

УДК 635.15:631.5

DOI: 10.37128/2707-5826-2022-2-5

**ОЦІНКА КРИТИЧНИХ ПЕРІОДІВ  
РОСТУ І РОЗВИТКУ РОСЛИН  
РЕДЬКИ ОЛІЙНОЇ (*RAPHANUS  
SATIVUS L. VAR. OLEIFORMIS PERS.*)  
ІЗ ВИКОРИСТАННЯМ МЕТОДУ  
ІНДУКЦІЇ ФЛУОРЕСЦЕНЦІЇ  
ХЛОРОФІЛУ**

**Я.Г. ЦИЦЮРА**, канд. с.-г. наук,  
доцент  
Вінницький національний аграрний  
університет

У статті висвітлено результати вивчення критичних періодів у фенологічному розвитку сортів редьки олійної на підставі застосування базових показників кривої індукції флуоресценції хлорофілу (початкова флуоресценція ( $F_0$ ), флуоресценція зони «плато» ( $F_p$ ), максимальна флуоресценція ( $F_m$ ) та стаціонарна флуоресценція ( $F_{st}$ ), а також комплексу розрахованих на підставі них 12 індикативних показників. Вказаній комплекс було застосовано до рослин редьки олійної трьох сортів – Райдуга, Журавка та Либідь із представленим результатом для сорту Журавка у зв’язку із подібністю отриманих даних. В системі оцінки застосовано облік для основних фенологічних фаз росту і розвитку редьки олійної: фаза сім’ядолей, фаза бутонізації, фаза цвітіння, фаза зеленого стручка та фаза жовто-зеленого стручка.

На підставі використання однопроменевого поративного флуориметра «Флоратест», розробленого науково-інженерним центром мікроелектроніки Інституту кібернетики імені В.М. Глушкова (Україна) було сформовано криві індукції флуоресценції хлорофілу (ІФХ) у режимі 90 секундної фіксації параметрів для кожної фенологічної фази рослин редьки олійної.

Проаналізовано у системі графічного відображення закономірності формування базових показників кривої ІФХ у межах основних фенологічних фаз та зроблено узагальнення і висновки щодо динаміки перебігу фотохімічних фізіологічних процесів фотосистеми II рослин, що дозволило деталізувати фізіологічні зміни в асиміляційному апараті рослин у перебігу індукції флуоресценції хлорофілу та визначити предадаптаційні реакції фотосистеми у процесі фенологічних стадійних змін та відповідних їйому процесів морфогенезу рослин редьки олійної.

Оцінено динамічність формування екзогенних та ендогенних чинників на формування показників асиміляційної активності фотосистеми рослин редьки олійної на підставі аналізу положення та змін у часі основних точок графіка ІФХ та обґрунтовано отримані показники із прогнозованим фізіологічним станом рослин та можливим протіканням їх асиміляційної діяльності. При цьому співставлено значення базових та індикаційних показників кривої ІФХ до основної фенологічної фази цвітіння, яку визначено як базову у забезпеченні реалізації продуктивного потенціалу рослин редьки олійної.

**Ключові слова:** редька олійна, критичні періоди, фенологічні фази, фотосистема рослини, індукція флуоресценції хлорофілу.

**Табл. 2. Рис. 3. Літ. 15.**

**Постановка проблеми.** Сучасні аспекти моніторингу стану рослин передбачають застосування інноваційних підходів, які базуються на глибоких фізіологічних та морфологічних змінах та можуть бути з успіхом використані в оцінці як стресостійкості рослин, так і їх адаптивного потенціалу з позиції пристосованості до конкретних ґрунтово-кліматичних параметрів вегетації [1].

Механізм застосування вказаних підходів базується на предадаптивних реакціях організму чк цілісної фізіологічно-морфологічної системи здатної до певного ступеня саморегуляції [2].

За тривалий період досліджень було вивчено різноманітні підходи до оцінки стану рослин різних видів та особливості їх стрес-реакції на різноманітні подразники від класичних підходів спостережень за інтенсивністю протікання ростових процесів та фізіологічних перетворень до складних фізіологічних оцінок за рівнем накопичення стресових білків чи відповідних речовин, які є супровідними на шляху реакції рослинного організму на едафічні умови довкілля різної тривалості [3–4].

Незважаючи на різноманітні підходи до оцінки фізіологічного стану рослин, базовим індикатором стану життєдіяльності рослин є ефективність первинних процесів фотосинтетичних реакцій. Беззаперечна значимість цього показника визначається як важливістю фотосинтетичної функції в житті рослин, так і високою чутливістю фотосинтетичного апарату до змін факторів середовища, особливо стресового характеру. З іншого боку, будь-які порушення в первинних процесах фотосинтезу безпосередньо позначаються на змінах флуоресценції хлорофілу а і з'являються задовго до видимих порушень фізіологічного стану рослин, які можна оцінити за явними морфологічними змінами у розвитку рослин, темпами їх ростових процесів та у кінцевому випадку за рівнем продуктивності. Таким чином, одним із важливих напрямків оцінки інтенсивності морфофізіологічного розвитку рослин є всебічна оцінка процесів їх фотосинтетичної діяльності, яка базується сьогодні на двох підходах – класичному, який передбачає застосування базових індикаторів фотосинтетичної діяльності рослин, другий – на застосування глибинних аспектів функціонування фотосистеми самих рослин та відповідних фізіологічних змінах властивих певним етапам її діяльності [5]. Щодо першого підходу то він представлений обліком таких показників як площа асиміляційної поверхні рослин у динаміці та на критичні дати росту і розвитку даного виду рослин, оцінку фотосинтетичного потенціалу рослин та чистої продуктивності фотосинтезу з огляду на відповідні рівні продуктивності [6]. Другий підхід передбачає оцінку функціонування складових фотосистеми рослин за базовими показниками до яких належать інтенсивність та специфіка протікання фотосинтетичних реакцій та їх часових хімізм, а також інтенсивність трансформації та накопичення продуктів фотосинтетичної асиміляції у вираженні приросту накопичення сухої речовини [7].

В останні роки механізми оцінки фотосистеми рослин було удосконалено з набуттям актуальності методу індукції флуоресценції хлорофілу [8]. Беззаперечна значимість цього показника визначається тим, що будь-які порушення в первинних процесах фотосинтезу безпосередньо позначаються на змінах флуоресценції хлорофілу і з'являються задовго до видимих порушень фізіологічного стану рослин в тому числі і як реакція на стреси з графічним відображенням цього процесу у формі індукційної кривої флуоресценції хлорофілу, відомої як ефект Каутського [9]. Також встановлено, що визначені інтервалальні відрізки та ряд індикативних показників кривої індукції флуоресценції хлорофілу (ІФХ) можна з використовувати для аналізу фізіологічних реакцій рослинного організму на стресові та індуковано-

технологічні подразники. При цьому характер кривої змінюється залежно від інтенсивності впливу та стрес-реакції самої рослини [10].

З'ясованим фактом є те, що джерелом флуоресценції в рослинній клітині є світлопоглинаючі молекули пігментів, переважно хлорофілу а PS II [7]. Дія на рослину стресорів різної природи в переважній більшості випадків пов'язане з впливом на стан реакційних центрів (RC) PS II, антени PS II і світлопоглинаючого комплексу. Перенесення енергії збудження електронів між пігментами саме цих комплексів і світіння хлорофілу а реакційних центрів PS II визначають індукційну криву флуоресценції хлорофілу а [8]. Форма цієї кривої досить чутлива до змін, які відбуваються у фотосинтетичному апараті рослин при адаптації його до різних умов навколошнього середовища, що стало основою широкого використання ефекту Каутського в досліджені фотосинтезу рослин і оцінки їх стану під впливом стресових факторів [11].

Встановлено, що крива індукції флуоресценції хлорофілу має певний видоспецифічний характер і дозволяє встановлювати важливі аспекти пристосованості виду, а також визначати найбільш чутливі періоди у фенологічному розвитку рослин з огляду на забезпеченість елементами живлення, рівня оптимізації конструкції агроценозу з позиції густоти стояння, ширини міжрядь, строків сівби, вологозабезпечення тощо [8]. Проведені дослідження засвідчили також, що ряд розрахункових показників індукції флуоресценції хлорофілу можна застосовувати в оцінці критичних фаз у фенодіаграмі росту і розвитку певних видів рослин за рахунок деталізації їх змін у динаміці основної їх феноперіодизації [11].

Враховуючи маловивченість питання особливостей формування базових та розрахункових показників кривої індукції флуоресценції хлорофілу саме для хрестоцвітих культур, а особливо для редьки олійної – актуальність даного дослідження не підлягає сумніву та дозволить істотно розширити інноваційні підходи до вивчення адаптивної стратегії рослин та формування такого важливого поняття як критичні періоди у фенологічному розвитку рослинного організму. Крім того, такий підхід дозволить популяризувати досягнення саме української науки, оскільки базується на застосуванні у дослідженнях вітчизняної моделі флуориметра «Флоратест» [12], як ефективного аналога сучасних приладів такого типу провідних виробників світу.

**Умови та методика досліджень.** Дослідження проводились впродовж 2018–2020 рр. на дослідному полі ВНАУ на темно-сірих лісових ґрунтах з такими усередненими агрохімічними показниками: вміст гумусу: 2,02–3,2 %, легкогідролізованого азоту 67–92, рухомого фосфору 149–220, обмінного калію 92–126 мг/кг ґрунту при pH<sub>KCl</sub> 5,5–6,0.

У дослідженнях використано три сорти редьки олійної вітчизняної селекції – Райдуга, Журавка та Либідь. З огляду на подібність та аналогічність отриманих даних основні результати у статті представлено по сорту Журавка. Закладка та методичний супровід досліджень проведено відповідно до методики дослідної справи з хрестоцвітими культурами [13] при обліковій площі ділянки 15 м<sup>2</sup>

у 4-х кратному повторенні. Облік базових показників кривої індукції флуоресценції хлорофілу (надалі – ІФХ) проводили у дати настання основних фенологічних фаз вегетації редьки олійної у відповідності з методичними підходами з огляду на міжнародний протокол детермінації редьки олійної та сортової однорідності та стабільності [14]. При цьому, періодизація фенологічного розвитку сортів редьки олійної відповідає шкалі ВВСН періодизації хрестоцвітих культур.

У статті із застосуваних у загальній схемі досліду різних варіантів норми висіву рядкового та широкорядного способу подано результати при застосуванні широкорядного способу сівби (міжряддя 30 см) з нормою висіву 1,5 млн. шт./га схожих насінин на неудобреному фоні відповідно до рекомендацій для співставлення генотипів при вивчені особливостей показників індукції флуоресценції хлорофілу [7]. Вказаній варіант в умовах регіону досліджень дозволяє поєднати реалізацію сортового потенціалу рослин редьки олійної та технологічність його застосування з огляду на поєднання високих рівнів індивідуальної продуктивності рослин у комбінації з густотою стояння, що забезпечує досягнення потенційних рівнів урожайності.

Термін посіву для всіх варіантів досліджень коливався в межах 8–12 квітня і визначався умовами подібних параметрів фізичної стигlosti ґрунту та значеннями середньодобових температур.

Гідротермальні параметри періоду вегетації редьки олійної були різноманітними, сформувавши певні типологічні особливості років досліджень (Табл. 1). Умови 2015 та 2018 років на період досліджень співвідношення рівності опадів та характеру середньодобової температурної кривої слід віднести до стресових для фізіологічних та ростових процесів рослин редьки олійної. Наприклад, розподіл опадів у 2015 р. був нерівномірним із повною відсутністю у період другої декади травня – другої декади червня через інтенсивне та швидке підвищення середньодобових температур за цей же період при високій амплітуді значень. Це створило подвійну дію загальної напруги екологічного фактора у міжфазному початку бутонізації-цвітіння (ВВСН 38–64) щодо рослин редьки олійної та дозволило ефективно оцінити досліджувані показники в екологічно-система ознак. Для умов 2018 року на тлі низьких середньодобових температур спостерігалася тривала атмосферно-ґрунтована посуха з незначною вологістю до другої декади червня, що, на відміну від умов 2015 року, вплинуло на величину архітектури рослин редьки олійної. від стадії формування розетки та її подальшого стеблування (ВВСН 19–38). Саме з цих причин стресовий 2018 рік є найбільш показовим в оцінці стресу. 2016 та 2017 роки досліджень за гідротермальними параметрами слід віднести до проміжних у шестиричному циклі досліджень із подібним динамічним режимом середньодобових температур та нерівномірною вологістю атмосфери.

Гідротермічні умови 2020 року відмічено за температурним режимом як аномальні низькі у період квітня-травня відповідно до біологічного оптимуму росту і розвитку олійної редьки. Амплітуда коливань температури для цього

року досліджень була однією з найбільших. На фоні цього атмосферне зволоження відмічено як стало з коливаннями. Роки досліджень 2016 та 2017 за параметрами гідротермічного режиму слід віднести до проміжних у восьмирічному циклі вивчення з подібним динамічним режимом середньодобових температур та нерівномірним атмосферним зволоженням.

Таким чином, зростання загальної сприятливості гідротермічних режимів вегетації редьки олійної у напрямку зниження погодних ризиків впливу на репродуктивну частину рослин та формування урожаю насіння слід розмістити у такому порядку: 2018–2015–2017–2016–2020–2019.

Таблиця 1

**Середньомісячний гідротермічний коефіцієнт\* за вегетаційний період  
редьки олійної, 2015–2020 рр.**

Рік досліджень	Місяці					Середнє за рік вегетації
	V	VI	VII	VIII	IX	
2015	0,719	0,613	0,230	0,061	0,684	0,430
2016	1,227	0,893	0,682	0,486	0,063	0,663
2017	0,645	0,349	0,806	0,563	1,983	0,824
2018	0,258	3,124	1,349	0,349	0,680	1,179
2019	4,710	1,555	1,003	0,235	0,945	1,690
2020	5,489	1,474	0,649	0,474	1,208	1,859

\* –  $HTC = \frac{\sum R}{0,1 \times \sum t_{>10}}$ , де кількість опадів ( $\Sigma R$ ) в мм за період з температурою вище  $10^{\circ}\text{C}$ , сума

ефективних температур ( $\Sigma t > 10$ ) за цей же період зменшена у 10 разів. Ранжування значень HTC: HTC > 1,6 – надмірна вологість, HTC 1,3–1,6 – вологі умови, HTC 1,0–1,3 – слабо посушливі умови, HTC 0,7–1,0 – посушливі умови, HTC 0,4–0,7 – дуже посушливі умови.

Джерело: сформовано на основі власних досліджень.

У роботі використано портативний флуориметр «Флоратест». Портативний однопроменевий флуорометр «Флоратест», розроблений науково-інженерним центром мікроелектроніки Інституту кібернетики імені В.М. Глушкова, є єдиним приладом для визначення індукції флуоресценції хлорофілу, який серійно випускається в Україні [12]. Прилад оснащений рідиннокристалічним дисплеєм (128x64 пікселів) й оптоелектронним сенсором із довжиною хвилі опромінення  $470 \pm 15$  нм, площею опромінення плями не менше  $15 \text{ mm}^2$  і освітленості в її межах не менше  $2,4 \text{ Bt/m}^2$ .

Спектральний діапазон вимірювань інтенсивності флуоресценції в межах від 670 до 800 нм. Програмне забезпечення «Floratest» (Рис. 1), що йде у комплекті із приладом, виконує прийняття вимірюваних приладом даних через USB-порт комп’ютера та здійснює відображення цих даних у табличному або графічному вигляді. Загальна тривалість вимірювання – 4 хвилини, функціональний період вимірювання 3 хвилини. За допомогою приладу Флоратест можна зафіксувати кінетику як швидких, так і повільних змін рівня сигналу, та інтерпретувати характерні ділянки індукційних кривих. У кінетиці індукційних переходів флуоресценції хлорофілу знаходять своє відображення процеси як світлої так і темнової фази фотосинтезу.



Рис. 1. Загальний вигляд приладу «Флоратест»

(<https://www.nas.gov.ua/RDOOutput/UA/Catalog/Pages/irl.aspx?IRLID=IRL7>)

Листові пластинки для вимірювання бралися у відповідні облікові фенологічні фази (відповідно до мікростадійної періодизації (ВВСН) з ідентичних ярусів у кожній серії варіантів дослідів у кількості 25 для кожного повторення. Для проведення вимірювань листок рослини розміщували в оптичному блоці. Для цього, натискаючи на спеціальні важелі, утворювали щілину (2–4 мм) між верхньою освітлювальною та нижньою реєструючою частинами. Листок встановлювали проти джерела світла. М'які прокладки з темної тканини захищають листок від травмування, запобігають проникненню зовнішнього світла на фотоприймач та ділянку листової поверхні під час адаптації останньої до темряви. Ділянка листка, що використовується для вимірювання, була обернена верхньою стороною до джерела світла, на ній були відсутні товсті жилки. Заміри робились у середній частині листка. Вимірювання проводилось після адаптації листка до темряви на протязі 10 хвилин в 4-кратній повторності для кожного варіанту в 90 точках з інтервалом часу від 3 мкс до 300 с з послідувочим розрахунком відносних одиниць впродовж 3 хв з реєстрацією змін флуоресценції хлорофілу. Рослини для послідувочих обліків маркувались мітками із номерами.

Основою вимірювань були показники кривої індукції флуоресценції хлорофілу (ефект Каутского) (Рис. 2), отриманої на нативних листках. В ході експериментів аналізували загальноприйняті показники кривої [7], такі як:

$F_0$  – мінімальна флуоресценція (темнова адаптація) – інтенсивність флуоресценції з відкритими всіма реакційними центрами PS II, коли фотосинтетична мембрana перебуває в ненапругому стані, тобто адаптована темрява або слабке освітлення  $qr = 1$  і  $qN = 0$ . Також можна використовувати для рівня О в номенклатурі O-I-D-P-T, але має бути чітко описано, як він визначається;

$F_{pl}$  – значення індукції флуоресценції зони ‘плато’ на час порушення сповільнення зростання її сигналу (інтенсивність флуоресценції на I рівні (номенклатура O-I-D-P-T);

$F_m$  – максимальна флуоресценція (темнова адаптація) – інтенсивність флуоресценції із закритими всіма реакційними центрами PS II (тобто  $qP = 0$ ), усі нефотохімічні процеси гасіння знаходяться на мінімумі (тобто  $qN = 0$ ). Це класичний максимальний рівень флуоресценції в адаптованому стані темряви або слабкого освітлення;

$F_{st}$  – інтенсивність флуоресценції в усталеному стані (рівень Т в номенклатурі О-I-D-P-T). Стационарний стан визначається як період, протягом якого інтенсивність флуоресценції не змінюється, а зовнішні обставини залишаються незмінними. Тобто це стационарне значення індукції флуоресценції після світлової адаптації листка рослини (у нашому випадку – стационарний рівень її через 3 хв після початку освітлення).

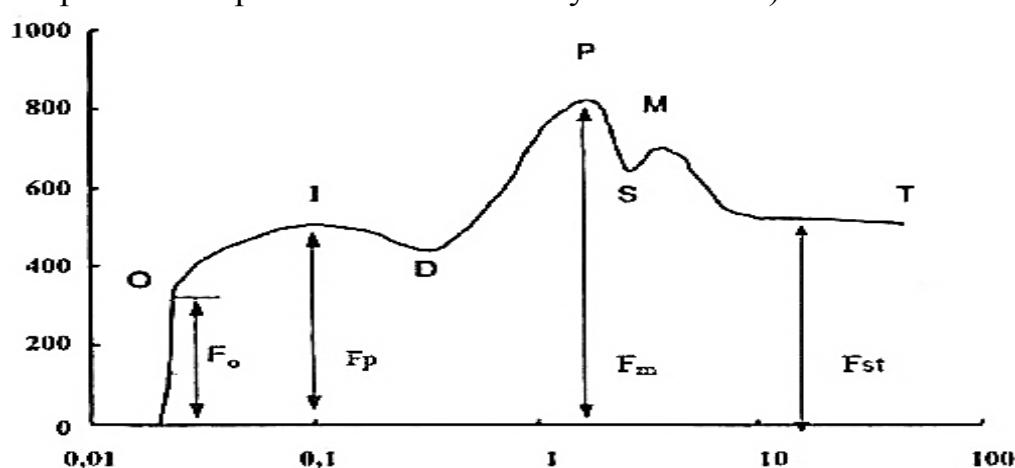


Рис. 2. Типова крива індукції флуоресценції хлорофілу (крива Каутського) (по вертикальній осі – інтенсивність флуоресценції (відносні одиниці), по горизонтальній осі – час (с)) [7]

Всі показники індукційної кривої представлено у відносних одиницях еталона флуоресценції (світлофільтр ОС-14) з емісією в тому ж спектральному діапазоні, що й флуоресценція хлорофілу листка.

Додатково розраховувались такі показники з включенням вище вказаних параметрів кривої ІФХ з огляду на стандартизований протокол аналізу кривої індукції флуоресценції хлорофілу [7]:

– наростання флуоресценції за формулою 1:

$$dF_{pl} = F_{pl} - F_0 \quad (1)$$

– максимальна змінна флуоресценція в стані, коли всі нефотохімічні процеси знаходяться на мінімумі за формулою 2:

$$F_v = F_m - F_0 \quad (2)$$

– показник впливу екзогенних та ендогенних чинників на відносну кількість неактивних реакційних центрів за формулою 3. Дане співвідношення є показником відносної кількості QB-невідновлюючих комплексів PSII, які не беруть участі у лінійному транспорті електронів за умови, якщо інтенсивність діючого світла достатня для досягнення стану максимальної відновлюваності

системи QA у момент досягнення рівня  $F_{\max}$  [9]:  $\frac{dF_{pl}}{F_v}$  (3)

Вказаний параметр за умов насиченого збуджувального випромінювання ( $400\text{--}600 \text{ Вт}/\text{м}^2$ ) характеризує співвідношення частки реакційних центрів, які не відновлюють первинний акцептор реакційних центрів системи 2 Qb, з часткою активних хлорофілів [8], а в умовах нашого експерименту інтенсивність збуджувального випромінювання становить тільки  $60\text{--}80 \text{ Вт}/\text{м}^2$ , тому у нашому випадку вимірювань він визначає вплив екзогенних та ендогенних чинників на відносну кількість неактивних реакційних центрів. Крім того, його застосовують як показник стану рослин щодо наявності можливої фітопатогенної інфекції за умови, що значення  $K_{pl} \geq 0.4\text{--}0.5$  вказує на наявність інфекції та суттєво збільшує вірогідність виявлення вірусних уражень порівняно з візуальним спостереженням [10].

– photochemical efficiency or quantum efficiency (EP) за формулою 4, який являється індикаторним показником впливу екзогенних чинників і залежить від ефективності фотохімічних реакцій фотосинтетичної системи II (PSII):

$$EP = \frac{F_v}{F_m} \quad (4)$$

– photochemical quenching ( $Q_{ue}$ ) за формулою 5 [5]:

$$Q_{ue} = \frac{F_0}{F_v} \quad (5)$$

Leaf water potential ( $L_{wp}$ ) за формулою 6 [5]:

$$L_{wp} = \frac{F_m}{F_0} \quad (6)$$

– індексу життєздатності рослин (за формулою 7), який вимірює ефективність фотосистеми II фотохімії, ФPSII та визначає частку світла, поглиненого хлорофілом, пов'язаним з PSII (фотосистемою II). Він може дати міру швидкості лінійного транспорту електронів і відповідно значення загального фотосинтезу [10]. Вказаний показник є мірою внутрішньої (або максимальної) ефективності PSII (тобто квантова ефективність, якщо всі PSII центри були відкриті) та характеризує ефективність перебігу темнових фотосинтетичних процесів і, передусім, активності рибульозобіфосфат карбоксилазиосновного ферменту циклу Кальвіна. У лабораторних умовах є сильна лінійна залежність між цим параметром та ефективністю фіксації вуглецю. Оскільки ФPSII є квантовим виходом ФС II фотохімії, вона може бути використана для розрахунку лінійної швидкості перенесення електронів і загальної здатності до фотосинтезу в природних умовах [7].

$$RF_d = \frac{F_m - F_{st}}{F_{st}} \quad (7)$$

– індикаторний показник ендогенних (стресових) чинників за формулою 8:

$$K_{ef} = \frac{F_{st}}{F_m} \quad (8)$$

– величина фотохімічного гасіння флуоресценції за формулою 9:

$$QP = \frac{F_m - F_{st}}{F_m - F_0} \quad (9)$$

На величину QP впливають як фотохімічні (фіксація CO<sub>2</sub>), так і нефотохімічні процеси (теплова дисипація енергії збудженого стану молекул хлорофілу), – характеризує адаптивність рослин до умов середовища [10].

– показник ефективності первинних реакцій фотосинтезу за формулою 10:

$$K_{prp} = \frac{F_v}{F_0} \quad (10)$$

– коефіцієнт спаду флуоресценції за формулою 11:

$$K_{jd} = \frac{F_m}{F_{st}} \quad (11)$$

– відносна зміна флуоресценції в час t за формулою 12:

$$V_t = \frac{F_{st} - F_0}{F_m - F_0} \quad (12)$$

Для порівняння параметрів використано відносну величину порівняння (%)

– відношення абсолютних показників, які відносяться до різних об'єктів, але до одного і того ж часу, розраховується за формулою 13 [15]:

$$k_{comparison} = \frac{k_1}{k_2} \times 100 \quad (13)$$

де k<sub>1</sub> – показник першого досліджуваного об'єкта, k<sub>2</sub> – показник другого досліджуваного об'єкта.

Отримані дані аналізували за допомогою дисперсійного аналізу (ANOVA) та процедури GLM. Багаторазове порівняння обчислених середніх параметрів було виконано з використанням найменшої значної різниці НІР на рівні 5% для всіх досліджуваних параметрів [15] за допомогою статистичного програмного забезпечення Statistica 10 (StatSoft – Dell Software Company, США).

**Виклад основного матеріалу досліджень.** Результати проведених багаторічних обліків базових показників кривої ІФХ засвідчили істотні відмінності їх значень у розрізі основних фенологічних фаз росту і розвитку рослин редьки олійної (Табл. 2). На це вказують результати дисперсійного аналізу системи факторів досліду від річних умов (фактор А) до особливостей фенологічного розвитку рослин (фактор В). При цьому встановлено досить високу частку впливу гідротермічних умов у період активної вегетації редьки олійної на базові показники вказаної кривої. Так, рівень початкової флуоресценції (F<sub>0</sub>) майже на 31 %

визначався впливом умов року та майже на 42 % безпосередньо фізіологічними особливостями діяльності фотосистеми рослин на відповідну фенологічну фазу росту і розвитку. При цьому для послідуючих показників флуоресценції зони “плато” ( $F_{pl}$ ) та величини максимальної флуоресценції ( $F_m$ ) відмічено послідовне зростання частки впливу гідротермічних умов періоду вегетації редьки олійної за одночасного зменшення частки взаємодії факторів дослідної системи. І, навпаки, для показника стаціонарної флуоресценції ( $F_{st}$ ) відмічено поступове зниження частки впливу факторів умов року за зростання фенологічної складової вираженості діяльності фотосистеми рослин. На підставі чого нами встановлена істотність у фенологічних відмінностях процесу індукції флуоресценції хлорофілу та можливість застосування базових показників кривої ІФХ для їх застосування у оцінці фізіологічного стану рослин редьки олійної та детермінації критичних періодів у їх розвитку на підставі застосування розрахункових показників та індексів кривої ІФХ.

**Таблиця 2**

**Базові та розрахункові показники кривої ІФХ у редьки олійної сорту  
Журавка залежно від фенологічної фази (відносні одиниці еталона  
флуоресценції), середнє за період 2015–2020 рр.**

Феноло- гічна фаза	Базові показники				Розрахункові показники та індекси											
	$F_0$	$F_{pl}$	$F_m$	$F_{st}$	$dF_{pl}$	$F_v$	$dF_{pl}/F_v$	EP	$L_{wp}$	$Q_{ue}$	$RF_d$	$K_{ef}$	QP	$K_{prp}$	$K_{fd}$	$V_t$
Сім'ядо- лей	423	630	1590	556	207	1167	0,18	0,73	3,76	0,36	0,65	0,35	0,89	2,759	2,86	0,114
Бутоні- зації	470	677	1755	569	207	1285	0,16	0,73	3,73	0,37	0,67	0,32	0,92	2,734	3,08	0,077
Цвіті- ння	438	691	1808	509	253	1370	0,18	0,76	4,13	0,32	0,72	0,28	0,95	3,128	3,55	0,052
Зеле- ного стручка	560	685	1728	605	125	1168	0,11	0,68	3,09	0,48	0,65	0,35	0,96	2,086	2,86	0,039
Жовто- зеленого стручка	462	650	1382	685	188	920	0,20	0,66	2,99	0,50	0,50	0,50	0,76	1,991	2,02	0,242
$HIP_{05}$				$F_0$	$F_{pl}$	$F_m$	$F_{st}$	Частка впливу факторів, %								
$HIP_{05}$ фактор А (рік)				4,93	7,15	6,87	6,29	фактор	$F_0$		$F_{pl}$	$F_m$	$F_{st}$			
$HIP_{05}$ фактор В (фенологічна фаза)				6,09	8,17	7,43	6,92	В	41,521		37,690	43,191	38,398			
$HIP_{05}$ взаємодія АВ				7,93	11,29	10,88	9,93	AB	27,789		26,818	16,562	26,831			

Джерело: отримано на основі власних результатів досліджень

При цьому слід відмітити особливості формування кривої ІФХ у розрізі певних фенологічних фаз (Рис. 3 а–е). Так, для фази сім'ядолей (ВВСН 09–10) (Рис. 3 а) характер кривої має інтенсивно зростаючий характер на ділянці  $F_0$  –  $F_{pl}$  із детермінацією зони «плато» на зростаючому динамічному відрізку,

що відповідно до узагальнень [7] вказує на інтенсивність початкових фотохімічних реакцій фотосистеми II рослин редьки олійної. Інтенсивність протікання реакцій при цьому йде зростаючим темпом за характером інтенсивно нарastaючого відрізу  $F_{pl} - F_m$ . Значення максимального рівня флуорисценції ( $F_m$ ) формується в інтервалі 29–37 секунди обліку показників кривої приладом за повільного і тривалого переходу до точки інтенсивного зниження на 65 секунді фіксації. Характерним саме для редьки олійної з огляду на особливості кривої IФХ у хрестоцвітих культур [9] особливу ділянку на кривій IФХ у період 62–65 секунди фіксації показників приладу. На думку [8] такий переход на ділянці  $F_m - F_{st}$  вказує на певні фізіологічні механізми предадаптації фотосистеми PSII при переході до стаціонарної флуоресценції. На думку ж [10] це характеризує стресову чутливість виду саме на ділянці переходу від активної вираженості максимальної флуоресценції до її стаціонарного рівня. Слід відмітити, що вказана ділянка була чітко зафіксована для всіх фенологічних фаз обліків, що вказує на її фізіологічну стабільність в особливостях фітохімічних перетворень діяльності фотосистеми II рослин редьки олійної.

Досягнення стаціонарного рівня флуоресценції ( $F_{st}$ ) для фази сім'ядолей відбувається у точці графічно вищій, ніж початковий рівень флуоресценції ( $F_0$ ), що є свідченням, відповідно до аналогії з іншими хрестоцвітими культурами [9], відповідного високого рівня активності фотосистеми сім'ядолей та їх ролі у початкових ростових процесах рослин редьки олійної.

На фазу бутонізації (ВВСН 50–51) (Рис. 3 b) характер кривої має певні структурно-просторові зміни, враховуючи інтенсивність наростання асиміляційної діяльності та лінійного росту рослин редьки олійної. Так, відмічено у середньому за період досліджень одночасне зростання у співставленні до фази сім'ядолей, значення початкової ( $F_0$ ) та стаціонарної флуоресценції ( $F_{st}$ ) відповідно на 11,1% та 2,3%. Інтенсивне зростання рівня  $F_0$  вказує та підвищення фоточутливості та фотоактивності складових фотосистеми рослин та поступову активізацію асиміляційної діяльності. На це вказують також наростання швидкості зниження максимальної флуоресценції ( $F_m$ ) до її стаціонарного рівня ( $F_{st}$ ) та відсутність темпів зниження на ділянці формування стаціонарної флуоресценції.

Для фази цвітіння редьки олійної (ВВСН 65–67) (Рис. 3 c), навпаки фіксувалось за період досліджень, зниження величини початкової та стаціонарної флуоресценції на 6,8% та 10,5%, відповідно, у співставленні до фази бутонізації. При цьому було обліковано максимальний значення  $F_m$  у розрізі основних фенологічних фаз росту і розвитку рослин редьки олійної. Не слід забувати, що за умов насиченої інтенсивності світла максимальне значення флуоресценції на індукційній кривій зобов'язане динамічній рівновазі між процесами флуоресценції, фотохімії та теплової дисипації [8].

При цьому сам характер інтервалу формування максимальної флуоресценції мав подібний скошений характер, що й для фенологічної фази сім'ядолей проте з більш інтенсивним зниженням значення флуоресценції від закінчення вже

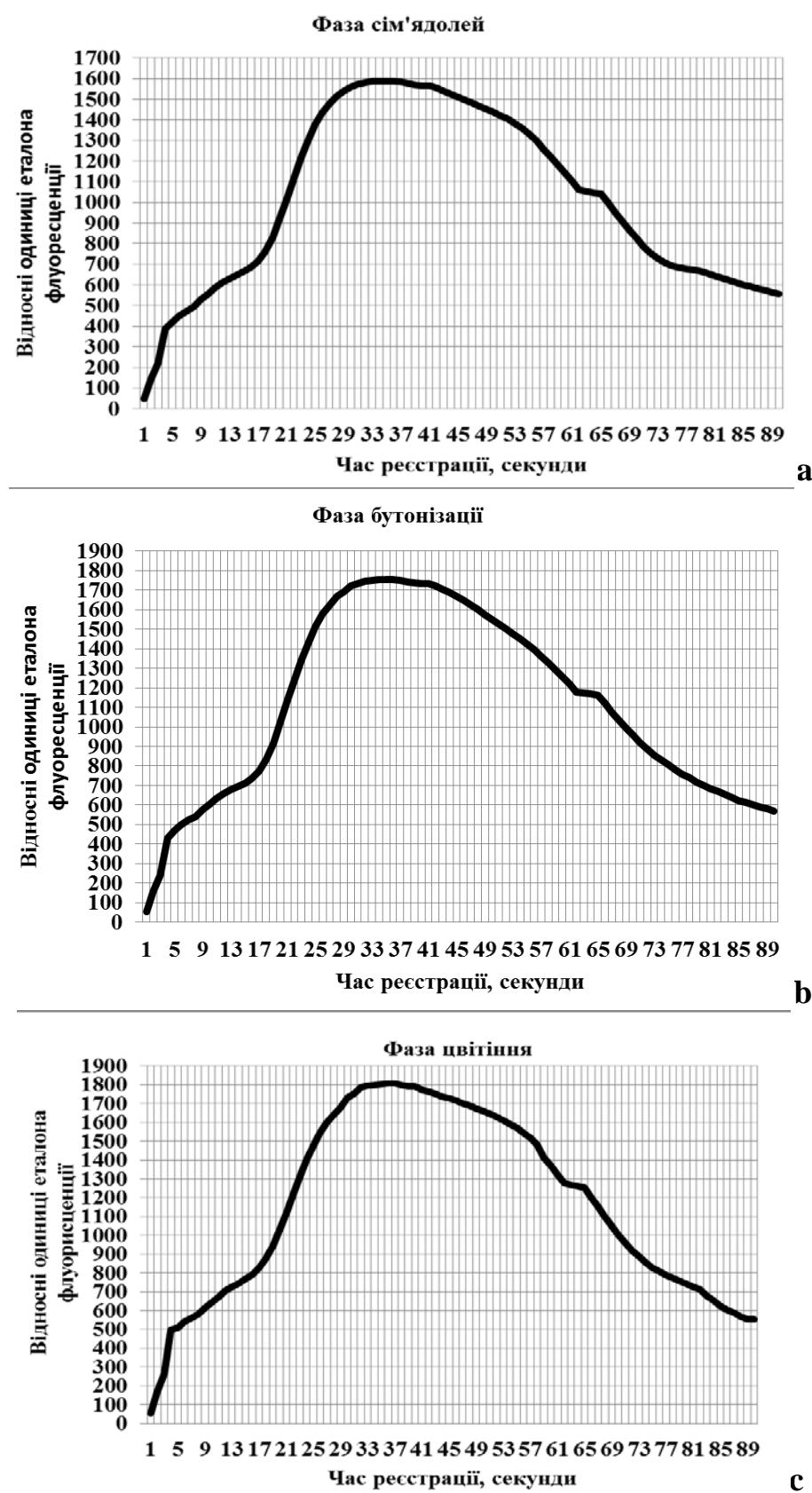
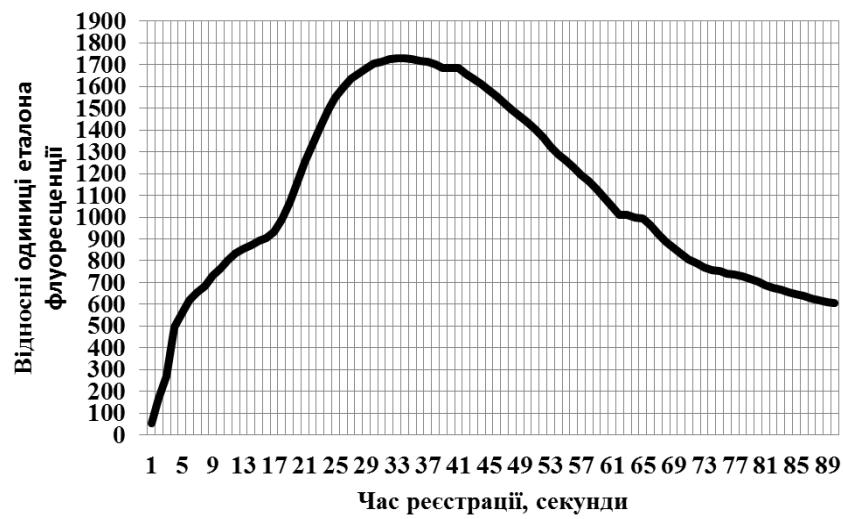


Рис. 3. Крива ІФХ для редьки олійної сорту Журавка залежно від фенологічної фази росту і розвитку за усередненими даними точок фіксації у інтервалі 90 секунд (середнє за 2015–2020 рр.).

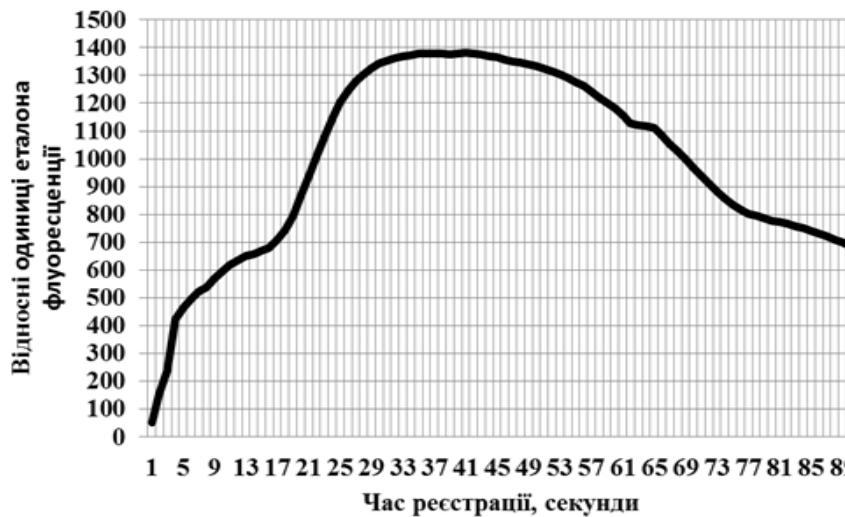
Джерело: отримано на основі власних результатів досліджень

Фаза зеленого стручка



d

Фаза жовто-зеленого стручка



e

Продовження рисунка 3. Крива ІФХ для редьки олійної сорту Журавка залежно від фенологічної фази росту і розвитку за усередненими даними точок фіксації у інтервалі 90 секунд (середнє за 2015–2020 рр.).

Джерело: отримано на основі власних результатів досліджень

згадуваного раніше платоподібного утворення в інтервалі 61–65 секунди фіксації до рівня стаціонарної флуоресценції на 89–90 секунду обліку. Така подібність двох фенологічних фаз з огляду на твердження [5, 6] свідчить про критичну значимість саме фази сім'ядолей та фази цвітіння у формуванні асиміляційної діяльності та забезпечення її рівня достатнього для реалізації відповідного генотипового потенціалу сорту. Таким чином, обидві із вказаних фенологічних фаз є критичними у фенологічному розвитку редьки олійної як на самих початкових етапах, так і у період формування плодоелементів, що феноістадійно збігається з міжфазним періодом кінець бутонізації – цвітіння [14].

На фазу зеленого стручка (ВВСН 75–77) (Рис. 3 d) відмічено загальне підвищення рівня початкової та стаціонарної флуоресценції у інтервалі 7,3–12,0%

на фоні зниження рівня  $F_m$  на 4,4% у співставленні до фенологічної фази цвітіння. Це зменшує загальну площину, обмежену контуром кривої ІФХ та свідчить про загальне зниження інтенсивності фотоасиміляції. Така тенденція стає ще більш помітна на фенологічну фазу жовто-зеленого стручка (ВВСН 81–83) за максимального значення для всіх фенофаз значення стаціонарної флуоресценції  $F_{st}$ , який на 23,2% був вищим, ніж для фази сім'ядолей та на 13,3% вищим, ніж для фази цвітіння. Для цієї ж фенофази відмічено мінімальний рівень показника  $F_m$ , який формувався на широкому з повільним зниженням відрізку кривої ІФХ  $F_m - F_{st}$ . Тобто на цю фазу відмічена найменш динамічна крива ІФХ, що вказує на загальне істотне зниження на рослині процесів фітоасиміляції та ролі асиміляційної поверхні у фізіологічних перетвореннях, які у підсумку впливають на реалізацію відповідних рівнів продуктивності рослин. Це логічно пов'язується із інтенсивним зниженням облистяності хрестоцвітих культур у ході їх дозрівання та редукція їх рослі у процесах формування врожаю насіння зокрема [9, 13]. Слід зауважити, що найвище значення показника  $F_{st}$  саме для фази жовто-зеленого стручка. Вказаній параметр характеризує загальну інтенсивність флуоресценції хлорофілу, яка випромінюється фотосинтезуючими об'єктами в умовах стаціонарного освітлення. Після темнової адаптації досягнення стаціонарного стану індукційної кривої флуоресценції хлорофілу (рівень  $F_{st}$ ) займає близько 3–5 хвилин. При цьому настає рівновага між виробництвом асиміляційної сили у фотохімічних реакціях (молекули АТФ та НАДФН) та ферментативними реакціями, що використовують ці молекули у темновій фазі. Будь-яке порушення фотосинтетичних реакцій (наприклад, під впливом стресових факторів) затримує досягнення стаціонарного стану ( $F_{st}$ ) за більшого його значення. Таким чином, у період від фази бутонізації до фази жовто-зеленого стручка за зростання загального стресу на рослин чинників довкілля та фізіологічних процесів старіння рослин – знижується загальна ефективність функціонування фотосистеми рослин, яка несе основне навантаження у плані асиміляційної діяльності та кінцевого накопичення асимілянтів у формі певних рівнів урожайності рослин.

Звичайно, що більш детальну оцінку фізіологічних аспектів асиміляційної діяльності рослин редьки олійної у розрізі основних її фенологічних фаз можна отримати з використанням розрахункових показників та індексів, які є загальноприйнятими у системі показників кривої ІФХ. Певну інформацію про фізіологічний стан рослин у межах фенологічних фаз можна отримати за оцінкою такого співвідношення як  $dF_{pl}/F_v$  (де  $dF_{pl}$  – наростання флуоресценції від  $F_0$  до  $F_{pl}$ ). Вважається, що за умов насичення за інтенсивністю збуджуючого світла співвідношення  $dF_{pl}/F_v$  де остання зміна флуоресценції, яка дорівнює  $F_{pl} - F_0$ , характеризує частку QA не відновлюваних реакційних центрів. У нашому експерименті рівень інтенсивності збуджуючого світла був меншим, тому співвідношення  $dF_{pl}/F_v$  було значно більшим особливо для фази цвітіння та фази сім'ядолей. Зростання ж цього показника до 0,20 на фазу жовто-зеленого стручка вказує на фізіологічне «старіння» листкового апарату та послідовне накопичення

інфекції, оскільки за твердженнями [8] перевищення рівня  $dF_p/F_v$  більше 0,4 при інтенсивності збуджуючого світла, що не насичують за енергією пігментну матрицю, свідчить про високий рівень вірогідності ураження рослин вірусною інфекцією. Тобто у процесі плодоутворення спостерігається для редьки олійної за даними індексів кривої ІФХ два паралельних процеси. З одного боку зниження асиміляційної активності та фізіологічної чутливості фотосистеми II, а також поступове стадійне старіння листя та потенційне накопичення хвороб у формі листкової інфекції. Показник  $F_m$  також мав певну фенологічну специфічність. Встановлено [7] що навіть при насичувальному імпульсі  $F_m$  залежить навіть від вмісту хлорофілу у досліджуваних тканинах. Зменшення  $F_m$  вказує на те, що досліджуваний фотосинтезуючий об'єкт перебуває в стані стресу, а це означає, що не всі акцептори електронів фотосистеми II можуть бути повністю відновлені. З іншого боку зростання показника  $F_m$  вказує на супутнє зростання всіх фізіологічних реакцій організму, особливо тих, які мають безпосередній зв'язок із фотоасиміляційною діяльністю рослин та відповідним накопиченням сухої речовини у формі вагових та відповідних їм лінійним приростам [11]. З цієї позиції, фаза цвітіння для редьки олійної є найбільш важливою у плані забезпечення урожайноформуючих та адаптивно реалізуючих процесів. Підтверджують цей факт і значення параметру EP ( $F_v/F_m$ ), вимірюваного в адаптованих до темряви рослинах, відображає потенційну квантову ефективність фотосистеми рослин II і може бути використаний як надійний індикатор фотохімічної активності фотосинтетичного апарату. Для більшості рослин за повного розвитку в нестресових умовах максимальне значення цього параметра в оптимумі дорівнює 0,83. Зміна значення параметра EP вважається найбільш чутливим індикатором, що характеризує вплив фотоінгібування (явище придушення фотосинтезу та пошкодження фотосинтетичного апарату за високої інтенсивності світла) [8]. Слід зауважити, що вже згадуваний нами раніше показник EP ( $F_v/F_m$ ), відомий за літературними даними як «максимальна квантова ефективність» [7] є показником чутливим до продуктивності фотосинтезу та ефективним у оцінці фотоінгібування. Експериментально визначено дослідниками для інших рослин, що даний показник прямує до 1 при нормальному фізіологічному стані рослини. У нашому випадку його максимальне значення на рівні 0,76 відмічено на фазу цвітіння, а мінімальне – 0,66 – на фазу жовто-зеленого стручка. Це пояснює і підтверджує раніше зроблені висновки щодо інтенсивності фотоасиміляції для різних фенологічних фаз росту і розвитку рослин редьки олійної із піковим його значення на фазу цвітіння.

Для фази цвітіння було відмічено також максимальні значення також цілого ряду індексних показників кривої ІФХ: індексу життєздатності рослин ( $RF_d$ ), водного потенціалу листків ( $L_{wp}$ ). Останній показник по суті вказує на фізіологічну активність листя та рівень його оводненості. Відмічається [6, 9], що у максимально оводненого та здорового листя показник  $L_{wp}$  знаходиться у інтервалі 4–5. Виходячи із цих міркувань фізіологічна активність листя редьки

олійної досягає свого максимального значення на фазу цвітіння а значення цього показника на рівні другої позиції за величиною серед вивчених фенофаз – на фазу сім'ядоль – свідчить про значимість сім'ядольного фотосинтетичного апарату для успішної ініціації на стадії предадаптації рослин хрестоцвітих видів у тому числі і редьки олійної. Ці ж висновки підтверджуються і значенням коефіцієнту життєздатності рослин ( $R_F_d$ ), який мав максимальне значення саме на фазу цвітіння редьки олійної, а мінімальне – на фазу жовто-зеленого стручка. Позитивним є для варіанту фази цвітіння також знижений показник фотохімічного гасіння ( $Q_{ue}$ ) та суттєво вищий показник ефективності первинних реакцій фотосинтезу ( $K_{prp}$ ) та найнижчий показник рівня ендогенних стресових чинників ( $K_{ef}$ ). Таке співвідношення окреслених індексних показників вказує на важому фізіологічну роль фази цвітіння у регуляції ростових процесів рослин редьки олійної та необхідність агротехнологічної оптимізації чинників саме у періоду, які передують цій фазі і, зокрема, система удобрення, гербіцидного контролю, оптимізації припосівного конструювання агроценозу тощо.

Певну інформативність у цьому плані має і показник відносної зміни флуоресценції в час  $t$  –  $V_t$ . Нами відмічено, що для найбільш фізіологічно значущих фенологічних стадій рослин редьки олійної інтенсивність зміни флуоресценції є мінімальною. З іншого боку, значна інтенсивність цього процесу визначає і тривалість життєдіяльності асиміляційної поверхні. Так, для фази сім'ядолей у редьки олійної нами відмічено два різнонаправлені процеси. З одного боку, як вже показано, фаза сім'ядоль є фізіологічно значущою для росту і розвитку рослин редьки олійної з позиції оптимізації початкового росту, а з іншого тривалість функціонування сім'ядолей є меншою, ніж основних ярусів асиміляційної поверхні рослин. Це зумовлює вище значення, на нашу думку, показника  $V_t$  по відношенню до аналогічного на фазу цвітіння. На фоні цього і має логічне пояснення його величина для фази жовто-зеленого стручка за рахунок істотного зростання інтенсивності перебігу відносної змінної флуоресценції в час  $t$  ( $V_t$ ), що вказує на зростання швидкості перебігу реакцій у частині кривої на ділянці  $F_m$ – $F_{st}$  зі зміщенням точки досягнення  $F_{st}$  на 3–4 с раніше з огляду на періодизацією обліків приладом із загальною тривалістю 90 секунд. Це є наслідком загального зниження фізіологічної активності листя і в основному верхніх ярусів у ході дозрівання рослин редьки олійної, що у підсумку формує максимальне серед розглянутих фенологічних фаз значення критерію  $V_t$ .

**Висновки та перспектива подальших досліджень.** Таким чином, проведений нами багаторічний цикл досліджень з обліком базових показників кривої ІФХ дозволив рекомендувати їх як ефективний механізм оцінки фізіологічного стану рослин та фізіологічної періодизації рослин редьки олійної з позиції детермінації критичних періодів росту і розвитку. На підставі багаторічного узагальнення результатів наших досліджень встановлено, що домінуючим критичним періодом росту і розвитку рослин редьки олійної на

фоні багаторічного циклу змінних гідротермічних режимів від найменш сприятливого (умови 2018 року вегетації) до найбільш несприятливого (умови 2019 року вегетації) за період 2015–2020 рр. є фаза цвітіння, яка забезпечує вище значення максимальної флуоресценції ( $F_m$ ) на рівні 3,1– 30,8% у співставленні до інших вивчаємих фенофаз, на 10,7–38,1 % вище значення водного потенціалу листя ( $L_{wp}$ ), на 7,5–44,0% вище значення коефіцієнту життєздатності рослин ( $RF_d$ ), на 14,4–57,1% вищий показник ефективності первинних реакцій фотосинтезу ( $K_{prg}$ ) при нижчій на 32,5–88,5 % відносній зміні флуоресценції в час  $t$  ( $V_t$ ). Перспективою подальших досліджень є вивчення формування показників кривої ІФХ залежно від системи параметрів припосівного конструювання її агроценозів, а також системи удобрення та відповідних варіантів позакореневих підживлень.

### Список використаної літератури

1. Мазур В.А., Дідур І.М., Панцирева Г.В. Обґрунтування адаптивної сортової технології вирощування зернобобових культур у Правобережному Лісостепу України. *Сільське господарство та лісівництво*. 2020. № 18. С. 5–16.
2. Мазур О.В. Оцінка сортозразків сої за комплексом цінних господарських ознак. *Сільське господарство та лісівництво*. 2019. №. 12. С. 98–115.
3. Shomali A., Aliniaefard S. Overview of signal transduction in plants under salt and drought stresses. In *Salt and Drought Stress Tolerance in Plants*; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2020. P. 231–258.
4. Signorelli S., Tarkowski Ł.P., O’leary B., Tabares-Da Rosa S., Borsani O. Monza J. GABA and Proline Metabolism in Response to Stress. *Hormones and Plant Response*. 2021. Vol. 10. P. 291–314.
5. Larouk C., Gabon F., Kehel Z., Djekoun A., Nachit M., Amri A. Chlorophyll Fluorescence and Drought Tolerance in a Mapping Population of Durum Wheat. *Contemporary Agriculture*. 2021. Vol. 70 (3–4). P. 123-134..
6. Dechant B., Ryu Y., Badgley G., Zeng Y., Berry J. A., Zhang Y., Goulas Y., Li Z., Zhang Q., Kang M., Li J., Moya I.. Canopy structure explains the relationship between photosynthesis and sun-induced chlorophyll fluorescence in crops. *Remote Sensing of Environment*. 2020. Vol. 241. e111733.
7. Brešić M, Živčak M. PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in plants: protocols and applications. In: Rout GR, Das AB (eds.) *Molecular stress physiology of plants*. Springer Dordrecht. 2013. P. 87–131.
8. Kalaji H.M., Goltsev V.N., Żuk-Golaszewska K., Živčak M., Brešić M. *Chlorophyll Fluorescence. Understanding Crop Performance: Basics and Applications*. CRC Press, Boca Raton. 2017. 222 p.
9. Kalaji H.M., Bąba W., Gediga K., Goltsev V., Samborska I., Cetner M.D., Dimitrova S., Piszcza U., Bielecki K., Karmowska K., Dankov K. & Kompała-Bąba A. Chlorophyll fluorescence as a tool for nutrient status identification in rapeseed plants. *Photosynthesis Research*. 2017. 136, 329–343.

10. Stirbet A., Lazár D., Kromdijk J., Govindjee. Chlorophyll a fluorescence induction: can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? *Photosynthetica*. 2018. Vol. 56. P. 86–104.
11. Magney T.S., Barnes M.L., Yang X. On the covariation of chlorophyll fluorescence and photosynthesis across scales. *Geophysical Research Letters*. 2020. Vol. 47. e 2020GL091098.
12. Romanov V.O., Artemenko, D.M., Braiko Y.O. Family of portable devices ‘Floratest’: preparation for serial production. *Computer tools, networks and systems*. 2011. № 10. P. 85–93.
13. Сайко В.Ф. Особливості проведення дослідження з хрестоцвітими олійними культурами. К.: “Інститут землеробства НААН”, 2011. 76 с.
14. CPVO. *Protocol for tests on distinctness, uniformity and stability Raphanus sativus L. var oleiformis Pers. Fodder radish* (CPVO-TP/178/1). Geneva. 2017. 21 p. Available: URL :[https://cpvo.europa.eu/sites/default/files/documents/raphanus\\_oleiformis.pdf](https://cpvo.europa.eu/sites/default/files/documents/raphanus_oleiformis.pdf)
15. Hinkelmann K., Kempthorne O. *Design and Analysis of Experiments*. 10th Edition. 2019. Wiley and Sons. New York. 688 p.

### **Список використаної літератури у транслітерації / References**

1. Mazur V.A., Didur I.M., Pantzyreva H.V. (2020). Obgruntuvannia adaptivnoi sortovoi tekhnolohii vyroshchuvannia zernobobovykh kultur u Pravoberezhnomu Lisostepu Ukrayny [Substantiation of adaptive varietal technology of growing legumes in the Right-Bank Forest-Steppe of Ukraine]. *Silske hospodarstvo ta lisivnytstvo – Agriculture and forestry*. № 18. S. 5–16. [in Ukrainian].
2. Mazur O.V. (2019). Otsinka sortozrazkiv soi za kompleksom tsinnykh hspodarskykh oznak [Evaluation of soybean varieties on a set of valuable economic characteristics]. *Silske hospodarstvo ta lisivnytstvo – Agriculture and forestry*. №. 12. S. 98–115. [in Ukrainian].
3. Shomali A., Aliniaefard S. (2020). Overview of signal transduction in plants under salt and drought stresses. In *Salt and Drought Stress Tolerance in Plants*; Springer: Berlin/Heidelberg, Germany. P. 231–258. [in English].
4. Signorelli S., Tarkowski Ł.P., O’leary B., Tabares-Da Rosa S., Borsani O. Monza J. (2021). GABA and Proline Metabolism in Response to Stress. *Hormones and Plant Response*. Vol. 10. P. 291–314. [in English].
5. Larouk C., Gabon F., Kehel Z., Djekoun A., Nachit M., Amri A. (2021). Chlorophyll Fluorescence and Drought Tolerance in a Mapping Population of Durum Wheat. *Contemporary Agriculture*. Vol. 70 (3–4). P. 123–134. [in English].
6. Dechant B., Ryu Y., Badgley G., Zeng Y., Berry J. A., Zhang Y., Goulas Y., Li Z., Zhang Q., Kang M., Li J., Moya I.. (2020). Canopy structure explains the relationship between photosynthesis and sun-induced chlorophyll fluorescence in crops. *Remote Sensing of Environment*. Vol. 241. e111733. [in English].
7. Brešić M., Živčak M. (2013). PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in plants: protocols and applications. In:

Rout GR, Das AB (eds.) *Molecular stress physiology of plants*. Springer Dordrecht. P. 87–131. [in English].

8. Kalaji H.M., Goltsev V.N., Żuk-Golaszewska K., Zivcak M., Brešić M. (2017). *Chlorophyll Fluorescence. Understanding Crop Performance: Basics and Applications*. CRC Press, Boca Raton. 222 p. [in English].

9. Kalaji H.M., Bąba W., Gediga K., Goltsev V., Samborska I., Cetner M.D., Dimitrova S., Piszcza U., Bielecki K., Karmowska K., Dankov K. & Kompała-Bąba A. (2017). Chlorophyll fluorescence as a tool for nutrient status identification in rapeseed plants. *Photosynthesis Research*. 136, 329–343. [in English].

10. Stirbet A., Lazár D., Kromdijk J., Govindjee. (2018). Chlorophyll a fluorescence induction: can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? *Photosynthetica*. Vol. 56. P. 86–104. [in English].

11. Magney T.S., Barnes M.L., Yang X. (2020). On the covariation of chlorophyll fluorescence and photosynthesis across scales. *Geophysical Research Letters*. Vol. 47. e 2020GL091098. [in English].

12. Romanov V.O., Artemenko, D.M., Braiko Y.O. (2011). Family of portable devices ‘Floratest’: preparation for serial production. *Computer tools, networks and systems*. № 10. P. 85–93. [in English].

13. Saiko V.F. (2011). Osoblyvosti provedennia doslidzhen z khrestotsvitymy oliinymi kulturamy [Features of research with cruciferous oilseeds]. K.: ‘Instytut zemlerobstva NAAN’. 76 s. [in Ukrainian].

14. CPVO. (2017). *Protocol for tests on distinctness, uniformity and stability Raphanus sativus L. var oleiformis Pers. Fodder radish* (CPVO-TP/178/1). Geneva. 21 p. Available: [https://cpvo.europa.eu/sites/default/files/documents/raphanus\\_oleiformis.pdf](https://cpvo.europa.eu/sites/default/files/documents/raphanus_oleiformis.pdf). [in English].

15. Hinkelmann K., Kempthorne O. (2019). *Design and Analysis of Experiments*. 10th Edition. Wiley and Sons. New York. 688 p. [in English].

## ANNOTATION

### **ASSESSMENT OF CRITICAL PERIODS OF GROWTH AND DEVELOPMENT OF OILSEED RADISH PLANTS (*RAPHANUS SATIVUS L.* *VAR. OLEIFORMIS PERS.*) ON THE BASIS OF CHLOROPHYLL FLUORESCENCE INDUCTION METHOD**

The article highlights the results of studying critical periods in the phenological development of oilseed radish varieties based on the use of basic indicators of the chlorophyll fluorescence induction curve (initial fluorescence ( $F_0$ ), plateau zone fluorescence ( $F_{pl}$ ), maximum fluorescence ( $F_m$ ), and stationary fluorescence ( $F_{st}$ )). This complex was applied to oilseed radish plants of three varieties – ‘Rayduga’, ‘Zhuravka’ and ‘Lybid’ with the presentation of results for the variety ‘Zhuravka’ due to the similarity of the obtained data. phases of growth and development of oilseed radish: cotyledon phase, budding phase, flowering phase, green pod phase and yellow-green pod phase.

Based on the use of a single-beam porous fluorimeter ‘Floratest’, developed by the Research and Engineering Center of Microelectronics of the Institute of Cybernetics named after V.M. Glushkova (Ukraine) formed curves of chlorophyll fluorescence induction (CFI) in the mode of 90-second fixation of parameters for each phenological phase of oilseed radish plants.

*The system of graphical display of regularity of formation of basic indicators of CFI curve within the main phenological phases is analyzed and generalizations and conclusions concerning dynamics of course of photochemical physiological processes of photosystem II of plants are made. in the process of phenological stage changes and the corresponding processes of morphogenesis of oilseed radish plants.*

*The dynamics of exogenous and endogenous factors on the formation of indicators of assimilative activity of oilseed radish plant photosystems is analyzed on the basis of analysis of position and changes in time of main points of CFI schedule and substantiated obtained indicators with predicted physiological state of plants and possible assimilation activity. The values of baseline and indication indicators of CFI curve are compared to the main phenological phase of flowering, which is defined as the baseline in ensuring the realization of the productive potential of oilseed radish plants.*

**Key words:** oil radish, critical periods, phenological phases, plant photosystem, induction of chlorophyll fluorescence.

**Table. 2. Fig. 3. Lit. 15.**

### Інформація про авторів

**Цицюра Ярослав Григорович** – кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри землеробства, грунтознавства та агрохімії ВНАУ. (Адреса: 21008, м. Вінниця, вул. Сонячна 5/42, e-mail: yaroslavtsyura@ukr.net).

**Tsytsiura Yaroslav Grigoryevich** – Candidate of Agricultural Sciences (PhD), Associate Professor of the Department of Soil Management, Soil Science and Agrochemistry, Vinnytsia National Agrarian University. (Address: 21008, Vinnytsia, Sonyachna st., 3, e-mail: yaroslavtsyura@ukr.net).