






АГРОНОМІЯ

УДК 633.63:581.132:632.112

**Функціональний стан фотосинтетичного апарату
хлоротичних листків буряків цукрових****Присяжнюк О.І.¹ , Маляренко О.А.¹ , Черняк М.О.¹ ,
Мусіч В.В.¹ , Вороненко О.В.² , Гончарук О.М.¹ **¹ Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України² Інститут кібернетики імені В.М. Глушкова НАН України Присяжнюк О.І. E-mail: ollpris@gmail.com

Присяжнюк О.І., Маляренко О.А., Черняк М.О., Мусіч В.В., Вороненко О.В., Гончарук О.М. Функціональний стан фотосинтетичного апарату хлоротичних листків буряків цукрових. «Агробіологія», 2026. № 1. С. 149–158.

Prysiashniuk O., Maliarenko O., Cherniak M., Musich V., Voronenko O., Honcharuk O. Functional status of the photosynthetic apparatus in chlorotic sugar beet leaves. «Agrobiologia», 2026. no. 1, pp. 149–158.

Рукопис отримано: 02.03.2026 р.

Прийнято: 17.03.2026 р.

Затверджено до друку: 19.05.2026 р.

doi: 10.33245/2310-9270-2026-203-1-149-158

ISSN 2310-9270

Урожайність та якість коренеплодів буряку цукрового залежить від ефективності фотосинтетичної діяльності листкового апарату, який є основним постачальником асимілятів для формування цукрів у коренеплодах. Хлороз листків – фізіологічне порушення, що проявляється у втраті листками зеленого забарвлення внаслідок зниження вмісту хлорофілу і призводить до зниження продуктивності культури. Метою дослідження було оцінити функціональний стан фотосинтетичного апарату листків буряків цукрових із ознаками хлорозу методом індукції флуоресценції хлорофілу (ОЛР-тест) і встановити зв'язок параметрів флуоресценції хлорофілу з вмістом пігментів та індивідуальною продуктивністю рослин. Польові дослідження проводили у зоні нестійкого зволоження Правобережного Лісостепу України у 2023–2025 рр. Вимірювання індукції флуоресценції хлорофілу проводили портативним флуориметром «Флоратест» на повністю розвинених листках середнього ярусу. Перед вимірюванням листки адаптували до темряви впродовж 30 хв за допомогою спеціальних кліпс. Реєстрацію кривих ОЛР здійснювали за інтенсивності актинічного світла 3000 мкмоль фотонів·м⁻²·с⁻¹ впродовж 1 с. Показник Fv/Fm, що характеризує максимальний квантовий вихід первинних фотохімічних реакцій ФСII, є найбільш інформативним параметром для оцінки функціонального стану фотосинтетичного апарату.

Встановлено, що хлоротичні (повністю білі) листки характеризуються критичним зниженням максимальної флуоресценції (Fm) на 57–81 % та варіабельної флуоресценції (Fv) на 60–86 % порівняно з нормально забарвленими листками. Показник максимального квантового виходу ФСII (Fv/Fm) у хлоротичних листків становив 0,50–0,91 проти 0,96 у нормальних, що свідчить про суттєве порушення первинних фотохімічних реакцій. Виявлено тісний кореляційний зв'язок між вмістом хлорофілу та параметрами флуоресценції (r=0,97). Хлоротичні рослини формували коренеплоди з масою на 45–78 % меншою та цукристістю на 2,1–4,8 % нижчою порівняно з нормальними рослинами. ОЛР-тест є ефективним експрес-методом діагностики функціонального стану фотосинтетичного апарату та прогнозування продуктивності буряку цукрового.

Ключові слова: хлороз листя, флуоресценція хлорофілу, ОЛР-тест, Fv/Fm, фотосистема II, продуктивність, цукристість.

Постановка проблеми та аналіз останніх досліджень. Буряки цукрові (*Beta vulgaris* L.) є однією з найважливіших технічних культур України, яка забезпечує сировинну базу цукрової промисловості. У 2023 р. в Україні було зібрано близько 13 млн тонн цукрових буряків з площі 250 тис. га із середньою урожайністю 52 т/га, що є одним з найвищих показників в Європі [1]. Урожайність та якість коренеплодів визначаються ефективністю фотосинтетичної діяльності листкового апарату, який є основним донором асимілятів для формування цукрів у коренеплодах [2].

Хлороз листків – поширене фізіологічне порушення, що проявляється у втраті зеленого забарвлення внаслідок зниження вмісту хлорофілу. У буряків цукрових хлороз найчастіше спричиняє дефіцит заліза (Fe-хлороз), особливо на карбонатних ґрунтах з високим рН, де залізо переходить у недоступні для рослин форми [3]. Хлороз листків також може бути ознакою азотного голодування, нестачі магнію, міді, марганцю, низьких температур та інших явищ. Хлороз інфекційного походження спричиняють віруси. Хлороз листя призводить до ослаблення, а потім до повного припинення фотосинтезу [4].

Morales et al. [5] встановили, що реакція листків буряків цукрових на дефіцит заліза проходить у дві фази: у першу фазу листки можуть втрачати значну частину хлорофілу за збереження відносно сталої ефективності фотохімії ФСII; у другу фазу, коли вміст хлорофілу знижується нижче порогового рівня, спостерігається критичне зниження ефективності фотосистеми II.

Метод індукції флуоресценції хлорофілу (ОЛР-тест) є сучасним неінвазивним інструментом діагностики функціонального стану фотосинтетичного апарату рослин [6, 7]. Крива ОЛР відображає кінетику зміни флуоресценції хлорофілу від мінімального рівня (O – origin) до максимального (P – peak) через проміжні точки J та I, що характеризують послідовне відновлення компонентів електрон-транспортного ланцюга фотосистеми II (ФСII) [8]. За даними Strasser et al. [9], фаза O-J відповідає за відновлення первинного акцептора QA, фаза J-I – за наповнення пулу пластохінонів, а фаза I-P – за відновлення кінцевих акцепторів електронів на стороні ФСI.

Kalaji et al. [10] у своєму огляді зазначають, що флуоресценція хлорофілу а є потужним інструментом для вивчення фотосинтезу *in vivo*, який дозволяє отримати детальну інформацію про стан та функціонування реакційних центрів ФСII, світлозбиральних антенних комп-

лексів та донорної і акцепторної сторін ФСII. Показник Fv/Fm, що характеризує максимальний квантовий вихід первинних фотохімічних реакцій, є найбільш інформативним параметром для оцінки функціонального стану фотосинтетичного апарату [11, 12].

Метою дослідження було оцінити функціональний стан фотосинтетичного апарату хлоритичних листків буряку цукрового методом ОЛР-тесту та встановити зв'язок параметрів флуоресценції хлорофілу з вмістом пігментів та індивідуальною продуктивністю рослин.

Матеріал і методи досліджень. Дослідження проводили у 2023–2025 рр. на базі ДП ДГ «Саливонківське» Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України, розташованого в зоні Правобережного Лісостепу України (Київська обл.). Ґрунт дослідних ділянок – чорнозем типовий малогумусний на лесі з вмістом гумусу 3,8–4,2 %, рН сольової витяжки 6,2–6,8, забезпеченість рухомими формами азоту – середня, фосфору та калію – підвищена.

Об'єктом дослідження слугували рослини буряку цукрового гібрида Рутенія 11 з різним ступенем прояву хлорозу листків. За ступенем хлорозу рослини розподіляли на чотири групи: норма – рослини з нормально забарвленими зеленими листками; хлороз I ступеня (сильний) – листки повністю білі, без видимого зеленого забарвлення; хлороз II ступеня (помірний) – листки переважно білі з окремими зеленими ділянками; хлороз III ступеня (слабкий) – листки світло-зелені з вираженим пожовтінням.

Вимірювання індукції флуоресценції хлорофілу проводили портативним флуориметром «Флоратест» (рис. 1) на повністю розвинених листках середнього ярусу. Перед вимірюванням листки адаптували до темряви впродовж 30 хв за допомогою спеціальних кліпс [13]. Реєстрацію кривих ОЛР здійснювали за інтенсивності актинічного світла 3000 мкмоль фотонів·м⁻²·с⁻¹ впродовж 1 с.

Розраховували такі параметри ЛР-тесту за методикою Strasser et al. [9]: F₀ – мінімальна (початкова) флуоресценція темноадаптованого листка; F_m – максимальна флуоресценція; F_v = F_m – F₀ – варіабельна флуоресценція; F_v/F_m – максимальний квантовий вихід первинних фотохімічних реакцій ФСII; F_v/F₀ – показник фотохімічної активності ФСII.

Вміст хлорофілів визначали спектрофотометричним методом після екстракції пігментів 96 % етанолом за довжин хвиль 665 і 649 нм з розрахунком за формулами Wintermans і De Mots [14].



Рис. 1. Визначення параметрів флуоресценції хлорофілу за допомогою портативного флуориметра «Флоратест».

Індивідуальну продуктивність рослин оцінювали за масою коренеплоду (г) та вмістом цукру (%) у фазу технічної стиглості, а цукристість визначали поляриметричним методом [15].

Статистичну обробку даних проводили методами варіаційної статистики та кореляційного аналізу з використанням програмного пакета Statistica 10.0.

Результати досліджень та обговорення.

Візуальна оцінка рослин буряків цукрових виявила значну варіабельність за інтенсивністю забарвлення листків. Хлоротичні рослини з повністю або частково знебарвленими листками (рис. 2) становили близько 3–5 % від загальної кількості обстежених рослин на дослідному полі.

Аналіз кривих індукції флуоресценції хлорофілу (рис. 3) виявив принципові відмінності між нормальними та хлоротичними листками. Криві ОЛР нормально забарвлених листків мали типову полісигмоїдну форму з чітко вираженими точками O, J, I та P, що свідчить про нормальне функціонування електрон-транспортного ланцюга ФСII [8, 16].

Натомість криві хлоротичних листків характеризувалися значно нижчим рівнем флуоресценції та згладженою формою без виражених піків, що вказує на критичне порушення фотохімічних процесів внаслідок дефіциту хлорофілу. Подібні зміни форми кривих ОЛР за Fe-дефіциту у буряку цукро-

вого описані Morales et al. [5], які виявили характерний проміжний пік I, що збільшується зі зростанням симптомів дефіциту. Кількісний аналіз параметрів флуоресценції (табл. 1) підтвердив суттєві відмінності між групами рослин.



Рис. 2. Хлоротична рослина буряків цукрових із частково знебарвленими листками.

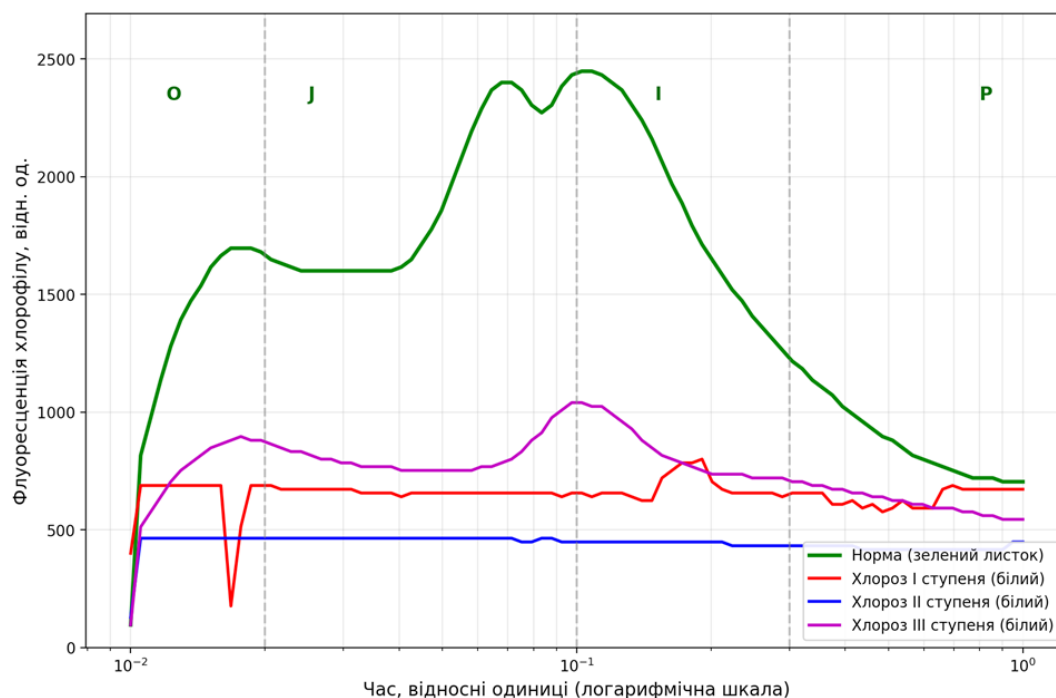


Рис. 3. Криві індукції флуоресценції хлорофілу листків буряків цукрових із різним ступенем хлорозу.

Таблиця 1 – Параметри флуоресценції хлорофілу листків буряків цукрових з різним ступенем хлорозу

Параметр	Норма	Хлороз I (сильний)	Хлороз II (помірний)	Хлороз III (слабкий)
F ₀ , відн. од.	96	400	128	96
F _m , відн. од.	2448	800	464	1040
F _v , відн. од.	2352	400	336	944
F _v /F _m	0,961	0,500	0,724	0,908
F _v /F ₀	24,50	1,00	2,63	9,83
Зміна F _m , % до норми	-	-67,3	-81,0	-57,5
Зміна F _v /F _m , % до норми	-	-48,0	-24,6	-5,5

Максимальна флуоресценція (F_m) у хлоротичних листків була знижена на 57–81 % порівняно з нормою, що відображає зменшення кількості функціонально активних молекул хлорофілу в антенних комплексах та реакційних центрах ФСII [17]. Варіабельна флуоресценція (F_v) знижувалася ще більшою мірою – на 60–86 %, що свідчить про порушення здатності реакційних центрів ФСII до фотохімічного розділення зарядів.

Показник F_v/F_m, що характеризує максимальний квантовий вихід первинних фотохімічних реакцій ФСII, є найбільш інформативним параметром для оцінки функціонального стану фотосинтетичного апарату [10, 18]. У нормально забарвлених листків цей показник становив 0,961, що відповідає оптимальному стану (норма для здорових рослин –

0,83–0,85 за даними Baker [11]). У хлоротичних листків F_v/F_m знижувався до 0,50–0,91 залежно від ступеня хлорозу (рис. 4).

Особливо показовим є зниження параметра F_v/F₀, який характеризує фотохімічну активність ФСII і є більш чутливим до стресових впливів, ніж F_v/F_m [19]. У листків із хлорозом I ступеня (сильним) цей показник знизився у 24,5 рази порівняно з нормою, що узгоджується з даними Bussotti et al. [20] – про високу чутливість цього параметра до порушень пігментного комплексу.

Аналіз розподілу значень флуоресценції (рис. 5) показав, що хлоротичні листки характеризуються не лише нижчим середнім рівнем флуоресценції, а також значно меншою варіабельністю, що свідчить про відсутність динамічних фотохімічних процесів.

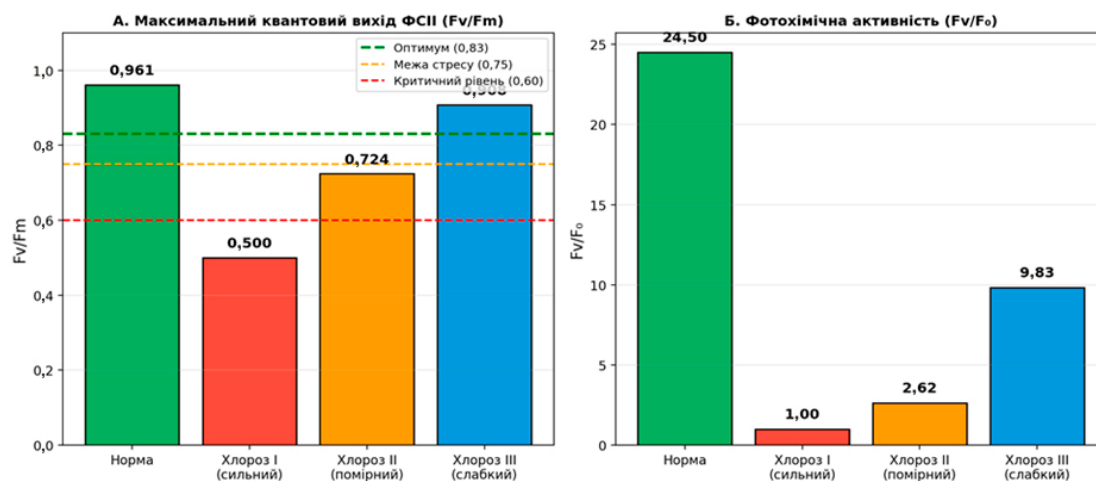


Рис. 4. Показники функціонального стану фотосинтетичного апарату листків буряків цукрових.

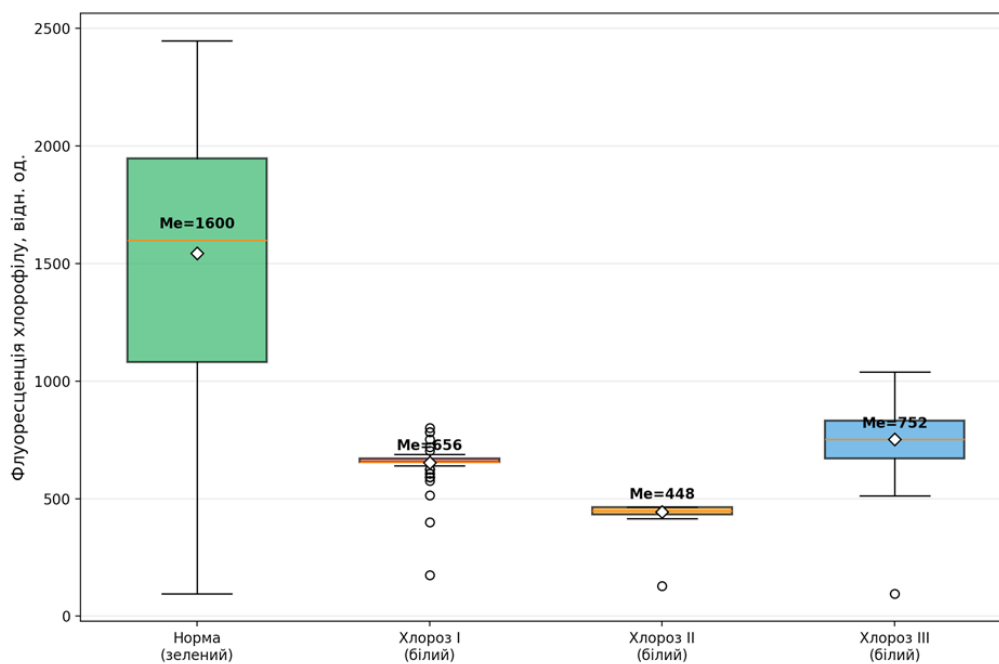


Рис. 5. Розподіл значень флуоресценції хлорофілу у листках буряків цукрових.

Детальний аналіз динаміки флуоресценції по фазах ОЛР-кривої (рис. 6, табл. 2) дозволив ідентифікувати етапи електрон-транспортного ланцюга, які найбільше постраждали від хлорозу. За даними Schansker et al. [21], різні фази кривої ОЛР відповідають за різні етапи відновлення електрон-транспортного ланцюга.

Найбільш виражене зниження флуоресценції спостерігалось у фазах O-J та J-I (на 62–68 %), що відповідають за первинне відновлення QA і наповнення пулу пласто-

хінонів [8, 22]. Це свідчить про порушення функціонування донорної та акцепторної сторін ФСII внаслідок критичного дефіциту хлорофілу.

Біохімічний аналіз підтвердив прямий зв'язок між ступенем хлорозу та вмістом пігментів у листках (табл. 3). Morales et al. [23] показали, що за Fe-дефіциту у буряку цукрового неоксантин та β-каротин знижуються паралельно з хлорофілом а, тимчасом лютеїн та каротиноїди ксантофілового циклу зберігаються краще.

Таблиця 2 – Динаміка флуоресценції за фазами ОЖР-кривої

Фаза	Норма	Хлороз I	Хлороз II	Хлороз III	Зміна I, %
О (початок)	1147	656	427	636	-42,8
О-І (QA→QA ⁻)	1641	627	464	844	-61,8
І-І (PQ-пул)	2016	655	461	810	-67,5
І-Р (PSI)	1723	671	441	799	-61,0
Р (максимум)	802	636	420	596	-20,6

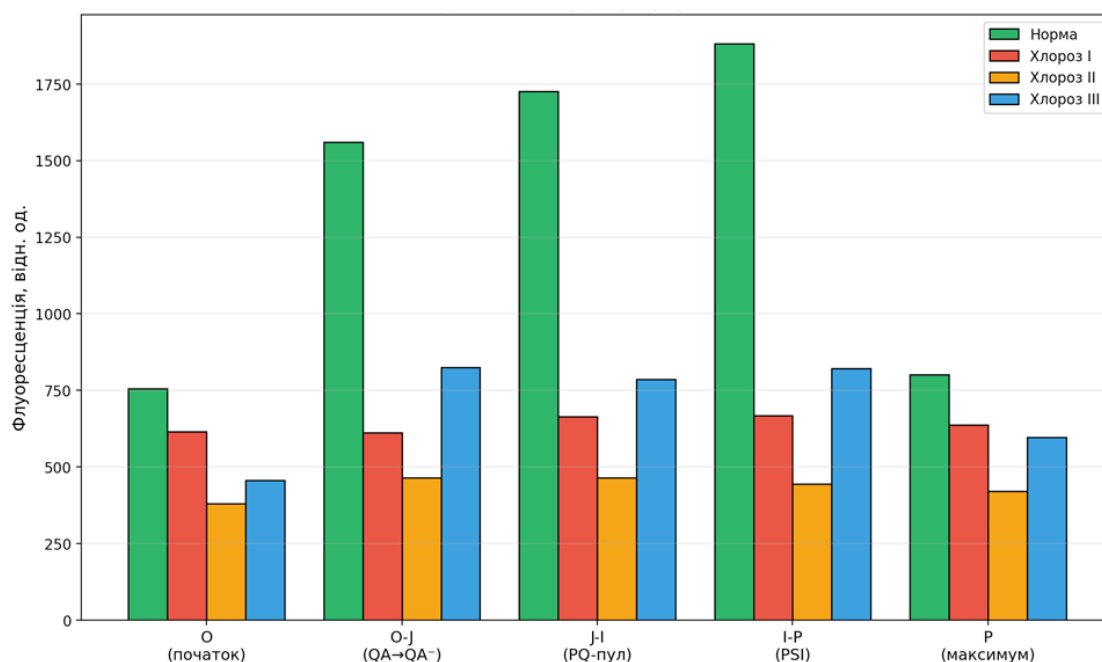


Рис. 6. Динаміка флуоресценції по фазах ОЖР-кривої у листках буряків цукрових.

Вміст хлорофілу (a+b) у хлоротичних листків становив лише 15–67 % від норми, що повністю узгоджується з результатами флуориметричного аналізу. Виявлено тісний позитивний кореляційний зв'язок між вмістом хлорофілу та показником Fv/Fm ($r=0,97$, $P<0,01$), що підтверджує можливість використання ОЖР-тесту для непрямой оцінки вмісту пігментів (рис. 7). Подібний зв'язок між вмістом хлорофілу та ефективністю ФСII описаний Larbi et al. [24] для Fe-дефіцитних рослин буряку.

Оцінка індивідуальної продуктивності рослин (табл. 4) виявила критичний вплив

хлорозу на формування коренеплодів. За даними Terry і Zayed [25], дефіцит заліза спричиняє зниження швидкості фотосинтезу, що безпосередньо впливає на накопичення біомаси.

Маса коренеплодів хлоротичних рослин була на 45–78 % меншою порівняно з нормальними, що є прямим наслідком зниження фотосинтетичної продуктивності листового апарату. Цукристість коренеплодів також знижувалася на 2,1–4,8 відсоткових пункти, що вказує на порушення процесів транспорту та накопичення цукрози [2].

Таблиця 3 – Вміст хлорофілу в листках буряку цукрового з різним ступенем хлорозу

Група рослин	Хлорофіл a, мг/г	Хлорофіл b, мг/г	Сума (a+b), мг/г	Зміна, % до норми
Норма	2,12 ± 0,18	0,73 ± 0,08	2,85 ± 0,24	–
Хлороз I (сильний)	0,31 ± 0,05	0,11 ± 0,02	0,42 ± 0,06	-85,3
Хлороз II (помірний)	0,58 ± 0,07	0,20 ± 0,03	0,78 ± 0,09	-72,6
Хлороз III (слабкий)	1,42 ± 0,12	0,50 ± 0,05	1,92 ± 0,16	-32,6

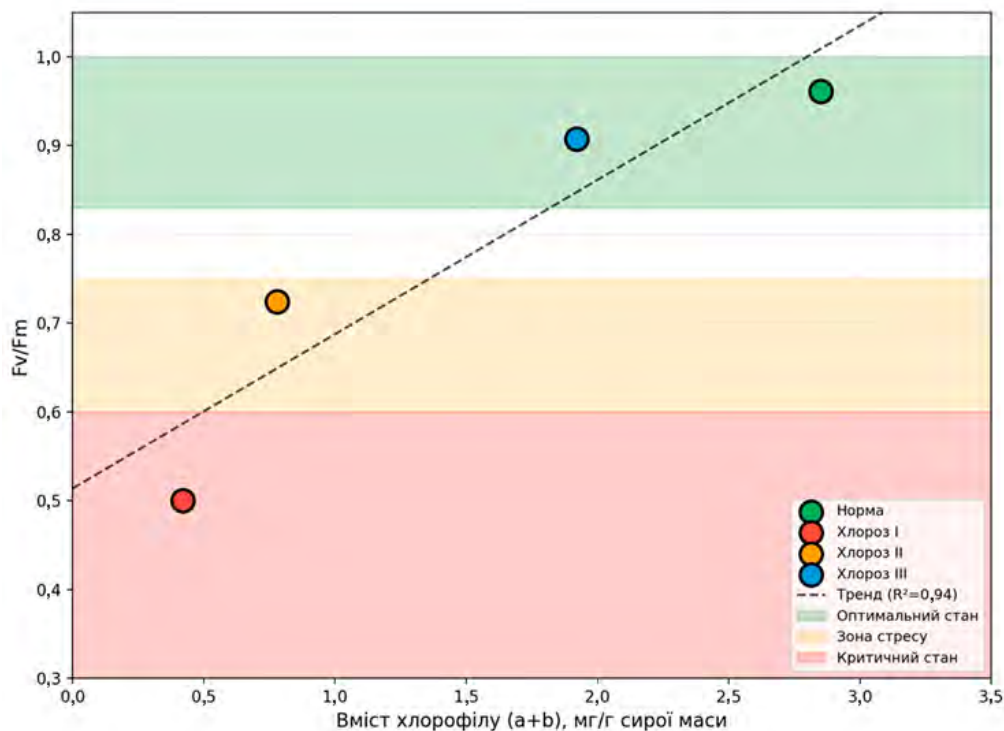


Рис. 7. Залежність квантового виходу фотосистеми II (F_v/F_m) від вмісту хлорофілу в листках буряків цукрових.

Таблиця 4 – Індивідуальна продуктивність рослин буряку цукрового з різним ступенем хлорозу (середня за 2023–2025 рр.)

Група рослин	Маса коренеплоду, г	Зміна маси, %	Цукристість, %	Зміна цукр., %
Норма	684 ± 52	-	17,8 ± 0,6	-
Хлороз I (сильний)	148 ± 24	-78,4	13,0 ± 0,8	-4,8
Хлороз II (помірний)	256 ± 38	-62,6	14,2 ± 0,7	-3,6
Хлороз III (слабкий)	378 ± 45	-44,7	15,7 ± 0,5	-2,1
НІР ₀₅	68	-	1,2	-

Виявлено тісний кореляційний зв'язок між показником F_v/F_m та масою коренеплоду ($r = 0,94$), а також між F_v/F_m і цукристістю ($r = 0,89$). Це підтверджує можливість використання ОІР-тесту для раннього прогнозування продуктивності рослин буряку цукрового, що узгоджується з висновками Kalaji et al. [26] про практичне застосування флуоресценції хлорофілу для фенотипування культури.

Висновки. Хлоротичні (білі) листки буряків цукрових характеризуються критичним порушенням функціонального стану фотосинтетичного апарату: максимальна флуоресценція (F_m) знижена на 57–81 %, варіабельна флуоресценція (F_v) – на 60–86 % порівняно

з нормально забарвленими листками. Показник максимального квантового виходу ФСII (F_v/F_m) у хлоротичних листків становив 0,50–0,91 проти 0,96 у нормальних, що відповідає діапазону від критичного стресу до помірного порушення фотосинтетичної функції. А найбільш виражене зниження флуоресценції (на 62–68 %) спостерігалось у фазах O-J та J-I кривої ОІР, що свідчить про порушення функціонування реакційних центрів ФСII та пулу пластохінонів.

Виявлено тісний кореляційний зв'язок між вмістом хлорофілу та показником F_v/F_m ($r = 0,97$), що підтверджує можливість використання ОІР-тесту для непрямої експрес-оцінки пігментного статусу рослин.

Хлоротичні рослини формували коренеплоди з масою на 45–78 % меншою та цукристістю на 2,1–4,8 % нижчою порівняно з нормальними, що зумовлено критичним зниженням фотосинтетичної продуктивності.

ОJIP-тест є ефективним неінвазивним методом ранньої діагностики функціонального стану фотосинтетичного апарату та прогнозування індивідуальної продуктивності рослин буряків цукрових.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. USDA Foreign Agricultural Service. Ukraine: Sugar Annual. 2024. URL: https://apps.fas.usda.gov/newgainapi/api/Report/DownloadReportByFileName?fileName=Sugar%20Annual_Kyiv_Ukraine_UP2024-0010.pdf
2. Роїк М.В., Гізбуллін Н.Г., Сінченко В.М. Буряк цукровий: селекція, технологія, переробка. Київ: ФОП Корзун Д.Ю., 2020. 560 с.
3. Miller G.W., Pushnik J.C., Welkie G.W. Iron chlorosis, a worldwide problem, the relation of chlorophyll biosynthesis to iron. *Journal of Plant Nutrition*. 1984. 7(1–5). P. 1–22. DOI: 10.1080/01904168409363172
4. Положенець В.М., Станкевич С.В., Немецька Л.В., Кабанець В.В. Хвороби цукрових буряків і захист від них: навч. посібник. Житомир: ПП Рута, 2025. 112 с.
5. Morales F., Abadía A., Abadía J. Chlorophyll fluorescence and photon yield of oxygen evolution in iron-deficient sugar beet (*Beta vulgaris* L.) leaves. *Plant Physiology*. 1991. 97(3). P. 886–893. DOI: 10.1104/pp.97.3.886
6. Stirbet A., Govindjee. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 2011. 104(1–2). P. 236–257. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2010.12.010
7. Tsimilli-Michael M. Revisiting JIP-test: An educative review on concepts, assumptions, approximations, definitions and terminology. *Photosynthetica*. 2020. 58. P. 275–292. DOI: 10.32615/ps.2019.150
8. Stirbet A., Lazár D., Kromdijk J., Govindjee G. Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? *Photosynthetica*. 2018. 56(1). P. 86–104. DOI: 10.1007/s11099-018-0770-3
9. Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. *Chlorophyll a Fluorescence: Advances in Photosynthesis and Respiration*. Springer, Dordrecht, 2004. 19. DOI: 10.1007/978-1-4020-3218-9_12
10. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions / H.M. Kalaji et al. *Acta Physiologicae Plantarum*. 2016. 38. 102 p. DOI: 10.1007/s11738-016-2113-y
11. Baker N.R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*. 2008. 59. P. 89–113. DOI: 10.1146/annurev-arplant.59.032607.092759
12. Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. 2000. 51(345). P. 659–668. DOI: 10.1093/jexbot/51.345.659
13. Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel / H.M. Kalaji et al. *Photosynthesis Research*. 2017. 132(1). P. 13–66. DOI: 10.1007/s11120-016-0318-y
14. Wintermans J.F.G.M., De Mots A. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1965. 109(2). P. 448–453. DOI: 10.1016/0926-6585(65)90170-6
15. Методики проведення досліджень у буряківництві / М.В. Роїк та ін. Київ: ФОП Корзун Д.Ю., 2014. 374 с.
16. Lazár D. The polyphasic chlorophyll a fluorescence rise measured under high intensity of exciting light. *Functional Plant Biology*. 2006. 33(1). P. 9–30. DOI: 10.1071/FP05095
17. Nishio J.N., Terry N. Iron nutrition-mediated chloroplast development. *Plant Physiology*. 1983. 71(3). P. 688–691. DOI: 10.1104/pp.71.3.688
18. Murchie E.H., Lawson T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*. 2013. 64(13). P. 3983–3998. DOI: 10.1093/jxb/ert208
19. Pereira W.E., de Siqueira D.L., Martinez C.A., Puiatti M. Gas exchange and chlorophyll fluorescence in four citrus rootstocks under aluminium stress. *Journal of Plant Physiology*. 2000. 157(5). P. 513–520. DOI: 10.1016/S0176-1617(00)80106-6
20. Bussotti F., Gerosa G., Digrado A., Pollastri M. Selection of chlorophyll fluorescence parameters as indicators of photosynthetic efficiency in large scale plant ecological studies. *Ecological Indicators*. 2020. 108. 105686. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.105686
21. Schansker G., Tóth S.Z., Strasser R.J. Methylviologen and dibromothymoquinone treatments of pea leaves reveal the role of photosystem I in the Chl a fluorescence rise OJIP. *Biochimica et Biophysica Acta*. 2005. 1706. P. 250–261. DOI: 10.1016/j.bba-bio.2004.11.006
22. Tóth S.Z., Schansker G., Strasser R.J. A non-invasive assay of the plastoquinone pool redox state based on the OJIP-transient. *Photosynthesis Research*. 2007. 93(1–3). P. 193–203. DOI: 10.1007/s11120-007-9179-8
23. Morales F., Abadía A., Abadía J. Characterization of the xanthophyll cycle and other photosynthetic pigment changes induced by iron deficiency in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Plant Physiology*. 1990. 94(2). P. 607–613. DOI: 10.1104/pp.94.2.607
24. Larbi A., Abadía A., Morales F., Abadía J. Fe resupply to Fe-deficient sugar beet plants leads to rapid changes in the violaxanthin cycle and other photosynthetic characteristics without significant de novo chlorophyll synthesis. *Photosynthesis Research*.

2004. 79(1). P. 59–69. DOI: 10.1023/B:PRES.0000011919.35309.5e

25. Terry N., Zayed A.M. Physiology and biochemistry of leaves under iron deficiency. Iron Nutrition in Soils and Plants. Developments in Plant and Soil Sciences. Springer, Dordrecht, 1995. 59. DOI: 10.1007/978-94-011-0503-3_41

26. Prompt chlorophyll fluorescence as a tool for crop phenotyping: an example of barley landraces exposed to various abiotic stress factors / H.M. Kalaji et al. Photosynthetica. 2018. 56. P. 953–961. DOI: 10.1007/s11099-018-0766-z

REFERENCES

1. USDA Foreign Agricultural Service. Ukraine: Sugar Annual. 2024. https://apps.fas.usda.gov/newgainapi/api/Report/DownloadReportByFileName?fileName=Sugar%20Annual_Kyiv_Ukraine_UP2024-0010.pdf

2. Roik, M.V., Hizbullin, N.H., Sinchenko, V.M. (2020). Tsukrovi buriaky: selektsiia, tekhnolohiia, pererobka [Sugar beet: breeding, technology, processing]. Kyiv, FOP Korzun D. Yu., 560 p.

3. Miller, G.W., Pushnik, J.C., Welkie, G.W. (1984). Iron chlorosis, a worldwide problem, the relation of chlorophyll biosynthesis to iron. Journal of Plant Nutrition. no. 7(1–5), pp. 1–22. DOI: 10.1080/01904168409363172

4. Polozhenets, V.M., Stankevych, S.V., Nemyrystka, L.V., Kabanets, V.V. (2025). Khvoroby tsukrovyykh buriakiv i zakhyst vid nykh: navch. posibnyk [Diseases of sugar beet and their control]. Zhytomyr, PP Ruta, 112 p.

5. Morales, F., Abadía, A., Abadía, J. (1991). Chlorophyll fluorescence and photon yield of oxygen evolution in iron-deficient sugar beet (*Beta vulgaris* L.) leaves. Plant Physiology. no. 97(3), pp. 886–893. DOI: 10.1104/pp.97.3.886

6. Stirbet, A., Govindjee. (2011). On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: basics and applications of the OJIP fluorescence transient. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology. no. 104(1–2), pp. 236–257. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2010.12.010

7. Tsimilli-Michael, M. (2020). Revisiting JIP-test: An educative review on concepts, assumptions, approximations, definitions and terminology. Photosynthetica. no. 58, pp. 275–292. DOI: 10.32615/ps.2019.150

8. Stirbet, A., Lazar, D., Kromdijk, J., Govindjee, G. (2018). Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? Photosynthetica. no. 56(1), pp. 86–104. DOI: 10.1007/s11099-018-0770-3

9. Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M., Srivastava, A. (2004). Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. Chlorophyll a Fluorescence: Advances in Photosynthesis and Respiration. Springer, Dordrecht, no. 19. DOI: 10.1007/978-1-4020-3218-9_12

10. Kalaji, H.M., Jajoo, A., Oukarroum, A. (2016). Chlorophyll a fluorescence as a tool to moni-

tor physiological status of plants under abiotic stress conditions. Acta Physiologiae Plantarum. no. 38, 102 p. DOI: 10.1007/s11738-016-2113-y

11. Baker, N.R. (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. Annual Review of Plant Biology. no. 59, pp. 89–113. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759

12. Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence – a practical guide. Journal of Experimental Botany. no. 51(345), pp. 659–668. DOI: 10.1093/jexbot/51.345.659

13. Kalaji, H.M., Schansker, G., Brestic, M. (2017). Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. Photosynthesis Research. no. 132(1), pp. 13–66. DOI: 10.1007/s11120-016-0318-y

14. Wintermans, J.F.G.M., De Mots, A. (1965). Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. Biochimica et Biophysica Acta. no. 109(2), pp. 448–453. DOI: 10.1016/0926-6585(65)90170-6

15. Roik, M.V., Hizbullin, N.H., Sinchenko, V.M., Prisyazhniuk, O.I. (2014). Metodyky provedennia doslidzhen u buriakivnystvii [Methods of conducting research in beet production]. Kyiv, FOP Korzun D. Yu., 374 p.

16. Lazar, D. (2006). The polyphasic chlorophyll a fluorescence rise measured under high intensity of exciting light. Functional Plant Biology. no. 33(1), pp. 9–30. DOI: 10.1071/FP05095

17. Nishio, J.N., Terry, N. (1983). Iron nutrition-mediated chloroplast development. Plant Physiology. no. 71(3), pp. 688–691. DOI: 10.1104/pp.71.3.688

18. Murchie, E.H., Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. Journal of Experimental Botany. no. 64(13), pp. 3983–3998. DOI: 10.1093/jxb/ert208

19. Pereira, W.E., de Siqueira, D.L., Martinez, C.A., Puiatti, M. (2000). Gas exchange and chlorophyll fluorescence in four citrus rootstocks under aluminium stress. Journal of Plant Physiology. no. 157(5), pp. 513–520. DOI: 10.1016/S0176-1617(00)80106-6

20. Bussotti, F., Gerosa, G., Digrado, A., Polastrini, M. (2020). Selection of chlorophyll fluorescence parameters as indicators of photosynthetic efficiency in large scale plant ecological studies. Ecological Indicators. no. 108, 105686 p. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.105686

21. Schansker, G., Tóth, S.Z., Strasser, R.J. (2005). Methylviologen and dibromothymoquinone treatments of pea leaves reveal the role of photosystem I in the Chl a fluorescence rise OJIP. Biochimica et Biophysica Acta. no. 1706, pp. 250–261. DOI: 10.1016/j.bbabi.2004.11.006

22. Tóth, S.Z., Schansker, G., Strasser, R.J. (2007). A non-invasive assay of the plastoquinone pool redox state based on the OJIP-transient. Photosynthesis Research. no. 93(1–3), pp. 193–203. DOI: 10.1007/s11120-007-9179-8

23. Morales, F., Abadía, A., Abadía, J. (1990). Characterization of the xanthophyll cycle and other photosynthetic pigment changes induced by iron deficiency in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Plant Physiology*. no. 94(2), pp. 607–613. DOI: 10.1104/pp.94.2.607

24. Larbi, A., Abadía, A., Morales, F., Abadía, J. (2004). Fe resupply to Fe-deficient sugar beet plants leads to rapid changes in the violaxanthin cycle and other photosynthetic characteristics without significant de novo chlorophyll synthesis. *Photosynthesis Research*. no. 79(1), pp. 59–69. DOI: 10.1023/B:PRE S.0000011919.35309.5e

25. Terry, N., Zayed, A.M. (1995). Physiology and biochemistry of leaves under iron deficiency. *Iron Nutrition in Soils and Plants. Developments in Plant and Soil Sciences*. Springer, Dordrecht, no. 59. DOI: 10.1007/978-94-011-0503-3_41

26. Kalaji, H.M., Rastogi, A., Zivcak, M. (2018). Prompt chlorophyll fluorescence as a tool for crop phenotyping: an example of barley landraces exposed to various abiotic stress factors. *Photosynthetica*. no. 56, pp. 953–961. DOI: 10.1007/s11099-018-0766-z

Functional status of the photosynthetic apparatus in chlorotic sugar beet leaves

Prysiashniuk O., Maliarenko O., Cherniak M., Musich V., Voronenko O., Honcharuk O.

Yield and quality of sugar beet roots depend on the efficiency of the photosynthetic activity of the leaf apparatus, which is the main source of assimilates for sugar accumulation in the roots. Leaf chlorosis is a physiological disorder characterized by the loss of green color due to reduced chlorophyll content, leading to decreased crop productivity.

The aim of the study was to assess the functional state of the photosynthetic apparatus of sugar beet

leaves exhibiting chlorosis symptoms using the chlorophyll fluorescence induction method (OJIP test) and to establish the relationship between chlorophyll fluorescence parameters, pigment content, and individual plant productivity.

Field experiments were conducted in the zone of unstable moisture in the Right-Bank Forest-Steppe of Ukraine during 2023–2025. Chlorophyll fluorescence induction measurements were performed using a portable fluorometer «Floratest» on fully developed leaves from the middle canopy layer. Prior to measurement, leaves were dark-adapted for 30 minutes using special clips. OJIP curves were recorded under actinic light at an intensity of 3000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for 1 s. The Fv/Fm parameter, which characterizes the maximum quantum yield of primary photochemical reactions in PSII, is the most informative indicator for assessing the functional state of the photosynthetic apparatus.

It was found that chlorotic (completely bleached) leaves were characterized by a substantial reduction in maximum fluorescence (Fm) by 57–81 % and variable fluorescence (Fv) by 60–86 % compared with normally colored leaves. The maximum quantum yield of PSII (Fv/Fm) in chlorotic leaves ranged from 0.50 to 0.91, compared with 0.96 in normal leaves, indicating a significant disruption of primary photochemical processes.

A strong correlation was revealed between chlorophyll content and fluorescence parameters ($r = 0.97$). Chlorotic plants formed roots with 45–78 % lower mass and 2.1–4.8 % lower sucrose content compared with healthy plants.

The OJIP test is an effective rapid method for diagnosing the functional state of the photosynthetic apparatus and predicting sugar beet productivity.

Key words: leaf chlorosis, chlorophyll fluorescence, OJIP test, Fv/Fm, photosystem II, productivity, sucrose content.



Copyright: Присяжнюк О.І. та ін. © This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.



ORCID iD:

Присяжнюк О.І.

<https://orcid.org/0000-0002-4639-424X>

Маляренко О.А.

<https://orcid.org/0000-0002-9309-4020>

Черняк М.О.

<https://orcid.org/0009-0004-4718-5978>

Мусіч В.В.

<https://orcid.org/0000-0001-5362-6750>

Вороненко О.В.

<https://orcid.org/0000-0002-5022-8017>

Гончарук О.М.

<https://orcid.org/0000-0002-7740-1334>