

Національна академія наук України
Інститут молекулярної біології і генетики
Українське товариство генетиків і селекціонерів
ім. М.І. Вавилова

**ФАКТОРИ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЇ
ЕВОЛЮЦІЇ ОРГАНІЗМІВ**

**FACTORS IN EXPERIMENTAL
EVOLUTION OF ORGANISMS**

Збірник наукових праць

Видається з 2003 р.

ТОМ 32

Присвячено

*50-річчю заснування Інституту молекулярної біології і генетики
НАН України та
70-річчю відкриття подвійної спіралі ДНК*

Київ – 2023

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор **В.А. Кунах** (Київ)

Заступник головного редактора **Н.М. Дробик** (Тернопіль)

І.В. Азізов (Баку, Азербайджан)	Г.В. Єльська (Київ)	І.Д. Рашаль (Рига, Латвія)
І.О. Андрєєв (Київ)	А.І. Ємець (Київ)	Т.М. Сатарова (Дніпро)
А. Атанасов (Софія, Болгарія)	І.С. Карпова (Київ)	А.В. Сиволоб (Київ)
Я.Б. Блюм (Київ)	С.І. Ковтун (Київська обл.)	В.А. Сідоров (Україна, США)
Д.Г. Буткаускас (Вільнюс, Литва)	В.А. Кордюм (Київ)	М.А. Тукало (Київ)
Ю.В. Вагін (Київ)	Л.А. Лівшиць (Київ)	Г. Федак (Оттава, Канада)
Ю.Ю. Глеба (Україна, ФРН)	Л.Л. Лукаш (Київ)	А.М. Хохлов (Харківська обл.)
А.В. Голубенко (Київ)	І.І. Панчук (Чернівці)	М. Шандор (Мошонмадяровар, Угорщина)
Д. Грауда (Рига, Латвія)		Р.А. Якимчук (Черкаська обл.)

Відповідальний секретар **М.З. Прокоп'як**

Адреса редакції:

Інститут молекулярної біології і генетики НАНУ, вул. Акад. Заболотного, 150, Київ, 03143
e-mail: kunakh@imbg.org.ua, <http://www.utgis.org.ua>

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief **V.A. Kunakh** (Kyiv)

Deputy editor **N.M. Drobyk** (Ternopil)

I.O. Andreev (Kyiv)	A.V. Holubenko (Kyiv)	I.D. Rashal (Riga, Latvia)
A. Atanasov (Sofia, Bulgaria)	I.S. Karpova (Kyiv)	M. Sándor (Mosonmagyaróvár, Hungary)
I.V. Azizov (Baku, Azerbaijan)	A.M. Khokhlov (Kharkiv region)	T.M. Satarova (Dnipro)
Ya.B. Blume (Kyiv)	V.A. Kordium (Kyiv)	V.A. Sidorov (Ukraine, USA)
D.G. Butkauskas (Vilnius, Lithuania)	S.I. Kovtun (Kyiv region)	A.V. Syvolob (Kyiv)
A.V. El'ska (Kyiv)	L.A. Livshyts' (Kyiv)	M.A. Tukalo (Kyiv)
G. Fedak (Ottawa, Canada)	L.L. Lukash (Kyiv)	Yu.V. Vagin (Kyiv)
Yu.Yu. Gleba (Ukraine, FRG)	I.I. Panchuk (Chernivtsi)	R.A. Yakymchuk (Cherkasy region)
D. Grauda (Riga, Latvia)		A.I. Yemets (Kyiv)

Responsible secretary **M.Z. Prokopiak**

Editorial office address:

Institute of Molecular Biology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine,
150, Zabolotnogo St., Kyiv, 03680

e-mail: kunakh@imbg.org.ua, <http://www.utgis.org.ua>

Збірник наукових праць включено до переліку наукових фахових видань України, в яких можуть публікуватися результати дисертаційних робіт на здобуття наукових ступенів доктора і кандидата наук у галузі біологічних наук (біологічні спеціальності – 091, Категорія «Б», Наказ Міністерства освіти і науки України № 409 від 17.03.2020)

Свідоцтво про державну реєстрацію друкованого засобу масової інформації
серія КВ № 20936-10736ПР від 29.08.2014

Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. пр. / Національна академія наук України, Інститут молекулярної біології і генетики, Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова; редкол.: В.А. Кунах (голов. ред.) [та ін.]. – Київ.: Укр. т-во генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова, 2023. Т. 32. 180 с. – ISSN 2415-3826 (Online), ISSN 2219-3782 (Print)

- Колісник Х. М., Грицак Л. Р., Прокоп'як М. З., Дробик Н. М. Залежність індукції флуоресценції хлорофілу рослин *in vitro* видів роду *Carlina* L. від світлових умов їх культивування 96
- Колісник Х. М., Грицак Л. Р., Прокоп'як М. З., Дробик Н. М. Dependency of chlorophyll fluorescence induction of *Carlina* L. *in vitro* plant on light conditions during their cultivation
- Комісаренко А. Г., Михальська С. І. Дослідження нащадків трансгенних рослин *Triticum aestivum* L. із частковою супресією гена проліндегідрогенази 103
- Комісаренко А. Г., Михальська С. І. Research of descendants of transgenic plants *Triticum aestivum* L. with partial suppression of the proline dehydrogenase gene
- Михальська С. І., Комісаренко А. Г., Курчій В. М., Броннікова Л. І. Фізіолого-біохімічні характеристики генетично модифікованої пшениці озимої 109
- Mykhalska S. I., Komisarenko A. G., Kurchii V. M., Bronnikova L. I. Physiological and biochemical characteristics of genetically modified winter wheat
- Мищенко С. В., Кривошеєва Л. М., Срібний М. В. Особливості експресії селекційних ознак у соматоклонів *Linum usitatissimum* L. 115
- Mishchenko S. V., Kryvosheeva L. M., Sribnyi M. V. Features of the expression of breeding traits in *Linum usitatissimum* L. somaclones
- Римар Ю. Ю., Проніна О. В., Дуплій В. П., Моргун Б. В. Особливості морфології продихового апарату пшениці м'якої 120
- Rymar Yu. Yu., Pronina O. V., Duplij V. P., Morgun B. V. Peculiarities of stomata morphology in bread wheat
- Шестопал О. Л., Замбріборщ І. С., Трасковецька В. А., Васил'єв О. А., Бабаянц Л. Т., Чекалова М. С., Афіногенов О. А. Отримання дигапloidних ліній пшениці м'якої озимої з комплексною стійкістю до іржі та твердої сажки методом культури пиляків *in vitro* 125
- Shestopal O. L., Zambriborshch I. S., Traskovetskaya V. A., Vasiliev O. A., Babayants L. T., Chekalova M. S., Afinogenov O. A. Obtaining dihaploid lines of soft winter wheat with complex resistance to rust and hard smut by anther culture *in vitro*
- Шуба І. М., Лило В. В., Карпова І. С., Главацький О. Я., Корнелюк О. І. Вплив декстрана-70 на цитотоксичну дію ЕМАР II на гліомні клітини *in vitro* 130
- Shuba I. M., Lylo V. V., Karpova I. S., Glavatskyi O. Y., Kornelyuk O. I. Influence of dextran-70 on the cytotoxic effect of EMAP II on glioma cells *in vitro*

БІОІНФОРМАТИКА КОМП'ЮТЕРНА БІОЛОГІЯ

ТА

BIOINFORMATICS AND COMPUTER BIOLOGY

- Булгаков І. В. Дослідження Atg білків, залучених до формування комплексу Atg1, його взаємодії з білком Atg8 у процесі дозрівання аутофагосом 136
- Bulgakov E. V. Analysis of Atg proteins involved in the formation of the Atg1 complex, their interaction with the Atg8 protein during autophagosome maturation
- Ozheriedov D. S., Karpov P. A. Structural profile of ligand-based inhibition of bacterial FtsZ 142
- Ожерєдов Д. С., Карпов П. А. Структурний профіль ліганд-залежного інгібування бактеріальних FtsZ-білків
- Підпала О. В., Лукаш Л. Л. Поширення родоспецифічного *Alu*-повтору макак *AluMacYa3* у гені ортологів *MGMT* мавпових 148
- Pidpala O. V., Lukash L. L. Distribution of the macaques genus-specific *Alu* repeat *AluMacYa3* in the *MGMT* gene orthologs of old world monkeys

КОЛІСНИК Х. М.[✉], ГРИЦАК Л. Р., ПРОКОП'ЯК М. З., ДРОБИК Н. М.Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка,
Україна, 47027, м. Тернопіль, вул. М. Кривоноса, 2[✉] kolisnyk@chem-bio.com.ua, (098) 917-13-87ЗАЛЕЖНІСТЬ ІНДУКЦІЇ ФЛУОРЕСЦЕНЦІЇ ХЛОРОФІЛУ РОСЛИН *IN VITRO*
ВИДІВ РОДУ *CARLINA L.* ВІД СВІТЛОВИХ УМОВ ЇХ КУЛЬТИВУВАННЯ

Мета. Дослідити особливості функціонування фотосинтетичного апарату рослин деяких видів роду *Carlina L.* за різних світлових умов культивування *in vitro* та в умовах природи за використання методу індукції флуоресценції хлорофілу *a*. **Методи.** Методи культивування рослин *in vitro*, метод індукції флуоресценції хлорофілу *a* у світлоадаптованих листках. **Результати.** Показано, що в умовах *in vitro* проявляються сформовані у ході тривалої еволюції потреби видів у світлових умовах росту. Підтверджено раніше отримані нами результати щодо більшої відповідності фізіологічним потребам рослин *in vitro* виду *Carlina onopordifolia* Besser ex Szafer, Kulcz. et Pawl. світлових умов 1.1 варіанту. На основі узагальнення результатів дослідження динаміки вмісту фотосинтетичних пігментів та їх співвідношення у рослинах *in vitro Carlina acaulis L.*, а також ключових параметрів флуоресценції за різних світлових умов культивування, зроблено висновок про більшу відповідність 1.1 варіанту потребам рослин цього виду. Припущено, що в умовах природи рослини виду *C. onopordifolia* та *Carlina cirsioides* Клоков піддаються абіотичним стресам, що проявляється у збільшенні втрат енергії квантів світла на теплову дисипацію та процеси фотоінгібування, значному підвищенні транспорту електронів у межах світлозбирального комплексу та зниженні ефективності квантового виходу і запасаєння енергії світла фотосистемою II. індексу життєздатності у рослин цих видів з природних умов росту є нижчим удвічі від загальноприйнятого оптимального значення та у 1,97–2,96 рази порівняно із дослідними групами рослин *in vitro*. **Висновки.** Отримані результати вказують на доцільність використання методу індукції флуоресценції хлорофілу для оцінки функціонування фотосинтетичного апарату рослин *in vitro* видів роду *Carlina*.

Ключові слова: *Carlina L.*, рослини *in vitro*, індекс флуоресценції хлорофілу *a*, світлові умови культивування.

Вплив різних абіотичних стресів на рослини спричиняє низку морфологічних і фізіолого-біохімічних змін, які є проявом адаптаційного процесу. Відомо, що найчутливішим до факторів зовнішнього середовища є фотосинтетичний апарат (ФСА) [1, 2]. Отримати інформацію про фізико-хімічний стан і функціональну активність ФСА ще до видимих фізіологічних змін дозволяє дослідження індукції флуоресценції хлорофілу (ІФХ) [3]. Будь-яка модифікація фотосинтезу або пов'язаних з ним біохімічних чи фізіологічних процесів призведе до значних змін у кінетиці розсіяної флуоресценції, що може бути використано як ідентифікатор пошкоджень, спричинених забруднювачами або змінами навколишнього середовища. Вимірювання флуоресценції ФСII є швидким, неінвазивним та універсальним методом, який дозволяє отримувати інформацію про продуктивність рослин і захисні реакції.

В останні роки зростає інтерес до практичного застосування ІФХ як швидкого та чутливого біоіндикатора стресу рослин у відповідь на фізико-хімічні умови довкілля [4–6]. Це пояснюється тим, що кожний поглинутий пігментами квант світла може піти одним із трьох шляхів: або індукувати первинне розділення зарядів у реакційних центрах (РЦ) фотосистем, або дисипувати в тепло чи висвітлитися у вигляді кванта флуоресценції. Ці три процеси відбуваються в умовах конкуренції, так що будь-яке підвищення ефективності одного призведе до зниження інтенсивності двох інших. Отже, шляхом вимірювання виходу флуоресценції можна отримати інформацію про зміни ефективності фотосинтезу та розсіювання тепла [3, 6]. Флуоресцентний аналіз хлорофілу є одним із найпотужніших і широко використовуваних методів вивчення впливу умов зовнішнього середовища на процес фотосинтезу рослин, що культивуються в умовах *in vitro* [7].

Виходячи із вище зазначеного, мета роботи полягала у вивченні особливостей функціону-

вання фотосинтетичного апарату рослин деяких видів роду *Carlina* L. за різних світлових умов культивування *in vitro* та в умовах природи за використання методу ІФХ.

Матеріали і методи

Вихідний насінневий матеріал для отримання рослин *in vitro* видів *Carlina onopordifolia* Besser ex Szafer, Kulcz. et Pawt. і *Carlina cirsioides* Klokov зібрано під час експедицій у Голицькому ботанічному заказнику у популяціях на г. Голиця (с. Гутисько, Тернопільський район, Тернопільська область, 295 м н. р. м); рослин *in vitro* виду *Carlina acaulis* L. – в Українських Карпатах на схилах гори Петрос (хребет Чорногора, с. Лазещина, Рахівський район, Закарпатська область, 714 м н. р. м.).

Колекцію рослин *in vitro* культивували упродовж 60 діб на живильному середовищі МС [8] без регуляторів росту за температури 18–19°C, фотоперіоду 16/8, інтенсивності світлового потоку в області фотосинтетично активної радіації (ФАР) 44 Вт/м², сумарний спектральний склад: хвилі синього діапазону (Ес) : хвилі зеленого діапазону (Ез) : хвилі червоного діапазону (Еч) = Ес : Ез : Еч = 37,35% : 42,35% : 20,3%. Такі світлові умови культивування у подальшому розглядали як контроль. Для оцінки впливу світлових умов росту на перебіг первинних процесів фотосинтезу рослини *in vitro* упродовж 60 діб культивували за інтенсивності світла 85–100 Вт/м² та різних комбінацій спектрального складу світла: 1.1 варіант: 85 Вт/м², спектральний склад: Ес : Ез : Еч = 33 % : 42 % : 25 %; 2.1 варіант: 100 Вт/м², спектральний склад: Ес : Ез : Еч = 25 % : 27 % : 48 %. Оптимізацію світлових умов здійснювали за використання люмінесцентних ламп денного світла, холодного білого світла та фітоламп.

Для експерименту було відібрано по 10 вихідних, отриманих шляхом пророщування *in vitro* насіння рослин досліджуваних видів. Флуоресценцію хлорофілу (ІФХ) визначали у світлоадаптованих листках рослин за допомогою РАМ флуориметра Multispe Q, що поєднує в собі портативний флуориметр і хлорофілометр, інтегрований у платформу Photosyn Q [10].

Для оцінки перебігу первинних процесів фотосинтезу вимірювали показники, які відображають реалізацію ФСА поглиненої енергії, зокрема: мінімальний (F_o') та максимальний (F_m') рівні флуоресценції адаптованих до світла листків, ефективність електронного транспорту

відкритими РЦ ФСП (F_v'/F_m'), квантову ефективність ФС II (Φ_{PSII}), реалізацію енергії квантів поглинання світла на теплову дисипацію (ϕNPQ) та процеси, що блокують роботу ФСА (ϕNO), LEF – лінійний електронний транспорт у межах світлозбирального комплексу (ССК) ФС II; qP – фотохімічне гасіння хлорофілу; Rfd – індекс життєздатності. При цьому, було прийнято положення, що сума квантових виходів трьох основних процесів, що беруть участь у реалізації енергії квантів світла – Φ_{PSII} , ϕNPQ і ϕNO , дорівнює одиниці [2]. Параметри ІФХ однієї рослини визначали як середньоарифметичне із 5 визначень, а по вибірці – вказували усереднені дані 10 рослин та наводили стандартні відхилення.

Результати та обговорення

Результати досліджень показали, що відмінності у світлових умовах культивування рослин *in vitro* позначаються як на вмісті пігментів у фотосинтетичному апараті [11], так і на показниках ключових параметрів флуоресценції хлорофілу a . Так, у рослин *in vitro* виду *C. onopordifolia*, які культивували в умовах 2.1 варіанту світлової корекції, ефективний квантовий вихід фотосистеми II незначно (на 0,22 %) зростає порівняно із контрольною групою (рис. 1). Однак, світлові умови 1.1 варіанту культивування підвищують показники Φ_{PSII} на 5,69 %, порівняно із контролем. Це вказує на ефективніше використання рослинами цієї групи поглинутої енергії для забезпечення перебігу фотохімічних реакцій.

Нами встановлено, що незалежно від світлового режиму вирощування ефективність квантового виходу фотосистеми II у рослинах *in vitro* виду *C. onopordifolia* на 26,39–30,36 % вища за показники Φ_{PSII} рослин з природних умов росту. Подібні відмінності між культивованими *in vitro* рослинами і рослинами з природи виявлено для інформативних показників ϕNPQ і ϕNO , які дозволяють оцінити витрати енергії квантів світла на процеси, що пов'язані з тепловою дисипацією та фотоінгібуванням.

У рослинах *in vitro* з 2.1 варіанту на 12,87 % більше енергії світла втрачається на теплову дисипацію порівняно з контролем. У рослинах з 1.1 варіанту світлових умов культивування показник ϕNPQ зменшується на 14,21 % порівняно з контрольною групою. Однак, у рослинах з природи втрати енергії квантів світла удвічі і більше є вищими, порівняно з контрольною і дослідними групами рослин, які вирощували в умовах *in vitro*. Подібні тенденції

спостерігаються й щодо показників ϕNO . У рослинах з 2.1 варіанту значення цього параметру лише незначно (на 1,86 %) знижуються порівняно з контролем. У рослин з 1.1 варіанту культивування цей показник підвищується на 6,02 % порівняно з контрольною групою. Проте, у рослинах з природи частка енергії квантів світла, що призводить до утворення шкідливих активних форм кисню також є вищою на 13,2–22,16 % порівняно з рослинами *in vitro*.

За значеннями показника ϕNO оцінюють частку енергії квантів світла, що призводить до зниження фотохімічної активності в ФС II внаслідок фотоінгібування. Зазначають, що величини ϕNO зростають за перебування рослин в умовах надмірного освітлення та/або високої температури [2]. За абіотичного стресу спостерігається підвищення не лише показників ϕNO , але й збільшується потік фотосинтетичних електронів (LEF), які переносяться до O_2 , а не до $NADP^+$, що сприяє генерації супероксид-аніону (O_2^-). Паралельно з цим відбувається зниження відношення Fv'/Fm' , яке відображає ефективність запасання енергії світла ФС II [11]. Описані особливості зміни показників лінійного транспорту електронів і Fv'/Fm' виявлені у рослинах *C. onopordifolia* з природних умов росту (табл. 1). Значення LEF у рослинах природного походження вищі у 5,7–9,5 раза, порівняно з рослинами *in vitro* залежно від світлових умов культивування останніх, а показник відношення

Fv'/Fm' є нижчим у 6,15–10,58 % відповідно. Водночас, значення параметру Fv'/Fm' у рослинах з природи не перевищує 82,8 % від загальноприйнятого оптимального значення, яке коливається в межах діапазону 0,8–0,83 [3].

Отримані результати дозволяють припустити, що в умовах природи рослини виду *C. onopordifolia* піддаються абіотичним стресам, що й позначається на функціонуванні їхнього фотосинтетичного апарату. Очевидно, ці абіотичні стреси пов'язані із підвищенням температури повітря у природних екотопах виду внаслідок кліматичних змін, зумовлених глобальним потеплінням. Це підтверджує й аналіз даних щодо показників індукції флуоресценції хлорофілу *a* рослин іншого виду роду *Carlina* – *C. cirsioides*, популяції якого розташовані також у межах г. Голиця (табл. 1, табл. 2).

У рослинах *C. cirsioides* природного походження, як і у випадку *C. onopordifolia*, нижчою є ефективність квантового виходу ФС II, порівняно з рослинами *in vitro* на 18,05 %, а витрати енергії квантів світла на процеси, пов'язані з утворенням шкідливих активних форм кисню та тепловою дисипацією, вищі на 39,26 % і 11,2 %, відповідно (табл. 2). Показники транспортного потоку зростають майже у 10 разів, а ефективність запасання енергії світла ФС II знижується на 4,73 % (табл. 1).

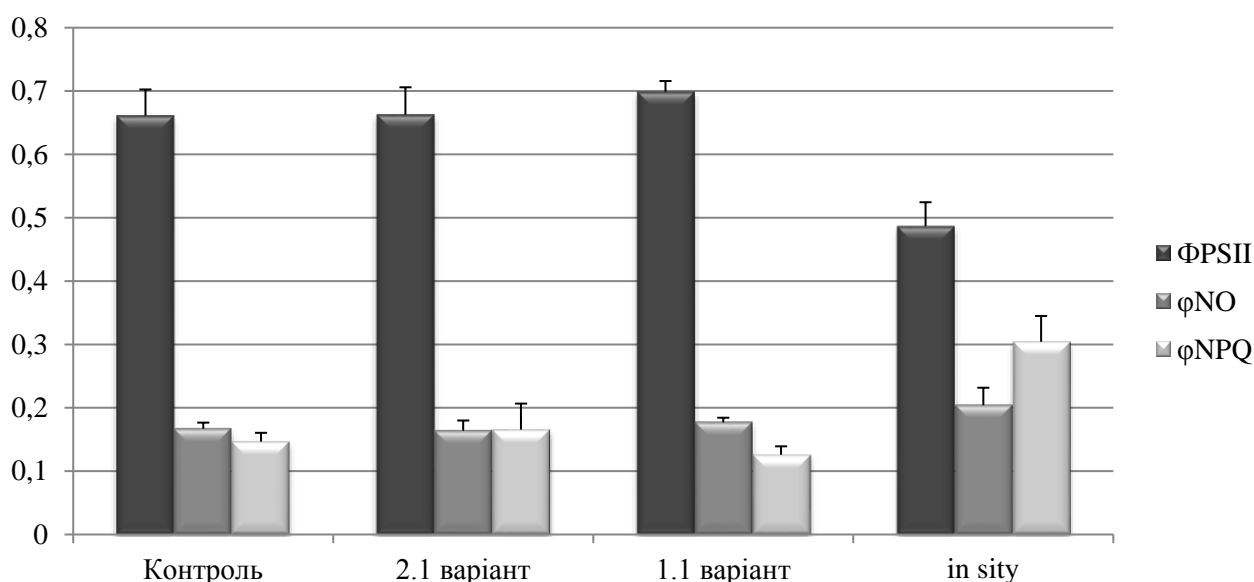


Рис. 1. Динаміка показників ефективного квантового виходу фотосистеми II (Φ_{PSII}), реалізації енергії квантів поглинання світла на теплову дисипацію (ϕNPQ) і процеси, що блокують роботу ФСА (ϕNO), у рослинах *in vitro* *C. onopordifolia* за різних світлових умов культивування та рослинах з природних умов росту.

Таблиця 1. Зміна деяких параметрів флуоресценції хлорофілу *a* рослинах видів роду *Carlina* з природних місць росту та у культурі *in vitro*, $n = 20$, $x \pm SD$

Дослідні групи	LEF	NPQ _t	SPA D	Fm'	Fo'	Fs	Fv'/Fm'	qL	qP	Rfd
<i>Carlina onopordifolia</i> Besser ex Szafer, Kulcz. et Pawt.										
<i>Контроль</i> *	4,11± 0,4	0,89± 0,13	24,38± 4,6	17581,3 ±1309,9	4831,5± 442,0	5426,6± 377,8	0,706 ±0,025	0,816± 0,084	0,953± 0,001	2,24± 0,06
<i>2.1 варіант</i> *	5,92± 0,42	1,04± 0,34	49,02± 2,7	2615,9± 160,1	763,4± 77,4	875,7 ±98,4	0,708 ±0,031	0,856 ±0,049	0,939± 0,016	1,99± 0,15
<i>1.1 варіант</i> *	6,83± 0,6	0,70± 0,06	46,32± 5,28	2652,7 ±141,9	684,4± 32,1	796,4± 55,8	0,742± 0,008	0,811 ±0,05	0,943 ±0,005	2,33± 0,33
<i>in situ</i>	38,87± 4,6	1,64± 0,34	35,62± 1,79	7784,6 ±1412,8	2612,9 ±270,6	3861,8 ±502,9	0,663± 0,030	0,493± 0,034	0,758± 0,020	1,01± 0,11
<i>Carlina acaulis</i> L.										
<i>Контроль</i> *	2,69± 0,24	1,61± 0,29	11,33± 2,30	1 5707,3 ±4738,3	5415,4 ±1552,6	4707,9± 924,9	0,639± 0,038	0,915± 0,084	1,068± 0,025	2,34± 0,23
<i>2.1 варіант</i> *	5,89± 0,62	1,04± 0,25	37,46 ±4,57	2568,3 ±219,7	752,1± 89,7	811,3± 97,9	0,704± 0,029	0,856± 0,06	0,967± 0,005	2,16± 0,11
<i>1.1 варіант</i> *	7,82± 0,30	0,88± 0,18	38,97± 3,49	2344,8 ±210,7	652,7± 71,5	713,3± 95,7	0,724± 0,019	0,881± 0,047	0,964± 0,012	2,29± 0,20
<i>Carlina cirsioides</i> Klokov										
<i>Контроль</i> *	3,16± 0,18	1,23± 0,11	19,16 ±3,76	17542,3 ±1949,3	5556,6 ±689,5	6190,5± 513,1	0,719± 0,042	0,854 ±0,085	0,917± 0,035	1,83± 0,2
<i>in situ</i>	31,0± 6,76	0,85± 0,29	47,22 ±6,61	13188,3 ±2762,9	3364,1 ±318,0	5922,9± 707,6	0,685± 0,011	0,436± 0,051	0,739± 0,041	1,23± 0,21

Примітки: * – дослідні групи рослин видів в умовах *in vitro*.Таблиця 2. Показники ключових параметрів (Φ_{PSII} , φ_{NO} , φ_{NPQ}) флуоресценції хлорофілу *a* рослинах *C. cirsioides* в умовах *in vitro* та природи, $n = 20$, $x \pm SD$

Дослідні групи	Φ_{PSII}	φ_{NO}	φ_{NPQ}
<i>Контроль</i>	0,65 ± 0,03	0,15 ± 0,01	0,19 ± 0,02
<i>in situ</i>	0,53 ± 0,04	0,25 ± 0,02	0,22 ± 0,05

На перебування обох цих видів в умовах абіотичного стресу вказує й аналіз величин параметру *Rfd*, за яким оцінюють індекс життєздатності рослин, або спаду флуоресценції [3, 12]. Максимальне (≥ 2) значення *Rfd* фіксується за перебування рослин в умовах оптимальної освітленості і температури [12]. Значення *Rfd* у рослинах *C. onopordifolia* з природних умов росту є нижчим удвічі від показника оптимуму та в 1,97–2,96 раза – порівняно з дослідними групами рослин *in vitro*. У рослинах *C. cirsioides* показник *Rfd* нижчий у 1,62 раза порівняно із нормою та у 1,49 раза – з рослинами *in vitro*. Світлові умови культивування *in vitro* є менш стресовими для ФСА рослин цих видів, ніж умови *in situ*. Це підтверджує аналіз динаміки показників

лінійного електронного транспорту, ефективності запасання енергії світла ФС II та індексу життєздатності рослин *in vitro*. Встановлено, що хоча у рослинах *in vitro* *C. onopordifolia*, культивованих за світлового режиму 1.1 варіанту, значення LEF є вищими, порівняно з 2.1 варіантом світлового режиму та контролем, ефективність запасання енергії у них теж вища на 4,6 % та 4,85 %. Показники *Rfd* у рослин з 1.1 дослідного варіанту вищі за значення рослин *in vitro* інших груп на 15,6 % та 3,86 %. Отримані результати свідчать про більшу відповідність світлових умов 1.1 варіанту потребам рослин *in vitro* *C. onopordifolia*. Це підтверджують й отримані нами раніше дані динаміки вмісту

фотосинтетичних у рослин *in vitro* цього виду за різних світлових режимів культивування [13].

Виявлено також, що між рослинами *C. cirsioides* і *C. onopordifolia* як з природи, так і контрольної групи в умовах *in vitro*, є значні відмінності щодо показників ключових параметрів флуоресценції хлорофілу. Це вказує на їхні різні фізіологічні потреби у світлових режимах, зумовлені приналежністю цих видів до різних екоотопів: *C. onopordifolia* є світлолюбним видом, що тяжіє до степових ділянок, а *C. cirsioides* належить до тінновитривалих видів і зростає в розріджених лісах та на сонячних узліссях [13]. Тому, з'ясування потреб рослин *C. cirsioides* у світловому режимі в умовах *in vitro* потребує ще подальших досліджень.

Об'єктом наших досліджень був ще один вид роду *Carlina* – *C. acaulis*, який належить до гірських видів і росте на луках, галявинах, узліссях у межах висот 500–1500 м н. р. м. [13]. Тестування різних світлових режимів для оптимізації світлових умов культивування рослин *in vitro* цього виду показало, що порівняно із контрольною групою, у рослинах 2.1 варіанту ефективний квантовий вихід фотосистеми II збіль-

шується на 8,89 %, а 1.1 варіанту – на 12,77 % (рис. 2).

На фоні ефективнішого використання поглиненої енергії фотосинтетичним апаратом рослин 1.1 і 2.1. варіантів дослідних груп, вони більше на 20,52 % і 17,59 % відповідно, порівняно з рослинами контролю, витрачають енергії на процеси фотоінгібування. За культивування у світлових умовах контролю у рослинах збільшуються втрати енергії квантів світла на теплову дисипацію: на 34,8 %, порівняно із 2.1 дослідним варіантом, та на 44,5 % – із 1.1 варіантом. Індекс життєздатності рослин *in vitro* *C. acaulis* як контрольної групи, так і дослідних варіантів, є більше 2.

Отримані нами раніше результати аналізу вмісту фотосинтетичних пігментів та їх співвідношень у культивованих *in vitro* рослин *C. acaulis* за різних світлових режимів вказували на дещо більшу відповідність фізіологічним потребам цього виду 2.1 варіанту (Кравець та ін., 2021). Однак, вищі показники ефективності запасаючої енергії світла ФС II, вищий квантовий вихід ФС II та нижчі показники теплової дисипації вказують, все ж, на більшу відповідність умов 1.1 варіанту потребам рослин *in vitro* *C. acaulis* у світлі.

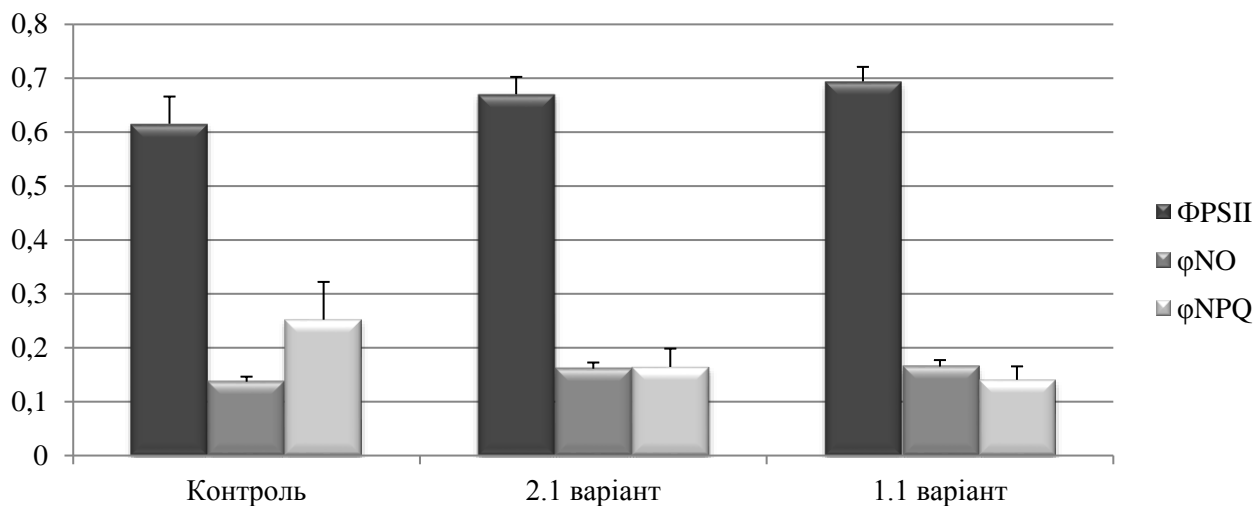


Рис. 2. Динаміка показників ефективного квантового виходу фотосистеми II (F_{PSII}), реалізації енергії квантів поглинання світла на теплову дисипацію (ϕ_{NPQ}) та процеси, що блокують роботу ФСА (ϕ_{NO}) у рослин *in vitro* *C. acaulis* за різних світлових умов культивування.

Висновки

Встановлено, що метод індукції флуоресценції хлорофілу є дієвим інструментом для оцінки функціонування фотосинтетичного апарату рослин *in vitro* роду *Carlina*. Показано, що *in vitro* проявляються сформовані у процесі тривалої еволюції потреби видів у світлових умовах росту. Підтверджено раніше отримані нами результати щодо більшої відповідності фізіологічним потребам рослин *in vitro* *C. onopordifolia* світлових умов 1.1 варіанту. На основі узагальнення результатів дослідження динаміки вмісту фотосинтетичних пігментів та їх співвідношення у рослинах *in vitro* *C. acaulis* і ключових параметрів флуоресценції за різних світлових умов культивування зроблено висновок про

більшу відповідність 1.1 варіанту потребам рослин цього виду. Припущено, що в умовах природи рослини *C. onopordifolia* і *C. cirsioides* піддаються абіотичним стресам, що проявляється у збільшенні втрат енергії квантів світла на теплову дисипацію та процеси фотоінгібування, значному підвищенні транспорту електронів у межах світлозбирального комплексу та зниженні ефективності квантового виходу і запасання енергії світла фотосистемою II. Значення індексу життєздатності у рослин цих видів з природних умов росту є нижчим удвічі від загальноприйнятого оптимального значення та у 1,97–2,96 раза – порівняно із дослідними групами рослин *in vitro*.

References

1. Man'ko M. V., Oleksiychenko N. O., Kitaev O. I. Some Peculiarities of Chlorophyll Fluorescence Induction in Leaves of *Acer Platanoides* L. Cultivars under Conditions of Kyiv City. *Naukovyi visnyk NLTU Ukrainy*. 2016. Vol. 26.5. P. 102–109.
2. Pospisil P. Production of reactive oxygen species by photosystem II as a response to light and temperature stress. *Front. Plant Sci.* 2016. 7: 1950.
3. Kalaji H. M. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. *Photosynth Res.* 2017. Vol. 132, № 1. P. 13–66.
4. Kumar K. S., Dahms H. U., Lee J. S., Kim H. C., Lee W. C., Shin K.-H. Algal photosynthetic response to toxic metals and herbicides assessed by chlorophyll a fluorescence. *Ecotoxicol. Environ.* 2014. Saf. 104. P. 51–71.
5. Kuhlgerst S., Austic G., Zegarac R., Osei-Bonsu I., Hoh D., Chilvers M. I., Roth M. G., Bi K., TerAvest D., Weebadde P., Kramer D. M. Multispe Q Beta: a tool for large-scale plant phenotyping connected to the open Photosyn Q network. *Roy. Soc. Open Sci.* 2016. 3 (10): 160592.
6. Guidi L., Piccolo E. L., Landi M. Chlorophyll Fluorescence, Photoinhibition and Abiotic Stress: Does it Make Any Difference the Fact to Be a C3 or C4 Species? *Sec. Plant Abiotic Stress*. 2019.
7. Zandrea I., Bacarin M. A., Schmitz D. D., Braga J. B., Peters J. A., Bras R. Chlorophyll fluorescence *in vitro* cultivated apple. *Agrociência, Pelotas*. 2006. Vol. 12, No. 3. P. 305–308.
8. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*. 1962. Vol. 15. P. 473–497. doi: 10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x.
9. Herts A. I., Herts N. V. Detection of functional heterogeneity photosynthetic apparatus of plants by method of photographic registration of spectrum of light reflection. *Naukovi zapysky Ternopil'skoho natsionalnoho pedahohichnoho universytetu imeni Volodymyra Hnatiuka. Seriya: Biologiya*. 2016. Vol. 2, № 66. P. 41–49.
10. Korneev D. Iu. Informatsionnye vozmozhnosti metoda induktsii fluorestsentsii khlorofilla: monografiya. *Al'terpres*. Kiev. 2002. 188 s.
11. Yan K., Mei H., Dong X., Zhou S., Cui J., Sun Y. Dissecting photosynthetic electron transport and photosystems performance in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) under salt stress. *Front. Plant Sci.* 2022. 13:905100. doi: 10.3389/fpls.2022.905100.
12. Antonova G., Kovyrova O., Lavrentyev V. Research of chlorophyll fluorescence induction in dependence on temperature and sensor location on the plant. *Kompiuterni zasoby, merezhi ta systemy*. 2015. № 14. P. 90–100.
13. Kravets N., Kolisnyk Kh., Hrytsak L., Prokopiak M., Mayorova O., Drobyk N. Dependence of the content of photosynthetic pigments in plants of certain species of the genus *Carlina* L. from *in vitro* lighting conditions. *Ekologichni nauky : naukovopraktychnyi zhurnal*. Kyiv : Helvetyka. 2021. № 3 (36). P. 160–166.

KOLISNYK Kh. M., HRYTSAK L. R., PROKOPIAK M. Z., DROBYK N. M.

Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine, 46027, Ternopil, M. Kryvonosa str., 2

DEPENDENCY OF CHLOROPHYLL FLUORESCENCE INDUCTION OF *CARLINA* L. *IN VITRO* PLANT ON LIGHT CONDITIONS DURING THEIR CULTIVATION

Aim. To investigate the peculiarities of the functioning of the photosynthetic apparatus of plants of *Carlina* L. species under different light conditions of *in vitro* cultivation and under natural conditions using the method of induction of fluorescence of chlorophyll a. **Methods.** Methods of *in vitro* plants cultivation, a method of inducing fluorescence of chlorophyll a in light-adapted leaves. **Results.** It has been demonstrated that *in vitro* conditions reflect the evolved light growth requirements of species. Our previously obtained results regarding a closer match of physiological needs of *in vitro* plants of the species of *Carlina onopordifolia* Besser ex Szafer, Kulcz. et Pawt. to light conditions of variant 1.1 have been confirmed. Based on the synthesis of the dynamics of photosynthetic

pigment content and their ratios in *in vitro* plants of *Carlina acaulis* L., as well as key parameters of fluorescence under different cultivation light conditions, a conclusion has been drawn about the greater alignment of variant 1.1 with the needs of plants of this species. It is hypothesized that in natural conditions, plants of the species of *C. onopordifolia* and *Carlina cirsioides* Klokov undergo abiotic stresses, manifested in increased dissipation of light energy into heat and the processes of photo-inhibition. There is significant enhancement in electron transport within the light-harvesting complex and reduction in the efficiency of quantum yield and light energy storage by Photosystem II. The vitality index of these species in their natural growth conditions is found to be half of the commonly accepted optimum value and 1.97–2.96 times lower compared to experimental *in vitro* plant groups. **Conclusions.** The obtained results suggest the usefulness of using the chlorophyll fluorescence induction method for assessing the functioning of the photosynthetic apparatus of *in vitro* plants of the genus *Carlina*.

Key words: *Carlina* L., *in vitro* plants, Chlorophyll-a fluorescence index, light conditions of cultivation.