

УДК 631.527:633.11

ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІЇ ТА ҐРУНТОВОЇ ПОСУХИ НА РІСТ, ВМІСТ ФОТОСИНТЕТИЧНИХ ПІГМЕНТІВ І МІКРОСТРУКТУРУ ЕПІДЕРМІСУ ЛИСТКА *TRITICUM SPELTA* L.

© 2017 р. **І. В. Косаківська, Л. М. Бабенко,
В. А. Васюк, Л. В. Войтенко**

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національної Академії наук України
(Київ, Україна)*

Досліджено вплив короткотривалої гіпертермії (40°C, 2 год) та ґрунтової посухи на динаміку ростових процесів, вміст фотосинтетичних пігментів і мікроструктуру епідермісу листка *Triticum spelta* L. Показано, що морфологічні зміни, зафіксовані у 14-добових рослин після дії обох стресорів, мали неспецифічні та специфічні ознаки. Зокрема, вплив обох стресорів призводив до зменшення маси та довжини пагонів і кореневої системи, проте більш виразні зміни зареєстровані після дії ґрунтової посухи. За морфометричними показниками корені виявилися більш чутливими до гіпертермії, ніж пагони. За умов гіпертермії та ґрунтової посухи зафіксовано зменшення вмісту хлорофілів і каротиноїдів. Показано, що у період відновлення після ґрунтової посухи відбулося подальше зниження вмісту фотосинтетичних пігментів. Мікроструктурний аналіз епідермісу амфістоматичної листкової пластинки виявив присутність однакової кількості порохів з близькими значеннями розмірів порохових щілин на адаксіальній та абаксіальній поверхнях. За умов ґрунтової посухи та гіпертермії характерні ознаки епідерми листкової пластинки *T. spelta* зберігалися. Разом з тим, збільшилась щільність воску.

Ключові слова: *Triticum spelta*, гіпертермія, ґрунтова посуха, фотосинтетичні пігменти, мікроструктура епідермісу

Глобальне потепління, зумовлене техногенним впливом і природними циклічними космічними та геологічними процесами, супроводжується зростанням амплітуди коливань погодних умов, збільшенням частоти катастрофічних атмосферних явищ і загальним порушенням кліматичної рівноваги. Унаслідок цього зони гарантованого рослинництва поступово перетворюються на регіони ризикованого землеробства (Meehl et al., 2007). Абіотичні стреси спричинюють втрати більше 50% врожаю аграрних культур у світі (Моргун та ін., 2008). Відхилення від звичайної для рослини температури та зволоження викликають дестабілізацію метаболічних процесів. В останні десятиріччя

набули значного розвитку дослідження характеру та ролі пристосувальних змін у перебігу ключових фізіологічних процесів за умов впливу негативних та незвичних екологічних факторів (Косаківська, 2003; 2007). Саме фізіологічна пластичність визначає діапазон виживання та продуктивності рослин (Кордюм и др., 2003). Екофізіологічна характеристика генотипу надзвичайно важлива при виявленні донорів господарсько-цінних ознак та стійкості до екстремальних зовнішніх впливів, скринінгу вихідного селекційного та інтродукційного матеріалу, розробці систем адаптивного землеробства (Жученко, 2008).

Адаптація рослин до стресів контролюється складною молекулярно-генетичною системою, яка запускає певний механізм реагування на стресор, забезпечує гомеостаз та захищає від руйнування клітинні компоненти (Brenner et

Адреса для кореспонденції: Бабенко Лілія Михайлівна,
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул.
Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна;
e-mail: lilia.babenko@gmail.com

ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІЇ ТА ГРУНТОВОЇ ПОСУХИ

al., 2006; Пятыйгин, 2008). На відміну від стійкості до біотичних стресорів, котра переважно контролюється одиничними генами, абіотичні стресори експресують мультигенну систему, що зумовлює складність контролю та інженерії резистентності до певного негативного впливу (Kotak et al., 2007).

Пшениця належить до головних зернових культур в Україні й світі. Важливим елементом технології її вирощування є використання сортів, у яких поєднується достатньо висока урожайність зі стійкістю до біотичних та абіотичних стресорів.

Усі види пшениць за морфологічними ознаками поділяють на голозерні (справжні) й півчасті або полб'яні (Жуковский, 1971). Гексаплоїдний вид *Triticum spelta* L. належить до півчастих пшениць, має 42 хромосоми і генетично споріднений з м'якою пшеницею, що містить геном AⁿBD (Господаренко та ін., 2016). Як окремий біологічний вид спельта виникла на Близькому Сході. Її батьківщиною є, так званий, «Родючий Півмісяць», де вона з'явилася внаслідок спонтанної зміни у геномі *Aegilops squarrosa* (Господаренко та ін., 2016; Бабенко та ін., 2017). Вважають, що це відбулося без втручання людини між 6000 і 5000 рр. до Різдва Христового (Schmitz, 2006; Гончаров, Кондратенко, 2008; Господаренко та ін., 2016) Серед переваг спельти виділяють невибагливість до умов вирощування, високий коефіцієнт кущіння, скоростиглість, високу скловидність зерна, яке не обсыпається та не пошкоджується шкідниками, стійкість до перезволоження, холодо- та зимостійкість (Фляксбергер, 1938; Жуковский, 1971; Дорофеев и др., 1987). Зерно спельти містить до 25% білка, що вдвічі більше ніж у *Triticum aestivum* L., 18 незамінних амінокислот, які відсутні у тваринній їжі, багате ненасиченими жирними кислотами і клітковиною (Шелепов и др., 2004; Горн, 2008). Високі харчові якості та адаптованість до маловитратного органічного землеробства привертають увагу до спельти у багатьох країнах Європи (Твердохліб, Богуславський, 2012).

Раніше нами були дослідженні фізіолого-біохімічні характеристики нових перспективних сортів озимої пшениці за дії абіотичних стресорів (Косаківська та ін., 2014; Babenko et al., 2014; Kosakivska et al., 2014; Бабенко, 2015) Оскільки спельта належить до ймовірних диких попередників *T. aestivum*, метою цієї роботи стало вивчення впливу короткотривалої гіпертермії та ґрунтової посухи на динаміку росто-

вих процесів, вміст фотосинтетичних пігментів та мікроструктуру листової поверхні *T. spelta*.

МЕТОДИКА

Досліди проводили з 14-добовими рослинами *T. spelta* сорту Франкенкорн, створеного в 90-х роках ХХ століття на основі старих сортів спельти шляхом зворотного схрещування. Сорт середньорослий, стійкий до вилягання, надмірного зволоження, морозостійкий, екологічно пластичний, вважається генетично найчистішим сортом *T. spelta* (Schmitz, 2006). Насіння отримане з колекції Національного центру генетичних ресурсів рослин України (м. Харків).

Відкаліброване насіння стерилізували у 80% розчині етилового спирту, відмивали дистильованою водою та замочували на 3 год. Після цього насіння пророщували в термостаті у кюветах на змоченому водою фільтрувальному папері при температурі 24°C впродовж 21 год. Насіння, яке наклюнулось, висаджували у посудини ємністю 2 л. Як субстрат використовували прожарений річковий пісок. Рослини вирощували у контрольованих умовах за температури 20/17°C (день/ніч), інтенсивності освітлення 690 мкмоль квантів/(м²•с), фотоперіоді 16/8 год (день/ніч), відносній вологості повітря 65 ± 5%. Вологість субстрату підтримували на рівні 60% від повної вологоємності. Полив проводили щоденно розчином Кнопа з розрахунку по 50 мл на посудину. Для моделювання гіпертермії 14-добові рослини (у фазі 2 листків) у посудинах з піском поміщали в термостат за температури 40°C на 2 год. Ґрунтову посуху створювали шляхом припинення поливу 14-добових рослин впродовж 4-х наступних діб до моменту зниження вологоємності субстрату вдвічі і в'янення листків. У фазі 2-3 листків (на 18 добу) полив відновлювали, ріст рослин відбувався в нормальних умовах до 23 доби (фаза 2-4 листків).

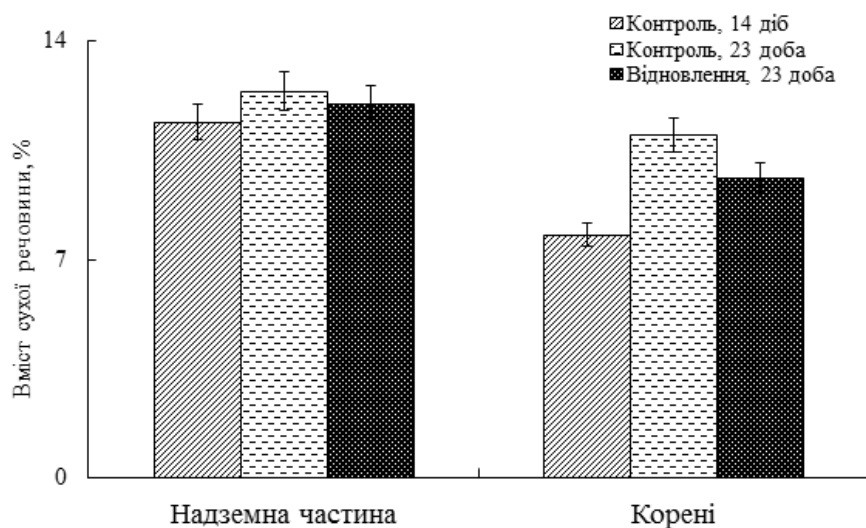
Ріст оцінювали за морфометричними показниками надземної частини та коренів, що визначали після температурного стресу та ґрунтової посухи в період відновлення рослин.

Для аналізу фотосинтетичних пігментів матеріал фіксували у рідкому азоті та зберігали за температури -40°C. Фотосинтетичні пігменти екстрагували 80% ацетоном і визначали за методом Wellburn (1994).

Дослідження мікроструктури поверхні проводили за допомогою сканувального електронного мікроскопа JEOL JSM-6060 LA (Японія). Матеріал зневоднювали у розчинах етило-

Таблиця 1. Вплив гіпертермії (40°C, 2 год на 14 добу) на морфометричні показники рослин *Triticum spelta*

Варіант	Надземна частина		Корені	
	Маса, г	Довжина, см	Маса, г	Довжина, см
Контроль, 14 доба	0,21±0,01	29,4±1,5	0,18±0,01	8,4±0,4
Контроль, 23 доба	0,37±0,02	36,0±1,8	0,26±0,01	16,5±0,8
Відновлення після впливу гіпертермії, 23 доба	0,34±0,02	35,5±1,8	0,21±0,01	15,2±0,8

Рис. 1. Вплив гіпертермії (40°C, 2 год на 14 добу) на вміст сухої речовини (%) надземної частини і коренів рослин *Triticum spelta*.

вого спирту зростаючої концентрації. Після обробки абсолютним спиртом переносили і наклеювали на латунні предметні столики за допомогою адгезивної стрічки, заморожували у рідкому азоті та висушували до повітряно-сухого стану у ліофільній сушці. Для надання кондуктивності покривали шаром золота в іонному запилювачі (Щербатюк та ін., 2015). Розміри структур на мікрофотографіях визначали за допомогою програми UTHSCSA Image Tool 3.0, використовуючи задану приладом на зображенні лінійку-шкалу.

Досліди проводили у двох біологічних та трьох аналітичних повтореннях. Для кожного біологічного повторення відбирали по 40 рослин. Статистичну обробку результатів проводили, використовуючи *t*-критерій Ст'юдента, статистично достовірною вважали різницю при $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

В результаті проведених досліджень було встановлено, що на 23 добу рослини, котрі зазнали дії короткотривалої гіпертермії у віці 14

дб, відставали у рості надземної частини на 8% та коренів на 2% (табл. 1). Вага коренів 23-добових рослин, що зазнали впливу гіпертермії, була на 19% меншою, ніж у контрольних рослин. Гіпертермія негативно вплинула на накопичення маси сухої речовини, яка зменшилась у надземній частині на 3%, а в коренях на 13% (рис. 1).

Слід зазначити, що зафіксовані зміни морфометричних показників *T. spelta* в цілому відповідають отриманим раніше результатами з новими генотипами *Triticum aestivum* L., для яких було показано, що короткотривала гіпертермія, яку створювали на 7 добу, гальмували ростові процеси у кореневій та надземній частині 14- та 21-добових рослин (Kosakivska et al., 2014; 2015).

Посухостійкість – складна полігенна ознака, яка залежить від адаптивних генетично зумовлених властивостей рослини (Fischer, 2011). При втраті тургору клітинами і тканинами рослин настає водний дефіцит. Нестача води виникає у тому випадку, коли швидкість транспірації перевищує швидкість надходження води

ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІЇ ТА ГРУНТОВОЇ ПОСУХИ

Таблиця 2. Вплив ґрунтової посухи на морфометричні показники рослин *Triticum spelta*

Варіант	Надземна частина		Корені	
	Маса, г	Довжина, см	Маса, г	Довжина, см
Контроль, 18 доба	0,29±0,01	35,8±1,8	0,25±0,03	16,2±0,8
Посуха 4 доби, 18 доба	0,28±0,01	34,7±1,7	0,13±0,007	13,0±0,7
Контроль, 23 доба	0,37±0,02	36,0±1,8	0,26±0,01	16,5±0,8
Відновлення після посухи, 23 доба	0,35±0,02	35,6±1,8	0,18±0,01	14,9±0,7

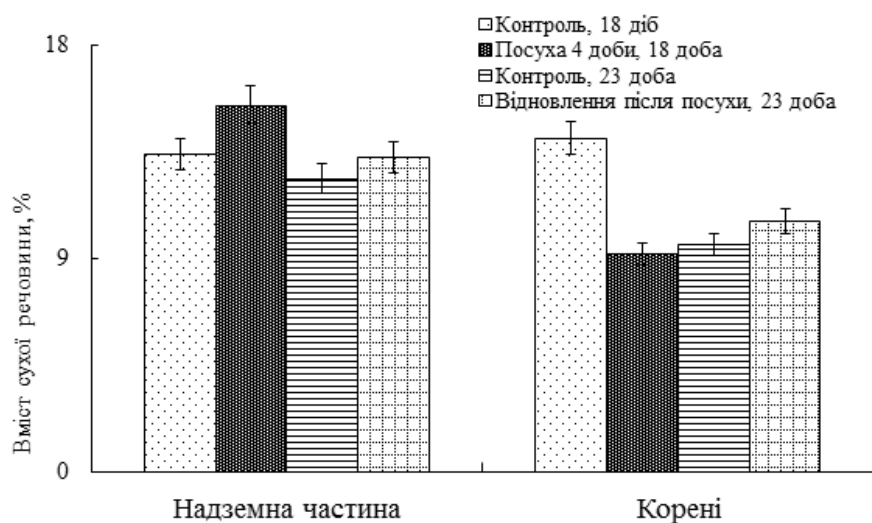


Рис. 2. Вплив ґрунтової посухи на вміст сухої речовини (%) надземної частини і коренів рослин *Triticum spelta*.

з коренів. Для різних органів рослин характерна власна швидкість втрати води. До чинників, які визначають швидкість втрати води, належать особливості анатомічної будови (для листків – це товщина кутикули та характеристики продигового апарату, для коренів – кількість кореневих волосків, архітектура коренів), інтенсивність метаболічних процесів, вік органів, тощо (Alves, 2004). Так, при водному дефіциті через порушення системи регуляції вода активно надходить до молодих листків, тоді як старі листки та коренева система зневоднюються. При досягненні повного тургору після посухи відбувається поступове відновлення процесів обміну (Hsiao, Ху, 2000). Однак, через відмирання кореневих волосків репараційні процеси уповільнюються, а функціональна активність кореневих систем відновлюється не повністю (Das et al., 2015).

Нами було встановлено, що ґрунтова посуха (протягом чотирьох діб) негативно вплинула на ріст і накопичення маси надземної частини та коренів у рослин *T. spelta*. Так, довжина надземної частини 18-добових рослин зменши-

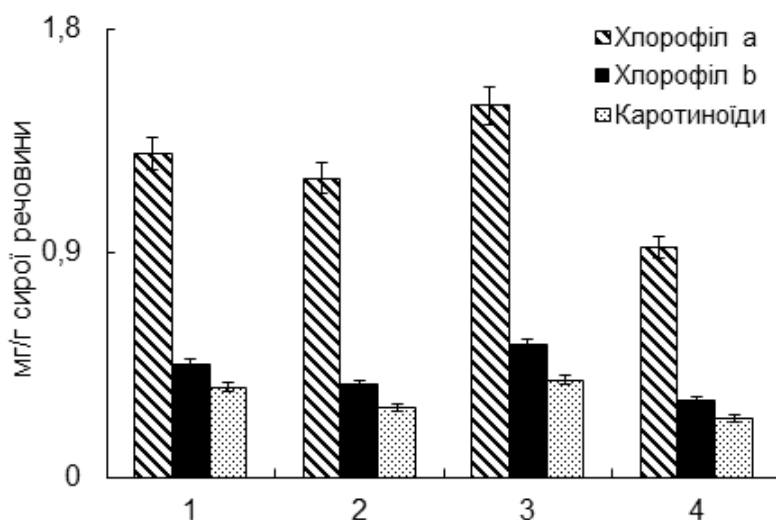
лася на 5, а коренів – на 19%. Маса пагонів та кореневої системи зменшилася на 2 та 48%, відповідно. У період відновлення різниця між біометричними показниками контролю та досліду була менш виразною, проте повного відновлення морфометричних показників у рослин, що зазнали впливу посухи, не відбулося (табл. 2).

Маса сухої речовини надземної частини 18-добових рослин *T. spelta*, які зазнали дії ґрунтової посухи, зросла на 2%, тоді як маса сухої речовини кореневої системи зменшилася і склала 65% від контролю. В період відновлення після уповільнення росту на 23 добу у коренях спостерігалось певне накопичення маси сухої речовини (рис. 2).

Оскільки поглинання води відбувається переважно за участю кореневих волосків, функціональна активність коренів не залежить від маси сухої речовини (Задонцев і др., 1970). Зафіксовані нами зміни маси сухої речовини і вологості після дії ґрунтової посухи вказують на зменшення виділення води надземною части-

Таблиця 3. Вплив ґрунтової посухи на показник коренебезпечення (Мк/Мнч) *Triticum spelta*

Варіант	Маса надземної частини (Мнч), мг	Маса коренів (Мк), мг	Мк/Мнч
Контроль, 18 доба	134±7	141±7	1,05
Посуха, 18 доба	155±8	92±5	0,59
Контроль, 23 доба	124±8	96±4	0,80
Відновлення після посухи, 23 доба	133±6	106±7	0,79

Рис. 3. Вплив короткотривалої гіпертермії на вміст фотосинтетичних пігментів у рослин *Triticum spelta*.

1 – 14-добові рослини, контроль; 2 – 14-добові рослини після гіпертермії (40°C, 2 год); 3 – 23-добові рослини, контроль; 4 – 23-добові рослини, відновлення після гіпертермії.

ною і збільшення поглинання води коренями рослин *T. spelta*.

Відомо, що перші зародкові листки пшениці забезпечують ріст 3-го і 4-го стеблових листків, а ті, в свою чергу – 6-8-го; 5-6-й листки забезпечують посилений ріст верхніх міжвузлів стебла і проходження наступного етапу органогенезу, і нарешті 7-8-ий листки і квіткові луски беруть участь у забезпеченні поживними речовинами зернівки, що починає формуватися (Куперман, 1977). Ефекти стресорів залежать від тривалості негативного впливу та фази розвитку рослини. Виявлена у нашому дослідженні достатньо висока стресостійкість *T. spelta* на стадії трьох листків, на нашу думку, є позитивним фактором для подальшого успішного розвитку рослин.

Відомо, що посухостійкість різних видів і сортів злакових культур залежить від співвідношення між розмірами поверхні листового апарату, який витрачає вологу на транспірацію, і кореневої системи, що поглинає воду та еле-

менти мінерального живлення (Ткачев, Гуляев, 2010). Для оцінки посухостійкості сортів пшениці використовується показник коренебезпечення, який відображає співвідношення між масою сухої речовини коренів і надземної частини. Повідомлялося, що площа активної поверхні коренів високопродуктивних сортів озимої пшениці за умови короточасної ґрунтової посухи була значно вищою порівняно з сортами більш ранньої селекції. Так, у найменш посухостійкого сорту Миронівська 808 відношення маси коренів до маси надземної частини (Мк/Мнч) за умов посухи зменшувалося до 0,78, тоді як у нового стресостійкого сорту Фаворитка зростало в 1,38 рази (Ткачев, Гуляев, 2010).

Нами було встановлено, що після дії ґрунтової посухи у 18-добових рослин *T. spelta* відбувалося зменшення величини співвідношення Мк/Мнч до 0,59, а при відновленні поливу після ґрунтової посухи вона наблизилася до контролю (табл. 3).

ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІЇ ТА ГРУНТОВОЇ ПОСУХИ

Таблиця 4. Вплив гіпертермії (40°C, 2 год на 14 добу) на співвідношення фотосинтетичних пігментів *Triticum spelta*

Варіант	Хл. <i>a/b</i>	Хл. <i>a+b</i> /каротиноїди
Контроль, 14 доба	2,88	4,86
Гіпертермія, 14 доба	3,24	5,61
Контроль, 23 доба	2,81	5,18
Відновлення після впливу гіпертермії, 23 доба	2,99	5,23

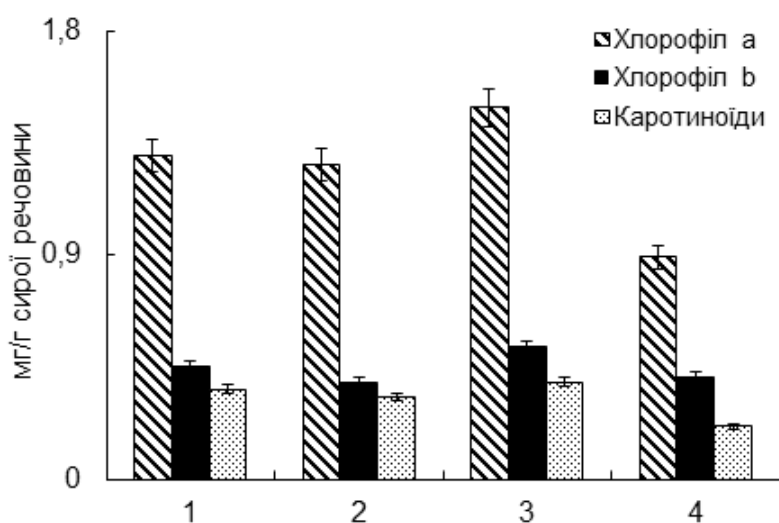


Рис. 4. Вплив ґрунтової посухи на вміст фотосинтетичних пігментів у рослин *Triticum spelta*.

1 – контроль, 18-добові рослини; 2 – 18-добові рослини після 4-добової ґрунтової посухи; 3 – контроль, 23-добові рослини; 4 – 23 доби, відновлення після ґрунтової посухи.

Успішність адаптації до дії стресорів у рослин значною мірою залежить від оптимального функціонування асиміляційного апарату, одним із показників стану якого є вміст і співвідношення фотосинтетичних пігментів (Андрианова, Тарчевский, 2000). Встановлено, що в контрольних умовах вміст хлорофілів і каротиноїдів у 23-добових рослин *T. spelta* порівняно із 14-добовими зростає. Після дії короткотривалої гіпертермії у 14-добових рослин *T. spelta* відбувалось зниження вмісту хлорофілів і каротиноїдів (рис. 3).

У період відновлення (до 23 доби) у рослин, що зазнали впливу гіпертермії, спостерігалось зменшення вмісту хлорофілу *a* в 1,6 раза, хлорофілу *b* – в 1,8 раза та суми каротиноїдів – в 1,7 раза. Водночас співвідношення хлорофілів *a/b* та відношення сумарного вмісту хлорофілів до вмісту каротиноїдів зростало на 12-15% (табл. 4). Співвідношення хлорофілів *a/b* розглядається як одна з ознак фотосинтетичної ак-

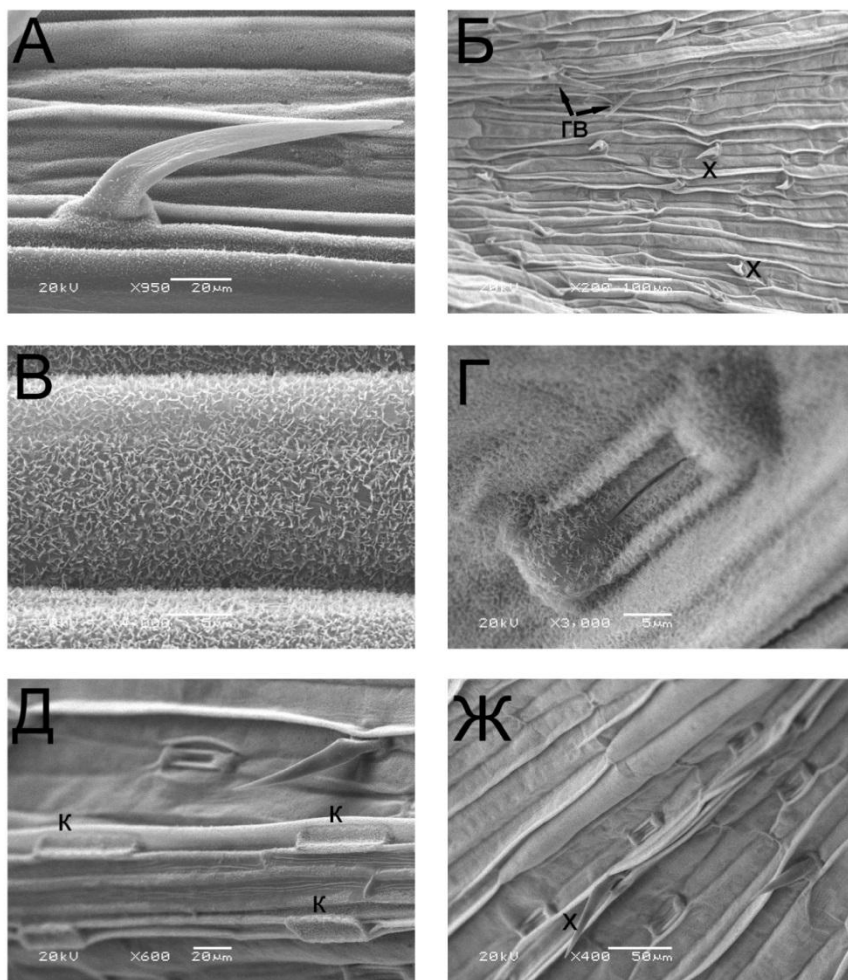
тивності, а за стресових умов використовується як маркер стійкості (Косаківська та ін., 2014; Babenko et al., 2014). Отримані результати вказують на достатню стійкість зелених пігментів *T. spelta* до впливу високої температури.

За умов ґрунтової посухи у рослин *T. spelta* відбулося зменшення вмісту хлорофілів *a* і *b*. Після відновлення на 23 добу зафіксовано подальше зниження вмісту хлорофілів *a* (в 1,7 раза) і *b* (в 1,3 раза) та майже вдвічі вмісту сумарних каротиноїдів (рис. 4). Співвідношення хлорофілів *a/b* за умов ґрунтової посухи дещо зменшилося, тоді як співвідношення між сумарним вмістом хлорофілів і каротиноїдів зросло (табл. 5).

У роботах інших авторів було показано, що посуха спричиняла зменшення вмісту хлорофілів у багатьох видів рослин (Kuratissis et al., 2005; Manivannan et al., 2007; Farooq et al., 2009; Guerfel et al., 2009; Mafakheri et al., 2010; Zhang, Kirkham, 2016). У пшениці загальний

Таблиця 5. Вплив ґрунтової посухи на співвідношення фотосинтетичних пігментів у рослин *Triticum spelta*

Варіант	Хл. <i>a/b</i>	Хл. <i>a+b</i> /каротиноїди
Контроль, 18 доба	2,89	4,86
Посуха, 18 доба	3,23	5,00
Контроль, 23 доба	2,81	5,18
Відновлення після посухи, 23 доба	3,83	6,19

Рис. 5. Мікроструктура епідермісу листка *Triticum spelta* (контрольні умови).

А – зовнішній вигляд трихоми тупу «хук»; Б – загальний вигляд адаксіальної поверхні листка; В – шар воску на адаксіальній поверхні листка; Г – продих; Д, Ж – абаксіальна поверхня листка. К – кремнієві клітини; Х – «хуки», ГВ – голкоподібні волоски.

вміст хлорофілу є сортоспецифічною ознакою. Так, у резистентних до посухи сортів він був високим, у чутливих – значно нижчим (Arjenaki et al., 2012). У роботі Nyachiro (2001), описано значне зниження вмісту хлорофілів *a* і *b*, викликане дефіцитом води у шести сортів *T. aestivum*. Взагалі запропоновано використовувати вміст хлорофілу *a* в прапорцевому листку як маркер при скринінгу на стійкість до по-

сухи (Nyachiro et al., 2001; Arjenaki et al., 2012). Однією з причин зниження вмісту хлорофілу за умов водного стресу є утворення активних форм кисню, що викликають пероксидне окиснення ліпідів і, як наслідок, руйнування хлорофілів (Mirnoff, 1993; Foyer et al., 1994). Крім зниження вмісту хлорофілу водний дефіцит призводить до втрати цілісності мембран хлоропластів, надмірного набрякання і деформації

ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІЇ ТА ҐРУНТОВОЇ ПОСУХИ

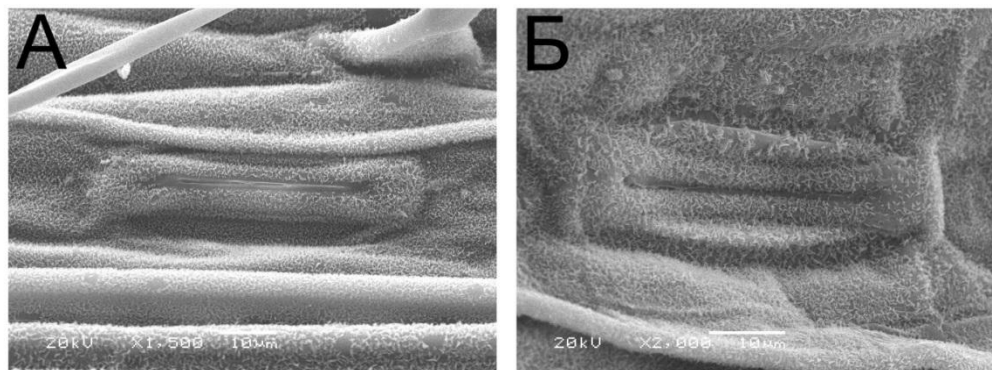


Рис. 6. Мікроструктура епідермісу листка рослин *Triticum spelta* за умов ґрунтової посухи (А) та гіпертермії (Б).

ламель, появи ліпідних крапель (Kaiser et al., 2011).

Оскільки морфо-фізіологічні особливості *T. spelta* малодосліджені, а структурна будова органів рослин відіграє певну роль у формуванні адаптивних властивостей, нами було здійснено мікроструктурний аналіз епідермісу листків спельти.

Листкова амфістоматична пластинка *T. spelta* має яскраво-зелене забарвлення. На адаксіальній та абаксіальній епідермах містяться трихоми двох типів: хуки (від англ. hook – удар в боксі) та довгі голкоподібні волоски (рис. 5, А; 5, Б). Епідерма вкрита добре розвиненим шаром воску, представленим двома типами кристалів: пластинками з нерівними краями та тубусами, котрі супроводжують замикаючі клітини продихів, що характерно для видів родини *Poaceae* (рис. 5, В; 5, Г).

Епідермальна тканина сформована переважно з довгих звивистих клітин. Кремнієві клітини («silica bodies») мають прямокутні проєкції та звивисті обриси і розташовані біля провідних пучків (рис. 5, Д). Продихи парацитного типу містяться на обох поверхнях листкової пластинки на одному рівні з основними епідермальними клітинами, орієнтовані вздовж провідних пучків (рис. 5, Г; 5, Ж). Замикаючі клітини продихів мають вигляд прямокутників із закругленими кінцями. Середня частина кожної із замикаючих клітин має дуже товсту стінку, кінцеві ж ділянки – тонкостінні. Кількість продихів на 1 мм^2 – $64,44 \pm 7,19$ шт., площа продиху – $42,23 \pm 2,14 \text{ мкм}^2$, довжина продихової щілини – $10,91 \pm 0,64 \text{ мкм}$.

За умов ґрунтової посухи та гіпертермії характерні ознаки епідерми листкової пластинки *T. spelta* зберігалися. Разом з тим, збільшилась щільність воску (рис. 6). Відомо, що пер-

винними функціями кутикули і, зокрема, кутикулярних восків є захист від надмірного сонячного світла і зменшення випаровування при водному дефіциті (Yeats, Rose, 2013). Показано, що таке ущільнення воску у пшениці та арабідопсису відбувається за рахунок зростання кількості довголанцюгових спиртів (C_{28}) та алканів (C_{29} , C_{31}) (Bernard, Joubès, 2013; Yeats Rose, 2013; Vi et al., 2016). Продихи на обох поверхнях листкової пластинки були закриті (рис. 6).

Таким чином, після дії короткотривалої гіпертермії та ґрунтової посухи відбувалися неспецифічні та специфічні морфо-фізіологічні зміни у рослин *T. spelta*. Обидва стресори викликали зменшення довжини та маси пагонів і кореневої системи, проте більш виразні зміни зареєстровані після дії ґрунтової посухи. Корені виявилися більш чутливими до гіпертермії, ніж пагони. За умов гіпертермії та посухи зафіксовано зменшення вмісту хлорофілів і каротиноїдів. Показано, що у період відновлення після ґрунтової посухи відбулося подальше зниження вмісту фотосинтетичних пігментів. Мікроструктурний аналіз амфістоматичної листової пластинки виявив присутність однакової кількості продихів з близькими значеннями розмірів продихових щілин на адаксіальній та абаксіальній поверхнях. Встановлено, що після дії обох стресорів відбулося збільшення щільності воску.

ЛІТЕРАТУРА

- Андреанова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. – М.: Наука, 2000. – 135 с.
- Бабенко Л.М. Вплив температури на пігменти і розчинні білки контрастних за ознакою термостійкості сортів *Triticum aestivum* L. // Физиология растений и генетика. – 2015. – Т. 47, № 6.– С. 500-513.

- Бабенко Л.М., Рожков Р.В., Парій Я.Ф., Парій М.Ф., Водка М.В. Косаківська І.В. *Triticum dicossum* (Schrank) Schuebl.: походження, біологічна характеристика й перспективи використання в селекції та сільському господарстві // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2017. – Вип. 2 (41). – С. 92-102.
- Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я. Происхождение, доместикация и эволюция пшениц // Вестн. Всероссийск. о-ва генетиков и селекционеров. – 2008. – Т. 12, № 1/2. – С. 159-179.
- Горн Е. Лучше чем пшеница, но... // Фермерське господарство. – 2008. – № 4 (372). – 21 с.
- Господаренко Г.М., Костогриз П.В., Любич В.В., Парій М.Ф., Полторацький І.О. Пшениця спельта. – К.: Стік груп Україна. – 2016. – 300 с.
- Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В. Пшеницы мира: 2-е изд., перераб. и доп. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 560 с.
- Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи: 3-е изд., перераб. и доп. – Л.: Колос, 1971. – 752 с.
- Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические аспекты): теория и практика. – М.: Агрорус, 2008. – Т. 1. – 814 с.
- Задонцев А.И. Бондаренко В.И., Самошкин А.А. Возрастные изменения в формировании активно поглощающей поверхности корневой системы озимой пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. – 1970. – Т. 2, № 3. – С. 254-258.
- Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бабраненко В.В., Белявская Н.А., Климчук Д.А., Недуха Е.М. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. – Киев: Наукова думка. – 2003. – 278 с.
- Косаківська І.В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. – К.: Сталь, 2003. – 191 с.
- Косаківська І.В. Екологічний напрямок у фізіології рослин: досягнення і перспективи // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т. 39, № 4. – С. 279-290.
- Косаківська І.В., Бабенко Л.М., Скатерна Т.Д., Устинова А.Ю. Вплив гіпо- і гіпертермії на активність ліпоксигенази, вміст пігментів і розчинних білків у проростках *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60 // Физиология растений и генетика. – 2014. – Т. 46, №3. – С. 212-220.
- Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. – М.: Высш. шк. – 1977. – 281 с.
- Моргун В.В., Швартау В.В., Кірізій Д.А. Фізіологічні основи отримання високих урожаїв озимой пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. – 2008. – Т. 40, № 6. – С. 463-479.
- Пятыгин С.С. Стресс у растений: физиологический подход // Журн. общ. биологии – 2008. – Т. 69, № 4. – С. 294-298.
- Твердохліб О.В., Богуславський Р.Л. Видове різноманіття пшениці, напрямки і перспективи його використання // 36. наук. праць Уманськ. нац. ун-ту садівництва. – 2012. – Вип. 80, ч. 1. – С. 37-47.
- Ткачев В.И., Гуляев Б.И. Реакция растений разных сортов озимой пшеницы на кратковременную почвенную засуху // Физиология и биохимия культ. растений. – 2010. – Т. 42, № 6. – С. 522-529.
- Фляксбергер К.А. Пшеницы. – М.; Л., 1938. – 296 с.
- Шелепов В.В., Маласай В.М., Пензев А.Ф. Морфология, биология, хозяйственная ценность пшеницы. – Мироновка, 2004. – 524 с.
- Щербатюк М.М., Бриков В.О., Мартин Г.Г. Підготовка зразків рослинних тканин для електронної мікроскопії (теоретичні та практичні аспекти). – К.: Талком, 2015. – 152 с.
- Alves A.C., Setter T.L. Response of cassava leaf area expansion to water deficit: cell proliferation, cell expansion and delayed development // Ann. Bot. – 2004. – V. 94. – P. 605-613.
- Anjum S., Xiel X., Wang L., Saleem M., Man C., Lei W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress // Afr. J. Agricult. Res. – 2011. – V. 6 (9). – P. 2026-2032.
- Arjenaki G., Jabbari R., Morshedi A. Evaluation of drought stress on relative water content, chlorophyll content and mineral elements of wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties // Int. J. Agricult. Crop Sci. – 2012. – V. 4 (11). – P. 726-729.
- Babenco L., Kosakivska I., Akimov Yu., Klymchuk D., Skaternya T. Effect of temperature stresses on pigment spectrum, lipoxygenase activity and cell ultrastructure of winter wheat seedlings // Genet. Plant Physiol. – 2014. – V. 4 (1-2). – P. 117-125.
- Bernard A., Joubès J. Arabidopsis cuticular waxes: advances in synthesis, export and regulation // Prog. Lipid Res. – 2013. – V. 52. – P. 110-129
- Bi H., Luang S., Li Y., Bazanova N., Morran S., Song Z. Identification and characterization of wheat drought-responsive MYB transcription factors involved in the regulation of cuticle biosynthesis // J. Exp. Bot. – 2016. – V. 67. – P. 5363-5380.
- Brenner E.D., Stahlberg R., Mancuso S., Vivanco J., Baluska F., Van Volkenburgh E. Plant neurobiology: an integrated view of plant signaling // Trends Plant Sci. – 2006. – V. 11. – P. 413-419.
- Das R., Bhagawati K., Boro A., Medhi T., Medhi B., Bhanisanar K. Relative performance of plant cultivars under respective water deficit adaptation strategies: A case study // Curr. World Environment. – 2015. – V. 10. – P. 683-690.
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S. Plant drought stress: effects, mechanisms and management // Agron. Sustain. Dev. – 2009. – V. 29. – P. 185-212.

ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІЇ ТА ГРУНТОВОЇ ПОСУХИ

- Fischer R.A. Wheat Physiology: A review of recent developments // *Crop Pasture Sci.* – 2011. – V. 62 (2). – P. 95-114.
- Foyer C.H., Descourvieres P., Kunert K.J. Photo oxidative stress in plants. *Plant. Physiol.* – 1994. – V. 96. – P. 696-717.
- Guerrfel M., Baccouri O., Boujnah D., Chaibi W., Zarrouk M. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) // *Cultivars. Sci. Horticult.* – 2009. – V. 119. – P. 257-263
- Hsiao T.C., Xu L. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport // *J. Exp. Bot.* – 2000. – V. 51. – P. 1595-1616.
- Kaiser W.M., Kaiser G., Schuener S., Neimanis S. Photosynthesis under osmotic stress. Differential recovery of photosynthetic activities of stroma enzymes, intact chloroplasts and leaf slices after exposure to high solute concentrations // *Planta.* – 2011. – V. 153. – P.430-435.
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Likhnyovskiy R.V. Effect of temperature on *Triticum aestivum* L. seedlings growth and phytohormone balance // *J. Stress Physiol. Biochem.* – 2015. – V. 11, № 4. – P. 91-99.
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Likhnyovskiy R.V., Ustinova A.Y. Effect of temperature on accumulation of abscisic acid and indole-3-acetic acid in *Triticum aestivum* L. seedlings // *Genet. Plant Physiol.* – 2014. – V. 4, № 3-4. – P. 201-208.
- Kotak S., Larkindale J., Lee U., von Koskull-Döring P., Vierling E., Scharf K.D. Complexity of heat stress response in plants // *Current Opin. Plant Biol.* – 2007. – V. 10. – P. 310-316.
- Kyparissis A, Petropoulun Y, Manetas Y. Summer survival of leaves in a soft-leaved shrub (*Phlomis fruticosa* L., Labiatae) under Mediterranean field conditions: avoidance of photoinhibitory damage through decreased chlorophyll contents // *J. Exp. Bot.* – 2005. – V. 46. – P. 1825-1831.
- Mafakheri A., Siosemardeh A., Bahramnejad B., Struik P.C., Sohrabi Y. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars // *Austr. J. Croup Sci.* – 2010. – V. 4 (8). – P. 580-585.
- Manivannan P., Jaleel C.A., Sankar B., Kishorekumar A., Somasundaram R., Alagu Lakshmanan G.M., Panneerselvam R. Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. // *Colloids Surf. B: Biointerf.* – 2007. – V. 59. – P. 141-149.
- Meehl G.A., Stocker T.F., Collins W.D., Gaye A.J., Gregory J., Kitoh A., Knutti R. *Global Climate Projections.* – Cambridge, N.Y.: Cambridge University Press, 2007.
- Mirnoff N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation // *New Phytol.* – 1993. – V. 125. – P. 27-58.
- Nyachiro J.M., Briggs K.G., Hoddinott J., Johnson-Flanagan A.M. Chlorophyll content, chlorophyll fluorescence and water deficit in spring wheat // *Cereal Res. Commun.* – 2001. – V. 29. – P. 135-142.
- Schmitz K. Dinkel – ein Getreide mit Zukunft // *Backmittelinstitut Aktuell.* – Sonderausgabe, 2006. – P. 1-8.
- Wellburn A. The spectral determination of chlorophyll *a* and chlorophyll *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *J. Plant Physiol.* – 1994. – V. 144. – P. 307-313.
- Yeats T.H., Rose J.K. The formation and function of plant cuticles // *Plant Physiol.* – 2013. – V. 163. – P. 5-20.
- Zhang J., Kirkham M.B. Antioxidant response to drought in sunflower and sorghum seedlings. // *New Phytol.* – 2016. – V. 132. – P. 361-373.

Надійшла до редакції
13.10.2017 р.

HYPERTHERMIA AND GROUND DROUGHT EFFECTS ON GROWTH, CONTENT OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS AND EPIDERMIS MICROSTRUCTURE IN LEAF OF *TRITICUM SPELTA* L.

I. V. Kosakivska, L. M. Babenko, V. A. Vasyuk, L.V. Voytenko

*M.G. Kholodny Institute of Botany
of National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)
E-mail: lilia.babenko@gmail.com*

Effects of a short-term hyperthermia (40°C, 2 hours) and ground drought on the dynamics of growth processes, photosynthetic pigments content and epidermis microstructure in leaves of *Triticum spelta* L. have been studied. Morpho-physiological changes, observed in 14-day-old plants after both stressors impact, were shown to have non-specific and specific characteristics. In particular, the action of both stressors caused some reduction in mass and length of shoots and root system, but the

most noticeable changes occurred following ground drought. After watering resumption plants size and mass did not reach control figures. According to morphometric parameters roots were more sensitive to hyperthermia than shoots, but they were characterized by a higher regeneration ability. Under conditions of hyperthermia and ground drought some decrease in the chlorophyll and carotenoids content was registered. It was shown that during regeneration after ground drought further reduction in the photosynthetic pigments content occurred. Microstructural analysis of the amphistomatic lamina epidermis revealed the presence of the same number of stomata with similar sizes of stomatal pores on the adaxial and abaxial surfaces. Under conditions of ground drought and hyperthermia the typical features of the lamina epidermis of *T. spelta* were preserved. With that, wax density increased.

Key words: *Triticum spelta*, hyperthermia, soil drought, photosynthetic pigments, epidermal microstructure

**ВЛИЯНИЕ ГИПЕРТЕРМИИ И ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХИ
НА РОСТ, СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ
И МИКРОСТРУКТУРУ ЭПИДЕРМИСА ЛИСТА
TRITICUM SPELTA L.**

И. В. Косаковская, Л. М. Бабенко, В. А. Васюк, Л. В. Войтенко

*Институт ботаники им. М. Холодного
Национальной Академии наук Украины
(Киев, Украина)
E-mail: lilia.babenko@gmail.com*

Исследовано влияние кратковременной гипертермии (40°C, 2 ч) и почвенной засухи на динамику ростовых процессов, содержание фотосинтетических пигментов и микроструктуру эпидермиса листа *Triticum spelta* L. Показано, что морфо-физиологические изменения, зафиксированные у 14-суточных растений после воздействия обоих стрессоров, имели неспецифические и специфические признаки. В частности, воздействие обоих стрессоров приводило к уменьшению массы и длины побегов и корневой системы, однако более отчетливые изменения зарегистрированы после воздействия почвенной засухи. По морфометрическим показателям корни оказались более чувствительными к гипертермии, чем побеги. В условиях гипертермии и почвенной засухи зафиксировано уменьшение содержания хлорофиллов и каротиноидов. Показано, что в период восстановления после почвенной засухи происходило дальнейшее снижение содержания фотосинтетических пигментов. Микроструктурный анализ эпидермиса амфистоматической листовой пластинки обнаружил присутствие одинакового количества устьиц с близкими значениями размеров устьичной щели на адаксиальной и абаксиальной поверхностях. В условиях почвенной засухи и гипертермии характерные признаки эпидермиса листовой пластинки *T. spelta* сохранялись. Вместе с тем, увеличилась плотность воска.

Ключевые слова: *Triticum spelta* L., гипертермия, почвенная засуха, фотосинтетические пигменты, микроструктура эпидермиса