ 6000, але й стимулювали лінійний ріст коренів, на що вказують від'ємні показники коефіцієнта депресії довжини кореня. Показники лінійного росту коренів проростків пшениці за обробки насіння комбінацією EQ, розчинами E та M не перевищують значення контролю, але нівелює негативний вплив на ріст кореневої системи ПЕГ 6000.

За умов посухи значно пригнічується приріст маси коренів [4]. Метаболічно активні речовини посилюють процеси накопичення маси коренів в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ 6000 (табл. 3.3). (Додаток Б.3.)

Таблиця 3.3

**Маса сирової речовини коренів 7-ми добових проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах посухи, змодельованої за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти дослідів	Маса сирової речовини коренів	
	г	% до контролю
Контроль	0,035±0,005#	100,0
ПЕГ 6000	0,023±0,005*	65,7
ПЕГ+Е	0,037±0,003#	105,7
ПЕГ+Q	0,041±0,002#	117,1
ПЕГ+М	0,034±0,002#	97,1
ПЕГ+П	0,036±0,003#	102,9
ПЕГ+Mg	0,042±0,002#	120,0
ПЕГ+EQ	0,046±0,003*#	131,4
ПЕГ+ЕМП	0,030±0,003	85,7
ПЕГ+ЕМПМg	0,029±0,002	82,9

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Загалом маса сирої речовини коренів проростків пшениці була меншою у варіантах, що пророщувалися на розчині ПЕГ 6000. Попереднє замочування насіння в розчинах метаболічно активних речовин усуває інгібуючий вплив змодельованого водного дефіциту. У порівнянні з контролем найвищі показники приросту маси сирої речовини коренів проростків пшениці мало насіння, оброблене розчинами Q, Mg та комбінацією EQ. Так, за обробки насіння пшениці *T. aestivum* розчином Q в умовах водного дефіциту маса сирої речовини коренів проростків пшениці зростає на 17,1% у порівнянні з контролем, за обробки розчином Mg – на 20%, а обробка комбінацією EQ стимулювала зростання маси сирої речовини коренів проростків пшениці на 31,4%, порівняно з показниками контролю.

Важливою фізіологічною характеристикою, яка впливає на водний потенціал є відносний вміст води у тканинах рослини. Цей показник вважається маркером водного стану рослин, який регулює метаболічну активність у тканинах. У змодельованих умовах посухи у проростків пшениці спостерігали зневоднення тканин коренів. Метаболічно активні речовини посилюють водозатримуючі процеси коренів в умовах водного дефіциту на розчині ПЕГ 6000 (табл. 3.4). (Додаток Б.4.)

Таблиця 3.4

**Вміст води у тканинах коренів 7-ми добових проростків пшениці (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах посухи, змодельованої за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти дослідів	Вміст води у тканинах коренів	
	%	% до контролю
Контроль	85,95±1,41#	100
ПЕГ	67,09±1,39*	78,1

ПЕГ+Е	76,7±0,89*#	89,1
ПЕГ+Q	71,4±1,35*#	83,1
ПЕГ+М	69,61±2,11	81,0
ПЕГ+П	72,69±0,63*#	84,6
ПЕГ+Mg	76,54±0,92*#	84,4
ПЕГ+EQ	66,8±1,32	77,7
ПЕГ+ЕМП	68,9±2,24	80,2
ПЕГ+ЕМПMg	77,03±0,43*#	89,6

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

В цілому, вміст води у тканинах коренів проростків пшениці був меншим у варіантах, які були пророщені на розчині ПЕГ 6000. Замочування насіння в розчинах метаболічно активних речовин пом'якшує інгібуючий вплив змодельованої посухи.

Так, у варіанті ПЕГ 6000 вміст води у тканинах коренів проростків пшениці у порівнянні з контролем зменшився на 21,9%. Вплив метаболічно активних речовин на вміст води у тканинах коренів проростків *T. aestivum* показав, що найкращу ефективність має обробка насіння розчином Е та комбінацією ЕМПMg, перевищуючи показники рослин, насіння яких знаходилося в умовах посухи (ПЕГ 6000), на 11% та 11,5% відповідно. Висока ефективність була відмічена і за використання розчинів: П, Q, та Mg.

Пагін – це головний орган рослин, завдяки якому рослина може рости та розвиватися. Він відіграє важливу роль у транспорті речовин.

Фізіологічні показники розвитку пагону проростків насіння пшениці м'якої за пророщування в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ 6000 із попереднім замочуванням у розчинах метаболічно активних сполук наведені у табл. 3.5. (Додаток Б.5.)

**Фізіологічні показники розвитку пагону 7-ми добових проростків насіння пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка за умов водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти дослідів	Лінійний ріст пагону		Коефіцієнт депресії довжини пагону, %
	см	% до контролю	
Контроль	7,7±0,7#	100,0	0
ПЕГ 6000	5,0±0,5*	64,4	35,6
ПЕГ+Е	8,1±0,5#	105,2	-5,2
ПЕГ+Q	9,4±0,5*#	122,1	-22,1
ПЕГ+М	8,7±0,4#	113,0	-13,0
ПЕГ+П	7,3±0,6#	94,8	5,2
ПЕГ+Mg	8,0±0,4#	103,9	-3,9
ПЕГ+EQ	9,4±0,4*#	122,1	-22,1
ПЕГ+ЕМП	9,0±0,4*#	116,9	-16,9
ПЕГ+ЕМПМg	9,3±0,4*#	120,8	-20,8

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Досліджувані метаболічно активні речовини показали позитивний вплив на показники лінійного росту пагону проростків пшениці, насіння якої знаходилося в змодельованих умовах посухи (ПЕГ 6000). Високу ефективність застосування зазначених сполук в умовах водного дефіциту підтверджують показники коефіцієнта депресії довжини пагона. Найвищу стимулюючу дію щодо розвитку пагону проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) за умов водного

дефіциту мають розчин Q та комбінація EQ, перевищуючи показник контролю на 22,1% та нівелюючи інгібуючий вплив ПЕГ 6000.

Показники лінійного росту пагону проростків пшениці за обробки насіння розчином П не перевищують значення контролю, але ПОБК здатна виявляти захисну дію в умовах водного дефіциту [5].

За умов посухи значно пригнічується приріст маси пагону проростків пшениці [6]. Метаболічно активні речовини посилюють процеси накопичення маси пагону в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ 6000 (табл. 3.6). (Додаток Б.6.)

Таблиця 3.6

**Маса сирої речовини пагону 7-ми добових проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти дослідів	Маса сирої речовини пагону	
	г	% до контролю
Контроль	0,055±0,005#	100,0
ПЕГ 6000	0,041±0,004*	74,5
ПЕГ+Е	0,052±0,003#	94,5
ПЕГ+Q	0,078±0,010*#	141,8
ПЕГ+М	0,058±0,002#	105,5
ПЕГ+П	0,052±0,003#	94,5
ПЕГ+Mg	0,063±0,002*#	114,5
ПЕГ+EQ	0,065±0,002*#	118,2
ПЕГ+ЕМП	0,062±0,004#	112,7
ПЕГ+ЕМПМg	0,057±0,002#	103,6

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Загалом маса сирої речовини пагону проростків пшениці була меншою у варіантах, що пророщувалися на розчині ПЕГ 6000. Попереднє замочування насіння в розчинах метаболічно активних речовин усуває інгібуючий вплив змодельованого водного дефіциту. Найбільш ефективно стимулює приріст маси сирої речовини пагону проростків в умовах водного дефіциту розчин Q, що перевищує показники контролю на 41,8%. Висока ефективність також була відмічена при замочуванні насіння у розчині Mg та комбінації EQ.

Вміст води у тканинах пагонів проростків є важливою фізіологічною характеристикою. Цей показник є маркером водного стану рослин та регулює метаболічну активність у тканинах. Вміст і стан води у клітинах впливає на структуру протоплазми й адсорбційні процеси. У стресових умовах у проростків пшениці спостерігали зневоднення тканин листків та збільшення водного дефіциту. Вченими з'ясовано, що стійкі до посухи рослини економніше витрачають воду на формування сухої речовини, ніж нестійкі. Це спостерігається як в умовах достатнього так і недостатнього водозабезпечення [7]. Більш стійкі до посухи рослини, здатні запасати воду та більш економно її витратити. У рослинних організмів є декілька адаптивних стратегій, за допомогою яких вдається пережити засушливі періоди і одним із них є накопичення води, підтримуючи таким чином необхідну міру гідратації своїх клітин і органів.

У змодельованих умовах посухи у проростків пшениці спостерігали зневоднення тканин пагонів проростків (табл. 3.7). (Додаток Б.7.)

*Таблиця 3.7*

**Вміст води у тканинах пагонів 7-ми добових проростків пшениці м'якої**

**(*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту,  
змодельованого за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних  
речовин**

Варіанти досліджу	Вміст води у тканинах пагонів	
	%	% до контролю
Контроль	88,54±0,36#	100,0
ПЕГ 6000	84,02±0,29*	94,9
ПЕГ+Е	84,07±0,43*	95,0
ПЕГ+Q	82,34±0,31*	93,0
ПЕГ+М	84,44±0,31*	95,4
ПЕГ+П	82,72±0,52*	93,4
ПЕГ+Mg	83,15±0,27*	93,9
ПЕГ+EQ	82,19±0,43*	92,8
ПЕГ+ЕМП	81,57±0,44*	92,1
ПЕГ+ЕМПMg	84,91±0,21*#	96,0

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

У ході дослідження впливу метаболічно активних речовин на вміст води в проростках пшениці м'якої (*T. aestivum*) було з'ясовано, що вміст води у тканинах пагону був меншим у варіанті, що пророщувався на розчині ПЕГ 6000, тобто в умовах уповільненого надходження води. У варіанті ПЕГ 6000 вміст води у тканинах пагону у порівнянні з контролем зменшився на 5,1%.

Попереднє замочування насіння пшениці в розчинах Е, М, ЕМПМg пом'якшує інгібуючий вплив змодельованого водного дефіциту. У порівнянні з ПЕГ 6000 найбільш ефективно стимулює накопичення води у тканинах пагона комбінація ЕМПМg, перевищуючи показник ПЕГ 6000 на 1,1%.



Таким чином, результати досліджень свідчать про індукцію адаптивних морфологічних змін у проростків пшениці та підтверджують, що попередня обробка насіння метаболічно активними сполуками покращує морфометричні показники та водний потенціал проростків при моделюванні водного дефіциту.

Продемонстрований вплив метаболічно активних речовин можна пояснити ефективністю речовин та їх комбінацій. Так, вітамін Е (токоферол) є сильним антиоксидантом. Найвищу концентрацію токоферолів має насіння. Оскільки в насінні міститься висока концентрація поліненасичених жирних кислот (ПНЖК), токофероли виконують роль їхніх протекторів. В умовах водного дефіциту насіння може тривалий час перебувати в стані спокою, зберігаючи свою життєздатність. Вітамін Е координовано працює з іншими антиоксидантами та взаємодіє з фітогормонами (етиленом, абсцизовою кислотою, саліциловою кислотою та ін.) [8, 9], впливає на мембранопроникність та збільшує поглинання поживних речовин, що є важливим в умовах посухи [10].

Убіхінон в організмі рослин бере участь в обмінних процесах, виявляє антиоксидантну дію і захищає мембрани клітин від руйнівного впливу активних форм кисню, що накопичуються в умовах водного дефіциту [11]. Убіхінон виступає в якості ефективного імуностимулятора.

Метіонін відіграє важливу роль у життєдіяльності рослин як амінокислота, що має рістстимулюючий компонент і є готовим запасом речовин, необхідних для перебігу біологічних процесів. Амінокислоти здатні підтримувати нормальне функціонування органів і систем у разі виникнення посухи. Метіонін стимулює розвиток кореневої системи: зокрема, завдяки збільшенню кількості корневих волосків зростає її поглинальна здатність. Метіонін є попередником синтезу гормонів росту, впливає на роботу синтезуючого апарату, регулює відкриття продихів, бере участь у регуляції метаболізму, визначаючи ефективність роботи фітогормонів. Метіонін може

слугувати донором метильних груп та сірки, що є необхідний в біосинтезі білків, бере участь в обміні води в рослинному організмі [12].

Параоксибензойна кислота виконує в клітині функцію сигнальних молекул при формуванні захисних реакцій, регулює активність комплексу антиоксидантних ферментів [5].

Джерелом додаткового живлення сільськогосподарських культур є мінеральне добриво – сульфат магнію.  $MgSO_4$  – це джерело іонів  $Mg^{2+}$ , що підтримують осмотичний потенціал клітин. Магній бере участь у синтезі білків, переміщенні фосфору, активізує ферменти, регулює поглинання води кореневою системою. Сульфур контролює ріст і розвиток рослини, відіграє роль у синтезі білків, ферментів, в окисно-відновних процесах клітини, підвищує стійкість до посухи [13].

Поєднана дія вище зазначених метаболічно активних речовин у складі композицій виконує функцію стимулятора росту рослин, а також індуктора захисних механізмів. Метаболічно активні речовини, які входять до складу комбінацій, підсилюють дію один одного та найкраще активують механізми формування посухостійкості.

### **3.2. Фотосинтетична продуктивність проростків пшениці м'якої при моделюванні водного дефіциту за дії метаболічно активних сполук**

Основним асиміляційним органом рослин, в якому утворюються органічні речовини, що слугують структурно-енергетичним матеріалом для всього організму є листок. Розмір асиміляційного листкового апарату та період його активної дії є прямим показником фотосинтетичної активності рослини [14]. За дефіциту води листки пшениці мають ксероморфну будову, яка проявляється у зменшенні площі листкової поверхні та затримці процесів клітинного росту, кращому розвитку стовпчастої паренхіми [7]. Фізіологічні показники площі асиміляційної поверхні проростків пшениці м'якої за

пророщування в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ 6000 із попереднім замочуванням насіння у розчинах метаболічно активних сполук наведені у таблиці 3.8. (Додаток Б.8.)

Таблиця 3.8

**Площа асиміляційної поверхні 7-ми добових проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка за умов водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти досліду	Площа листкової пластинки, см <sup>2</sup>	% до контролю
Контроль	3,38±0,18#	100,0
ПЕГ 6000	2,74±0,20*	81,1
ПЕГ+Е	3,03±0,18	89,6
ПЕГ+Q	3,30±0,36	97,6
ПЕГ+М	2,53±0,21*	74,9
ПЕГ+П	3,34±0,17#	98,8
ПЕГ+Mg	3,29±0,25#	97,3
ПЕГ+EQ	3,07±0,13	90,8
ПЕГ+ЕМП	2,89±0,14*	85,5
ПЕГ+ЕМПMg	3,15±0,14#	93,2

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Згідно отриманих нами результатів, асиміляційна поверхня проростків насіння пшениці м'якої на розчині ПЕГ 6000 має найменшу площу. Обробка насіння метаболічно активними речовинами збільшила показники площі асиміляційної поверхні проростків. Так, за обробки насіння пшениці *T. aestivum* розчином П в умовах водного дефіциту площа асиміляційної поверхні проростків зростає на 17,7%, за обробки розчином Q – на 16,5%, розчином Mg –

на 16,2% порівняно з площею асиміляційної поверхні проростків, насіння яких знаходилося в умовах водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000. Висока ефективність щодо збільшення площі асиміляційної поверхні проростків пшениці в умовах посухи була відмічена також при використанні комбінації ЕМППг.

Основним джерелом синтезу й нагромадження рослинами сухої речовини у результаті складних біохімічних процесів, які відбуваються з використанням сонячного світла і вуглекислого газу, є процес фотосинтезу. Фотосинтетична система дуже чутлива до гальмівних факторів навколишнього середовища, і стрес від посухи призводить до пошкодження реакційних центрів [15].

Концентрація хлорофілу вважається чутливим індикатором стану рослини і стійкості її до водного стресу. Вчені Ірану та Азербайджану довели, що існує тісна взаємодія між генотипами та водним дефіцитом на вміст хлорофілу у різних сортів твердої пшениці [16]. Згідно їх досліджень вміст хлорофілу під час водного дефіциту підвищується у сортів які мають високий індекс посухостійкості і зменшується у нестійких сортів. Це пояснюється вищим рівнем антиоксидантів у посухостійких сортів пшениці та більшою стійкістю молекул хлорофілу до окисного пошкодження.

У дослідженнях, де вивчали наслідки м'якої і помірної посухи, було показано незмінність вмісту хлорофілів [17].

У працях Шматька та співавт. [18] показано, що за умов водного дефіциту посухостійкі сорти озимої пшениці характеризувалися стійкою пігментною системою порівняно із нестійкими сортами.

На інтенсивність проходження фотосинтезу впливають особливості структурної організації фотоасиміляційного апарату рослин та вміст у ньому пігментів [19]. Особливе значення мають зелені пігменти – хлорофіли *a* та *b*. Вони є чутливими індикаторами фізіологічного стану рослин [20, 21]. Хлорофіли *a* та *b* необхідні для формування структури фотоасиміляційного апарату, виконують важливу роль у фотохімічних реакціях, поглинають

енергію сонячного світла й трансформують її в хімічну енергію органічних сполук [14]. Поряд із хлорофілами *a* та *b* постійним компонентом фотоасиміляційного апарату є каротиноїди – поліфункціональні пігменти, які захищають хлорофіл від руйнування під час окиснювального стресу, зумовленого посухою [22]. На вміст фотосинтетичних пігментів та інтенсивність фотосинтезу в пшениці істотно впливають елементи мінерального живлення. Їх дефіцит призводить до зниження кількості пігментів у листкових пластинках рослин [23].

У табл. 3.9 відображений вплив метаболічно активних сполук на вміст хлорофілів *a* і *b* та їх співвідношення у листках проростків пшениці м'якої пророщених в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ 6000.

Таблиця 3.9

**Вміст хлорофілів *a* і *b* у листках 7-ми добових проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти дослідів	Хлорофіл <i>a</i>		Хлорофіл <i>b</i>		<i>a</i> : <i>b</i>
	мг/г	% до контролю	мг/г	% до контролю	
Контроль	0,75±0,03#	100,0	0,32±0,03	100,0	2,3:1
ПЕГ	0,83±0,03*	110,7	0,35±0,01	109,4	2,4:1
ПЕГ+Е	0,79±0,09	105,3	0,34±0,01	106,3	2,3:1
ПЕГ+Q	0,97±0,09*#	129,3	0,37±0,01*	115,6	2,6:1
ПЕГ+М	0,92±0,10*	122,7	0,39±0,03*	121,9	2,4:1
ПЕГ+П	0,80±0,03	106,7	0,35±0,01	106,3	2,3:1
ПЕГ+Mg	0,73±0,03	97,3	0,31±0,01	96,9	2,4:1
ПЕГ+EQ	0,95±0,05*#	126,7	0,38±0,01*#	118,8	2,5:1
ПЕГ+ЕМП	0,72±0,04	96,0	0,30±0,02	93,8	2,4:1
ПЕГ+ЕМПMg	0,84±0,02*	112,0	0,37±0,01*	115,6	2,3:1

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Дослідження впливу метаболічно активних речовин на вміст хлорофілу *a* в листках проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) показали, що обробка насіння пшениці м'якої розчином Q та комбінацією EQ найефективніше стимулювали синтез хлорофілу *a* в умовах водного дефіциту, перевищуючи показники контролю на 29,3%, та на 26,7% відповідно, а показники проростків, насіння яких що знаходилося в змодельованих умовах посухи, на 16,9% та 14,3% відповідно. Висока ефективність щодо вмісту хлорофілу *a* була відмічена також при використанні розчину M. (Додаток Б.9.)

Схожа тенденція простежується і при дослідженні вмісту хлорофілу *b* (табл. 3.9). Так, обробка насіння розчином M мало найкращий вплив на вміст пігменту – перевищення контролю на 21,9%, а посухи – на 12,3%. Дещо нижча ефективність щодо підвищення вмісту хлорофілу *b* за обробки насіння комбінацією EQ – значення фотосинтетичного показника підвищилося порівняно з контролем на 18,8%, а з посухою на 9,2%. (Додаток Б.10)

Високий вміст хлорофілу *a* та *b*, пояснюється високим показником адаптаційного потенціалу дослідних рослин, що забезпечується ефективною роботою фотосинтетичного апарату асиміляційних органів.

Досліджувані метаболічно активні речовини показали позитивний вплив на співвідношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b*, що становить відповідно 2,4:1 та відповідає нормальному співвідношенню згідно наукових даних.

Результати дослідження впливу метаболічно активних речовин на вміст суми хлорофілу в листках проростків пшениці в умовах водного дефіциту представлено у табл. 3.10. (Додаток Б.11.)

Таблиця 3.10

**Вміст суми хлорофілів *a* і *b* у тканинах листків 7-ми добових проростків пшениці м'якої сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти дослідів	Хлорофіл <i>a+b</i>	
	мг/г	% до контролю
Контроль	0,97±0,05#	100,0
ПЕГ 6000	1,09±0,04*	112,4
ПЕГ+Е	1,09±0,04*	112,4
ПЕГ+Q	1,23±0,07*#	126,8
ПЕГ+М	1,20±0,05*#	123,7
ПЕГ+П	1,09±0,03*	112,4
ПЕГ+Mg	0,99±0,05	102,1
ПЕГ+EQ	1,24±0,05*#	127,8
ПЕГ+ЕМП	0,96±0,06	99,0
ПЕГ+ЕМПМg	1,17±0,07*	120,6

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Згідно отриманих нами результатів, обробка насіння пшениці комбінацією EQ збільшила показник суми хлорофілів *a* і *b* у листках на 27,8% порівняно з контролем і на 15,4% порівняно з проростками, насіння яких знаходилося в умовах посухи. Висока ефективність щодо вмісту суми хлорофілів *a* і *b* в листках проростків пшениці в умовах посухи була відмічена також при використанні таких метаболічно активних речовин, як Q та M та комбінації ЕМПМg. Площа асиміляційної поверхні проростків пшениці м'якої зазначених груп рослин є меншою порівняно з показниками контролю.

Таким чином, збільшення вмісту зелених фотосинтетичних пігментів за обробки насіння пшениці комбінаціями EQ, ЕМПМg та метаболічно активними речовинами як Q та M, відносно незначної площі асиміляційної поверхні є показником ксероморфної структури листків, що вказує на високу адаптаційну здатність пшениці м'якої сорту Провінціалка до умов посухи та застосування одного з механізмів стійкості до посухи.

Результати досліджень показують, що рослини здатні підтримувати нормальні фізіологічні процеси в умовах легкого або помірного стресу від посухи шляхом коригування певних морфологічних структур, щоб уникнути негативних наслідків стресу від посухи. Попередня обробка насіння метаболічно активними речовинами пшениці м'якої (*T. aestivum*) виявила чіткий стимулювальний ефект на формування та функціонування асиміляційної поверхні.

Вплив попередньої обробки насіння досліджуваними метаболічно активними речовинами можна пояснити ефективністю речовин та їх комбінацій. Так, вітамін E (токоферол) є сильним антиоксидантом, який координовано працює з іншими антиоксидантами та взаємодіє з фітогормонами (етиленом, абсцизовою кислотою, саліциловою кислотою та ін.) [8, 18]. Сполука  $\alpha$ -токоферолу захищає фотосинтетичний механізм від фотозбудження [24].

Убіхінон в організмі рослин бере участь в обмінних процесах, виявляє антиоксидантну дію і захищає мембрани клітин від руйнівного впливу активних форм кисню, що накопичуються в умовах водного дефіциту [11]. Убіхінон виступає в якості ефективного імуностимулятора. Це пов'язано з тим, що однією із найважливіших функцій убіхінону–10 є транспорт електронів у дихальному ланцюзі під час фотосинтезу. Разом із пластохіноном він є складовою хімічних реакцій фотофосфорилування та окислювального фосфорилування відповідно в тилакоїдах хлоропластів та на внутрішній мембрані мітохондрій.



Метіонін відіграє важливу роль у життєдіяльності рослин як амінокислота, що здатна підтримувати нормальне функціонування органів і систем у разі виникнення посухи. Метіонін є попередником синтезу гормонів росту, впливає на роботу синтезуючого апарату, регулює відкриття продихів, бере участь у регуляції метаболізму, визначаючи ефективність роботи фітогормонів. Метіонін може слугувати донором метильних груп та сірки, що є необхідний в біосинтезі білків, бере участь в обміні води в рослинному організмі [12].

Параоксибензойна кислота виконує в клітині функцію сигнальних молекул при формуванні захисних реакцій, регулює активність комплексу антиоксидантних ферментів. Обробка насіння параоксибензойною кислотою сприяє підвищенню стійкості рослин до посухи [5].

Сульфат магнію, як мінеральне добриво, містить у своєму складі елементи, які є невід'ємною складовою фізіологічних процесів у всіх рослинах.  $MgSO_4$  – це джерело іонів  $Mg^{2+}$ , що підтримують осмотичний потенціал клітин. Магній відіграє важливу роль у фотосинтезі, оскільки входить до складу молекули хлорофілу, пектинових речовин, бере участь у синтезі білків, переміщенні фосфору, активізує ферменти. Сульфур контролює ріст і розвиток рослини, відіграє роль у синтезі білків, ферментів, в окисно-відновних процесах клітини, підвищує стійкість до посухи [13].

Поєднана дія вище зазначених метаболічно активних речовин у складі композицій виконує функцію стимулятора росту рослин, а також індуктора захисних реакцій. Метаболічно активні речовини, які входять до складу комбінацій, підсилюють дію один одного та найкраще активують механізми формування посухостійкості.

### **Висновки до розділу 3:**

1. Використання метаболічно активних речовин в умовах посухи сприяє кращому проростанню насіння пшениці м'якої сорту Провінціалка. Попередня

обробка комбінацією речовин ЕМПМg є найефективнішою комбінацією для стимуляції проростання насіння в умовах посухи.

2. Обробка насіння розчинами метаболічно активних речовин стимулюють лінійний ріст підземної та надземної частин рослин. Попередня обробка розчинами Q та Mg, комбінаціями: ЕМП, ЕМПМg, сприяє збільшенню довжини коренів, а розчину Q та комбінацією EQ – збільшенню довжини пагону в умовах водного дефіциту.

3. Досліджувані комбінації метаболічно активних речовин стимулювали накопичення вмісту води у тканинах коренів та пагону. Високі показники були встановлені при обробці насіння розчином Е та комбінацією ЕМПМg.

4. Досліджувані комбінації метаболічно активних речовин стимулювали приріст сирої маси надземних і підземних органів рослин. Найвищі показники були виявлені при обробці насіння розчинами Q і Mg, та комбінацією EQ.

5. Досліджувані метаболічно активні речовини показали позитивний вплив на показники площі асиміляційної поверхні проростків насіння пшениці. Найвищу стимулюючу дію має попередня обробка насіння пшениці розчинами П, Q, Mg та комбінацією ЕМПМg.

6. Досліджувані комбінації метаболічно активних речовин стимулювали синтез хлорофілу у листках пшениці в умовах водного дефіциту. Найвищі показники були виявлені при обробці насіння розчинами Q, М та комбінаціями EQ, ЕМПМg. Попередня обробка насіння розчинами метаболічно активних речовин та їх комбінаціями сприяє максимальній реалізації фотосинтетичної продуктивності в умовах дефіциту вологи за рахунок посилення ксероморфної будови листків.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 3:

1. Каленська С.М. Насіннезнавство та методи вивчення якості насіння сільськогосподарських культур: навчальний посібник. Вінниця: ФОП Данилюк, 2011. 320 с.

2. Тимощук Т. М. Вплив сумісного застосування біологічних і хімічних засобів захисту рослин на проростання насіння і розвиток озимої пшениці. *Вісник ДАУ*. 2003. № 1. С. 266–270.
3. Almansouri M., Kinet Jm., Lutts S. Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Plant and Soil*. 2001. Vol. 231, No. 2. P. 243–254. <https://doi.org/10.1023/A:1010378409663>.
4. Дідик Н.П., Росіцька Н.В., Беребеничук Л.Д. Вплив рутину, аскорбінової та саліцилової кислот на функціональний стан рослин пшениці в умовах посухи. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*. 2011. Т. 43, № 5. С. 453–458.
5. Barkosky R.R., Einhellig F.A. Allelopathic interference of plant water relationships by para-hydroxybenzoic acid. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*. 2003. Vol. 44. P.53–58.
6. Заїменко Н.В., Дідик Н.П., Дзюба О.І., Закрасов О.В., Росіцька Н.В., Вітер А.В. Індукція захисних реакцій на посуху у рослин кукурудзи анальцимом за різних зволоженості й типу ґрунту. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*. 2013. Т.45, №1. С. 35–44.
7. Жук О.І. Формування адаптивної відповіді рослин на дефіцит води. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*, 2011. Т. 43, №1. С. 26–37.
8. Sattler S., Gilliland L., Magallanes-Lundback M., Pollard M., DellaPenna D. Vitamin E is essential for seed longevity and for preventing lipid peroxidation during germination. *Plant Cell*. 2004. 16(6). P.1419–32. <https://doi.org/10.1105/tpc.021360>.
9. Ali Q., Javed M., Haider M., Habib N., Rizwan M., Perveen R., Ali S., Alyemeni M., El-Serehy H., Al-Misned, F.  $\alpha$ -Tocopherol foliar spray and translocation mediates growth, photosynthetic pigments, nutrient uptake, and oxidative defense in Maize (*Zea mays* L.) under drought stress. *Agronomy*. 2020 Vol. 10, No. 9. P.1235. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091235>.
10. Szabados L., Savoure A. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*. 2010. Vol. 15, No. 2. P. 89–97. <https://doi: 10.1016/j.tplants.2009.11.009>.

11. Liu M, Lu S. Plastoquinone and Ubiquinone in Plants: Biosynthesis, Physiological Function and Metabolic Engineering. *Front Plant Sci.* 2016. Vol. 7. P. 1898. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01898>.
12. Августинович М., Чумак А. Амінокислоти у добривах для позакореневого живлення та їх застосування. URL: <https://makosh-group.com.ua/blog/aminokisloti-u-dobrivah-dlya-pozakoreneвого-zhivlennya-ta-yih-zastosuvannya/>. (дата звернення 29 червня 2020 р.).
13. Abid M., Haddad M., Ferchichi A. Effect of magnesium sulphate on the first stage of development of Lucerne. *Options Méditerranéennes: Série A.* 2008. Vol.79. P. 405–408.
14. Шадчина Т.М., Гуляев Б.І., Кірізій Д.А. та ін. Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин: фізіологічні та екологічні аспекти. К.: Фітосоціоцентр, 2006. 384 с.
15. Khayatnezhad M., Gholamin R. The effect of drought stress on leaf chlorophyll content and stress resistance in maize cultivars (*Zea mays*). *African Journal of Microbiology Research.* 2012. Vol. 6(12). P. 2844–2848. <https://doi.org/10.5897/AJMR11.964>.
16. Zaefyzadeh M., Quliyev R.A., Babayeva S.M., Abbasov M.A. The effect of the interaction between genotypes and drought stress on the superoxide dismutase and chlorophyll content in durum wheat landraces. *Turk J Biol.* 2009. Vol. 33. P. 1–7. <https://doi.org/10.3906/biy-0801-12>.
17. Flexas J., Medrano H. Energy dissipation in C3 plants under drought. *Functional Plant Biology.* 2002. Vol. 29(10). P. 1209–1215. <https://doi.org/10.1071/FP02015>.
18. Шматько І.Г., Григорюк І.П., Шведова О.Є. Стійкість рослин до водного і температурного стресів. Київ: Наукова думка, 1989. 224 с.
19. Заболотна А.В., Заболотний О.І., Розборська Л.В., Жиляк І.Д., Даценко А.А. Вміст пігментів і чиста продуктивність фотосинтезу кукурудзи за використання регуляторів росту рослин. *Вісник Сумського національного*

- аграрного університету. Серія «Агронія і біологія». 2021. № 4 (46). С. 9–15. <https://doi.org/10.32845/agrobio.2021.4.2>.
20. Рудник-Іващенко О. І. Вміст хлоропластів у листках рослин проса та їх роль в процесі фотосинтезу. *Наукові доповіді НУБіП*. 2010. № 3 (19). С. 1–7.
21. Лебедєва Т. С., Ситник К. М. Пігменти рослинного світу. Київ: Наук. думка, 1986. 87 с.
22. Мальцева Н.М., Гаєвський А.П., Дерев'янко К.Ю. Вплив біологічно активних речовин та їх композицій на вміст фотосинтетичних пігментів у листках озимої пшениці в умовах дефіциту фосфору. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*, 2011. Т.43, №5. С. 403–411.
23. Farouk S. Ascorbic Acid and a Tocopherol Minimize Salt-Induced Wheat Leaf Senescence. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2011. Vol. 7(3). P. 58–79.
24. Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *Journal of Botany*. 2012. P. 1–26. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>.

## РОЗДІЛ 4. БІОХІМІЧНІ МЕХАНІЗМИ ФОРМУВАННЯ ПОСУХОСТІЙКОСТІ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ПРИ МОДЕЛЮВАННІ ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ ЗА ОБРОБКИ НАСІННЯ МЕТАБОЛІЧНО АКТИВНИМИ СПОЛУКАМИ

Осмогичний стрес, спричинений посухою, супроводжується надмірним утворенням АФК та розвитком окиснювального стресу [1, 2]. За цих умов важливим є збалансованість функціонування всіх компонентів складної системи антиоксидантного захисту.

Під дією водного дефіциту відбувається посилення синтезу антиоксидантних ферментів. Вони приймають участь у нейтралізації активних форм кисню (АФК), надмірне накопичення яких у рослинних клітинах за дії стресу ініціює перекисне окиснення ліпідів (ПОЛ), що призводить до деструкції мембранних структур, пошкодження білків та ДНК [3]. Окрім того, антиоксидантна система відіграє ключову роль у виведенні продуктів окисного стресу.

Головними ферментами антиоксидантного захисту від АФК є хлоропластні супероксиддисмутаза (СОД) та аскорбатпероксидаза (АПО) [4-6]. Відомо, що СОД не забезпечує повного захисту клітини від окиснювального стресу, оскільки при її роботі утворюється пероксид водню ( $H_2O_2$ ). Тому ефективність СОД великою мірою визначається функціонуванням інших компонентів системи захисту, зокрема тих, що утилізують  $H_2O_2$  (каталаз, пероксидаз), і ферментів аскорбатглутатіонового циклу [7, 8].

Аскорбатпероксидаза (КФ 1.11.1.11) – важливий компонент ферментативної антиоксидантної системи рослин, високоафінна до аскорбату та каталізує реакцію окиснення аскорбату пероксидом водню [5]. Одержані результати активності аскорбатпероксидази в проростках пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка за обробки насіння метаболічно активними

речовинами у змодельованих умовах водного дефіциту, наведені у табл.4.1.  
(Додаток В.1.)

Таблиця 4.1

**Активність аскорбатпероксидази у 10-ти добових проростках пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка за умов водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти дослідів	Активність аскорбатпероксидази	
	мкмоль аскорбата/г сирії маси за хв	% до контролю
Контроль	0,084±0,02#	100
ПЕГ	0,137±0,03*	163,1
ПЕГ+Е	0,139±0,03*	165,5
ПЕГ+Q	0,114±0,03*	135,7
ПЕГ+М	0,093±0,04	110,7
ПЕГ+П	0,081±0,03	96,4
ПЕГ+Mg	0,124±0,03*	147,6
ПЕГ+EQ	0,110±0,03*	131,0
ПЕГ+ЕМП	0,086±0,02	102,4
ПЕГ+ЕМПMg	0,087±0,02	103,6

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Результати наших досліджень показують, що змодельовані умови посухи за допомогою ПЕГ 6000, індукували підвищення активності аскорбатпероксидази на 63,1% відносно контролю. Цей показник вказує на розвиток окиснювального стресу та на підвищений вміст  $H_2O_2$  в проростках.

Попередня обробка насіння пшениці м'якої (*T. aestivum*) метаболічно активною сполукою Е підвищує активність аскорбатпероксидази, перевищуючи показник контролю на 65,5% та на 2,4% порівняно з показниками проростків, насіння яких знаходилося у змодельованих умовах посухи. Відмічена нами активність АПО в проростках пов'язана з підвищенням концентрації  $H_2O_2$ , що призводить до активації ферменту. Вітамін Е стимулює АПО, як фермент антиоксидантної системи, що є необхідним для формування посухостійкості.

За стресових умов посухи, активність АПО має негативну корелятивну залежність з інтенсивністю фотосинтезу листків пшениці [9]. Тобто, окиснювальний стрес, спричиняє зменшення активності фотосинтетичного апарату, але антиоксидантні ферменти запобігають його остаточному пригніченню. В наших дослідженнях за попередньої обробки насіння розчином Е, в змодельованих умовах посухи, спостерігається взаємозалежність цих даних. Підвищення активності АПО корелює з показниками інтенсивності фотосинтезу (табл. 3.10), що свідчить про інтенсифікацію захисних реакцій фотосинтетичного апарату на окислювальний стрес.

Показники активності АПО проростків пшениці за обробки насіння розчинами Mg, Q та комбінацією EQ перевищують значення контролю на 47,6%, 35,7% та 31% відповідно, але не перевищують показників ПЕГ. Це вказує на те, що дані речовини проявляють захисну дію в умовах водного дефіцит, але не повністю знімають інгібуючий вплив ПЕГ 6000.

При високих концентраціях  $H_2O_2$  важливою є активність каталази. Специфікою каталази є її локалізація в пероксисомах і участь в процесах катаболізму, які активуються в процесі деструкції клітини. Одна молекула каталази може перетворити близько 6 млн молекул  $H_2O_2$  в  $H_2O$  і  $O_2$  за 1 хвилину [10, 11]. Автори Колупаєв Ю.Є. та Карпець Ю.В. [12] у своїх працях вказують, що зв'язок між посухостійкістю рослин та активністю каталази не є очевидним, так, як активність цього ферменту залежить від виду, сорту рослин та їх характеристик відносно посухостійкості. Чим вище каталазна активність,



тим вища газостійкість рослин. Низькі значення каталазної активності вказують на малу адаптивну здатність рослин до несприятливих умов середовища. Каталаза слугує біохімічним маркером стресового стану рослин та бере участь у захисті рослинного організму від вільнорадикального окислення біомолекул [13].

Під час дослідження нами встановлено, що в умовах посухи, змодельованої за допомогою ПЕГ 6000, активність каталази збільшилася, перевищуючи показник контролю на 8,5% (табл. 4.2) (Додаток В.2.). Це пояснюється накопиченням АФК, а саме перекису водню, у тканинах проростків за умов посухи, тому каталази більше синтезується для інактивації  $H_2O_2$ . Дослідження впливу метаболічно активних речовин на активність каталази в проростках пшениці м'якої (*T. aestivum*) показали, що обробка насіння розчином Mg найефективніше знижує активність каталази в умовах водного дефіциту на 3,1% порівняно з контролем та на 11,6% порівняно з показниками проростків, насіння яких знаходилося у змодельованих умовах посухи. Ефективність щодо зменшення активності каталази була відмічена також при використанні комбінації ЕМППMg. Активність каталази за обробки ЕМППMg знижується на 2,8% порівняно з контролем та на 11,3% порівняно з показниками проростків, насіння яких знаходилося у змодельованих умовах посухи. Показники активності каталази в проростках пшениці за обробки насіння розчинами Q, П та комбінаціями EQ, ЕМП наближені до контролю, а обробка насіння розчинами Е та М перевищують значення контролю, але не нівелюють негативний вплив посухи. (табл. 4.2) (Додаток В.2.). Можливо, такі незначні зміни активності каталази пов'язані з компенсаторною дією інших компонентів антиоксидантного захисту, зокрема, з підвищенням активності інших антиоксидантних ферментів та вмісту низькомолекулярних антиоксидантів.

**Активність каталази у 10-ти добових проростках пшениці м'якої  
(*T. aestivum*) сорту Провінціалка за умов водного дефіциту, змодельованого  
за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти дослідів	Активність каталази	
	мккат/г сирової маси	% до контролю
Контроль	4,58±0,07#	100
ПЕГ	4,97±0,05*	108,5
ПЕГ+Е	4,62±0,05#	100,9
ПЕГ+Q	4,48±0,04#	97,8
ПЕГ+М	4,67±0,03#	102,0
ПЕГ+П	4,48±0,05#	97,8
ПЕГ+Mg	4,44±0,08#	96,9
ПЕГ+EQ	4,57±0,09#	99,8
ПЕГ+ЕМП	4,48±0,07#	97,8
ПЕГ+ЕМПMg	4,45±0,05#	97,2

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Для захисту клітин від дії вільних радикалів окрім ферментів, задіяний цілий ряд ензимів та субстратів. Аскорбат (АК) є важливим низькомолекулярним антиоксидантом, головних функцій якого є відновлення вільних радикалів АФК. Вона бере участь у детоксикації  $H_2O_2$ , безпосередньо реагує із супероксидними аніон-радикалами, молекулярним синглетним киснем і гідроксильними радикалами, бере участь у регенерації молекул токоферолу [14]. Накопичення та перетворення АК відбувається за участі аскорбатпероксидази (КФ 1.11.1.11), яка являється високоафінною до аскорбату [14].

Аскорбат у рослинних клітинах є важливим субстратом відновлення  $H_2O_2$ , через що в системі антиоксидантного захисту значну роль відіграє функціонування аскорбатглютаціонового циклу [15, 16]. Захисний ефект АК заснований на тому, що проміжні радикали і молекули, що утворюються при її окисленні, хімічно менш активні в порівнянні з радикалами АФК. Відновлена форма АК здатна не лише безпосередньо взаємодіяти з АФК, але й брати участь у відновленні інших низькомолекулярних антиоксидантів ( $\alpha$ -токоферолу, глутатіону) у ферментативних та неферментативних реакціях [17].

Результати дослідження впливу метаболічно активних речовин на вміст аскорбату у проростках пшениці в умовах водного дефіциту представлено у табл. 4.3. (Додаток В.3)

Таблиця 4.3

**Вміст аскорбату у 10-ти добових проростках пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка за умов водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти досліду	Вміст аскорбату	
	мкмоль /г сирої маси	% до контролю
Контроль	11,39±0,1#	100
ПЕГ	14,7±0,5*	129,1
ПЕГ+Е	13,76±0,4*	120,8
ПЕГ+Q	19,98±0,4*#	175,4
ПЕГ+М	16,19±0,2*#	142,1
ПЕГ+П	14,78±0,3*	129,8
ПЕГ+Mg	13,41±0,3*	117,7
ПЕГ+EQ	15,55±0,1*#	136,5
ПЕГ+ЕМП	16,85±0,6*#	147,9
ПЕГ+ЕМПMg	17,46±0,3*#	153,3

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Так, за дії водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000 накопичення аскорбату у тканинах проростків перевищувала контрольні значення на 29,1%. Обробка насіння пшениці *T. aestivum* розчином Q в умовах водного дефіциту підвищила вміст АК на 46,3%, за обробки комбінацією ЕМППMg – 24,2%, комбінацією ЕМП – 18,8%, розчином М – 13% та комбінацією EQ – 7,4%, порівняно з вмістом аскорбату в проростках, насіння яких знаходилося в умовах водного дефіциту, змодельованого за допомогою ПЕГ 6000. Отримані експериментальні дані дають змогу стверджувати, що вище зазначені метаболічно активні сполуки та їх комбінації зумовлюють збільшення накопичення антиоксиданта для забезпечення про-/антиоксидантної рівноваги для відновлення метаболізму. Обробка насіння розчинами Е та Mg призводять до зниження вмісту АК у порівнянні з показниками в проростках, насіння яких знаходилося в умовах водного дефіциту. Зниження вмісту цього антиоксиданту відбувалося на тлі підвищення активності аскорбатпероксидази і може бути пов'язане з активним використанням АК як субстрату в реакції, що каталізується цим ферментом.

Глутатіон (GSH) – це низькомолекулярна гідрофільна і ліпофільна органічна сполука з відновлювальними властивостями. Глутатіон бере участь у неферментативній детоксикації супероксидного радикала, є донором відновлювальних еквівалентів у аскорбатглутатіоновому циклі [14-18]. Він може взаємодіяти з  $H_2O_2$ , а також брати участь у відновленні дегідроаскорбату.

Отже, для постійного видалення  $H_2O_2$  необхідно, щоб рівень відновлених аскорбату та глутатіону був досить високим [19].

У змодельованих умовах посухи у проростків пшениці спостерігали зниження вмісту глутатіону (табл. 4.4) (Додаток В.4.).

**Вміст глутатіону у 10-ти добових проростках пшениці м'якої  
(*T. aestivum*) сорту Провінціалка за умов водного дефіциту, змодельованого  
за допомогою ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти досліду	Вміст відновленого глутатіону	
	мкмоль/г сирі маси	% до контролю
Контроль	3,09±0,14#	100
ПЕГ	2,21±0,23*	71,5
ПЕГ+Е	4,06±0,28*#	131,4
ПЕГ+Q	2,24±0,11*	72,5
ПЕГ+М	2,31±0,05*	74,8
ПЕГ+П	2,62±0,11*	84,8
ПЕГ+Mg	3,76±0,23*#	121,7
ПЕГ+EQ	2,92±0,14#	94,5
ПЕГ+ЕМП	4,04±0,24*#	130,7
ПЕГ+ЕМПMg	3,69±0,26*#	119,4

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - достовірно порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Згідно отриманих нами результатів, обробка насіння пшениці розчином Е та комбінацією ЕМП збільшила показник вмісту ГSH у проростках на 31,4%, та 30,7% відповідною, порівняно з контролем і на 59,9% та 59,2% відповідно, порівняно з проростками, насіння яких знаходилося в умовах посухи. Висока ефективність щодо вмісту ГSH в проростках пшениці в умовах посухи була відмічена також при використанні таких метаболічно активних речовин, як Mg та комбінації ЕМПMg. Показники вмісту ГSH за обробки насіння розчинами Q, M, П та комбінацією EQ не перевищують значення контролю, але нівелюють негативний вплив ПЕГ. Ці показники можуть свідчити про те, що ГSH був

використаний для відновлення АК та про незавершення циклу відновлення самого GSH.

У цілому аскорбатглутатіоновий цикл є центральним антиоксидантним механізмом у рослинах, відповідальний за детоксикацію  $H_2O_2$  та має вирішальне значення для формування посухостійкості.

Одним з основних механізмів посухостійкості рослин визнано осмотичне регулювання, яке реалізується шляхом зниження осмотичного потенціалу за рахунок накопичення органічних і неорганічних осмолітів у відповідь на дефіцит води [20]. Маркером індукованої стійкості рослин до посухи є підвищення вмісту проліну [21]. Пролін – це гетероциклічна амінокислота, вміст якої збільшується у багато разів за дії стресових чинників [12]. Накопичення проліну допомагає рослинам адаптуватись до несприятливих умов, захищаючи від інактивації білків, ДНК та ферментів. Накопичення проліну сприяє знешкодженню аміаку, який утворився внаслідок дезамінування вільних амінокислот під впливом дефіциту вологи. Крім того, пролін, як гідрофільна амінокислота, значно впливає на гідратацію протоплазматичних структур і метаболічні процеси. На думку деяких вчених, пролін при погіршеному водозабезпеченні виконує не тільки захисну роль, тому що знешкоджує аміак, але й регуляторно-метаболічну роль через підвищення наводненості клітин і стабілізацію біохімічних процесів, які відповідають за гомеостаз на клітинному рівні [22].

Вплив метаболічно активних сполук на вміст вільного проліну в проростках насіння пшениці м'якої пророщених в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ 6000 відображений у табл. 4.5. (Додаток В.5.).

*Таблиця 4.5*

**Вміст вільного проліну у проростках пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту  
Провінціалка в умовах водного дефіциту, змодельованого за допомогою  
ПЕГ 6000 за дії метаболічно активних речовин**

Варіанти дослідів	Вміст вільного проліну	
	мкмоль/г сирієї маси	% до показників за дії ПЕГ 6000
Контроль	0,033±0,002#	
ПЕГ 6000	0,045±0,004*	100,0
ПЕГ+Е	0,051±0,003*	113,3
ПЕГ+Q	0,057±0,002*#	126,7
ПЕГ+M	0,04±0,002*	88,9
ПЕГ+П	0,04±0,002*	88,9
ПЕГ+Mg	0,062±0,001*#	137,8
ПЕГ+EQ	0,08±0,001*#	177,8
ПЕГ+EMП	0,037±0,001*	82,2
ПЕГ+EMПMg	0,077±0,002*#	171,1

\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах уповільненого надходження води на розчині ПЕГ ( $p < 0,05$ )

Рівень вільного проліну у рослинах у варіанті ПЕГ 6000 був прийнятий за 100%.

Дослідження впливу метаболічно активних речовин на вміст вільного проліну в проростках пшениці м'якої (*T. aestivum*) показали, що обробка насіння пшениці м'якої комбінаціями EQ та EMПMg найефективніше стимулювали накопичення вільного проліну в проростках пшениці в умовах водного дефіциту, перевищуючи показники насіння, що знаходилося в змодельованих умовах посухи, на 77,8% та 71,1% відповідно. Висока ефективність щодо накопичення вільного проліну в проростках пшениці в умовах посухи була відмічена також при використанні розчинів E, Q та Mg. Таку дію можна пояснити тим, що речовини які входять до складу комбінацій залучені до біоенергетичних процесів, захисту від пошкоджуючої дії активних форм кисню та продуктів окислення, виступають в якості ефективних

імуностимуляторів тощо [22-24]. Накопичення проліну як осмотично-активної органічної речовини сприяє утриманню води в клітинах, приймає участь у стабілізації клітинних мембран, є джерелом енергії і запасного азоту [25].

Результати досліджень показують, що рослини здатні підтримувати біохімічні процеси, шляхом активації ферментів антиоксидантного захисту, щоб уникнути негативних наслідків стресу від посухи.

Попередня обробка насіння метаболічно активними речовинами пшениці м'якої (*T. aestivum*) виявила чіткий стимулювальний ефект на функціонування системи антиоксидантного захисту. Це пояснюється тим,  $\alpha$ -токоферол є одним з найважливіших антиоксидантів. Він взаємодіє з поліненасиченими ацильними групами та захищає поліненасичені жирні кислоти від перекисного окислення ліпідів шляхом видалення пероксирадикалів ліпідів і гасіння АФК. Під час цього процесу токофероли віддають свій фенольний водень вільним радикалам ліпідів, нейтралізуючи таким чином радикал. Останні радикали токоферолу є більш стабільними, менш реакційноздатними і, що більш важливо, можуть бути перетворені у відповідний токоферол шляхом реакції з іншими антиоксидантами, такими як аскорбат або глутатіон. Крім того,  $\alpha$ -токоферол здатний дезактивувати синглетний кисень, який окислює мембранні ліпіди, білки, амінокислоти, нуклеїнові кислоти, нуклеотиди та вуглеводи. Хімічна реакція  $\alpha$ -токоферолу з синглетним киснем призводить до утворення відповідних хінонів токоферолу (та інших похідних), деякі з яких є потужними антиоксидантами [23, 26].

Однією із найважливіших антиоксидантних властивостей убіхінону є його здатність регенерувати інші антиоксиданти, такі як альфа-токоферол і аскорбінова кислота [27]. Убіхінон, у свою чергу, може не тільки виступати як антиоксидант, а й бути прооксидантом.

Метіонін є основним метаболітом у клітинах рослин та залучений до антиоксидантної системи, приймаючи участь у біосинтезі глутатіону [28, 29].



Параоксибензойна кислота регулює активність комплексу антиоксидантних ферментів, а саме активує ферменти антиоксидантної системи такі, як НАДФН-оксидази, пероксидази та СОД [30].

Сульфур, як складова  $MgSO_4$ , приймає участь у синтезі ферментів, білків, в окисно-відновних процесах клітини через глутатіон та його похідні, підвищуючи посухостійкість рослин [22, 31].

#### **Висновки до розділу 4:**

1. Обробка насіння розчинами метаболічно активних речовин стимулюють активність аскорбатпероксидази в проростках пшениці в умовах посухи. Найвищі показники були виявлені при обробці насіння розчином Е. Відмічена активність аскорбатпероксидази в проростках пов'язана з підвищенням концентрації  $H_2O_2$ , що призводить до активації ферменту.
2. Обробка насіння розчинами метаболічно активних речовин знижує активність каталази в проростках пшениці м'якої (*T. aestivum*) в умовах водного дефіциту. Обробка насіння розчином Mg найефективніше знижує каталазну активність в проростках пшениці. Зниження активності каталази корелює з підвищенням активності аскорбатпероксидази та підвищенням вмістом проліну, що свідчить про компенсаторну дію інших компонентів антиоксидантного захисту.
3. Попередня обробка насіння пшениці розчинами Q, M та комбінаціями EQ, ЕМП та ЕМПМg забезпечила підвищення вмісту аскорбату в проростках пшениці, що вказує на вплив вище зазначених метаболічно активних сполук та їх комбінацій на накопичення аскорбату та забезпечення про-/антиоксидантної рівноваги для відновлення метаболізму.
4. Досліджувані метаболічно активні речовин стимулювали збільшення вмісту глутатіону у проростках в умовах посухи. Найвищі показники були виявлені при обробці насіння розчинами Е, Mg та комбінаціями ЕМП та

ЕМПМg. Підвищений вміст глутатіону свідчить про його активну участь в детоксикації пероксиду водню.

5. Захисна дія метаболічно активних речовин в умовах посухи полягає в індукції нагромадження вмісту вільного проліну у пагонах насіння пшениці м'якої сорту Провінціалка. Це підтверджує перспективність застосування метаболічно активних речовин для адаптації рослин в умовах уповільненого надходження води. Найефективнішими є комбінації: EQ та ЕМПМg.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 4:

1. Suzuki N, Koussevitzky S, Mittler R, Miller G. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant, Cell & Environment*. 2012. Vol. 35(2). P. 259–70. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02336.x>.
2. Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. *Journal of Botany*. 2012. Vol. 2012. P.1–26. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>.
3. Маменко Т. П., Ярошенко О. А., Яворська В. К. Реакції контрастних за посухостійкістю сортів озимої пшениці на дію дефіциту вологи. *Вісник Харківського національного аграрного університету ім. В.В. Докучаєва. Серія «Біологія»*. 2010. № 3 (21). С. 37–43.
4. Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Ibid.* 2006. Vol. 141(2). P. 391–396. <https://doi.org/10.1104/pp.106.082040>.
5. Foyer C.H., Noctor G. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. *New Phytol.* 2000. Vol. 146(3). P. 359–388. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00667.x>.
6. Соколовська-Сергієнко О. Г. Інтенсивність фотосинтезу та активність антиоксидантних ферментів листків озимої пшениці за різних умов

мінерального живлення. Фізіологія і біохімія культурних рослин. 2013. Т. 45, № 3. С. 206–212.

7. Latef A.A. Changes of antioxidative enzymes in salinity tolerance among different wheat cultivars. *Ibid.* 2010. Vol. 38(1). P. 43–55. <https://doi.org/10.1556/CRC.38.2010.1.5>.

8. Nakano Y., Asada K. Hydrogen peroxidase is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol.* 1981. Vol. 22(5). P. 867–880.

9. Ashraf M., Harris P. J. C. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica.* 2013. Vol. 51(2). P. 163–190. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>.

10. Chakrabarty A., Aditya M., Dey N., Bani N., Bhattacharjee S. Antioxidant signaling and redox regulation in drought – and salinity-stressed plants. In Hossain, M. et al. (Eds.). *Drought Stress Tolerance in Plants.* 2016. Vol. 1. P. 465–498. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4\\_20](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_20).

11. Petrov V.D., Breusegem F.V. Hydrogen peroxide – a central hub for information flow in plant cell. *AoB Plants.* 2012. pls014. <https://doi.org/10.1093/aobpla/pls014>.

12. Колупаєв Ю.Є., Карпець Ю.В. Активні форми кисню, антиоксиданти і стійкість рослин до дії стресорів. Київ: Логос, 2019. 277 с.

13. Попович В.В. Залежність ферментної активності каталази від вмісту крохмалю в рудеральній рослинності сміттєзвалищ. *Вісник ЛДУБЖД.* 2018. №18. С.139–145. <https://doi.org/10.32447/20784643.18.2018.16>.

14. Більчук В.С., Россіхіна-Галича А.С. Аскорбат-глутатіонова захисна система рослин кукурудзи за дії іонів нікелю. *Регуляторні механізми в біосистемах.* 2012. №3 (2). С. 9–14. <https://doi.org/10.15421/021225>.

15. Контурська О.О., Палладіна Т.О. Активність ензимів аскорбат-глутатіонового циклу в листках проростків кукурудзи в умовах засолення та обробки адаптогенними препаратами. *Український біохімічний журнал.* 2012. Т. 84, № 6. С.139–144.

16. Foyer, C.H., Noctor, G. Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. *Plant Physiol.* 2011. Vol. 155, P. 2–18. <https://doi.org/10.1104/pp.110.167569>.
17. Жук О.І. Формування адаптивної відповіді рослин на дефіцит води. *Фізіологія і біохімія культурних рослин.* 2011. Т. 43, №1. С. 26–37.
18. Strohm M. Regulation of glutathione synthesis in leaves of transgenic poplar (*Populus tremula* x *P. alba*) overexpressing glutathione-synthetase *The Plant J.* 1995. Vol. 7(1). P. 414–145.
19. Карпенко В. П. Вміст глутатіону і аскорбату в листках ячменю ярого за дії гербіциду Калібр 75, регулятора росту рослин Емістим С та біопрепарату Агат-25К // Мат. Всеукр. конф. молодих учених. Умань, 2010. С.36–38.
20. Колодка А.В., Твердохліб О.В. Механізм посухостійкості у рослин. V Міжнародна конференція молодих учених: Харківський природничий форум (19-20 травня 2022 р., м. Харків): збірник тез. Харків, 2022. С. 50–54.
21. Szabados L., Savoure A. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science.* 2010. Vol. 15, No. 2. P. 89–97.
22. Abid M., Haddad M., Ferchichi A. Effect of magnesium sulphate on the first stage of development of Lucerne. *Options Méditerranéennes: Série A.* 2008. Vol.79. P. 405–408.
23. Ali Q., Javed M., Haider M., Habib N., Rizwan M., Perveen R., Ali S., Alyemeni M., El-Serehy H., Al-Misned, F.  $\alpha$ -Tocopherol foliar spray and translocation mediates growth, photosynthetic pigments, nutrient uptake, and oxidative defense in Maize (*Zea mays* L.) under drought stress. *Agronomy.* 2020 Vol. 10, No. 9, P.1235. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091235>.
24. Liu M, Lu S. Plastoquinone and Ubiquinone in Plants: Biosynthesis, Physiological Function and Metabolic Engineering. *Front Plant Sci.* 2016. Vol. 7. P. 1898. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01898>.
25. Нестеренко О.Г., Рашидов Н.М. Визначення кореляції між вмістом проліну та води в коренях *Pisum sativum* L. під впливом абіотичних стресових факторів. *Біологічні системи.* 2017. Т. 9, Вип. 2. С. 192–196.

26. Sattler S., Gilliland L., Magallanes-Lundback M., Pollard M., Della Penna D. Vitamin E is essential for seed longevity and for preventing lipid peroxidation during germination. *Plant Cell*, 2004. Vol. 16(6). P.1419–1432. <https://doi.org/10.1105/tpc.021360>.
27. Дзюба В., Кучменко О. Сучасні уявлення про роль убіхінону в процесах метаболізму клітини. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2017. №75. С. 3–13.
28. Matthews B. F. Lysine, Threonine, and Methionine Biosynthesis / In: Singh B. K., Ed., *Plant Amino Acids: Biochemistry and Biotechnology*, Marcel Dekker Inc New York, 1999. Vol.6(11). P. 205-225.
29. Martinez Y., Li X., Liu G. et al. The role of methionine on metabolism, oxidative stress, and diseases. *Amino Acids*. 2017. 12(49). P. 2091–2098. <https://doi.org/10.1007/s00726-017-2494-2>.
30. Barkosky R.R., Einhellig F.A. Allelopathic interference of plant water relationships by para-hydroxybenzoic acid. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*. 2003. Vol. 44. P.53–58.
31. Guo W, Chen S, Hussain N, Cong Y, Liang Z, Chen K. Magnesium stress signaling in plant: just a beginning. *Plant Signal Behav*. 2015. Vol. 3(10). e992287. <https://doi.org/10.4161/15592324.2014.992287>.

## РОЗДІЛ 5

### УЗАГАЛЬНЕННЯ

Пшениця є однією з найважливіших сільськогосподарських культур у світі. Україна належить до країн лідерів у світовому виробництві пшениці. Нарощування виробництва пшениці в Україні зростає та є пріоритетним завданням. В умовах змін клімату сільське господарство є однією з найбільш уразливих галузей, так як ці зміни викликають зменшення продуктивності сільськогосподарських культур [1]. Несприятливі умови навколишнього середовища висувають надзвичайно важливе завдання перед аграріями – підвищення продуктивності пшениці для забезпечення населення якісними та безпечними продуктами харчування, тваринництва – кормами, а промисловість – сировиною. Одним із найгостріших екологічних факторів, який негативно впливає на якість та продуктивність пшениці є водний дефіцит, спричинений посухою. Вважається, що до 50% врожаю втрачається тільки під впливом посухи [2, 3]. Недостатнє водозабезпечення гальмує фізіолого-біохімічні процеси, ріст і розвиток рослин, що призводить до зниження кількості накопиченої рослинами органічної речовини [4, 5]. Реакція рослин на дефіцит вологи є комплексною відповіддю, яка включає сприйняття рослинним організмом дії стресора та формуванням різних складних механізмів стійкості та адаптації [6].

В умовах сьогодення у галузі рослинництва застосовують біологічні рістрегулюючі препарати для попередньої обробки насіння та для позакореневого підживлення рослин. На сьогодні використання біопрепаратів є невід’ємним аспектом сучасного рослинництва, вони оптимізують живлення рослин, стимулюють їх розвиток і сприяють підвищенню продуктивності [7, 8]. З цих причин пошук нових ефективних регуляторів росту рослин є актуальними науковими дослідженнями у всьому світі.

Перспективними регуляторами росту зернових культур можуть бути метаболічно активні речовини та їх комбінації. Вони є не токсичними для здоров'я людини та тварин та високоефективними в малих концентраціях [9-11].

У дисертаційній роботі вперше з'ясовано особливості впливу обробки насіння метаболічно активними речовинами та їх комбінаціями на фізіолого-біохімічні особливості формування посухостійкості пшениці м'якої.

З'ясовано, що метаболічно активні сполуки та їх комбінації володіють рістрегулюючими і антистресовими властивостями, сприяють росту кореневої системи в умовах посухи. Встановлено, що використання метаболічно активних речовин в умовах посухи сприяло кращому проростанню насіння пшениці м'якої сорту Провінціалка. Попередня обробка насіння пшениці комбінацією ЕМППMg є найефективнішою комбінацією для стимуляції проростання насіння в умовах посухи.

Встановлено, що обробка насіння розчином М найбільш ефективно стимулювала коренеутворення проростків пшениці в умовах дефіциту води. Розчини Q, Mg та комбінації ЕМП і ЕМППMg виявились більш ефективними у порівнянні з іншими варіантами дослідження і дали можливість збільшити лінійний ріст коренів за умов водного дефіциту.

В дисертаційній роботі вперше показано, що попередня обробка насіння метаболічно активними сполуками та їх комбінаціями оптимізує процес розвитку надземних органів пшениці м'якої сорту Провінціалка за умов водного дефіциту. Найвищу стимулюючу дію щодо розвитку пагону пшениці за умов водного дефіциту мають розчин Q та комбінація EQ.

На основі аналізу експериментальних досліджень встановлено, що обробка насіння метаболічно активними сполуками посилює процеси накопичення маси сирої речовини та вмісту води у тканинах надземних і підземних органів пшениці в умовах уповільненого надходження води. Найефективніше стимулювали приріст сирої маси коренів та пагону розчини Q,

Mg, та комбінація EQ. Обробка насіння розчином E та комбінацією ЕМПМg стимулювали накопичення вмісту води у тканинах як коренів, так пагону в умовах водного дефіциту.

В дисертаційній роботі вперше показано, що обробка насіння метаболічно активними сполуками та їх комбінаціями впливає на формування ксероморфної структури листків та водний потенціал пагонів проростків пшениці м'якої сорту Провінціалка за умов водного дефіциту.

Продемонстровано вплив досліджуваних сполук на показники площі асиміляційної поверхні проростків пшениці сорту Провінціалка в умовах посухи. Використання розчинів П, Q, Mg та комбінації ЕМПМg найефективніше стимулюють збільшення площі асиміляційної поверхні проростків пшениці в умовах посухи.

На основі експериментальних досліджень та їх теоретичного аналізу встановлено, що застосування комбінацій метаболічно активних сполук для обробки насіння в умовах водного дефіциту викликає певні зміни в пігментному складі листків. Показано, що метаболічно активні сполуки стимулювали синтез суми хлорофілів *a* і *b* у листках пшениці в умовах водного дефіциту. Обробка насіння розчинами Q, M та комбінаціями EQ та ЕМПМg сприяє максимальній реалізації фотосинтетичної продуктивності в умовах дефіциту вологи за рахунок посилення ксероморфної будови листків.

В дисертаційній роботі вперше встановлено, що обробка насіння пшениці сорту Провінціалка метаболічно активними сполуками та їх комбінаціями впливає на активність ферментів антиоксидантного захисту проростків в умовах посухи. Розчин E найкраще стимулює активність аскорбатпероксидази в проростках пшениці в умовах посухи. Метаболічно активні речовини знижують активність каталази в проростках пшениці м'якої в умовах водного дефіциту. Зниження активності каталази корелює з підвищенням активності аскорбатпероксидази та підвищенням вмістом проліну, що свідчить про компенсаторну дію інших компонентів антиоксидантного захисту. Обробка



насіння пшениці розчинами Q, M та комбінаціями EQ, ЕМП та ЕМПМg забезпечила підвищення вмісту аскорбату в проростках пшениці, а розчини E, Mg та комбінації ЕМП та ЕМПМg стимулювали збільшення вмісту глутатіону у проростках в умовах посухи.

У дисертаційній роботі з'ясовано, що захисна дія метаболічно активних речовин в умовах посухи полягає в індукції нагромадження вмісту вільного проліну у пагонах насіння пшениці м'якої сорту Провінціалка. Комбінації метаболічно активних речовин EQ та ЕМПМg найефективніше стимулювали накопичення вільного проліну в проростках пшениці в умовах водного дефіциту.

Отримані у дисертаційній роботі результати мають важливе практичне значення для розуміння механізмів антистресової дії метаболічно активних сполук та їх комбінацій та про перспективність їх застосування для зменшення негативного впливу посухи на зернові культури. Представлені в роботі експериментальні дані відкривають перспективу створення на їх основі нових препаратів, здатних проявляти високу ефективність підвищенню посухостійкості зернових культур, а передпосівна обробка насіння метаболічно активними речовинами може бути використана як елементи технології за вирощування зернових культур в умовах водного дефіциту.

Отримані результати мають теоретичне значення і впроваджені у навчальний процес при викладанні навчальних курсів «Фізіологія рослин», «Біохімія рослин» для підготовки здобувачів Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя, навчальних курсів «Інноваційні технології в рослинництві», «Екологічні та біологічні основи вирощування сільськогосподарських культур» для підготовки здобувачів Національного університету «Чернігівський колегіум» імені Т.Г. Шевченка, навчальних курсів «Фізіологія рослин та формування врожаю», «Біохімія та фізіологія рослин», «Екологія рослин» для підготовки здобувачів Таврійського державного агротехнологічного університету імені Дмитра Моторного.

Результати дисертаційного дослідження створюють ґрунтовну теоретичну базу для вирішення наукової задачі розширення асортименту сучасних регуляторів росту рослин, здатних підвищувати посухостійкість зернових культур.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 5:

1. Грицюк П. М., Бачишина Л. Д. Вплив зміни кліматичних умов на динаміку врожайності зернових в Україні. *Науковий журнал «Економіка України»*. Київ, 2016. № 6 (655). С. 68–75.
2. Твердохліб О.В., Богуславський Р.Л. Видове різноманіття пшениці, напрямки і перспективи його використання. *Збірник наукових праць Уманського національного університету садівництва*. Умань, 2012. Вип. 80, ч. 1. С. 37–47.
3. Моргун В.В., Дубровна О.В., Моргун Б.В. Сучасні біотехнології отримання стійких до стресів рослин пшениці. *Физиология растений и генетика*. 2016. Т. 48, № 3. С. 196–214.
4. Oo A.T., van Huylenbroeck G., Speelman, S. Measuring the Economic Impact of Climate Change on Crop Production in the Dry Zone of Myanmar: A Ricardian Approach. *Climate*, 2020. Vol.8(1). P. 9. <https://doi.org/10.3390/cli8010009>.
5. Nehal N., Sharma N., Singh M., Singh P., Rajpoot P., Kumar Pandey A., Khan A. H., Singh A. K., Yadav R. K. Effect of plant growth regulators on growth, biochemical and yield of Indian mustard [*Brassica juncea*] under drought stress condition. *Plant Archives*, 2017. Vol.117(1). P. 580–584.
6. Oguz M., Aycan M., Oguz E., Poyraz I., Yildiz, M. Drought Stress Tolerance in Plants: Interplay of Molecular, Biochemical and Physiological Responses in Important Development Stages. *Physiologia*, 2022. Vol.2(4). P. 180–197. <http://doi.org/10.3390/physiologia2040015>.
7. Мальцева Н.М., Гаєвський А.П., Дерев'янко К.Ю. Вплив біологічно активних речовин та їх композицій на вміст фотосинтетичних пігментів у

листяках озимої пшениці в умовах дефіциту фосфору. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*, 2011. Т.43, №5. С. 403–411.

8. Ansari O., Azadi M., Sharif-Zadeh F., Younesi E. Effect of Hormone Priming on Germination Characteristics and Enzyme Activity of Mountain Rye (*Secale montanum*) Seeds under Drought Stress Conditions. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2013. Vol. 9(3). P. 61–71.

9. Лісовицький В. В., Кучменко О. Б. Вплив метаболічно-активних речовин на окремі фізіолого-біохімічні показники росту і розвитку огірків сорту Ніжинський. *Наукові записки НаУКМА. Біологія і екологія*. 2020. Том 3. С. 35–42. <http://doi.org/10.18523/2617-4529.2020.3.35-42>.

10. Козючко А.Г., Гавій В.М., Кучменко О.Б. Вплив передпосівної обробки насіння метаболічно активними речовинами на окремі фізіологічні показники сої сорту Аннушка та її продуктивність. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія*. Тернопіль : ТНПУ ім. В. Гнатюка, 2020. Вип. № 1–2 (79). С. 84–90. <http://doi.org/10.25128/2078-2357.20.1-2.12>.

11. Кучменко О.Б., Куриленко А.О., Куриленко О.В., Гавій В.М. Вплив комбінацій метаболічно активних сполук на окремі фізіолого-біохімічні показники жита озимого (*Secale cereale* L.) на різних етапах розвитку // «Новітні агротехнології»: матеріали I міжнародної науково-практичної конференції (Київ, 10 вересня 2020 р.) / Міністерство розвитку економіки, торгівлі та сільського господарства України, Український інститут експертизи сортів рослин. Вінниця: ТОВ «ТВОРИ», 2020. С. 13–14.

## ВИСНОВКИ

1. Використання комбінації метаболічно активних сполук ЕМПМg в умовах посухи сприяло кращому проростанню насіння пшениці м'якої сорту Провінціалка. Попередня обробка зазначеною комбінацією стимулювала проростання насіння на 20% порівняно з показниками контролю та на 25% порівняно з показниками насіння, яке знаходилося у змодельованих умовах посухи.

2. Застосування розчинів Q та Mg для попередньої обробки насіння пшениці стимулювало розвиток кореневої системи проростків в умовах водного дефіциту. Попередня обробка розчином Q найбільш ефективно стимулювала лінійний ріст коренів проростків в умовах водного дефіциту, перевищуючи показник контролю на 16,9%. Висока ефективність щодо стимулювання лінійного росту коренів проростків пшениці в умовах посухи була відмічена також при використанні розчину Mg. Розчини Q та Mg нівелюють інгібуючий вплив водного дефіциту та посилюють процеси накопичення маси коренів. Маса сирої речовини коренів проростків за обробки насіння розчином Q зростає на 17,1%, за обробки розчином Mg – на 20%, порівняно з показниками контролю.

3. Обробка насіння розчином Q дала можливість стимулювати ріст надземної частини проростків пшениці в умовах водного дефіциту. Показники лінійного росту пагонів проростків за обробки розчином Q перевищили показники контролю на 22,1%, а показники маси сирої речовини пагону проростків – на 41,8%.

4. Комбінація ЕМПМg підсилює водозатримуючі процеси надземних і підземних органів. Зазначена комбінація показала найвищий результат стимулювання накопичення вмісту води у тканинах коренів, перевищуючи показники рослин, насіння яких знаходилося в умовах посухи на 11,5%.

5. Використання розчинів П, Q та Mg призводило до збільшення асиміляційної поверхні проростків пшениці. За обробки насіння розчином П в умовах водного дефіциту площа асиміляційної поверхні проростків зростала на 17,7%, за обробки розчином Q – на 16,5%, розчином Mg – на 16,2% порівняно з площею асиміляційної поверхні проростків, насіння яких знаходилося в умовах водного дефіциту. Комбінація EQ найефективніше стимулювала синтез хлорофілу. Так, за обробки насіння зазначеною комбінацією показник вмісту хлорофілу *a* перевищував показник контролю на 26,9%, вмісту хлорофілу *b* – на 18,8%, показник суми хлорофілів *a* і *b* у листках на 27,8%. Висока ефективність щодо вмісту хлорофілу *a*, хлорофілу *b* та суми хлорофілів *a* і *b* в листках проростків пшениці в умовах посухи була відмічена також при використанні Q та M та комбінації EMPMg. Збільшення вмісту зелених фотосинтетичних пігментів за обробки насіння пшениці комбінаціями EQ, EMPMg та метаболічно активними речовинами як Q та M, відносно незначної площі асиміляційної поверхні є показником ксероморфної структури листків, що вказує на високу адаптаційну здатність пшениці м'якої сорту Провінціалка до умов посухи.

6. Метаболічно активні сполуки та їх комбінації активують складові антиоксидантного захисту проростків пшениці сорту Провінціалка та дозволяють зменшити прояви окисних процесів, що є невід'ємними наслідками дії посухи. Обробка насіння розчином E найкраще стимулювала активність аскорбатпероксидази в проростках пшениці, перевищуючи показник контролю на 65,5% та на 2,4% порівняно з показниками проростків, насіння яких знаходилося у змодельованих умовах посухи. Обробка насіння розчином Mg найефективніше зменшила каталазну активність в проростках пшениці, що корелює з підвищенням активності аскорбатпероксидази та свідчить про компенсаторну дію ферментів антиоксидантної системи.

7. Обробка насіння пшениці розчином Q найефективніше збільшила вміст аскорбату в проростках на 46,3% порівняно з проростками, насіння яких

знаходилося в умовах водного дефіциту. Підвищення вмісту аскорбату в проростках пшениці також відмічено за обробки насіння пшениці комбінаціями ЕМП та ЕМПМg. Найвищі показники глутатіону у проростках в умовах посухи були виявлені при обробці насіння розчином Е та комбінацією ЕМП, перевищуючи показники контролю на 31,4%, та 30,7% відповідно, та показники ПЕГ 6000 на 59,9% та 59,2%. Комбінації EQ та ЕМПМg найефективніше стимулювали накопичення вільного проліну в проростках пшениці в умовах водного дефіциту, перевищуючи показники насіння, що знаходилося в змодельованих умовах посухи, на 77,8% та 71,1% відповідно.

8. Обробка насіння розчином Q, комбінаціями EQ та ЕМПМg ефективно підвищує адаптивні зміни кореневої системи, пагонів проростків, листового та фотосинтетичного апарату проростків пшениці м'якої до умов водного дефіциту, а обробка насіння розчином Е, комбінаціями EQ, ЕМП та ЕМПМg посилює активність ферментів та компонентів системи антиоксидантного захисту проростків пшениці м'якої, що приймають участь у нейтралізації активних форм кисню в умовах водного дефіциту. Зазначені метаболічно активні речовини можуть бути використані для виробництва нових сучасних препаратів для підвищення посухостійкості зернових культур.

## ДОДАТКИ

*Додаток А*



Міністерство освіти і науки України  
НІЖИНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ  
ІМЕНІ МИКОЛИ ГОГОЛЯ

вул. Графська, 2, м. Ніжин, Чернігівська обл., 16602  
тел.: (04631) 7-19-67, факс: (04631) 2-53-09  
e-mail: [ndu@ndu.edu.ua](mailto:ndu@ndu.edu.ua), код ЄДРПОУ 02125668

24.10.2023 № 01-14/812

На № \_\_\_\_\_ від \_\_\_\_\_

Акт про впровадження в навчальний процес кафедри біології  
Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя результатів  
дисертаційного дослідження Паливоди Юлії Миколаївни

Результати наукового дослідження в рамках виконання дисертаційної роботи за темою «Фізіолого-біохімічні механізми формування посухостійкості м'якої пшениці за дії метаболічно активних сполук» на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – Біологія були використані під час викладання навчальних курсів «Фізіологія рослин», «Біохімія рослин» у Ніжинському державному університеті імені Миколи Гоголя в період 2022-2023 н.р.

Використання отриманих результатів дозволяє поглибити розуміння студентами впливу метаболічно активних сполук на формування механізмів посухостійкості зернових культур.

Ректор університету



Олександр САМОЙЛЕНКО

*Додаток А.1.*



**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ**  
**НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ**  
**«Чернігівський колегіум» імені Т.Г.Шевченка**

вул. Гетьмана Полуботка, 53, м. Чернігів, 14013, Тел. 3-36-10  
E-mail chnpu @ chnpu.edu.ua Код ЄДРПОУ 02125674

31.10.2023 № 13

На № \_\_\_\_\_ від \_\_\_\_\_

**Акт**

про впровадження в навчальний процес кафедри лісового господарства та агротехнологій Національного університету "Чернігівський колегіум" імені Т.Г. Шевченка результатів дисертаційного дослідження  
Паливоди Юлії Миколаївни

Результати наукового дослідження в рамках виконання дисертаційної роботи за темою «Фізіолого-біохімічні механізми формування посухостійкості м'якої пшениці за дії метаболічно активних сполук» на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – Біологія були впроваджені в навчальний процес кафедри лісового господарства та агротехнологій і використані під час викладання навчальних курсів «Інноваційні технології в рослинництві», «Екологічні та біологічні основи вирощування сільськогосподарських культур» у студентів галузі знань 20 Аграрні науки та продовольство спеціальності 201 Агроніомія за освітніми ступенями бакалавр та магістр денної форми навчання в період 2023-2024 н.р.

Використання отриманих результатів дозволяє поглибити уявлення здобувачів освіти про перспективність використання метаболічно активних сполук, що можуть бути використані у технології вирощування зернових культур в умовах водного дефіциту.

Ректор



Олег ШЕРЕМЕТ

Григорій МАЧУЛЬСЬКИЙ  
0634686851

*Додаток А.2.*





УКРАЇНА

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

**ТАВРІЙСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРОТЕХНОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ  
імені ДМИТРА МОТОРНОГО**

Юридична адреса: проспект Богдана Хмельницького 18, місто Мелітополь, Запорізька область, 72312

Фактична адреса: вул. Жуковського, 66, м. Запоріжжя, 69600, Україна

тел: (061) 289-12-99.; (099) 614-83-02, e-mail: office@tsatu.edu.ua код ЄДРПОУ 00493698

04.11.2023 № 54/3/649

На № \_\_\_\_\_ від \_\_\_\_\_

**Акт про впровадження**

в навчальний процес кафедри рослинництва та садівництва імені проф.  
В.В. Калитки Таврійського державного агротехнологічного університету  
імені Дмитра Моторного результатів дисертаційного дослідження  
Паливоди Юлії Миколаївни

Результати наукового дослідження в рамках виконання дисертаційної роботи за темою «Фізіолого-біохімічні механізми формування посухостійкості м'якої пшениці за дії метаболічно активних сполук» на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – Біологія були використані під час викладання навчальних курсів «Фізіологія рослин та формування врожаю», «Біохімія та фізіологія рослин», «Екологія рослин» у Таврійському державному агротехнологічному університеті імені Дмитра Моторного в період 2022-2023 н.р.

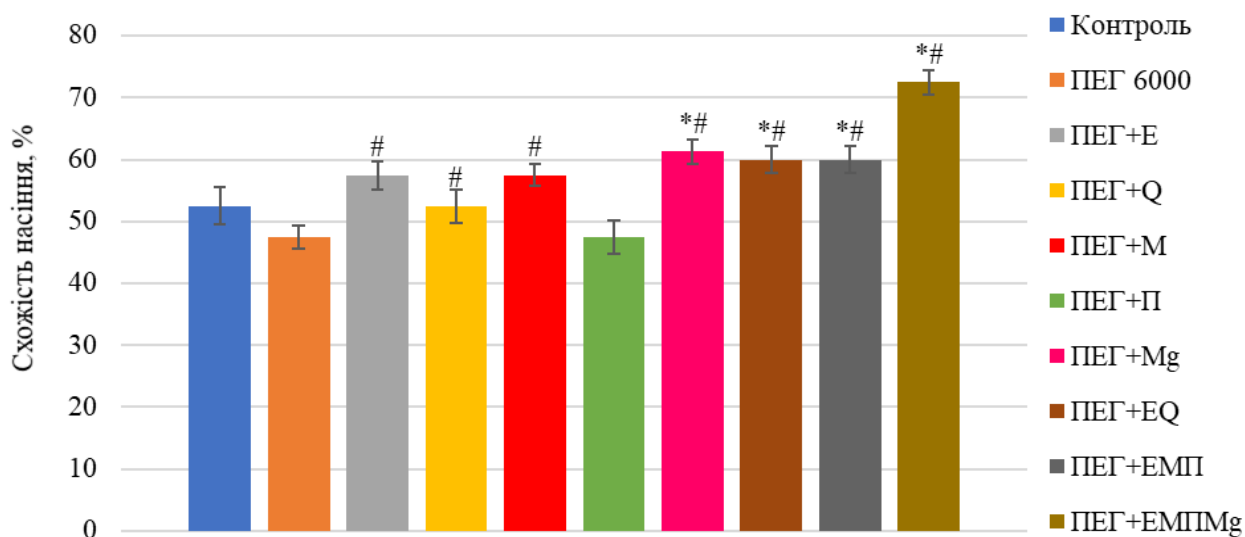
Використання отриманих результатів дозволяє поглибити уявлення студентів про вплив водного дефіциту на морфометричні та біохімічні показники пшениці м'якої, процеси формування механізмів посухостійкості за попередньої обробки насіння метаболічно активними речовинами.

Ректор університету,  
доктор технічних наук, професор

Сергій КЮРЧЕВ

*Додаток А.3.*

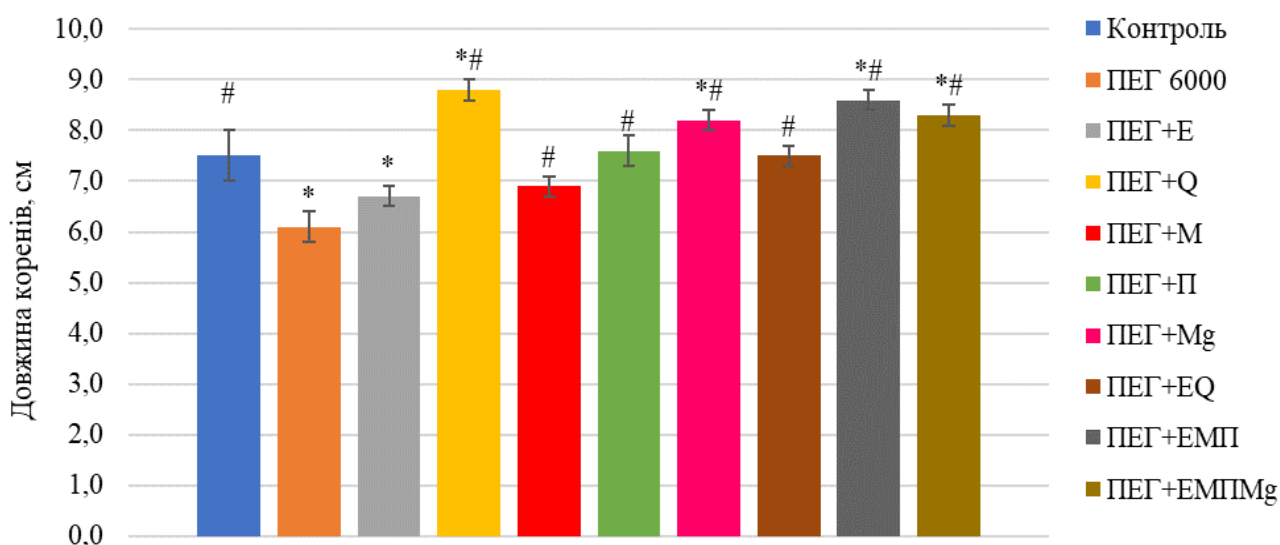
## Додаток Б



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

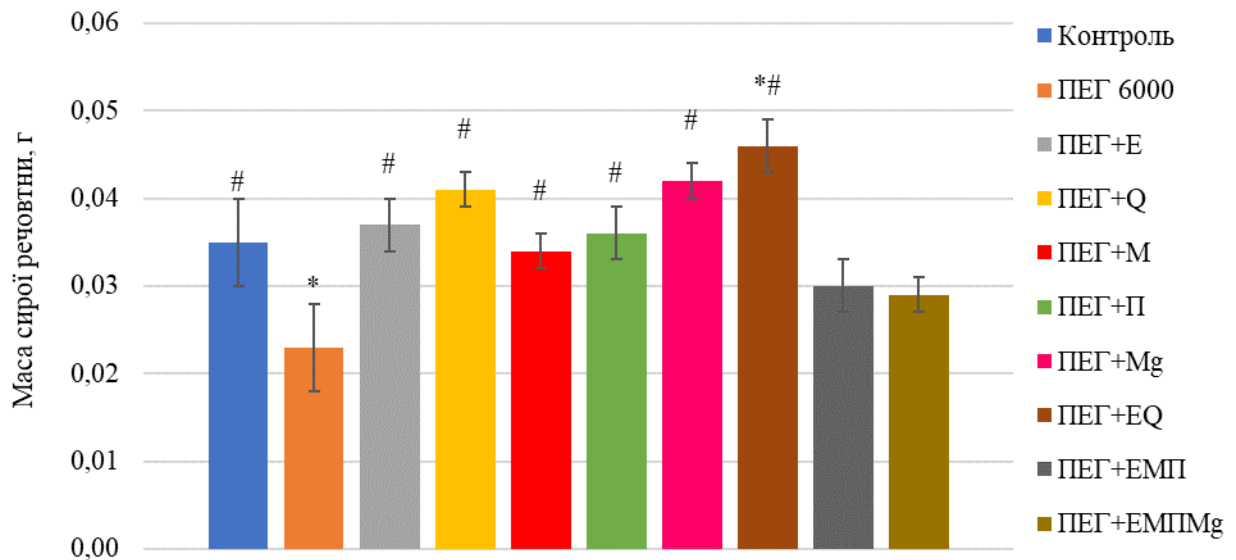
Додаток Б.1. Схожість насіння пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

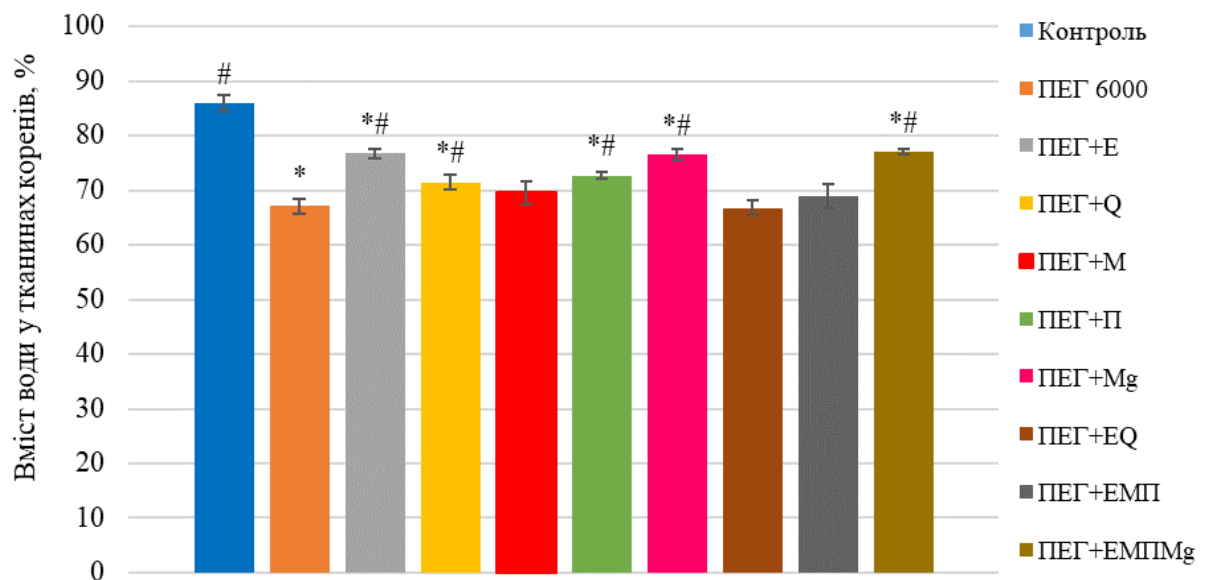
Додаток Б.2. Розвиток кореневої системи 7-ми добових проростків насіння пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

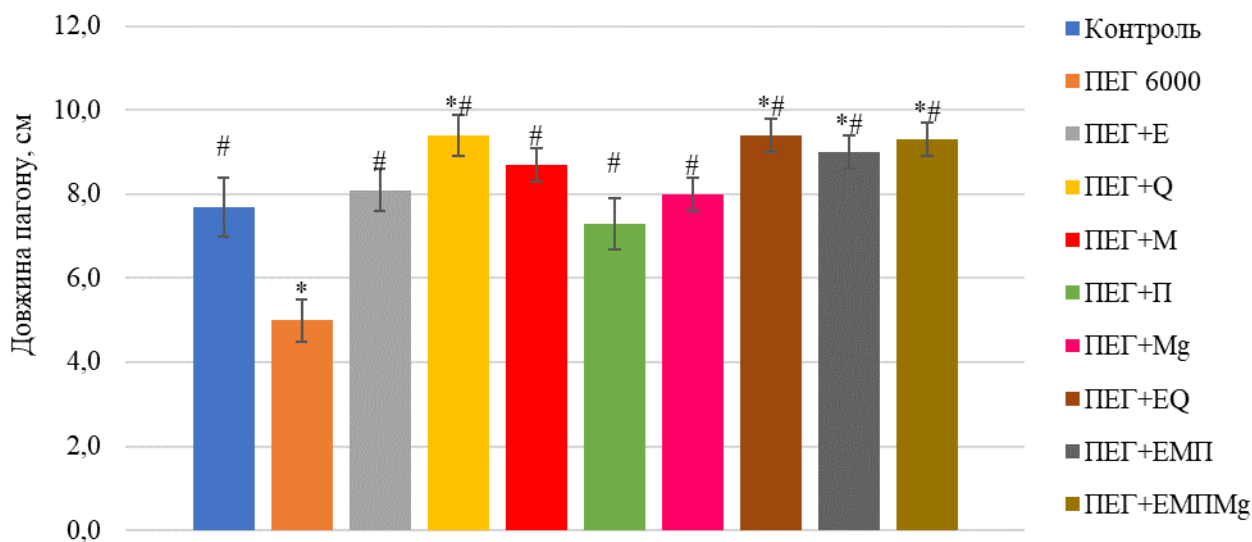
Додаток Б.3. Накопичення біомаси коренів 7-ми добовими проростками пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

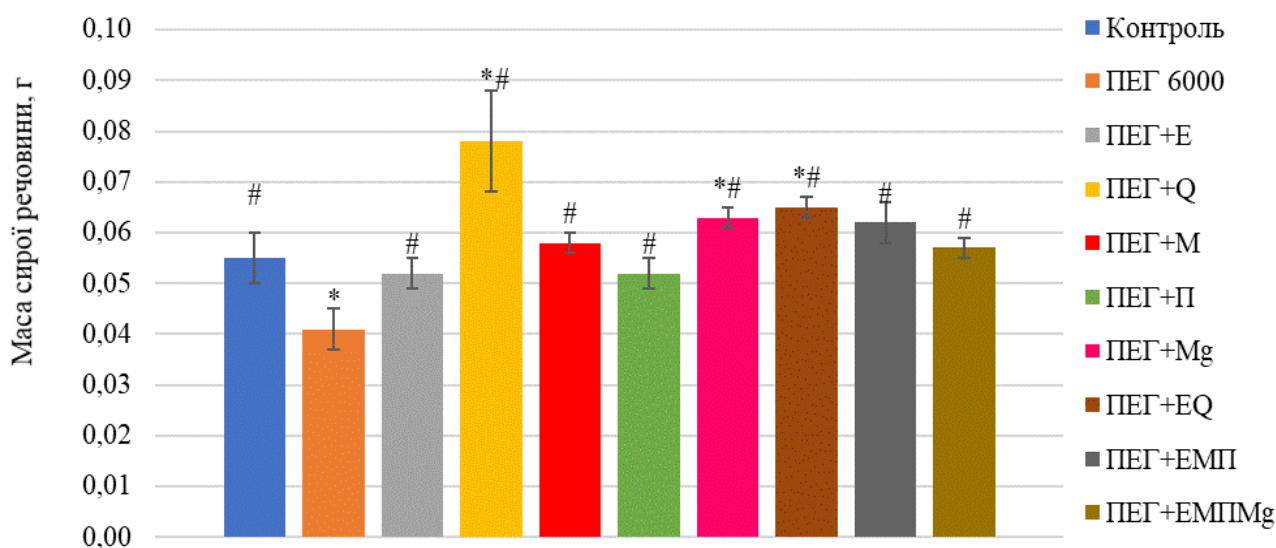
Додаток Б.4. Вміст води у тканинах коренів 7-ми добових проростках пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах посухи за дії метаболічно активних речовин



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

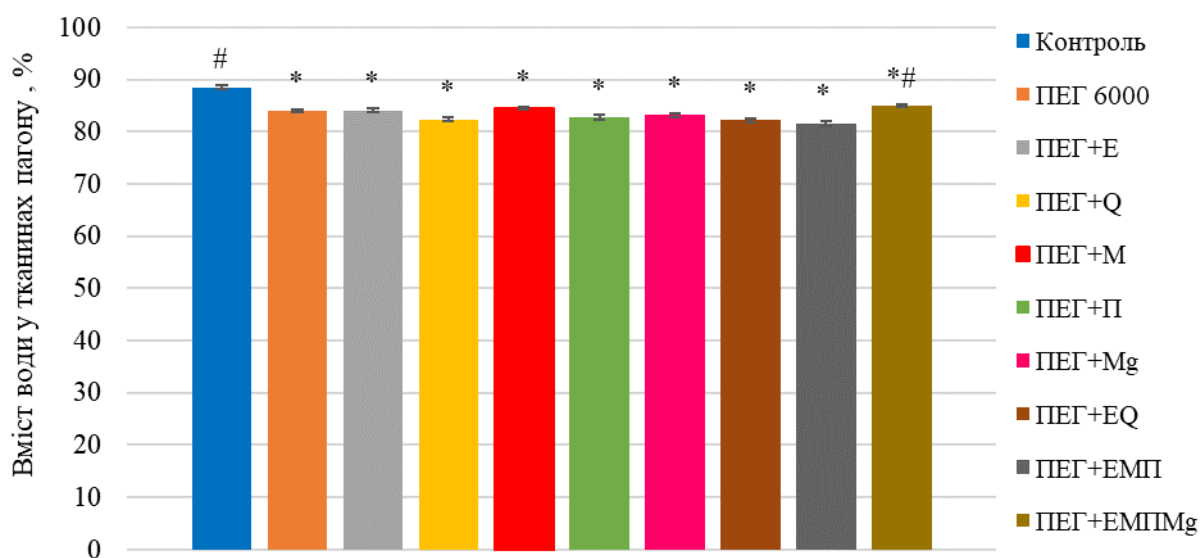
Додаток Б.5. Фізіологічні показники розвитку пагону 7-ми добових проростків насіння пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

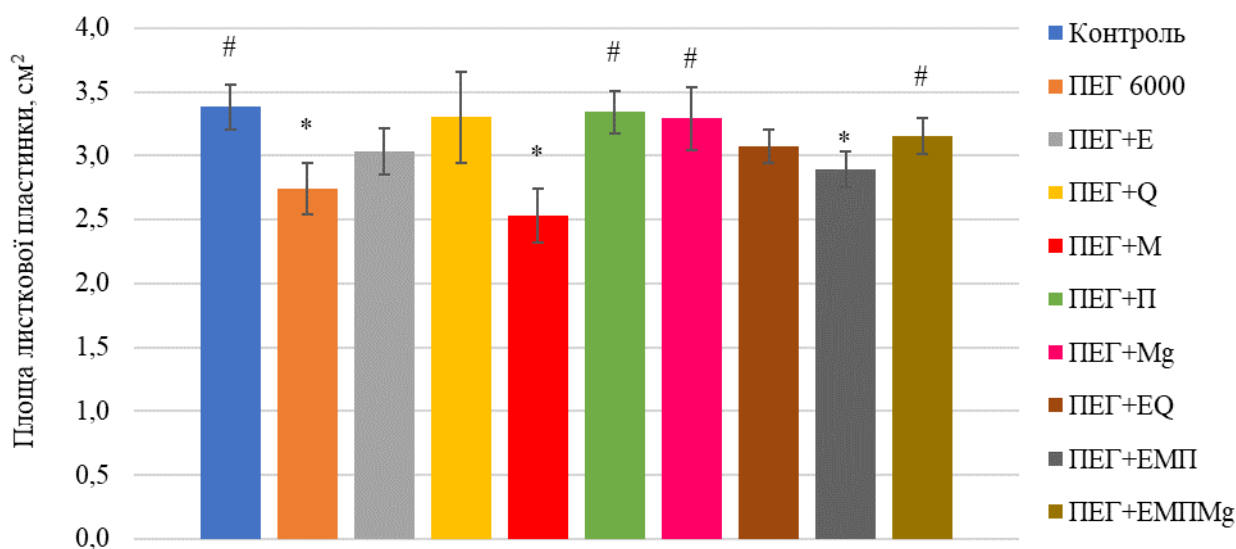
Додаток Б.6. Накопичення біомаси пагонами 7-ми добових проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин



\*Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

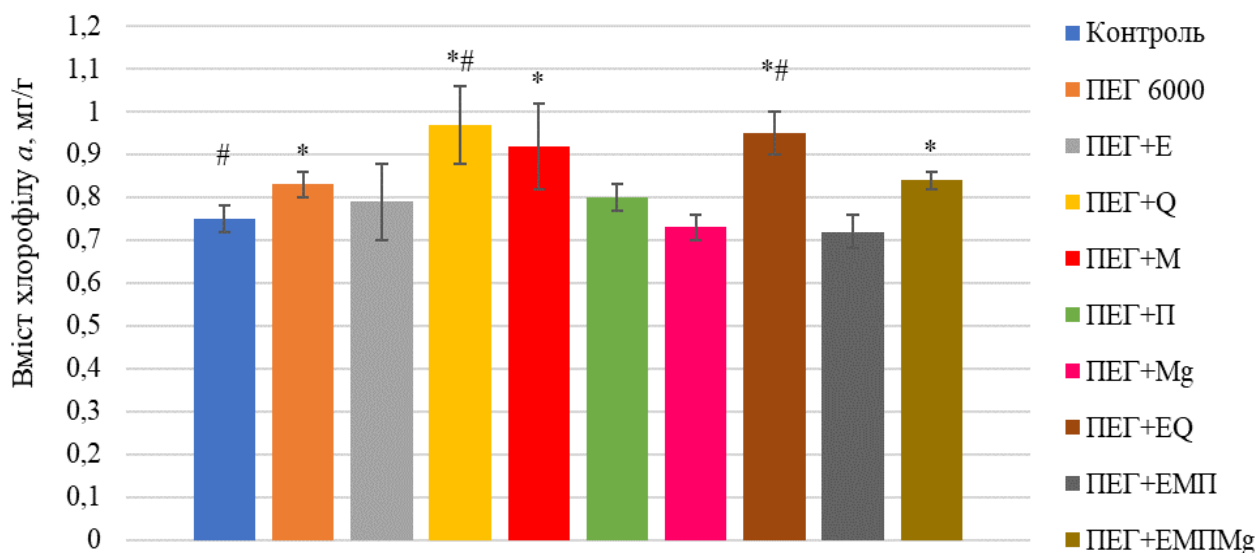
Додаток Б.7. Вміст води у тканинах пагонів проростків 7-ми добових проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

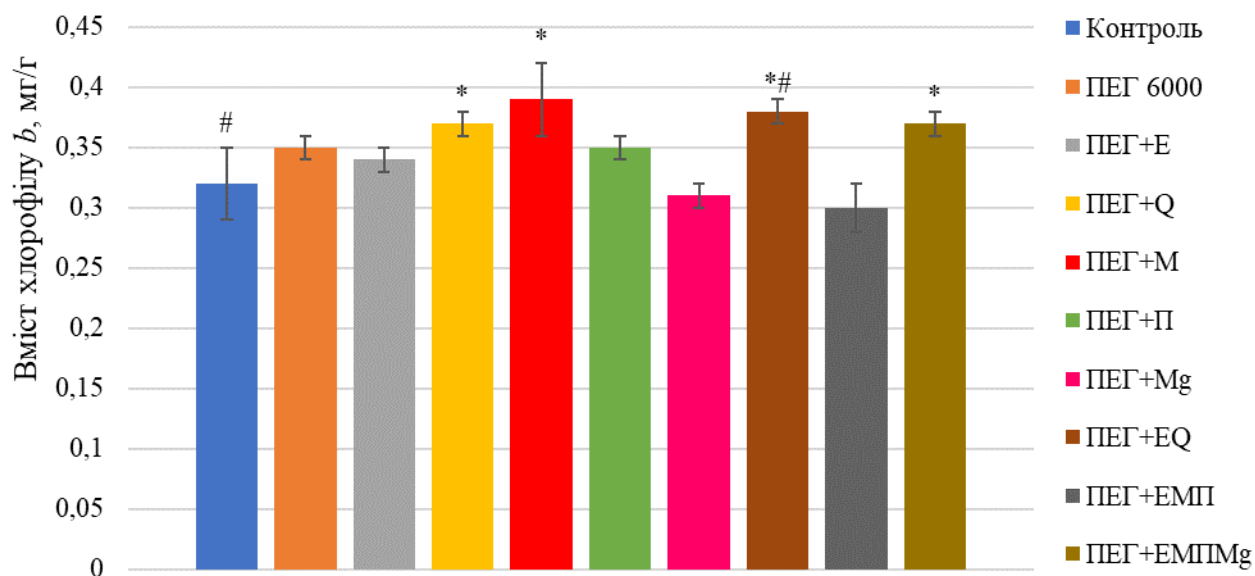
Додаток Б.8. Площа асиміляційної поверхні 7-ми добових проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

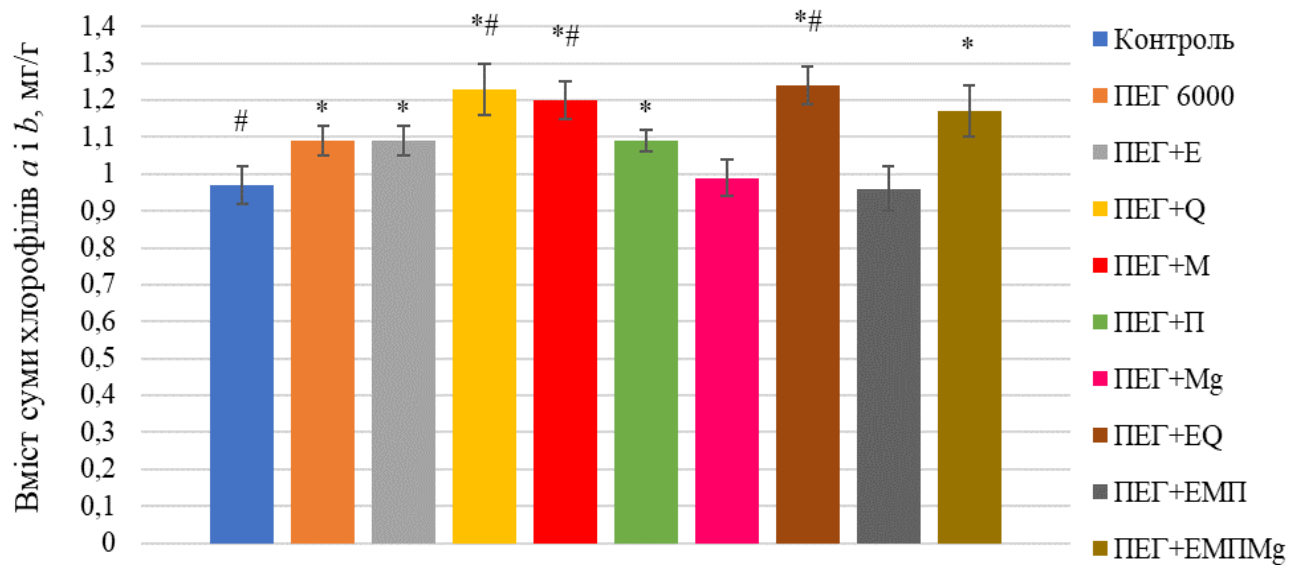
Додаток Б.9. Вміст хлорофілу *a* у листках 7-ми добових проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

Додаток Б.10. Вміст хлорофілу *b* у листках 7-ми добових проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин

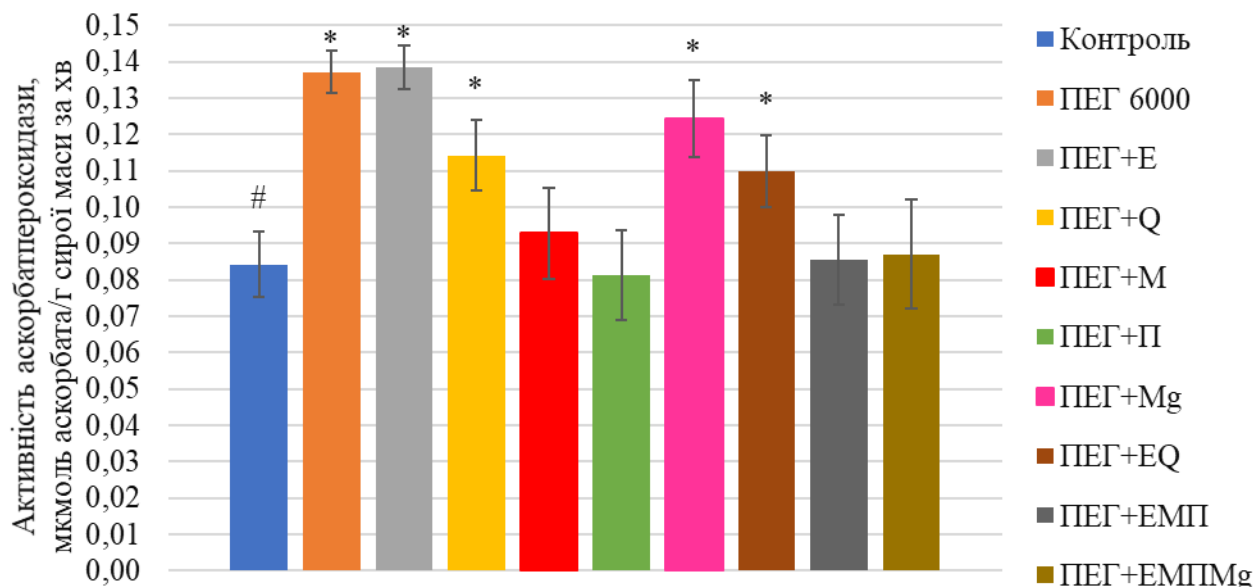


\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

Додаток Б.11. Вміст суми хлорофілів *a* і *b* у тканинах листків 7-ми добових проростків пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин

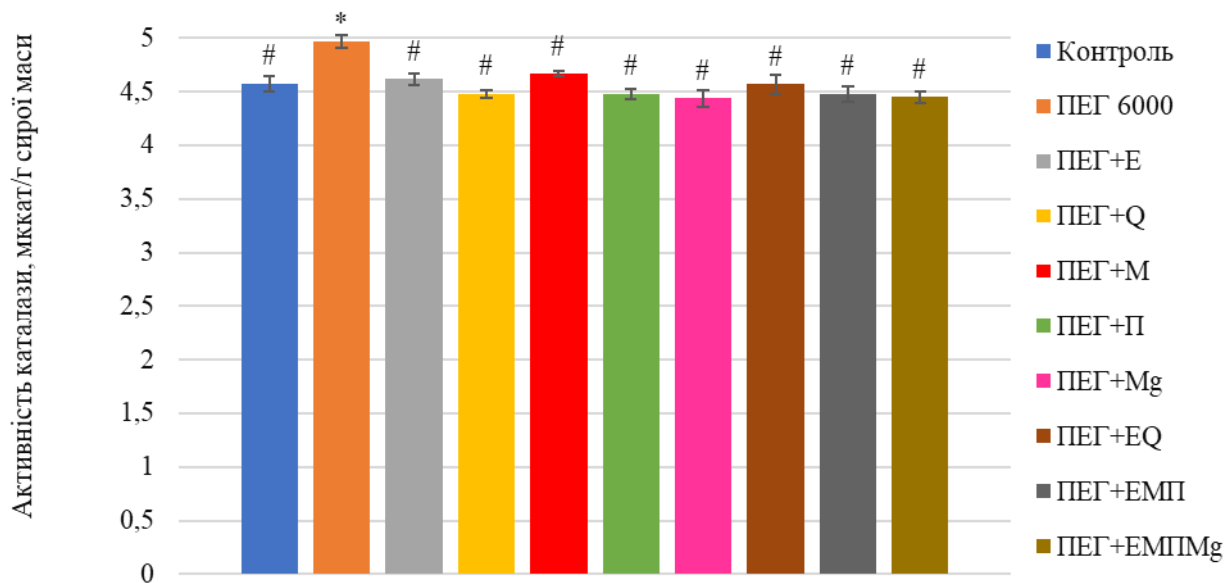
## Додаток В



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

Додаток В.1. Активність аскорбатпероксидази у 10-ти добових проростках пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин

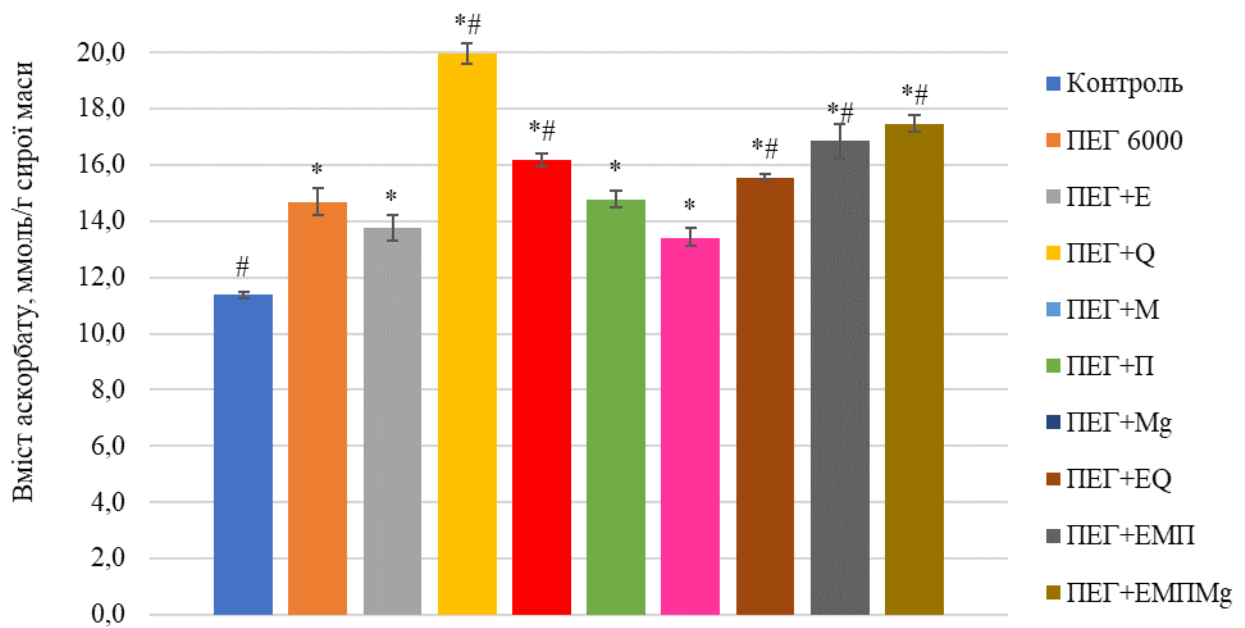


\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

Додаток В.2. Активність каталази у 10-ти добових проростках насіння пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин

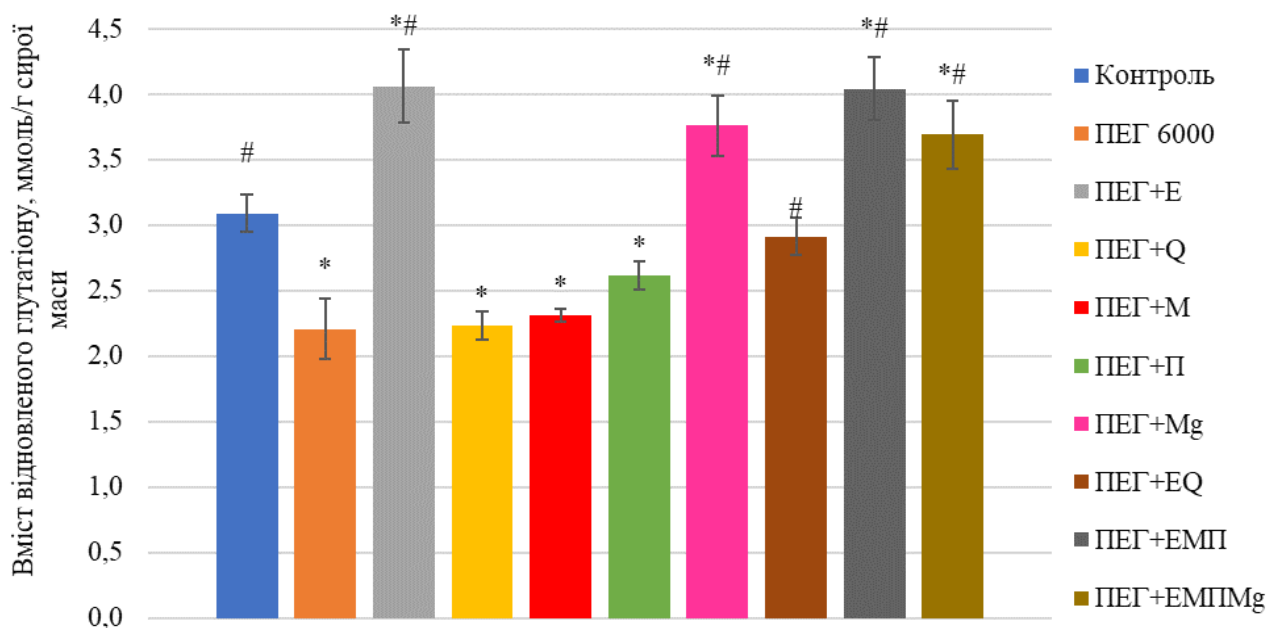




\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

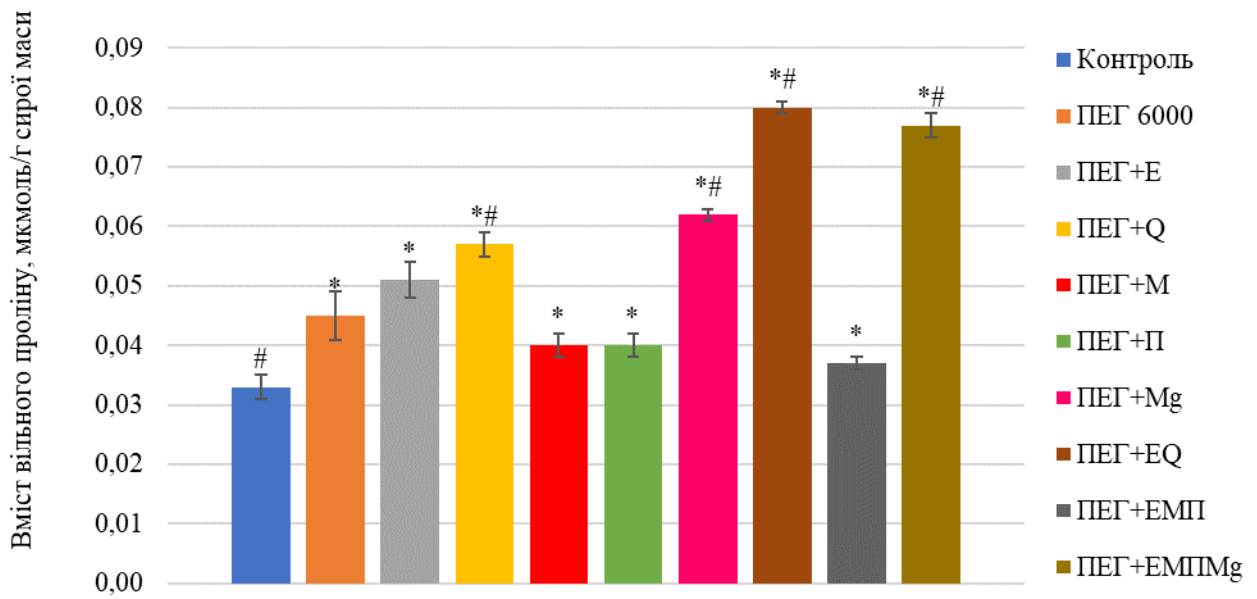
Додаток В.3. Вміст аскорбату у 10-ти добових проростках насіння пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

Додаток В.4. Вміст глутатіону у 10-ти добових проростках насіння пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин



\* Різниця достовірна порівняно з контролем ( $p < 0,05$ );

# - порівняно з групою рослин, насіння яких пророщували в умовах водного дефіциту ( $p < 0,05$ )

Додаток В.5. Вміст вільного проліну у 10-ти добових проростках пшениці м'якої (*T. aestivum*) сорту Провінціалка в умовах водного дефіциту за дії метаболічно активних речовин