

**ЖУК О. І.***Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,  
Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 31/17, e-mail: zhukollga@gmail.com***РЕПРОДУКТИВНА ЗДАТНІСТЬ РОСЛИН ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ ЗА УМОВ ПОСУХИ**

**Мета.** Метою роботи було дослідження впливу ґрунтової посухи на репродуктивну здатність рослин пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.). **Методи.** Рослини пшениці сортів Єдність і Збруч вирощували в умовах оптимального живлення та зволоження до фази колошіння-цвітіння, після початку якої дослідні рослини на 10 діб переводили на режим посухи, потім відновлювали їх достатнє водозабезпечення до завершення вегетації. Протягом дослідження вимірювали довжину пагонів і площу листової поверхні. Дозрілі рослини аналізували за структурою врожаю. **Результати.** Встановлено, що дія посухи у критичній фазі онтогенезу колосіння-цвітіння спричиняла зменшення довжини пагонів, площі листової поверхні, маси колосів та зерен, кількості зерен значніше у сорту Збруч порівняно з сортом Єдність. У сорту Збруч за дії посухи зменшилася кількість продуктивних пагонів на рослину. **Висновки.** Дефіцит води у ґрунті у критичній фазі колосіння-цвітіння призводив до зниження репродуктивної здатності рослин пшениці озимої через інгібування росту пагонів, зменшення площі листової поверхні, озерненості і маси колоса і зерен.

**Ключові слова:** *Triticum aestivum* L., пагін, колос, продуктивність, посуха.

Пшениця м'яка озима вирощується у всіх ґрунтово-кліматичних зонах України, займає значні площі посівів в інших країнах, однак потенційна врожайність її сортів реалізується лише частково, що значною мірою зумовлюється несприятливими умовами навколишнього середовища [1]. Посуху відносять до ключових факторів, які впливають на репродуктивний процес у пшениці. Тривалі та інтенсивні посухи стали звичним явищем в Україні та світі, їх вважають одним із головних обмежувальних чинників виробництва продовольства, тому вивчення впливу посухи на репродуктивну здатність і стійкість культурних рослин пшениці залишається актуальною проблемою біологічної науки [2–4].

У процесі еволюції адаптація до умов недостатнього та нестабільного забезпечення во-

дою у багатьох наземних рослин відбувалася шляхом зменшення витрат вологи, підвищення водоутримної здатності тканин, зменшення розмірів клітин [5, 6]. До адаптивних механізмів, що підвищують стійкість до посухи, у пшениці відноситься регуляція інтенсивності транспірації за допомогою зміни опору продохів, локалізації більшості з них на адаксіальній частині листової пластинки, зменшення площі листової поверхні, затримка росту, скидання старих листків із метою зниження втрат води рослиною. Збільшення потоку води з коренів за рахунок їх розгалуження та проникнення у водоносні горизонти також дозволяє уникнути критичного зневоднення тканин [7, 8]. Сигнал про дефіцит води у ґрунті надходить із коренів, клітини яких сприймають його за допомогою гістинкіназного осмосенсора, що локалізований на зовнішній стороні плазмалемі [8]. Транспорт сигналу від коренів до пагонів відбувається з клітинним соком по ксилемі (до складу клітинного соку входять абсцизова кислота, зеатинрибозид, низькомолекулярні сполуки, мікроРНК, малат, етилен [7]). Однією з перших реакцій рослин на посуху є закривання продохів для зменшення витрат води через транспірацію, однак воно призводить до дефіциту вуглекислоти, пригнічення фотосинтетичного метаболізму, який продукує вуглеводи, інгібування клітинного росту, що переважно використовує продукти фотосинтезу [9, 10]. В онтогенезі рослин пшениці найбільш чутливими до дефіциту води вважають фази виходу у трубку та колосіння-цвітіння [4, 9]. До вразливих етапів онтогенезу відносять закладання квіткових примордіїв, яке відбувається до появи прапорцевого листка під час видовження стебла. Зменшення притоку вуглеводів у цей період спричиняє редукцію від третини до двох третин квіток протягом кількох діб [3]. Недостатнє забезпечення водою та ресурсами рослин пшениці у фазі колосіння-цвітіння призводить до зменшення кількості зернівок у колосі через втрату життєздатності пилку, порушення процесів запилення та запліднення [4]. З метою забезпечення репродукції за несприят-

ливих умов рослини пшениці спрямовують більшість фотоасимілятів до головного пагона, домінування якого посилюється в умовах посухи [11]. Розвиток бічних пагонів, продуктивна кущистість рослин пшениці озимої залежать від специфіки сорту та погодних умов від початку фази виходу у трубку до фази колосіння-цвітіння. Останню відносять до найбільш критичних для забезпечення врожаю пшениці в умовах посухи [2]. Попередніми дослідженнями впливу посухи на сучасні високопродуктивні сорти пшениці озимої у фазі колосіння-цвітіння встановлено, що зменшення врожайності рослин відбувалося переважно за рахунок зниження озерненості колоса головного і особливо бічних пагонів [12]. Різноманіття сучасних сортів пшениці озимої вітчизняної селекції зумовлює відмінності у стратегіях їх адаптації до умов посухи у критичні фази онтогенезу, які все ще залишаються недостатньо дослідженими.

Метою роботи було вивчення репродуктивної здатності рослин пшениці м'якої озимої вітчизняних сортів інтенсивного типу після дії посухи у критичній фазі онтогенезу колосіння-цвітіння.

### Матеріали і методи

Рослини пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) сортів Єдність і Збруч (селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України) вирощували в умовах вегетаційних дослідів на суміші ґрунту з піском у співвідношенні 4:1 у посудинах місткістю 7,5 кг. Загальна кількість живлення складала  $N_{160} P_{160} K_{160}$  за діючою речовиною, половину якого додавали у ґрунтову суміш під час набивання посудин, а іншу половину у вигляді підкормки у фазі виходу в трубку. Для удобрення використовували виготовлене промисловим способом добриво нітроамофоска зі збалансованим вмістом елементів мінерального живлення. Протягом періоду вирощування рослин відносну вологість ґрунту підтримували на рівні 70 % від повної вологоємності (ПВ). У фазі колосіння-цвітіння рослини дослідних варіантів переводили на режим ґрунтової посухи шляхом зменшення норм поливу. Вологість ґрунту знижувалася до 30 % ПВ і підтримувалася на такому рівні протягом 10 діб, після чого відновлювалася до рівня контролю, який відповідав 70 % ПВ. Повторність дослідів п'ятикратна. Протягом періоду від початку виходу рослин у трубку до фази наливу зерна про-

водили виміри довжини пагонів та площі листової поверхні рослин. Для кожного визначення враховували по 15 рослин. Дозрілі рослини видаляли з посудин, висушували до повітряно-сухого стану і проводили аналіз структури врожаю, який включав виміри довжини пагонів, колоса, підрахунки кількості колосків у колосі і зерен у ньому, визначення маси колоса і зерен у колосі. Результати оброблено за програмою Microsoft Excel.

### Результати та обговорення

Ріст пагонів у пшениці озимої сорту Єдність за умов оптимального зволоження продовжувався до фази наливу зерна (рис. 1 а). Ріст бічних пагонів починався пізніше, ніж головного пагона, але завершувався майже одночасно з ним. Довжина бічних пагонів після закінчення їх росту була на 40–50 % меншою порівняно з головним пагоном. За дії посухи ріст пагонів у пшениці сорту Єдність уповільнювався і після її припинення продовжувався до фази наливу зерна (рис. 1 б). Кінцева довжина головного пагона рослин контрольного та дослідного варіантів цього сорту була однаковою, але у бічних пагонів після дії посухи зменшувалась на 10–40 %.

Швидкість росту головного пагона пшениці сорту Збруч була вищою порівняно з сортом Єдність, і у фазі наливу зерна соломина практично досягала своїх кінцевих розмірів (рис. 1 в). Дія посухи різко уповільнювала ріст головного пагона пшениці сорту Збруч, після її припинення він відновлювався на короткий період, однак кінцева довжина соломини була меншою порівняно з такою у рослин контролю (рис. 1 г). Бічні пагони пшениці сорту Збруч в умовах посухи затримували ріст більше ніж головний пагін. Після відновлення поливу ріст бічних пагонів відновлювався, але кінцева довжина їх соломини зменшувалася у 2–3 рази порівняно з контрольними рослинами.

Площа поверхні листків рослин пшениці сорту Єдність за оптимального забезпечення водою зростала до фази наливу зерна за рахунок продовження росту прапорцевих листків головного та бічних пагонів (рис. 2). Дія посухи затримувала ріст листків у фазі цвітіння, і після її припинення відновлення площі листової поверхні не відбувалося. У пшениці сорту Збруч за оптимального зволоження збільшення площі поверхні листків відбувалося до фази цвітіння, після чого вона поступово зменшувалася.

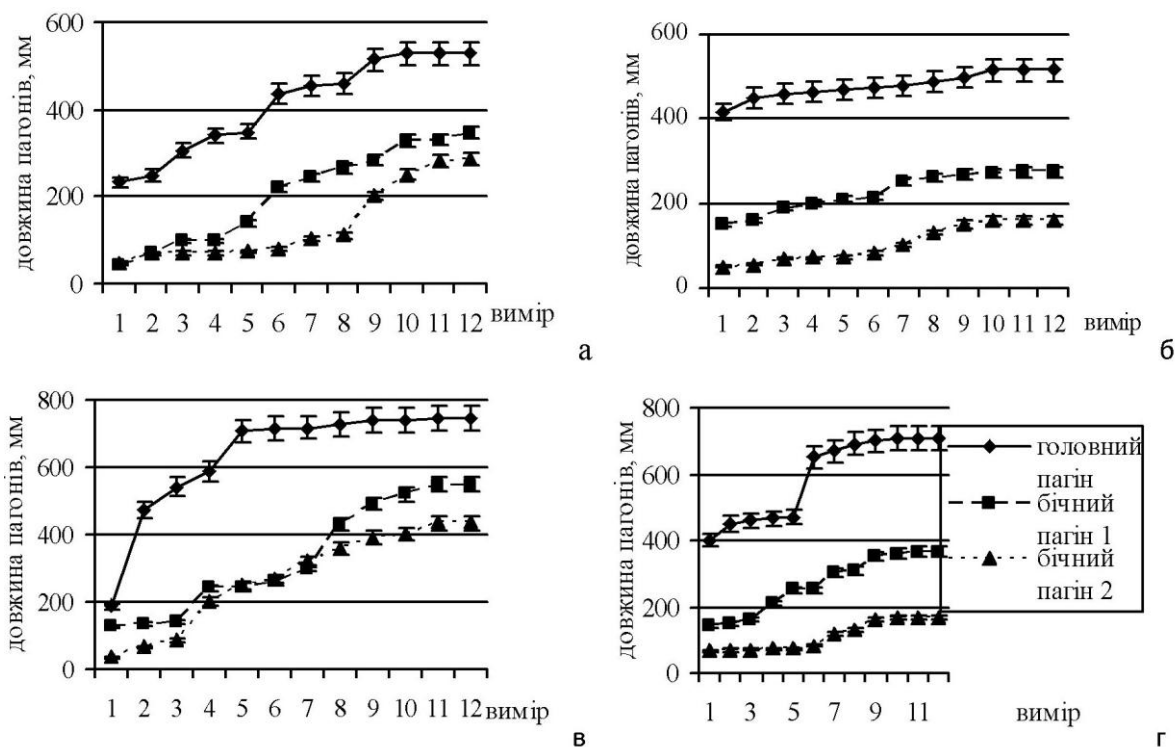


Рис. 1. Ріст пагонів пшениці озимої сортів Єдність та Збруч за оптимального зволоження (а, в) та дії посухи (б, г).

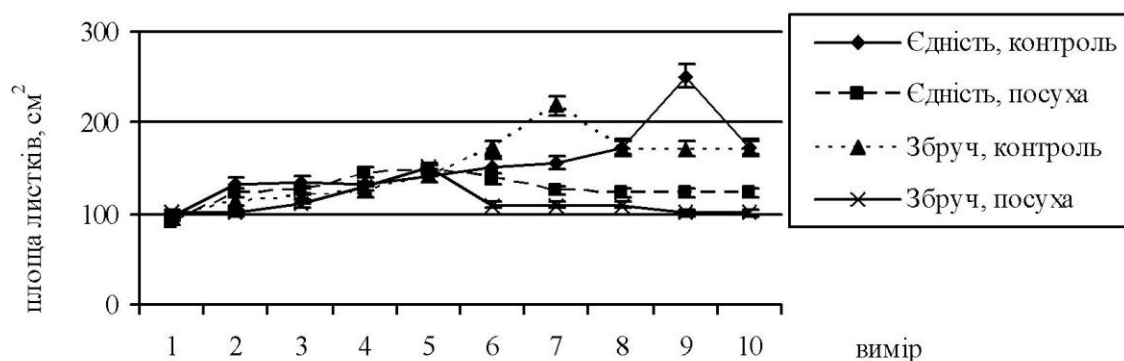


Рис. 2. Наростання площі листової поверхні рослин пшениці озимої сортів Єдність та Збруч за оптимального зволоження та дії посухи.

Дія посухи у рослин пшениці цього сорту призводила до різкого зменшення площі листової поверхні, яка продовжувала скорочуватися після оптимізації забезпечення водою.

Аналіз структури врожаю після дозрівання рослин виявив, що ріст і формування колоса головного і найближчого до нього бічного пагона до фази цвітіння завершувався, і дія посухи не впливала на їх довжину та кількість колосків у колосах сортів Єдність та Збруч (табл. 1). Однак довжина колоса в інших бічних пагонів та кількість колосків у них після дії посухи зменшувалися.

Маса колоса головного пагона пшениці сорту Єдність за оптимального забезпечення водою була на 30 % більшою порівняно з масою такого ж колоса у рослин, що перебували в умовах посухи (табл. 2). Маса колоса головного пагона у сорту Збруч за оптимального забезпечення водою була вищою порівняно з тією, що у сорту Єдність. Однак дія посухи зменшувала масу колоса сорту Збруч більше порівняно з сортом Єдність. Маса колоса, найближчого до головного бічного пагона, у пшениці сорту Єдність за оптимального зволоження була меншою вдвічі порівняно з головним колосом, а у сорту Збруч – лише на 15%.

Таблиця 1. Довжина колоса та кількість колосків у колосі пшениці озимої сортів Єдність та Збруч за оптимального зволоження та дії посухи

Сорт, варіант	Довжина колоса, мм			Кількість колосків у колосі, шт		
	гол.к.	б.к.1	б.к.2	гол.к.	б.к.1	б.к.2
Єдність, контроль	76±4	62±3	61±3	16±2	13±2	13±3
Єдність, посуха	76±3	61±5	47±6	15±2	13±4	12±3
Збруч, контроль	86±5	75±4	68±5	15±3	14±3	14±3
Збруч, посуха	87±6	74±5	59±5	15±4	14±3	13±3

Таблиця 2. Маса колоса і зерен, кількість зерен у колосі пшениці озимої сортів Єдність та Збруч за оптимального зволоження та дії посухи

Сорт, варіант	Маса колоса, г			Маса зерен у колосі			Кількість зерен у колосі, шт		
	гол.к.	б.к.1	б.к.2	гол.к.	б.к.1	б.к.2	гол.к.	б.к.1	б.к.2
Єдність, контроль	2,09±0,15	0,98±0,08	0,85±0,07	1,82±0,12	0,83±0,14	0,60±0,14	56±6	41±5	40±3
Єдність, посуха	1,49±0,15	0,59±0,07	0,25±0,06	1,12±0,12	0,55±0,14	0,17±0,08	47±5	36±4	29±3
Збруч, контроль	2,42±0,09	2,17±0,08	0,96±0,07	2,08±0,15	1,30±0,15	0,74±0,09	54±5	47±3	37±3
Збруч, посуха	1,54±0,15	0,60±0,13	-	1,21±0,14	0,41±0,13	-	39±4	27±3	-

Після дії посухи маса найбільшого з бічних колосів сорту Єдність зменшилася вдвічі, а у сорту Збруч – більш ніж втричі порівняно з контрольними рослинами. У наступного за порядком бічного пагона пшениці сорту Єдність маса колоса за оптимальних умов була близькою до маси колоса іншого бічного пагона, але після дії посухи знижувалася втричі. Рослини сорту Збруч в оптимальних умовах зволоження сформували третій продуктивний пагін із невеликою масою колоса, однак після дії посухи у більшості рослин розвиток третього пагона зупинився ще на початку розвитку колоса.

Маса зерен у колосі головного пагона пшениці сорту Єдність після дії посухи зменшувалася на третину, а у сорту Збруч – майже вдвічі. У найближчому до головного бічному колосі цих сортів дія посухи також спричиняла зменшення маси зерен майже вдвічі. У наступному за порядком бічному колосі сорту Єдність після дії посухи маса зерен була незначною, а у сорту Збруч третій продуктивний пагін не сформувався. Озерненість колоса головного пагона пшениці сорту Єдність після дії посухи знижувалася менше, ніж у сорту Збруч. У бічних колосах пшениці сорту Збруч дія посухи зменшувала кількість зерен більше порівняно з сортом Єдність. У третьому продуктивному колосі пшениці сорту Єдність за оптимального зволоження було більше зерен, ніж у відповідному колосі сорту Збруч. Дія посухи знижувала озер-

неність третього колоса у пшениці сорту Єдність і призводила до недорозвиненості та відсутності зерен у колосі пагонів третього порядку у сорту Збруч. Отже, сорт пшениці озимої Єдність за умов посухи у фазі колосіння-цвітіння формував у середньому три продуктивних пагони, а сорт Збруч за аналогічних умов – лише два. За оптимального зволоження маса зерен на рослину у сорту Єдність складала 3,25±0,14 г, а у сорту Збруч – 4,12±0,15 г, кількість зерен відповідно – 137±5 і 138±6 шт. Дефіцит води спричиняв різке зменшення продуктивності рослин обох сортів, яке було значнішим у сорту Збруч порівняно з сортом Єдність. У сорту Єдність після дії посухи маса зерен на рослину становила 1,84±0,12 г, а у сорту Збруч – 1,62±0,14 г, кількість зерен на рослину відповідно – 112±5 і 66±4 шт. Таким чином, за оптимальних умов забезпечення водою рослини сортів Єдність і Збруч за зерновою продуктивністю не відрізнялися, однак маса зерна на рослину була більшою у сорту Збруч. Після дії посухи у фазі колосіння-цвітіння в обох сортів відзначено різке зменшення кількості і маси зерен на рослину, найбільше падала озерненість рослин сорту Збруч порівняно з сортом Єдність.

Отримані результати дозволяють вважати сорт Єдність більш стійким до умов ґрунтової посухи у фазі колосіння-цвітіння порівняно з сортом Збруч. Головною умовою для формування продуктивності рослин пшениці у цій

критичній фазі онтогенезу є забезпечення колоса необхідними ресурсами, у першу чергу фотосинтезами. Зменшення площі асиміляційної поверхні листків, затримка ростових процесів у пагонах захищали рослини від надмірних втрат води у період її дефіциту, але водночас знижували утворення вуглеводів і накопичення їх у стеблі. Саме дефіцит вуглеводів в умовах посухи вважають головною причиною втрат врожаю пшениці [2, 4]. Недостатнє водозабезпечення рослин пшениці спричиняє також втрату фертильності пилку, здатності до проростання пилкової трубки, редукції зачатків зернівок [3, 4]. Відновлення водозабезпечення рослин пшениці після завершення фази колосіння-цвітіння у фазі наливу зерна не призводило до поновлення ростових процесів і збільшення площі листової поверхні. У монокарпічних рослин пшениці після початку формування репродуктивних органів включаються процеси старіння тканин і органів, не функціонують меристеми, а збільшення розмірів окремих частин пагона відбувається лише за рахунок розтягнення клітин, яке у рослин пшениці відзначається високою чутливістю до дефіциту води [4]. Відновлення оптимального водозабезпечення після завершення фази колосіння-цвітіння у рослин пшениці озимої не компенсувало втрат врожаю, що зумовлювалися зменшенням кількості та розмірів зерен у колосі. Посухостійкість рослин пшениці озимої у фазі колосіння-цвітіння забезпечують запаси вуглеводів і води у стеблах і розміри листової поверхні, що були сформовані до дії стресового чинника. Подальші дослідження посухостійкості сучасних високопродуктивних сортів пшениці

озимої дозволять точніше прогнозувати їх продуктивність за несприятливих умов навколишнього середовища.

### Висновки

Встановлено, що у рослин пшениці озимої сортів Єдність і Збруч за дії посухи у фазу колосіння-цвітіння відбувалася затримка росту пагонів у довжину, зменшувалася площа листової поверхні, що спричинило зниження кількості і маси зерен у колосах усіх пагонів. Інгібування росту пагонів за дії посухи, особливо бічних, у сорту пшениці Збруч було більше порівняно з сортом Єдність і призводило до зменшення числа продуктивних пагонів. Площа листової поверхні у пшениці сорту Єдність до початку дії посухи була більшою порівняно з тією, що виявлена у сорту Збруч, а її формування тривало довше, що, очевидно, дозволило накопичити більші запаси фотосинтезатів у стеблі до початку дії стресу. За умов посухи скорочення площі поверхні листків у пшениці сорту Єдність було меншим порівняно з сортом Збруч. Таким чином, відносна стійкість до умов посухи у фазі колосіння-цвітіння у рослин пшениці озимої м'якої сортів Єдність і Збруч і їх продуктивність значною мірою залежали від швидкості росту пагонів, упродовж якого відбувається запасання фотосинтезатів у соломині, розмірів площі листової поверхні. Відновлення поливу рослин після завершення фази колосіння-цвітіння не дозволяло компенсувати втрати врожаю рослин, що зумовлювалися зменшенням озерненості колоса і маси зерен у ньому.

### References

1. Vasilkivsky S.P., Paustovsky V.M., Chudoliy O.L. The problem of realization potential productivity of modern winter wheat cultivars. *Agrarian news*. 2002. № 2. P. 6–8. [in Ukrainian] / Васильківський С.П., Паустовський В.М., Худолій О.Л. Проблема реалізації потенціалу продуктивності сучасних сортів озимої пшениці. *Аграрні вісті*. 2002. № 2. С. 6–8.
2. Weng X., Wang L., Hu J., Du H., Xu C., Xing Y., Xiao J., Zhang Q. Grain number, plant height and heading date 7 is a central regulator of growth, development and stress response. *Plant Physiol.* 2014. Vol. 164. P. 735–747. doi: 10.1104/pp.113.231308.
3. Bancal P. Early development and enlargement of wheat floret primordial suggest a role of partitioning within spike to grain set. *Field Crops Res.* 2009. Vol. 110. P. 44–53. doi: 10.1016/j.fcr.2008.06.014.
4. Barnabas B., Jager K., Feher A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant. Cell Environ.* 2008. Vol. 31. P. 11–38. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x.
5. Zhuk O.I. Adaptive evolution of plant water regime and drought tolerance of plants. *Factors in experimental evolution of organisms*. 2010. Vol. 8. P. 12–16. [in Ukrainian] / Жук О.І. Адаптивна еволюція водного режиму і засухоустійчивості рослин. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2010. Т. 8. С. 12–16.
6. Zhuk O.I. Plant adaptation evolution under biotic and abiotic conditions. *Factors in experimental evolution of organisms*. 2011. Vol. 11. P. 24–29. [in Ukrainian] / Жук О.І. Еволюційна адаптація рослин к існуванню в умовах дії факторів біотичної та абиотичної природи. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2011. Т. 11. С. 24–29.
7. Jaleel C.A.P. Wahid A., Farooq M., Somasundaram R., Panneerselvam R. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigment composition. *Int. J. Agric. Biol.* 2009. Vol. 11. P. 100–105.

8. Zhuk O.I. Water transport in plants. *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv. Series: biology*. 2010. Vol 11, № 905. P. 212–217. [in Ukrainian] / Жук О.І. Транспорт води в рослинах. *Вісник Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна. Серія біологія*. 2010. Т. 11, № 905. С. 212–217.
9. Zhuk O.I. Formation of plant adaptive response on water deficit. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*. 2011. Vol. 43, № 1. P. 26–37. [in Ukrainian] / Жук О.І. Формування адаптивної відповіді рослин на дефіцит води. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2011. Т. 43, № 1. С. 26–37.
10. Zhuk O.I., Grygorjuk I.P., Grodzinsky D.M. Cell plant growth under water stress. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*. 1999. Vol. 31, № 2. P. 83–93. [in Ukrainian] / Жук О.І., Григорюк І.П., Гродзинський Д.М. Клітинний ріст рослин за умов водного стресу. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1999. Т. 31, № 2. С. 83–93.
11. Zhuk O.I. The apical dominance in winter wheat *Factors in experimental evolution of organisms*. 2017. Vol. 21. P. 133–137. [in Ukrainian] / Жук О.І. Апікальне домінування в озимої пшениці. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2017. Т. 21. С. 133–137.
12. Zhuk O.I. Productivity of winter wheat plants under drought. *Factors in experimental evolution of organisms*. 2018. Vol. 23. P. 63–67. [in Ukrainian] / Жук О.І. Продуктивність рослин пшениці озимої за умов посухи. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2018. Т. 23. С. 63–67.

### ZHUK O.I.

*Institute of Plant Physiology and Genetics NAS Ukraine,  
Ukraine, 03022, Kiev, Vasylkivska str., 31/17, e-mail: zhukollga@gmail.com*

### REPRODUCTIVE ABILITY OF COMMON WINTER WHEAT PLANTS UNDER DROUGHT

**Aim.** The goal of this work was to study the effect of soil drought on the reproductive ability of common winter wheat plants (*Triticum aestivum* L.). **Methods.** Wheat plants of cultivars Yednist and Zbruch were grown under optimal nutrition and well-watered conditions to the earing-flowering phase, after that the experimental plants were transferred to drought regime for 10 days, after that the optimal water supply was restored to the end of vegetation. During the experiment, the stem length and the leaf area were measured. Ripened plants were analyzed according to the structure of the yield. **Results.** It is established that the effect of drought in the critical phase of ontogenesis the earing-flowering led to the decreasing the stem length, the leaf area, the mass of the ear and grains, number of grains more in Zbruch cultivar than in Yednist cultivar. In Zbruch cultivar under drought the number of productive stems per plant decreased. **Conclusions.** Water deficiency in the soil in the critical phase of earing-flowering led to a decrease in the reproductive ability of winter wheat plants due to the inhibition of growth of stem, reduction of the leaf area, the grain number and the mass of ear and grains.

**Keywords:** *Triticum aestivum* L., stem, ear, productivity, drought.