

УДК 581.1

[HTTPS://DOI.ORG/10.30970/VLUBS.2026.96.05](https://doi.org/10.30970/VLUBS.2026.96.05)

ФЛУОРЕСЦЕНЦІЯ ХЛОРОФІЛУ ТА ВМІСТ ФОТОСИНТЕТИЧНИХ ПІГМЕНТІВ У РОСЛИНАХ ПШЕНИЦІ ЯРОЇ ЗА УМОВ ПОСУХОВОГО СТРЕСУ

О. Шкоропад, Н. Романюк

*Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: Olena.Shkoropad@lnu.edu.ua*

Шкоропад О. – <https://orcid.org/0000-0003-0734-7851>

Романюк Н. – <https://orcid.org/0000-0002-3662-8874>

Пшениця є основною зерною культурою зони помірного клімату, що входить до трійки лідерів серед продовольчих культур у світі, забезпечуючи організм людини білками, вуглеводами, деякими вітамінами та мінералами. Однак для високої врожайності пшениці необхідні певні умови, зокрема, достатнє водозабезпечення. За водного дефіциту у рослин порушується фотосинтез, що пов'язано зі зниженням синтезу хлорофілів і каротиноїдів, зі змінами у фотохімічних процесах, реакціях відновлення CO_2 , будові хлоропластів та із затримкою відтоку асимілятів. Вміст фотосинтетичних пігментів (Chl *a*, Chl *b*, Chl (*a+b*) та Car) і показники флуоресценції хлорофілу (R_{Fd} – індекс життєздатності; Φ_{PSII} – фактична ефективність ФС II; qP – відкритість реакційних центрів ФС II; F_v/F_m – максимальна квантова ефективність ФС II; F_{pl}/F_m – частка Q_b -невідновлювальних центрів ФС II) дають можливість комплексно оцінити роботу і стан фотосинтетичного апарату. У роботі досліджено вплив попередньої обробки NaCl на здатність до функціонального відновлення фотосинтетичного апарату двох сортів пшениці ярої (Етюд і Панянка) після тривалого модельованого дефіциту води. Встановлено, що стресовий вплив посухи призвів до суттєвого пригнічення стану фотосинтетичного апарату обох досліджених сортів, що підтверджується зниженням функціональних індексів R_{Fd} та Φ_{PSII} порівняно з контролем. Показано сортоспецифічний характер відновлення рослин після стресу. Передпосівна обробка насіння розчином NaCl сприяла нівелюванню наслідків осмотичного стресу, збереженню вмісту фотосинтетичних пігментів і швидшому відновленню параметрів світлової стадії фотосинтезу. Отримані дані розширюють уявлення про адаптацію зернових культур до абіотичних стресових факторів і підтверджують ефективність праймінгу для підвищення стійкості рослин за дефіциту вологи.

Ключові слова: пшениця, посуха, засолення, абіотичний стрес, флуоресценція хлорофілу, фотосинтез, фотосинтетичні пігменти

Пшениця є однією з найширше культивованих зернових культур у світі, що має вирішальне значення для продовольчої безпеки [40]. Її цінність полягає в тому, що вона є важливим джерелом ключових нутрієнтів (включаючи білки, вуглеводи, деякі вітаміни та мінерали) у раціоні людини [16, 23, 38]. Ця культура становить значну частку врожаю у зонах помірного клімату і демонструє зростаючий попит у регіонах, де відбувається активна урбанізація й індустріалізація. Кукурудза, рис і пшениця становлять трійку лідерів серед злакових культур, які критично забезпечують людство продовольством [24, 25, 30].

Зростаючий глобальний попит на пшеницю значною мірою зумовлений її високою технологічною цінністю й універсальністю у виробництві харчових продуктів. Зокрема, особливості такої білкової фракції як клейковина дають змогу широко використовувати пшеницю у хлібопекарській і кондитерській галузях. Крім того, пшениця є основною сировиною для виготовлення макаронних виробів, а також різноманітних функціональних інгредієнтів [16, 28, 45]. Незважаючи на це, для досягнення стабільно високої врожайності культура потребує оптимальних агрономічних умов, зокрема, оптимального водозабезпечення та відповідного рівня освітлення.

Паралельно зі зростанням чисельності світового населення спостерігаємо тенденцію до скорочення площ орних земель, що, у свою чергу, посилює вимоги до продуктивності сільського господарства. Однак у багатьох регіонах сприятливі кліматичні умови для вирощування пшениці не є гарантованими, тому врожайність значною мірою лімітується абіотичними стресорами [20, 37, 42]. Посуху визнано одним із ключових абіотичних факторів, який спричиняє найсуттєвіше зниження продуктивності, оскільки посуха чинить прямий негативний вплив на фундаментальні процеси росту й розвитку культурних рослин [26].

Фотосинтез як фундаментальний біологічний процес, що забезпечує продуктивність усіх рослин, є, мабуть, найчутливішим до впливу різноманітних стресових чинників. Фотосинтетичний апарат (ФСА) демонструє особливу вразливість до водного дефіциту, що робить його першочерговим об'єктом у вивченні реакцій рослин на стрес [12, 14, 36]. Оскільки ФСА включає низку взаємопов'язаних компонентів (пігментний комплекс, фотосистеми, електронтранспортний ланцюг і механізми фіксації CO_2), то навіть мінімальні порушення через несприятливі умови середовища здатні суттєво знизити загальну фотосинтетичну ефективність рослини, що безпосередньо впливає на агропромислове виробництво [11, 31].

У зв'язку з цим пошук ефективних і швидких методів діагностики фізіологічного стану пшениці є надзвичайно актуальним для сучасної науки [51].

Флуоресценцію хлорофілу (Chl F) розглядають як першочерговий неінвазивний індикатор, що дає можливість швидко виявляти функціональні зміни у фотосинтетичному апараті (ФСА) у відповідь на стрес. Цей метод надає комплексну фізіологічну інформацію, котра стосується ефективності Фотосистеми II (ФСII), функціонування електронтранспортного ланцюга (ЕТЛ), а також взаємодії між світлозалежними фотохімічними та світлонезалежними біохімічними процесами [12, 21, 34, 35].

Для оцінки функціонального стану фотосинтетичного апарату розроблено низку методів вимірювання флуоресценції хлорофілу. Серед них вимірювання за допомогою портативних хронофлуориметрів залишається стандартним і найбільш інформативним підходом [4, 9]. В основі цього методу лежить аналіз індукційної кривої флуоресценції (кривої Каутського). На підставі цієї кінетичної кривої розраховують низку специфічних параметрів флуоресценції, які, у свою чергу, є базою для визначення індексів. Ці індекси дають змогу кількісно оцінити ефективність фотохімічних процесів, зокрема, перебіг

світлових фаз фотосинтезу, що відображає функціональність ФСА рослин [27, 29, 47].

Крім флуоресценції, вміст фотосинтетичних пігментів є ще одним значущим показником, який відображає функціональні та структурні зміни у фотосинтетичному апараті під впливом стресу. Пігменти (хлорофіли та каротиноїди) нерозривно пов'язані з білковими і ліпідними компонентами мембран, що безпосередньо впливає на стійкість рослин до несприятливих умов середовища. Як правило, більшість стресових чинників, включаючи посуху, призводять до істотного зниження концентрації цих пігментів, які є критично важливими для ефективного світлозбирання [36, 43]. Зменшення їхньої кількості може бути результатом як порушення біосинтезу, так і прискореного руйнування молекул, а також деградації тилакоїдних мембран. Унаслідок цього порушується електронний транспорт, що веде до зниження загальної фотосинтетичної здатності культурних рослин [7, 39, 46].

Метою нашої роботи було дослідити вплив попередньої обробки NaCl (праймінгу) на здатність до відновлення фотосинтетичного апарату двох сортів рослин пшениці ярої української селекції (Етюд і Панянка) після дії посухового стресу.

Матеріали та методи

У роботі використано насіння пшениці ярої м'яких сортів Етюд і Панянка (селекція Миронівського Інституту пшениці НААН України) [2].

Насіння обох сортів було розділено на дві групи. Рослини контролю (К) пророщували на вологому фільтрувальному папері в дистилаті, тоді як рослини досліду (Д) пророщували в 0,15 М NaCl (фаза праймінгу). Потім 7-добові проростки пересаджували у 0,8 л вегетаційні горщики (по 5 рослин у кожен), заповнені перлітом, і поливали живильним середовищем Хогланда-Арнона (Hoagland, 1938). На фазі куціння (ФК) обидві групи (К і Д) піддавали посуховому стресу – припиняли полив до появи перших ознак в'янення ~ 2,5 тижня (фаза виходу у трубку), після чого полив відновлювали. Усі вимірювання проводили через 14 днів після відновлення поливу.

Вміст фотосинтетичних пігментів визначали спектрофотометрично у листках третього ярусу, а параметри індукції флуоресценції хлорофілу – у прапорцевих листках.

Вимірювання флуоресценції хлорофілу: Індукцію флуоресценції хлорофілу вимірювали за допомогою портативного хронофлуориметра «Флоратест» (Інститут кібернетики ім. В. М. Глушкова НАН України, м. Київ). Адаптація листків до темряви тривала 5 хв. Довжина хвилі освітлення в максимумі – 470 ± 15 нм; сила світла діода – 120 мКд. Робота приладу базується на вимірюванні кінетичної кривої індукції флуоресценції хлорофілу (крива Каутського) [9].

Оцінювання функціонального стану листків проводили за основними параметрами індукційної кривої:

- F_0 – фоновий (мінімальний) рівень флуоресценції, який вказує на кількість енергії, що розсіюється у вигляді тепла, та флуоресценції відкритими реакційними центрами ФС II;
- $F_v (F_p - F_0)$ – варіабельна флуоресценція, що слугує індикатором інтенсивності фотохімічних окисно-відновних процесів і характеризує активність початкових етапів трансформації енергії світла у реакційних центрах ФС II;
- F_{pl} – “плато” флуоресценції, що визначає інтенсивність передачі сигналів ФС II і ступінь насичення електронтранспортного ланцюга (ЕТЛ) акцепторами;
- F_m – максимальне значення флуоресценції, що характеризує потенційну

максимальну ефективність ФС II за повного відновлення первинного акцептора;

- F_t – стаціонарний рівень через 3 хв після початку освітлення, що відображає встановлення динамічної рівноваги між світловою і темною фазами [1, 3, 4, 8].

Отримані дані з приладу передавали на ПК, де за інтерпретованими результатами вимірів у програмі Microsoft Office Excel побудували графіки індукції флуоресценції хлорофілу.

Після визначення основних параметрів також було здійснено розрахунки індексів для характеристики перебігу фотосинтезу та загального стану рослин:

- R_{Fd} – індекс життєздатності, який показує, наскільки знижується інтенсивність флуоресценції під час переходу від максимального значення до виходу на стаціонарну фазу через запуск процесів фотохімічного та нефотохімічного гасіння флуоресценції;

- Φ_{PSII} – фактична квантова ефективність роботи фотосистеми (ФС) II, що вимірює частку світла, фактично використану ФС II для фотохімії;

- qP – фотохімічне гасіння, що вказує на співвідношення реакційних центрів ФС II, які є відкритими;

- F_v/F_m – максимальна квантова ефективність; коефіцієнт ефективності електронного транспорту поблизу реакційних центрів ФС II, який надає інформацію про процеси, що лежать в основі зміни ефективності фотосинтезу;

- F_{pl}/F_m – показник частки Q_b -невідновлювальних центрів ФС II, тобто центрів, які не здатні переносити електрони з акцептора Q_a на акцептор Q_b [10].

Кількісне визначення фотосинтетичних пігментів: Вміст фотосинтетичних пігментів Chl *a*, Chl *b*, Chl *a+b*, Car вимірювали на спектрофотометрі ULAB 101 за відповідних довжин хвиль – 663, 646 і 470 нм (максимуми поглинання Chl *a*, Chl *b* та Car, відповідно). Для виділення пластидних пігментів використовували 80 % ацетон. Використовуючи стандартні формули, розраховували концентрації розчинів (C) за показниками оптичної густини (D):

$$\begin{aligned} C_{Chl\ a} &= 12,21 \cdot D_{663} - 2,81 \cdot D_{646} \text{ (мг/мл);} \\ C_{Chl\ b} &= 20,13 \cdot D_{646} - 5,03 \cdot D_{663} \text{ (мг/мл);} \\ C_{Chl\ (a+b)} &= 6,45 \cdot D_{663}^3 + 17,72 \cdot D_{646} \text{ (мг/мл);} \\ C_{Car} &= (1000 \cdot D_{470} - 3,27 \cdot C_{Chl\ a} - 100 \cdot C_{Chl\ b}) \div 229 \text{ (мг/мл).} \end{aligned}$$

Вміст пігментів визначали, враховуючи об'єм витягу і масу зразка:

$$A = \frac{C \times V}{P \times 1000},$$

де: C – концентрація пігментів, мг/л; V – об'єм витягу пігментів, мл (25 мл); P – наважка рослинного матеріалу, г (0,1–0,2 г); A – вміст пігменту в рослинному матеріалі, мг/г маси сир. реч. [5].

Статистичну обробку результатів проводили методом двофакторного дисперсійного аналізу ANOVA з використанням пакету аналізу MS Office Excel 2016. Різницю вважали статистично значущою за $P \leq 0,05$ (*), $P \leq 0,01$ (**) та $P \leq 0,001$ (***). У випадках, де розбіжності не мали статистичного підтвердження ($P \geq 0,05$), результати обговорювали як тенденції. Біологічна й аналітична повторність дослідів триразова. У таблицях / графіках наведено середньоарифметичні значення та стандартні похибки.

Результати і їхнє обговорення

У ході роботи вимірювали параметри індукції флуоресценції хлорофілу та кількісний вміст фотосинтетичних пігментів у прапорцевих листках через 14 днів після відновлення поливу. Порівняння проводили між рослинами, які не піддавали попередньому загартуванню (контроль, К – H_2O дист.), та рослинами, які зазнали праймінгу 0,15 М NaCl на етапі проростання (дослід, Д).

На рис. 1 представлено індукційні криві флуоресценції хлорофілу (ІКФХ) листків пшениці ярої сортів Етюд і Панянка. Візуальний аналіз ІКФХ свідчить, що у рослин обох сортів, які зазнали NaCl-праймінгу (дослід), інтенсивність флуоресценції хлорофілу була нижчою порівняно з контрольними рослинами. Це зниження спостерігали для всієї кінетичної кривої, як і для пікового значення (F_m). Значне падіння максимального рівня флуоресценції вказує на хронічне фотоінгібування і структурне пошкодження функціональних одиниць фотосистеми II (ФС II), що є наслідком перенесеного посухового стресу. Зниження загальної інтенсивності флуоресценції є комплексним відображенням інактивації ФС II, зменшення кількості світлозбиральних пігментів і пригнічення вторинних фотохімічних процесів.

Дані двофакторного дисперсійного аналізу ANOVA підтверджують, що чинник умов вирощування був визначальним у зміні світлової стадії фотосинтезу ($P \leq 0,05$), тоді як сортові відмінності за цим параметром не досягли рівня значущості.

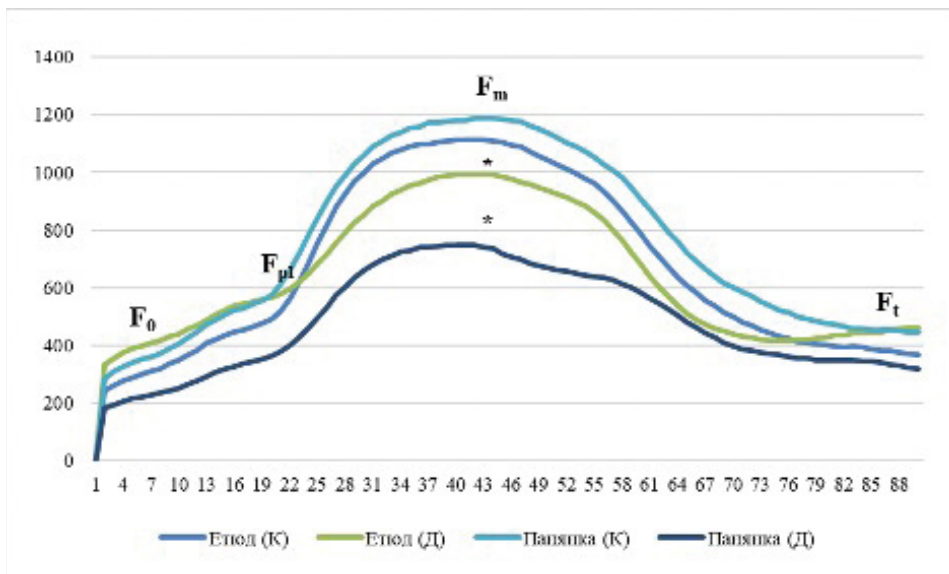


Рис. 1. Крива ІКФХ листків пшениці ярої м'якої сортів Етюд і Панянка через 14 днів після відновлення поливу. Вегетаційний експеримент, перліт, живильне середовище Хогланда-Арнона, $n=3$; контроль (К) – H_2O дист. + посуха; дослід (Д) – 0,15 М NaCl + посуха. Примітка: * – різниця між контролем і дослідом є статистично значущою за результатами двофакторного дисперсійного аналізу ANOVA ($P \leq 0,05$)

Дані обчислених індексів флуоресценції (див. таблицю) підтверджують ці висновки і дають змогу деталізувати фізіологічну відповідь досліджуваних сортів на посуховий стрес. За результатами двофакторного дисперсійного аналізу ANOVA встановлено, що виявлені

зміни між контролем і дослідом для більшості параметрів є статистично значущими в обох сортів ($P \leq 0,05$). Вищі значення індексу життєздатності (R_{Fd}) та фактичної квантової ефективності ФС II (Φ_{PSII}) були у контрольних рослин. Так, у варіанті з NaCl-праймінгом індекс Φ_{PSII} для сорту Панянка становив 0,504 відн. од. проти 0,608 відн. од. у контролі; для сорту Етюд – 0,570 відн. од. проти 0,635 відн. од. у контролі. Враховуючи вищенаведене, можемо припустити, що для рослин сорту Панянка такий праймінг виявився додатковим стресовим фактором, на відміну від сорту Етюд.

Показник фотохімічного гасіння (qP) знижувався в умовах дослід порівняно з контролем. Таке зниження може вказувати на збільшення частки відкритих реакційних центрів, які тимчасово не здатні брати участь у фотохімічних процесах. Це типова захисна реакція у відповідь на дефіцит води [6].

Індекси флуоресценції хлорофілу в листках пшениці м'якої ярої сортів Етюд і

Панянка через 14 днів після відновлення поливу. Вегетаційний експеримент, перліт, живильне середовище Хогланда–Арнона, $n=3$; контроль (К) – H_2O дист. + посуха; дослід (Д) – 0,15 M NaCl + посуха

Сорт	Варіант	Індекси				
		RFd	Φ_{PSII}	qP	Fv/Fm	Fpl/Fm
Етюд	К	1,741±0,20	0,635±0,034	0,906±0,031	0,701±0,014	0,442±0,03
	Д	1,325±0,04*	0,57±0,008*	0,754±0,03*	0,756±0,03	0,600±0,02
Панянка	К	1,553±0,02	0,608±0,04	0,800±0,06	0,761±0,01	0,483±0,004
	Д	1,014±0,02*	0,504±0,03*	0,667±0,07*	0,755±0,025	0,504±0,026

Примітка: * – різниця між контролем і дослідом є статистично значущою за результатами двофакторного дисперсійного аналізу ANOVA ($P \leq 0,05$)

Водночас зафіксовано ключову відмінність між сортами за показником максимальної квантової ефективності ФС II (F_v/F_m). Високий рівень статистичної значущості цього результату ($P \leq 0,001$) підтверджує сортову специфіку в роботі фотосинтетичного апарату досліджуваних об'єктів. Так, у пшениці сорту Панянка індекс F_v/F_m був очікувано нижчим в умовах дослід. Однак у сорту Етюд цей показник був вищим у рослин із NaCl-праймінгом (Д – 0,756 відн. од.) порівняно з контролем (К – 0,701 відн. од.). Це може бути свідченням того, що для сорту Етюд NaCl-праймінг виступив ефективним індуктором стійкості, який забезпечив вищу швидкість або ступінь відновлення ФС II після посухи, ніж це відбувалося у рослин без попереднього загартування.

Індекс F_{pl}/F_m був вищим за умов дослід в обох сортів порівняно з контролем. Це корелює із загальним негативним впливом осмотичного стресу на ФСА. Високі значення показника F_{pl}/F_m можуть свідчити про збільшення кількості тимчасово заблокованих функціональних центрів ФС II, які не беруть участі у лінійному транспортуванні електронів. Таке явище вважають наслідком порушення балансу між світловою і темною фазами фотосинтезу [4].

Згідно з результатами двофакторного дисперсійного аналізу ANOVA, вплив чинника умов вирощування (контроль/дослід) на вміст хлорофілу Chl *a* виявився статистично значущим ($P \leq 0,05$) для обох досліджуваних сортів. Водночас різниця між самими сортами за даним показником не була достовірною, що може свідчити про схожість адаптації обох сортів на вплив стресових умов.

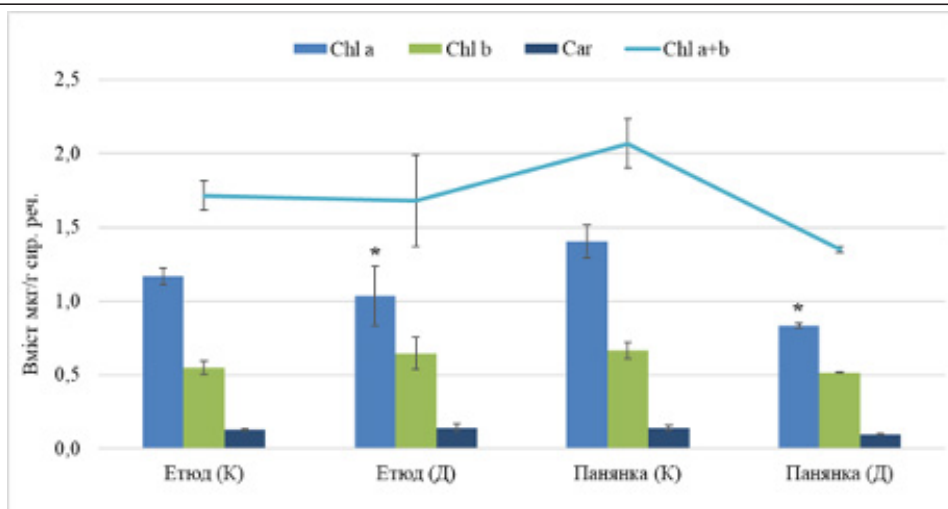


Рис. 2. Кількісний вміст фотосинтетичних пігментів у листках пшениці м'якої ярої сортів Етюд і Панянка через 14 днів після відновлення поливу. Вегетаційний експеримент, перліт, живильне середовище Хогланда–Арнона, $n=3$; контроль (К) – H_2O дист. + посуха; дослід (Д) – $0,15\text{ M NaCl}$ + посуха. Примітка: * – різниця між сортами є статистично значущою за результатами двофакторного дисперсійного аналізу ANOVA ($P \leq 0,05$)

Детальний аналіз сортоспецифічних особливостей виявив, що рослини сорту Етюд, які зазнали попереднього NaCl-праймінгу, мали трохи вищий кількісний вміст хлорофілу Chl b і каротиноїдів порівняно з рослинами без попередньої обробки, але статистично достовірної різниці не виявлено ($P \leq 0,05$). Це може свідчити про стимулюючий ефект низьких концентрацій NaCl, який активував захисні механізми та сприяв стабілізації пігментного апарату в умовах подальшої посухи. Натомість у сорту Панянка NaCl-праймінг виявився додатковим обмежуючим фактором, що призвело до зниження всіх досліджуваних показників. Особливо критичним було різке зниження сумарного вмісту хлорофілів Chl (a+b) в умовах досліду.

Отримані нами результати доповнюють літературні дані про роль праймінгу в підвищенні посухостійкості злаків. Наприклад, дослідження К. Aswathi та ін. (2022) і М. Patel та ін. (2022) свідчать, що розуміння механізмів адаптації до дії стресу є ключовим для розробки стратегій підвищення врожайності пшениці. Концепція «перехресної стійкості» (cross-tolerance), описана авторами, пояснює, як попередня активація захисних систем під час праймінгу дає рослині змогу підтримувати фотосинтетичну активність і осморегуляцію в умовах водного дефіциту [13, 41].

Важливо зазначити, що позитивний вплив галопраймінгу (NaCl) на фотосинтетичні показники рослин, як-от зернових, в умовах стресу описаний у роботах S. Gul та ін. (2022), М. Hmissi та ін. (2023), R. Tolrà та ін. (2025) [18, 19, 50]. Зокрема, повідомляють про вищий вміст фотосинтетичних пігментів у праймованих рослин після впливу посухи й активування осмопротекторних і антиоксидантних механізмів, індукованих сольовим сигналом. Попередня обробка насіння в концентраціях від $0,05\text{ M}$ до $0,2\text{ M NaCl}$ сприяла кращому збереженню хлорофілів і стабілізації мембран хлоропластів, що безпосередньо корелює з даними, отриманими для сорту Етюд.

На нашу думку, у сорту Етюд за впливу NaCl-праймінгу відбувається зміщення

балансу між біосинтезом і деградацією хлорофілів. Своєрідне «генетичне загартування» стимулює рослину швидше активувати експресію генів, які кодують ферменти синтезу хлорофілу: глутамат-1-напівальдегід аміотрансфераза (*GSA*), дегідратаза δ -амінолевулінової кислоти (*ALAD*), хлорофілсинтаза (*CHLG*), одразу після відновлення поливу [32]. Водночас праймінг пригнічує активність ферментів, що руйнують молекули хлорофілу: феофітиназа (*PPH*), хлорофілаза (*CHL*) [22]. Цей процес підтримується накопиченням захисних речовин-осмолітів (проліну, цукрів), які стабілізують структуру білків у мембранах хлоропластів [44]. Крім того, повідомляється, що сольовий сигнал може змінювати гормональний баланс, підвищуючи рівень цитокінінів та гіберелінів, і таким чином уповільнює старіння листків, стимулюючи синтез нових компонентів світло-збиральних комплексів. Така стабільність фотосистем створює необхідний фундамент для швидкого відновлення після стресу [15, 17, 48, 49]. Варто зазначити, що реакція рослин пшениці на NaCl-праймінг може бути сортоспецифічною, що також пояснює вищу чутливість сорту Панянка та пластичність сорту Етюд [33].

Стресовий вплив посухи призвів до пригнічення стану фотосинтетичного апарату обох досліджених сортів, що підтверджується зниженням функціональних індексів (R_{Fd} та Φ_{PSII}) порівняно з контролем. Вплив NaCl-праймінгу виявився сортоспецифічним і став одним із чинників, що визначають здатність до відновлення. Сорт Панянка виявив вищу чутливість, праймінг виступив додатковим стресором, що призвело до різкого зниження вмісту Chl ($a+b$) та уповільненого відновлення фотосинтетичного апарату. Натомість, для сорту Етюд праймінг виявився частковим індуктором стійкості, що забезпечило підвищення максимальної квантової ефективності F_v/F_m та компенсаторний синтез хлорофілу Chl b у період відновлення, демонструючи потенційну пластичність сорту.

Таким чином, результати підтверджують, що рослини пшениці сорту Панянка є більш чутливими до дії стресу, тоді як рослини сорту Етюд мають вищу адаптивну здатність, а сам сорт Етюд є більш перспективним для використання в селекції, технологіях загартування та вирощування в умовах, що потребують високої відновлювальної здатності фотосинтетичного апарату.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Груша В. М. Інтелектуальна обробка даних від хлорофіл-флуорометричних сенсорів // Кібернетика та комп'ютерні технології. 2022. (1). С. 42–48. <https://doi.org/10.34229/2707-451X.22.1.5>
2. Державний реєстр сортів рослин, придатних для поширення в Україні : електронний ресурс. Режим доступу: <https://sops.gov.ua/derzavniy-reestr> (дата звернення: 20.02.2026).
3. Китасєв О. І., Кривошапка В. А., Кіщак О. А., Фільов В. В. Діагностика ефективності функціонування фотосинтетичного апарату перспективних сортів та елітних форм сливи (*Prunus domestica*) // Biological Systems: Theory and Innovation. 2021. № 1. doi: 10.31548/biologiya2021.01.001
4. Мазура М., Мірошник Н., Тесленко І. Чутливість фотосинтетичного апарату рослин *Taraxacum officinale* (L.) Weber ex FH Wigg. в умовах мегаполісу // Вісн. Київ. ун-ту. Сер. біол. 2022. 1 (88). С. 25–32. doi: 10.17721/1728.2748.2022.88.25-32
5. Мусієнко М. М., Паршикова Т. В., Славний П. С. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. К.: Фітосоціоцентр, 2001. С. 97–99.
6. Прядкіна Г. О., Махаринська Н. М., Кедрук А. С., Хархота М. А. Вплив посухи на пігменти віоласантинового циклу в листках озимої пшениці // Фізіологія рослин і генетика. 2023. 55 (6). С. 539–547. doi: 10.15407/frg2023.06.539
7. Романенко К. О., Бабенко Л. М., Косаківська І. В. Пігментний комплекс пшениці, спелі та

- жита за умов короткочасних температурних стресів і помірної ґрунтової посухи // *Фізіологія рослин і генетика*. 2023. 55 (6). С. 528–538. doi: 10.15407/frg2023.06.528
8. Соломійчук М., Сафронова О. Характеристика фотосинтетичної активності кукурудзи за використання різних препаратів в умовах стресу // *Фітосанітарна безпека: міжвід. темат. наук. зб.* 2024. № 69. С. 214–227. doi: 10.36495/PHSS.2023.69.214-227
 9. Хоменко Т. О., Тонха О. Л., Пузняк О. М., Гаврилюк О. С. Оцінка комплексного впливу біопрепаратів на процес проходження індукції флуоресценції хлорофілу в листках картоплі за органічної технології вирощування // *Наук. доп. НУБіП України*. 2023. № 6. doi: 10.31548/dopovid6(106).2023.006
 10. Шевченко В. В., Бондаренко О. Ю. Зміни показників індукції флуоресценції та вмісту хлорофілу в листках різних ярусів сучасних сортів озимої пшениці за умов посухи // *Фізіологія рослин і генетика*. 2023. 55 (4). С. 301–313. doi: 10.15407/frg2023.04.301
 11. Akula N. N., Abdelhakim L., Knazovický M. et al. Plant responses to co-occurring heat and water deficit stress: A comparative study of tolerance mechanisms in old and modern wheat genotypes // *Plant Physiol. Biochem.* 2024. 210. P. 108595. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108595>
 12. Alemu S. T. Photosynthesis limiting stresses under climate change scenarios and role of chlorophyll fluorescence: A review article // *Cogent Food Agric.* 2020. 6 (1). P. 1785136. <https://doi.org/10.1080/23311932.2020.1785136>
 13. Aswathi K. P. R., Kalaji H. M., Puthur J. T. Seed priming of plants aiding in drought stress tolerance and faster recovery: a review // *Plant Growth Regulation*. 2022. 97 (2). P. 235–253. <https://doi.org/10.1007/s10725-021-00755-z>
 14. Chauhan J., Prathibha M., Singh P. et al. Plant photosynthesis under abiotic stresses: Damages, adaptive, and signaling mechanisms // *Plant Stress*. 2023. 10. P. 100296. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100296>
 15. Daszkowska-Golec A., Collin A., Sitko K. et al. Genetic and Physiological Dissection of Photosynthesis in Barley Exposed to Drought Stress // *Int. J. Mol. Sci.* 2019. 20 (24). P. 6341. <https://doi.org/10.3390/ijms20246341>
 16. De Sousa T., Ribeiro M., Sabença C., Igrejas G. The 10,000-Year Success Story of Wheat! // *Foods*. 2021. 10 (9). P. 2124. <https://doi.org/10.3390/foods10092124>
 17. Ellouzi H., Zorrig W., Amraoui S. et al. Seed Priming with Salicylic Acid Alleviates Salt Stress Toxicity in Barley by Suppressing ROS Accumulation and Improving Antioxidant Defense Systems, Compared to Halo- and Gibberellin Priming // *Antioxidants*. 2023. 12 (9). P. 1779. <https://doi.org/10.3390/antiox12091779>
 18. Gul S., Hussain A., Ali Q. et al. Hydropriming and Osmotic Priming Induce Resistance against *Aspergillus niger* in Wheat (*Triticum aestivum* L.) by Activating β -1, 3-glucanase, Chitinase, and Thaumatin-like Protein Genes // *Life*. 2022. 12 (12). P. 2061. <https://doi.org/10.3390/life12122061>
 19. Hmissi M., Krouma A., García-Sánchez F., Chaieb M. Potential of Seed Halopriming in the Mitigation of Salinity Stress during Germination and Seedling Establishment in Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) // *Plants*. 2023. 13 (1). P. 66. <https://doi.org/10.3390/plants13010066>
 20. Javid Iqbal M., Shams N., Fatima K. Nutritional Quality of Wheat // *Wheat*. IntechOpen. 2022. <https://doi.org/10.5772/intechopen.104659>
 21. Jiao Q., Hu X. Recent Advances and Emerging Trends in Chlorophyll Fluorescence Parameter Fv/Fm // *Phyton*. 2025. 94 (9). P. 2615–2630. <https://doi.org/10.32604/phyton.2025.069246>
 22. Karami S., Shiran B., Ravash R. Molecular investigation of how drought stress affects chlorophyll metabolism and photosynthesis in leaves of C3 and C4 plant species // *Heliyon*. 2025. 11 (3). P. e42368. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2025.e42368>
 23. Khalid A., Hameed A., Tahir M. F. Wheat quality: A review on chemical composition, nutritio nal

- attributes, grain anatomy, types, classification, and function of seed storage proteins in bread making quality // *Front. Nutr.* 2023. 10. P. 1053196. <https://doi.org/10.3389/fnut.2023.1053196>
24. Kheiralipour K., Brandão M., Holka M., Choryński A. A Review of Environmental Impacts of Wheat Production in Different Agrotechnical Systems // *Resources*. 2024. 13 (7). P. 93. <https://doi.org/10.3390/resources13070093>
25. Ko I., Chapman T., Nazarov T. et al. Grain under pressure: Harnessing biochemical pathways to beat drought and heat in wheat // *Plant J.* 2025. 122 (6). P. e70253. <https://doi.org/10.1111/tpj.70253>
26. Kopecká R., Kameniarová M., Černý M. et al. Abiotic Stress in Crop Production // *Int. J. Mol. Sci.* 2023. 24 (7). P. 6603. <https://doi.org/10.3390/ijms24076603>
27. Lagutenko O. T., Nasteka T. M., Shevchenko V. G. et al. Adaptation of gooseberry varieties to the changed agro-climatic conditions of Kyiv Polissia // *Regul. Mech. Biosyst.* 2023. 14 (2). P. 186–194. <https://doi.org/10.15421/022328>
28. Le Gouis J., Oury F.-X., Charmet G. How changes in climate and agricultural practices influenced wheat production in Western Europe // *J. Cereal Sci.* 2020. 93. P. 102960. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2020.102960>
29. Legendre R., Basinger N. T., Van Iersel M. W. Low-Cost Chlorophyll Fluorescence Imaging for Stress Detection // *Sensors*. 2021. 21 (6). P. 2055. <https://doi.org/10.3390/s21062055>
30. Levy A. A., Feldman M. Evolution and origin of bread wheat // *Plant Cell*. 2022. 34 (7). P. 2549–2567. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac130>
31. Li X., Zhang W., Niu D., Liu X. Effects of abiotic stress on chlorophyll metabolism // *Plant Sci.* 2024. 342. P. 112030. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2024.112030>
32. Liu J., Xie L., Cheng J. et al. Transcriptional and metabolic changes in the desiccation tolerant plant *Craterostigma plantagineum* during recurrent exposures to dehydration // *Planta*. 2019. 249 (4). P. 1017–1035. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-3058-8>
33. Megahed S. M., El-Bakatoushi R. F., Amin A. W. et al. Nanopriming as an approach to induce tolerance against drought stress in wheat cultivars // *Cereal Res. Commun.* 2025. 53 (4). P. 2343–2357. <https://doi.org/10.1007/s42976-025-00688-7>
34. Moustaka J., Moustakas M. Early-Stage Detection of Biotic and Abiotic Stress on Plants by Chlorophyll Fluorescence Imaging Analysis // *Biosensors*. 2023. 13 (8). P. 796. <https://doi.org/10.3390/bios13080796>
35. Moustakas M., Calatayud Á., Guidi L. Editorial: Chlorophyll Fluorescence Imaging Analysis in Biotic and Abiotic Stress // *Front. Plant Sci.* 2021. 12. P. 658500. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.658500>
36. Muhammad I., Shalmani A., Ali M. et al. Mechanisms Regulating the Dynamics of Photosynthesis Under Abiotic Stresses // *Front. Plant Sci.* 2021. 11. P. 615942. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.615942>
37. Neupane D., Adhikari P., Bhattarai D. et al. Does Climate Change Affect the Yield of the Top Three Cereals and Food Security in the World? // *Earth*. 2022. 3 (1). P. 45–71. <https://doi.org/10.3390/earth3010004>
38. Nyaupane S., Poudel M. R., Panthi B. et al. Drought stress effect, tolerance, and management in wheat – a review // *Cogent Food Agric.* 2024. 10 (1). P. 2296094. <https://doi.org/10.1080/23311932.2023.2296094>
39. Orsák M., Kotíková Z., Hnilíčka F., Lachman J. Effect of long-term drought and waterlogging stress on photosynthetic pigments in potato // *Plant, Soil Environ.* 2023. 69 (4). P. 152–160. doi: 10.17221/415/2022-PSE
40. P. N. P. V., Joye I. J. Dietary Fibre from Whole Grains and Their Benefits on Metabolic Health // *Nutrients*. 2020. 12 (10). P. 3045. <https://doi.org/10.3390/nu12103045>
41. Patel M., Parida A. K. Salinity mediated cross-tolerance of arsenic toxicity in the halophyte *Salvadora persica* L. through metabolomic dynamics and regulation of stomatal movement and photosynthesis//

- Environ. Pollut. 2022. 300. P. 118888. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.118888>
42. *Pequeno D. N. L., Hernández-Ochoa I. M., Reynolds M.* et al. Climate impact and adaptation to heat and drought stress of regional and global wheat production // *Environ. Res. Lett.* 2021. 16 (5). P. 054070. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abd970>
43. *Peršić V., Ament A., Antunović Dunić J.* et al. PEG-induced physiological drought for screening winter wheat genotypes sensitivity – integrated biochemical and chlorophyll a fluorescence analysis // *Front. Plant Sci.* 2022. 13. P. 987702. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.987702>
44. *Purwestri Y. A., Nurbaiti S., Putri S. P. M.* et al. Seed Halopriming: A Promising Strategy to Induce Salt Tolerance in Indonesian Pigmented Rice // *Plants.* 2023. 12 (15). P. 2879. <https://doi.org/10.3390/plants12152879>
45. *Erenstein O., Jaleta M., Mottaleb K. A.* et al. Global Trends in Wheat Production, Consumption and Trade // *Wheat Improvement.* Springer International Publishing. 2022. P. 47–66. https://doi.org/10.1007/978-3-030-90673-3_4.
46. *Romanenko K. O., Babenko L. M., Smirnov O. E., Kosakivska I. V.* Antioxidant Protection System and Photosynthetic Pigment Composition in *Secale cereale* Subjected to Short-Term Temperature Stresses // *Open Agric. J.* 2022. 16 (1). P. e187433152206273. <https://doi.org/10.2174/18743315-v16-e2206273>
47. *Sánchez-Moreiras A. M., Graña E., Reigosa M. J., Araniti F.* Imaging of Chlorophyll a Fluorescence in Natural Compound-Induced Stress Detection // *Front. Plant Sci.* 2020. 11. P. 583590. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.583590>
48. *Sen A., Puthur J. T.* Halo- and UV-B priming-mediated drought tolerance and recovery in rice seedlings // *Plant Stress.* 2021. 2. P. 100011. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2021.100011>
49. *Sherin G., Aswathi K. P. R., Puthur J. T.* Photosynthetic functions in plants subjected to stresses are positively influenced by priming // *Plant Stress.* 2022. 4. P. 100079. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2022.100079>
50. *Tolrà R., González-Cobo C., Corrales I.* et al. Seed Halopriming as an Effective Strategy to Enhance Salt Tolerance in *Cakile maritima*: Activation of Antioxidant and Genetic Responses // *Antioxidants.* 2025. 14 (3). P. 353. <https://doi.org/10.3390/antiox14030353>
51. *Yang H., Wang L., Zhang X.* et al. Exploring optimal soil moisture for seedling tomatoes using thermal infrared imaging and chlorophyll fluorescence techniques // *Scientia Horticulturae.* 2025. 339. P. 113846. doi: 10.1016/j.scienta.2024.113846

Стаття надійшла до редакції 12.03.26

доопрацьована 10.06.26

прийнята до друку 12.06.26

CHLOROPHYLL FLUORESCENCE AND PHOTOSYNTHETIC PIGMENT CONTENT IN SPRING WHEAT PLANTS UNDER DROUGHT STRESS

O. Shkoropad, N. Romanyuk*Ivan Franko National University of Lviv**4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine**e-mail: Olena.Shkoropad@lnu.edu.ua*

Wheat is a staple cereal crop of the temperate climate zone, ranking among the three most important food crops globally. It provides the human diet with essential proteins, carbohydrates, vitamins, and minerals. High wheat productivity requires optimal environmental conditions, particularly a sufficient water supply. Under water deficit, photosynthesis is impaired, which is associated with decreased chlorophyll and carotenoid synthesis, alterations in photochemical processes, CO₂ fixation reactions, chloroplast ultrastructure, and inhibited assimilate transport. The content of photosynthetic pigments (Chl *a*, Chl *b*, Chl (*a+b*) and Car) along with chlorophyll fluorescence indices (R_{Fd} – vitality index; Φ_{PSII} – actual efficiency of PS II; qP – fraction of open PSII reaction centers; F_v/F_m – maximum quantum efficiency of PS II; F_{pl}/F_m – fraction of Qb-non-reducing centers of PS II) allow for a comprehensive assessment of the functional state of the photosynthetic apparatus. This study investigated the effect of seed pretreatment with NaCl solution on the functional recovery capacity of the photosynthetic apparatus in two spring wheat varieties (Etiud and Panianka) following prolonged simulated water deficit. It was established that the stress impact of drought led to a significant suppression of the photosynthetic apparatus state in both investigated varieties, as evidenced by a decrease in the functional indices R_{Fd} and Φ_{PSII} compared to control values. A variety-specific pattern of plant recovery after stress was demonstrated. Pre-sowing seed treatment with NaCl solution contributed to mitigating the consequences of osmotic stress, preserving the content of photosynthetic pigments, and accelerating the recovery of light-stage photosynthetic parameters. The obtained data expand the understanding of cereal crop adaptation to abiotic stressors and confirm the efficacy of priming for enhancing plant tolerance under water deficit conditions.

Keywords: wheat, drought, salinity, abiotic stress, chlorophyll fluorescence, photosynthesis, photosynthetic pigments