

ЖУК О. І.[✉], СТАСИК О. О.

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,
Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 31/17
[✉] zhukollga@gmail.com, (098) 824-24-17

РІСТ ТА ПРОДУКТИВНІСТЬ РОСЛИН ПШЕНИЦІ ЗА ДІЇ ПОСУХИ У КРИТИЧНУ ФАЗУ ОНТОГЕНЕЗУ

Мета. Метою роботи було дослідження дії посухи у критичну фазу онтогенезу на ріст та продуктивність рослин пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.). **Методи.** Рослини пшениці сортів Дарунок Поділля і Подолянка вирощували в умовах оптимального живлення та зволоження до фази колосіння-цвітіння, після початку якої дослідні рослини на 8 діб переводили на режим посухи, потім відновлювали їх достатнє водозабезпечення до завершення вегетації. Протягом досліду визначали площу листової поверхні рослин, масу міжвузлів і колоса. Дозрілі рослини аналізували за структурою врожаю. **Результати.** Встановлено, що дія посухи у критичній фазі онтогенезу спричиняла зменшення площі поверхні листків, маси міжвузлів, колоса, маси та кількості зерен у колосі і рослині, маси 1000 зерен. **Висновки.** Дефіцит води у ґрунті в критичній фазі колосіння-цвітіння знижував продуктивність рослин пшениці м'якої озимої через затримку росту колоса, зменшення озерненості колоса, маси зерен.

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

Пшениця належить до найбільш важливих продовольчих культур і джерел калорій для людей у світі [1]. Пшеницю використовують у харчуванні близько 36 % людей на планеті, вона забезпечує 55 % вуглеводів і 20 % калорій у продуктах харчування. За останні десятиліття збільшення продуктивності пшениці досягалося за рахунок заміни високорослих сортів на карликові, було зменшено вуглеводну частку у зерні, зросла частка зерна у врожаї. Пшениця м'яка займає майже 90 % площ під усією пшеницею [2]. Зростання врожайності озимої пшениці відносять до найважливіших проблем землеробства і біологічної науки.

Посуха належить до головних чинників, які зменшують продуктивність культурних рослин. Майже половина земних сільськогосподарських угідь періодично піддається дії посухи,

що призводить до втрат урожаю різних культур, у тому числі і пшениці [1]. Зменшення врожайності пшениці м'якої озимої залежить від фази онтогенезу, тривалості та інтенсивності посухи, здатності адаптуватися до дефіциту води у ґрунті [3, 4]. Збільшення посухостійкості пшениці шляхом створення сортів із підвищеною ефективністю використання води, здатністю формувати урожай в умовах обмеженого водозабезпечення рослин із ґрунту належить до пріоритетних задач людства і потребує подальшого дослідження фізіології пшениці та її реакції на водний стрес.

Фізіологічна відповідь рослин пшениці на посуху передбачає впізнавання сигналу про дефіцит води осмосенсорами клітин коренів, закривання продохів, зменшення внутрішньоклітинної концентрації CO₂, активності фотосинтезу, розвиток оксидного стресу, зміну осмотичного потенціалу, втрату тургору, осмотичне регулювання [5]. Стимуляція синтезу абсцизової кислоти (АБК) належить до первинних реакцій рослин на посуху і виконує сигнальну функцію, яка передбачає фізіологічну і метаболічну відповідь пшениці на дефіцит води [6]. Встановлено, що у посухостійких пшениць посилення експресії гена рецептора АБК (TaPYL4) підвищує озерненість рослин в умовах обмеженого забезпечення водою [4]. Транскриптомний аналіз показав, що стимуляція синтезу АБК в умовах посухи відіграє головну роль в адаптації пшениці до дефіциту води у ґрунті [4]. В умовах дегідратації у рослинах пшениці насамперед зростає вміст глюкози, фруктози, рафінози, олігоцукрів, аскорбату і дігідроаскорбату [6, 7]. Подальше посилення посухи спричиняє накопичення амінокислот проліну, глутаміну, валіну, лейцину, ізолейцину, тріоніну, аланіну, метіоніну. Однак у цих умовах відбувається також включення альтернативного шляху дихання і катаболізму амінокислот. Важливим чинником у підвищенні стійкості пшениці до водного стресу вважають збільшення вмісту проліну,

© ЖУК О. І., СТАСИК О. О.

який бере участь в утилізації АФК та осмотичному регулюванні [7]. Генотипи м'якої пшениці, які здатні підтримувати високий вміст води у листках, їх тургесцентність, продовжують ріст у посушливих умовах і відзначаються вищим врожаєм зерна порівняно з генотипами, що швидко втрачають воду [2]. Ріст відносять до найбільш чутливих до посухи процесів, який залежить від тургорного тиску у клітинах. Низький тургорний тиск спричиняє зупинку поділу і розтягнення клітин, однак, якщо його підвищення відбувається до завершення формування клітинної стінки, ріст може продовжуватись. Обмеження водозабезпечення рослин водою з коренів пригнічує процеси розтягнення у клітинах листового мезофілу пшениці, що призводить до зменшення розмірів листків, площі листової поверхні. Період формування листків у пшениці відносять до чутливих до дії водного стресу [2]. Встановлено, що фаза цвітіння у м'якої пшениці є найбільш критичною для формування зерна в умовах тривалої наростаючої посухи [4]. Регуляція метаболізму у відповідь на посуху забезпечує функціонування рослин у несприятливих умовах навколишнього середовища [8].

Нашими попередніми дослідженнями встановлено, що дія посухи на рослини пшениці озимої у критичну фазу онтогенезу колосіння-цвітіння спричиняла затримку росту пагонів, листків, колоса у довжину, відбувалося пріоритетне забезпечення ресурсами головного пагона, що призводило до зменшення кількості колосків, зерен у колосі і зернової продуктивності окремих пагонів і рослини загалом [9, 10, 11, 12]. Відновлення оптимального водозабезпечення рослин у фазі формування зернівки дозволяло частково компенсувати втрати врожаю за рахунок збільшення маси зерен, але не впливало на їх кількість.

Метою роботи було вивчення росту листової поверхні, маси міжвузлів і колоса та продуктивності рослин пшениці м'якої озимої за умов посухи у критичній фазі онтогенезу колосіння-цвітіння.

Матеріали і методи

Рослини пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) сортів Дарунок Поділля і Подолянка вітчизняної селекції вирощували в умовах вегетаційного досліді на суміші ґрунту з піском у співвідношенні 4:1 у посудинах місткістю

7,5 кг. Мінеральне живлення складало $N_{160} P_{160} K_{160}$ за діючою речовиною: одну його половину додавали у ґрунтову суміш під час набивання посудин, а іншу половину додавали у вигляді підкормки у фазі виходу в трубку. Для удобрення використовували промислове добриво нітроамофоска. Протягом періоду вирощування рослин відносно вологість ґрунту у контрольних варіантах підтримували на рівні 70 % від повної вологості (ПВ). У фазі колосіння-цвітіння рослини дослідних варіантів переводили на режим ґрунтової посухи шляхом зменшення норми поливу. Вологість ґрунту знижувалася до 30 % ПВ і підтримувалася на такому рівні протягом 8 діб, після чого відновлювалася до 70 % ПВ. Повторність досліді п'ятиразова. Відбір зразків для визначення площі листової поверхні окремих рослин, маси міжвузлів і колоса проводили від фази колосіння-цвітіння до фази воскової стиглості зерна. Відбори 1, 2 відповідають фазі колосіння-цвітіння, 3–4 – фазі формування зернівки, 5–6 – фазі наливу зерна, 7–9 – фазі молочно-воскової та воскової стиглості зерна. Після дозрівання рослин проводили аналіз структури врожаю, який передбачав визначення кількості та маси зерен у колосі та окремій рослині, маси 1000 зерен. Результати оброблено за програмою Microsoft Excel. На графіках та у таблицях представлені середні арифметичні значення величин та величина дисперсії.

Результати та обговорення

Встановлено, що наростання площі листової поверхні у рослинах пшениці сорту Дарунок Поділля за оптимального забезпечення водою відбувалося до фази наливу зерна, після чого площа листків поступово зменшувалася (рис. 1). У пшениці сорту Подолянка збільшення площі листової поверхні за оптимального водозабезпечення тривало до фази наливу зерна, однак її максимальні розміри були меншими порівняно з такими у сорту Дарунок Поділля. Дія посухи спричиняла скорочення площі листової поверхні у фазі цвітіння, воно продовжувалось і після її завершення у сортів Дарунок Поділля і Подолянка до фази воскової стиглості зерна.

Дослідження наростання маси міжвузлів показало, що за оптимального водозабезпечення вона продовжувала збільшуватись у фазі наливу зерна у сортів Дарунок Поділля і Подолянка (рис. 2).

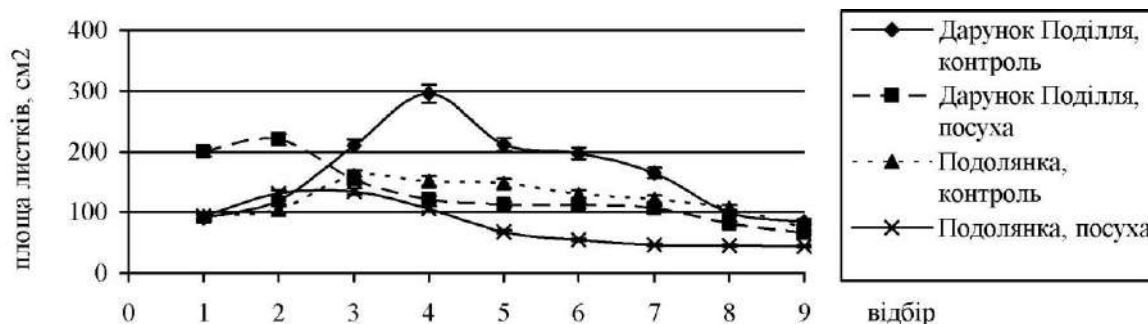


Рис. 1. Наростання площі листкової поверхні рослин пшениці сортів Дарунок Поділля і Подолянка.

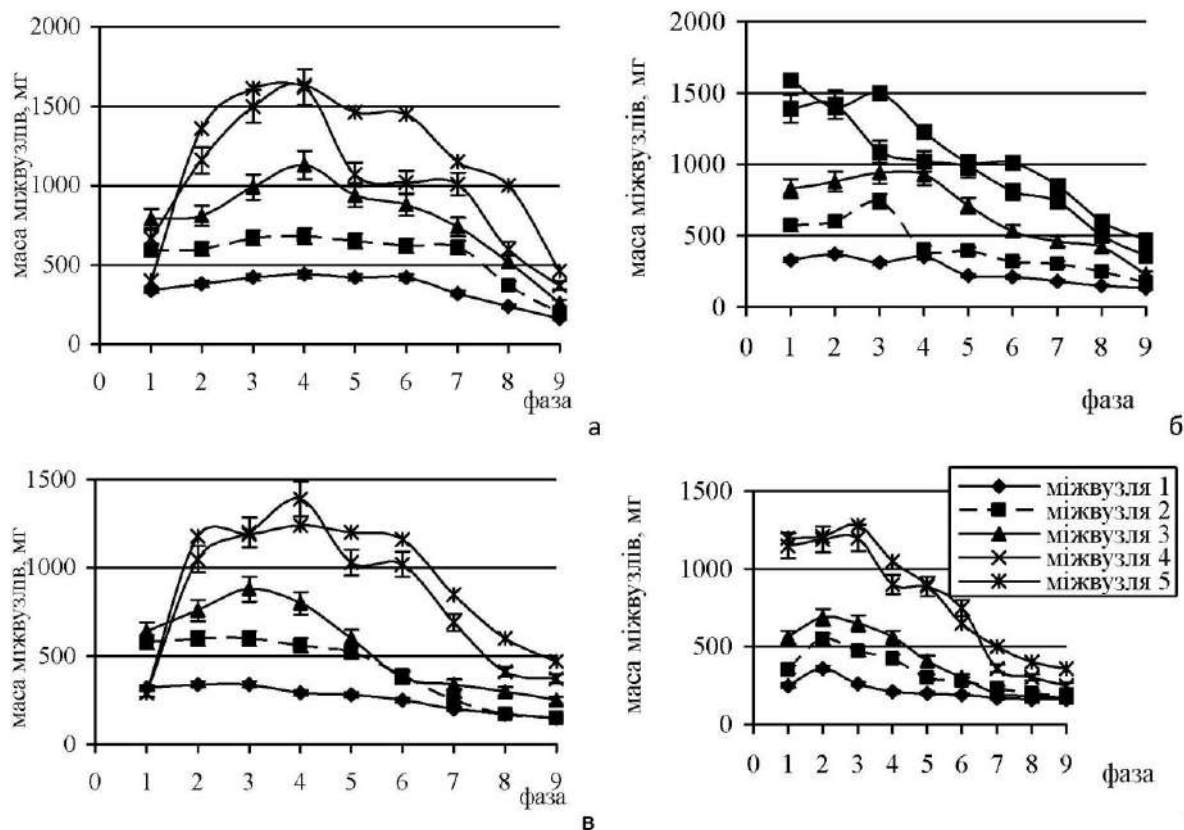


Рис. 2. Наростання маси міжвузлів головного пагона пшениці сортів Дарунок Поділля (а – контроль, б – посуха), Подолянка (в – контроль, г – посуха).

Найбільше зростання маси відзначено у двох верхніх міжвузлів і найменше – у двох нижніх. У фазах молочної та молочно-воскової стиглості зерна маса усіх міжвузлів поступово зменшувалась і була найнижчою у фазі воскової стиглості зерна. Дія ґрунтової посухи спричиняла зменшення маси міжвузлів після завершення фази цвітіння, воно продовжувалося до фази воскової стиглості зерна в обох сортах.

Ріст маси колоса в обох сортах пшениці у головному і бічних пагонах за оптимального забезпечення водою тривав до початку фази воскової стиглості зерна (рис. 3).

Дія посухи стримувала ріст маси колоса в обох сортах, але значніше у сорту Подолянка, ніж у сорту Дарунок Поділля. Зростання маси колоса головного пагона в умовах посухи та оптимального поливу було значнішим порівняно з бічними пагонами. Завершення дії посухи стимулювало наростання маси колоса, однак воно відставало від рослин контролю. Втрата маси колосами під час дозрівання відбувалась одночасно у контрольному та дослідному варіантах в обох сортах пшениці. Дефіцит води у фазі колосіння-цвітіння зменшував масу і кількість зерен у колосі усіх рослин, але значніше у пшениці

сорту Подолянка порівняно з сортом Дарунок Поділля (табл. 1).

Маса та кількість зерен на рослину, маса 1000 зерен після дії посухи у фазі колосіння-

цвітіння знижувалась в обох досліджених нами сортах, однак це зменшення було незначним (табл. 2).

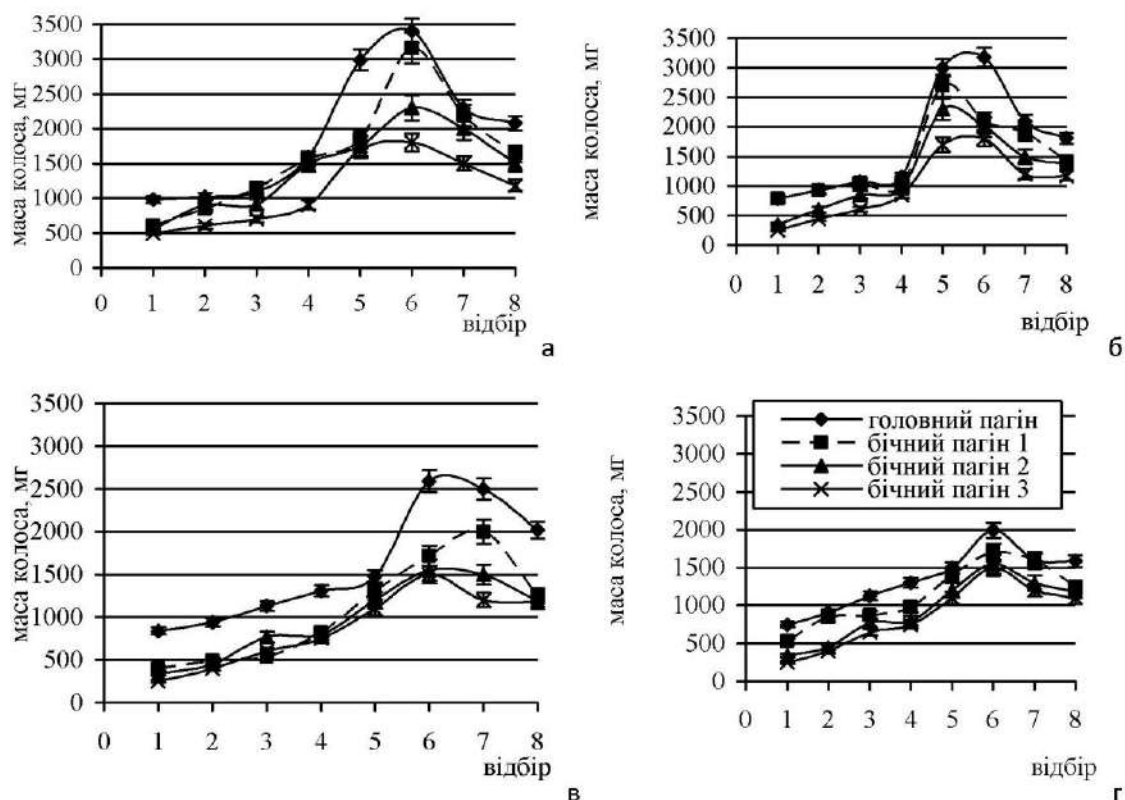


Рис. 3. Ріст маси колоса головного і бічних пагонів пшениці озимої сортів Дарунок Поділля (а – контроль, б – посуха) і Подолянка (в – контроль, г – посуха).

Таблиця 1. Маса та кількість зерен у колосі рослин пшениці озимої у за оптимальних умов вирощування та дії посухи у фазу колосіння-цвітіння

Сорт, варіант	Маса зерен у колосі, г				Кількість зерен у колосі, шт.			
	гол.к.	б.к.1	б.к.2	б.к.3	гол.к.	б.к.1	б.к.2	б.к.3
Дарунок Поділля, контроль	1,76±0,5	1,33±0,4	1,21±0,3	0,98±0,2	37±3	32±2	27±4	17±3
Дарунок Поділля, посуха	1,70±0,4	1,15±0,3	1,07±0,1	0,50±0,1	34±3	27±3	25±3	12±4
Подолянка, контроль	1,48±0,3	1,11±0,1	0,76±0,2	0,74±0,1	36±3	27±3	24±4	20±5
Подолянка, посуха	1,30±0,2	0,95±0,2	0,75±0,2	0,70±0,2	32±3	24±4	22±4	18±3

Таблиця 2. Маса та кількість зерен на рослину, маса 1000 зерен за оптимальних умов вирощування та дії посухи у фазу колосіння-цвітіння

Сорт	Маса зерен на рослину, г	Маса 1000 зерен, г	Кількість зерен на рослину, шт.
Дарунок Поділля, контроль	3,55±0,5	48,2±0,5	78±5
Дарунок Поділля, посуха	2,94±0,4	46,7±0,4	69±4
Подолянка, контроль	3,65±0,3	47,2±0,5	78±3
Подолянка, посуха	2,50±0,5	43,4±0,5	63±4

Таким чином, дія ґрунтової посухи у фазі колосіння-цвітіння на рослини пшениці сортів Дарунок Поділля і Подолянка викликала затримку наростання площі листової поверхні і її зменшення впродовж періоду посухи в обох сортів. Відновлення поливу після завершення фази колосіння – цвітіння не призводило до продовження росту листків. У фазі наливу зерна відбувалося зменшення площі листової поверхні за рахунок відмирання нижніх листків. Це зменшення прискорило дія посухи, особливо у сорту Дарунок Поділля. У фазі воскової стиглості зерна площа листків в обох сортів була близькою у всіх варіантах. Наростання маси міжвузлів в обох сортів пшениці за умов оптимального забезпечення водою відбувалося до початку фази наливу зерна, після чого маса міжвузлів починала зменшуватись. У фазах колосіння-цвітіння і формування зернівки найзначніше зростала маса двох верхніх міжвузлів. Дефіцит води у ґрунті у фазу колосіння-цвітіння спричиняв зменшення маси міжвузлів в обох сортів пшениці, воно тривало і після завершення дії посухи. Недостатнє забезпечення водою рослин пшениці тимчасово затримувало наростання маси колоса, однак після відновлення оптимального поливу рослин маса колоса продовжила зростати з деяким відставанням від рослин контролю до фази воскової стиглості зерна. Отримані результати свідчать про те, що у сортів пшениці озимої Дарунок Поділля і Подолянка ріст листків повністю завершується до початку фази формування зернівки, а ріст верхніх міжвузлів триває до фази наливу зерна. Спричинений посухою дефіцит ресурсів у період формування і наливу зерна прискорив їх реутилізацію з пагона і листків до колоса. Відсутність можливостей для відновлення площі асиміляційної поверхні листків стимулювала реутилізацію води й асимілятів з пагона до колоса. Відомо, що після завершення формування клітинної стінки клітини рослин пшениці втрачають здатність до росту розтягненням і збільшення своїх розмірів [2]. Дефіцит води і фотоасимілятів у фазах колосіння-цвітіння і формування зернівки спричиняв затримку ростових процесів, що у подальшому призводить до зменшення продуктивності рослин пшениці, яка не може бути компенсована покращенням умов водозабезпечення на пізніх фазах онтогенезу. Однак сучасні сорти пшениці м'якої створюють запаси необхідних ресурсів у стеблі і використовують їх для забезпечення колоса і зернівок за умов недостатнього

їх надходження з листків і коренів [3]. Сорти пшениці Дарунок Поділля і Подолянка виявили здатність до запасання води і асимілятів у стеблі і реутилізації їх у несприятливих умовах, що дозволило сформувати значну кількість зернівок у головному та бічних пагонах. Відновлення поливу рослин у фазі наливу зерна сприяло зростанню маси зернівок, і за рахунок цього частково компенсувалися втрати їх урожаю. Отже, дефіцит води у фазі колосіння-цвітіння є критичним для формування зернової продуктивності сучасних сортів пшениці м'якої озимої. Втрати врожаю насамперед зумовлені зменшенням кількості зерен на колос і рослину. Запаси необхідних для формування зернівок ресурсів у стеблі забезпечують ними колос у період посухи. Створення сортів пшениці м'якої озимої з підвищеною здатністю до запасання води і фотоасимілятів у стеблі дозволить зменшити втрати врожаю за настання посухи у критичну фазу онтогенезу колосіння-цвітіння.

Висновки

Встановлено, що в умовах ґрунтової посухи у фазі колосіння-цвітіння у рослин пшениці озимої сортів Дарунок Поділля і Подолянка відбувалося зменшення площі листової поверхні, яке тривало і після відновлення їх оптимального водозабезпечення. З'ясовано, що умови посухи спричинили відтік води і асимілятів від пагона до колоса, він тривав і після її завершення. Виявлено, що збільшення маси колоса в обох сортів пшениці продовжувалось у період посухи і посилювалось після її завершення, однак дефіцит води у критичну фазу онтогенезу затримував зростання маси колоса, особливо у сорту Подолянка. Дефіцит води у фазі колосіння-цвітіння найзначніше знижував зернову продуктивність в обох сортів за рахунок зменшення кількості зерен у колосі головного і бічних пагонів. Оптимізація водозабезпечення рослин пшениці у фазі наливу зерна частково компенсувала втрати врожаю за рахунок збільшення маси зерен у колосі та маси 1000 зерен, однак урожайність дослідних рослин залишалася нижчою порівняно з контрольними. Недостатнє забезпечення водою рослин високопродуктивних сортів пшениці м'якої озимої у фазу колосіння-цвітіння призводить до зменшення їх урожаю і не може бути повністю компенсоване оптимізацією водозабезпечення на наступних фазах онтогенезу. Посилення здатності рослин пшениці до запасання води і необхідних ресурсів у стеблі

підвищує їх стійкість до умов ґрунтової посухи і дозволяє зменшити втрати врожаю у несприятливих і нестабільних умовах навколишнього середовища.

References

1. Mohammadi R. Breeding for increased drought tolerance in wheat: a review. *Crop and Pasture Science*. 2018. Vol. 69. P. 223–241. doi: 10.1071/CPI 7387.
2. Raveena B.R., Bharty R., Chaundhary N. Drought resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.). A review. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci* 2019. Vol. 8 (9). P. 1780–1792. doi: 10.20546/ijcmas.2019.809.206.
3. Mwadingeni L., Shimelis H., Dube E., Laing D.M., Toi T. Breeding wheat for drought tolerance: progress and technologies. *Journal of Integrative Agriculture*. 2016. Vol. 15 (5). P. 935–943. doi: 10.1016/S2095-3119(15)61102-9.
4. Itam M., Mega R., Tadano S., Abdelrahman M., Matsunaga S., Yamasaki Y., Akashi K., Tsujimoto H. Metabolic and physiological responses to progressive drought stress in bread wheat. *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10. P. 1–14. doi: 10.1038/s41598-020-74303-6.
5. Nezhadahmadi A., Prodhan Z.H., Faruq G. Drought tolerance in wheat. *ScientificWorldJournal*. 2013. Vol. 10. P. 1–12. doi: 10.1155/2013/610721.
6. Fabregas N., Fernie A.R. The metabolic response to drought *J Exp Bot*. 2019. Vol. 70 (4). P. 1077–1085. doi: 10.1093/jxb/ery437.
7. Marcek T., Hamow K.A., Vegh D., Janda T., Darko E. Metabolic response to drought in six winter wheat genotypes. *PLoS ONE*. 2019. Vol. 14 (2). P. 1–23. doi: 10.1371/journal.pone.0212411.
8. 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]
9. Zhuk O.I. The apical dominance in winter wheat *Factors in experimental evolution of organisms*. 2017. Vol. 21. P. 133–137. [in Ukrainian]
10. Zhuk O.I. Productivity of winter wheat plants under drought. *Factors in experimental evolution of organisms*. 2018. Vol. 23. P. 63–67. doi: 10.7124/FEEO.v23.991. [in Ukrainian]
11. Zhuk O.I. Reproductive ability of common winter wheat plants under drought. *Factors in experimental evolution of organisms*. 2019. Vol. 24. P. 86–91. doi: 10.7124/FEEO.v22.956. [in Ukrainian]
12. Zhuk O.I. Potential productivity realization of common winter wheat plants under drought. *Factors in experimental evolution of organisms*. 2020. Vol. 27. P. 77–82. doi: 10.7124/FEEO.v.27.1306. [in Ukrainian]

ZHUK O.I., STASIK O.O.

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

GROWTH AND PRODUCTIVITY OF WHEAT PLANTS UNDER DROUGHT IN THE CRITICAL PHASE OF ONTOGENESIS

Aim. The goal of this work was to study the effect of drought in the critical phase of ontogenesis on the growth and productivity of breed winter wheat plants (*Triticum aestivum* L.). **Methods.** Wheat plants of cultivars Darunok Podillya and Podolyanka were grown under optimal nutrition and well-water conditions until the earing-flowering phase, after that the experimental plants were transferred to drought regime for 8 days, after that the optimal water supply was restored to the end of vegetation. During the experiment, the leaf surface area, the mass of internodes and ear were determined. Ripened plants were analyzed according to the structure of the yield. **Results.** It was established that the effect of drought in the critical phase of ontogenesis the earing-flowering caused to the decreasing in leaf surface area, mass of internodes, ear, mass and number of grains in the ear and plant, weight of 1000 grains. **Conclusions.** Water deficit in the soil in the critical phase of earing-flowering led to a decrease in the productive of breed winter wheat plants due to the inhibition of growth of ear, decreasing grain number and the mass of ear and grains.

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