

ЖУК О.І.<sup>✉</sup>, СТАСИК О.О.

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,

Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 31/17, ORCID: 0000-0001-9429-2056, 0000-0001-5023-2529

<sup>✉</sup> zhukollga@gmail.com, (098) 824-24-17

## ФОРМУВАННЯ ПРОДУКТИВНОСТІ У ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ЗА ДЕФІЦИТУ ВОДИ У ҐРУНТІ

**Мета.** Метою роботи було вивчення впливу дефіциту води у ґрунті на морфологію та продуктивність рослин пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.). **Методи.** Пшеницю сортів Подолянка і Наталка вирощували в оптимальних умовах до фази колосіння-цвітіння, після чого дослідні рослини переводили на режим ґрунтової посухи на 8 діб. Оптимальне водозабезпечення відновлювали до завершення вегетації. Протягом дослідів визначали площу листової поверхні рослин, масу міжвузлів і колоса. Дозрілі рослини аналізували за структурою врожаю. **Результати.** Встановлено, що дефіцит води у ґрунті у критичну фазу онтогенезу колосіння-цвітіння спричиняв зменшення площі поверхні листків, маси міжвузлів і колоса, маси 1000 зерен в обох сортів. Однак кількість зерен зменшилася тільки у сорту Подолянка. **Висновки.** Дефіцит води у ґрунті у критичну фазу колосіння-цвітіння призводив до пригнічення ростових процесів та зниження продуктивності у пшениці м'якої озимої.

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

Пшеницю вважають однією з найдавніших і поширених продовольчих культур людства, якому вона забезпечує більше половини вуглеводів і п'яту частку калорій у продуктах харчування [1]. Ареал культивування пшениці охоплює угіддя з недостанім та нестабільним забезпеченням водою, що вимагає підвищення адаптивної здатності її сортів до несприятливих умов водопостачання [2; 3]. Посуху відносять до головних природних чинників, які лімітують збори врожаю пшениці. Переважну більшість площ посівів пшениці займають сорти пшениці м'якої, які відзначаються високою пластичністю та продуктивністю, однак в умовах жорсткої та циклічної посухи втрати врожаю можуть досягати 50 %. Збільшення врожайності пшениці в умовах аридизації клімату відносять до пріори-

тетних завдань землеробства і біологічної науки.

Критичними для реалізації потенційної продуктивності в умовах посухи у пшениці м'якої озимої вважають фази колосіння-цвітіння і формування зернівки [4]. Дефіцит води у ці фази онтогенезу пшениці спричиняє стерильність пилку, редукцію зернівок, призводить до зменшення кількості клітин в ендоспермі, що не компенсується покращенням водозабезпечення рослин після завершення дії посухи. Посухостійкість відносять до мультигенних комплексних кількісних ознак пшениці, [5]. З'ясовано, що у відповідь рослин пшениці на посуху включається 265 генів, які функціонують адитивно і синергічно. У гексаплоїдній пшениці гени, які реагують на умови посухи, ідентифіковано у хромосомах 1A, 1B, 2A, 2B, 2D, 3D, 5A, 5B, 7A і 7B [6; 7]. Встановлено, що у пшениці ген HVA1 регулює ріст рослин в умовах посухи [5]. Експресія цього гена необхідна для продукування білка з групи 3 LEA, який бере участь у регуляції водного статусу клітин, відновленні інших білків в умовах дегідратації тканин. Розміри білків родини LEA у пшениці досягають 200 кДа. Розтяг клітин, як необхідна складова ростового процесу, зупиняється після зменшення тургорного тиску і може бути відновлений після його підвищення до завершення дозрівання клітинної стінки.

Фотосинтез належить до ключових фізіологічних процесів, які реагують на посуху [8]. Відповідь на дефіцит води охоплює закривання продихів, зменшення активності фотосинтезу, розвиток оксидного стресу, який здатен спричинити перекисне окиснення ліпідів, хлорофілу, білків, нуклеїнових кислот. Для утилізації надлишку активних форм кисню (АФК) підвищується активність антиоксидантних ферментів. Зміни метаболізму за умов дегідратації передбачають також накопичення цукрів, аскорбату, амінокислот, трикарбонових кислот, флавоноїдів, які забезпечують процеси осмотичної регу-

© ЖУК О.І., СТАСИК О.О.

ляції, утилізації радикалів, АФК. Виявлено відмінності між генотипами пшениці за рівнем накопичення цукрів, органічних кислот, амінокислот та інших метаболітів, здатністю до осмотичної регуляції і захисту клітин від оксидного стресу в умовах дефіциту води [9]. Встановлено зв'язок між агрономічно важливими критеріями й експресією генів, які контролюють цвітіння, висоту рослин, тип колоса і осмотичне регулювання у пшениці, їх важливу роль в адаптації рослин до посухи [2]. До агрономічних критеріїв, від яких залежить реалізація продуктивного потенціалу пшениці в умовах дефіциту води у ґрунті, відносять кількість фертильних квіток, сформованих зернівок, довжину прапорцевого листка, розміри листової поверхні, стійкість листового апарату до старіння. Врожай пшениці характеризують за кількістю продуктивних пагонів на рослину і площу посіву, масою колоса і зерен у ньому, масою 1000 зерен. Тестування генотипів пшениці за цими критеріями дозволяє оцінити вплив посухи у критичну фазу онтогенезу на реалізацію їх потенційної продуктивності.

Нашими попередніми дослідженнями дедоведено, що дефіцит води у ґрунті у критичну фазу онтогенезу пшениці озимої колосіння-цвітіння гальмував ріст пагонів, листків і колоса у довжину, прискорював відмирання листків, що призводило до зниження врожайності окремих рослин [10–13]. Розміри втрат врожаю залежали від властивостей сорту, температурних умов навколишнього середовища. Всі досліджені нами раніше сорти в умовах дефіциту води у ґрунті характеризувалися нерівномірним розподілом ресурсів між пагонами, що спричиняло зменшення продуктивності бічних пагонів і їх внеску у величину врожаю рослини.

Метою нашої роботи було вивчення впливу дефіциту води у ґрунті у критичну фазу онтогенезу на площу поверхні листків, масу міжвузлів та колоса і продуктивність рослин пшениці м'якої озимої.

### Матеріали і методи

Рослини пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) сортів Подолянка і Наталка вітчизняної селекції вирощували в умовах вегетаційного дослідження на суміші ґрунту з піском у співвідношенні 4:1 у посудинах місткістю 7,5 кг. Мінеральне живлення становило  $N_{160} P_{160} K_{160}$  за діючою речовиною: його половину якого вносили у ґрунтову суміш за набивання посудин, а

іншу частину додавали як підживлення у фазі виходу в трубку. Для удобрення використовували промислове добриво нітроамфоска. Відносну вологість ґрунту у контрольних варіантах підтримували на рівні 70 % від повної вологості (ПВ). У дослідних варіантах у фазі колосіння-цвітіння зменшували норму водозабезпечення рослин і доводили вологість ґрунту до 30 % ПВ, таку вологість витримували протягом 8 діб, після чого рослини повертали у режим оптимального забезпечення вологою. Повторність дослідів 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 стиглості зерна. Після дозрівання рослин проводили аналіз структури врожаю, який включав 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 розміри площі листової поверхні у рослин пшениці сорту Подолянка в умовах оптимального зволоження ґрунту збільшувалися до фази формування зернівки і перевищували площу листків у рослин сорту Наталка на 30 % (рис. 1). Після відмирання непродуктивних пагонів у фазі наливу зерна площа листової поверхні контрольних рослин пшениці сорту Подолянка скорочувалася і вирівнювалася з такою у пшениці сорту Наталка, бічні пагони якого відмирили раніше. Розміри площі листової поверхні у сортів Подолянка і Наталка за оптимальних умов вирощування залишалися практично однаковими до фази воскової стиглості зерна. Дефіцит води у ґрунті у фазу колосіння-цвітіння спричиняв зменшення площі листової поверхні у рослин обох сортів, однак у пшениці сорту Подолянка воно було значнішим щодо рослин контролю через відмирання непродуктивних пагонів порівняно з сортом Наталка. Після завершення дії посухи у фазі формування зернівки листові поверхні рослин пшениці сорту Подолянка збільшилися за рахунок відновлення росту прапорцевих листків, клітини яких не втратили здатність до розтягнення, і

вирівнялась із такою у рослин контролю. У фазі наливу зерна площа листків у дослідних рослин сорту Подолянка почала скорочуватися і у фазі воскової стиглості зерна була значно меншою, ніж у контрольних рослин. У дослідних рослин пшениці сорту Наталка ріст листків зупинявся в період посухи і не відновлювався після покращення їх водозабезпечення. У фазі наливу зерна відмирання листків прискорилося і у фазі воскової стиглості зерна площа листків дослідних рослин сорту Наталка зменшилася більше, ніж у сорту Подолянка.

Вплив дефіциту води у ґрунті на зміни маси міжвузлів досліджували від фази колосіння-цвітіння до фази повної стиглості рослин на прикладі головного пагона (рис. 2). Встановле-

но, що в умовах оптимального зволоження ґрунту маса міжвузлів пшениці сортів Подолянка і Наталка продовжувала зростати до завершення фази формування зернівки. Максимально збільшилася маса двох верхніх міжвузлів і найменше нижнього міжвузля. У фазі наливу зерна починалося зменшення маси міжвузлів, яке прискорювалося у фазах молочної та молочно-воскової стиглості зерна. У дозрілих рослин маса всіх міжвузлів була мінімальною. Дефіцит води у ґрунті затримував ріст міжвузлів в обох сортах пшениці. У пшениці сорту Подолянка в період посухи зростання маси верхніх міжвузлів практично припинялося, однак нижні міжвузля незначно збільшили свою масу.

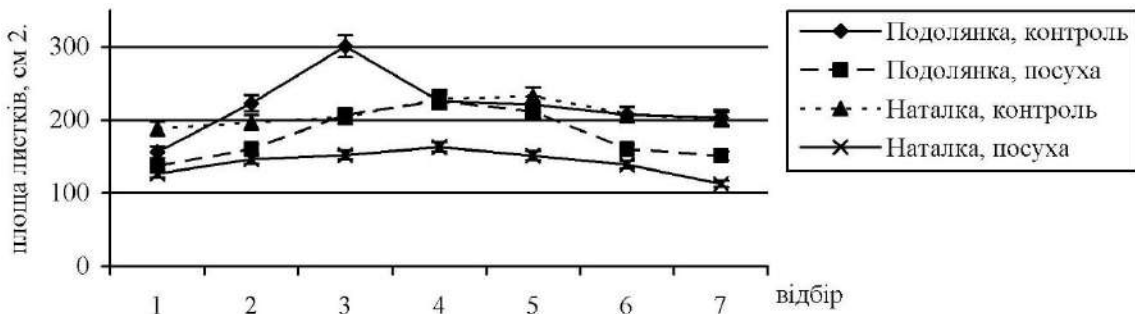


Рис. 1. Наростання площі листкової поверхні рослин пшениці сортів Подолянка і Наталка.

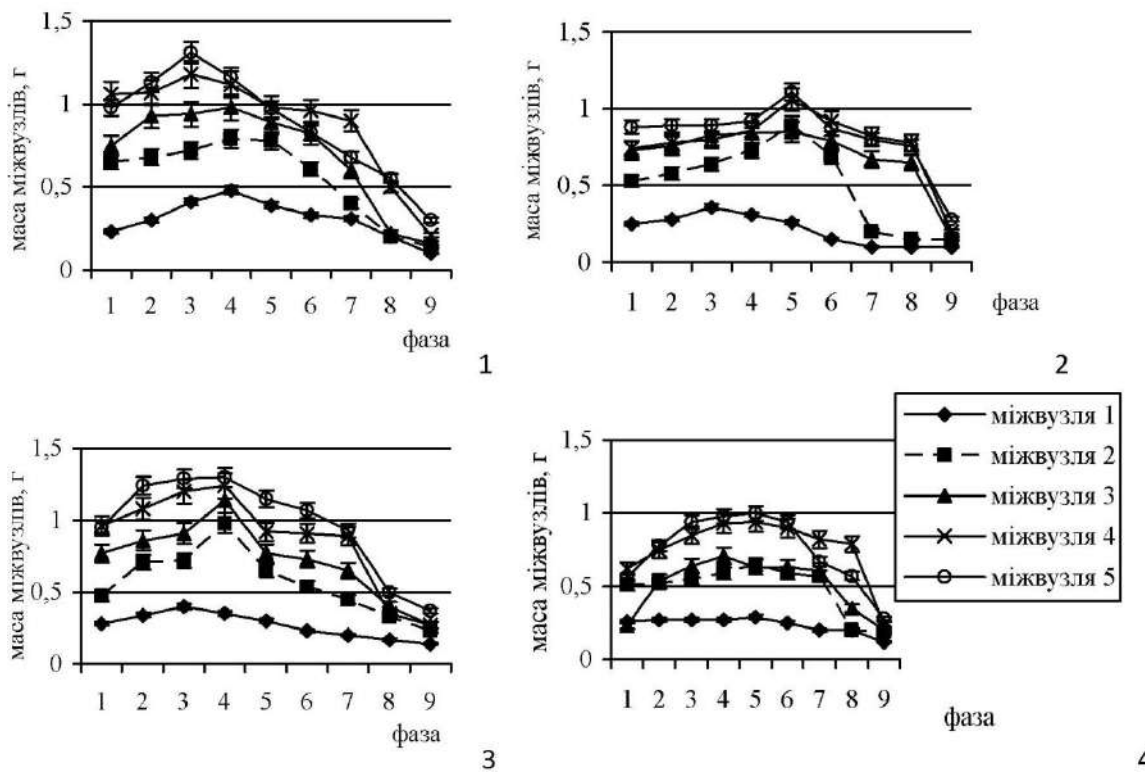


Рис. 2. Зміни маси міжвузлів головного пагона пшениці сортів Подолянка: (1 – контроль, 2 – посуха) і Наталка (3 – контроль, 4 – посуха).

У сорту Наталка, навпаки, маса нижніх міжвузлів упродовж посухи залишалася незмінною, однак маса верхніх міжвузлів продовжувала зростати. Після відновлення поливу маса міжвузлів в обох сортів пшениці збільшилася, однак її максимальна величина була меншою порівняно з відповідними значеннями у рослин контролю. Зменшення маси міжвузлів у рослин контрольних і дослідних варіантів у період дозрівання зерна відбувалося нерівномірно. Маса міжвузлів до настання фази молочної стиглості зерна знижувалася поступово, однак у фазі молочно-воскової стиглості зерна відтік води і розчинних речовин із пагона до колоса посилювався, що спричиняло різке зменшення маси усіх міжвузлів до мінімальних величин у фазі повної стиглості рослин.

Наростання маси головного колоса і найближчих до нього двох бічних пагонів в обох сортів пшениці відбувалося синхронно, але з відставанням у бічних пагонів (рис. 3).

Найбільша маса колоса у всіх пагонах у пшениці сортів Подолянка і Наталка відзначена у фазі молочної стиглості зерна, після настання якої вона зменшувалася до фази повної стиглості зерна. Дефіцит води у ґрунті затримував наростання маси колоса в обох сортів пшениці

більше в бічних пагонах. У пшениці сорту Наталка період посухи затримав збільшення маси колоса головного пагона. Після відновлення оптимального забезпечення дослідних рослин водою наростання маси колоса прискорювалося і тривало до фази молочної стиглості зерна, однак максимальні величини маси колоса була нижчими порівняно з тими, які відзначали у рослин контролю. Маса колосів контрольних та дослідних рослин після їх дозрівання була близькою.

Аналіз структури врожаю виявив достовірне зменшення маси зерен у колосах бічних пагонів 2 та 3 порядку пшениці сортів Подолянка і Наталка після дії посухи (табл. 1). Маса зерен у головному та найближчому до нього бічному пагонах рослин обох сортів контрольних та дослідних варіантів була близькою. Озерненість колоса пшениці сортів Подолянка і Наталка після дії ґрунтової посухи також достовірно не знизилася у головному і найближчому до нього бічному пагонах. Дія ґрунтової посухи у фазу колосіння-цвітіння достовірно зменшила кількість зерен на рослину у пшениці сорту Подолянка і залишала її незмінною у сорту Наталка.

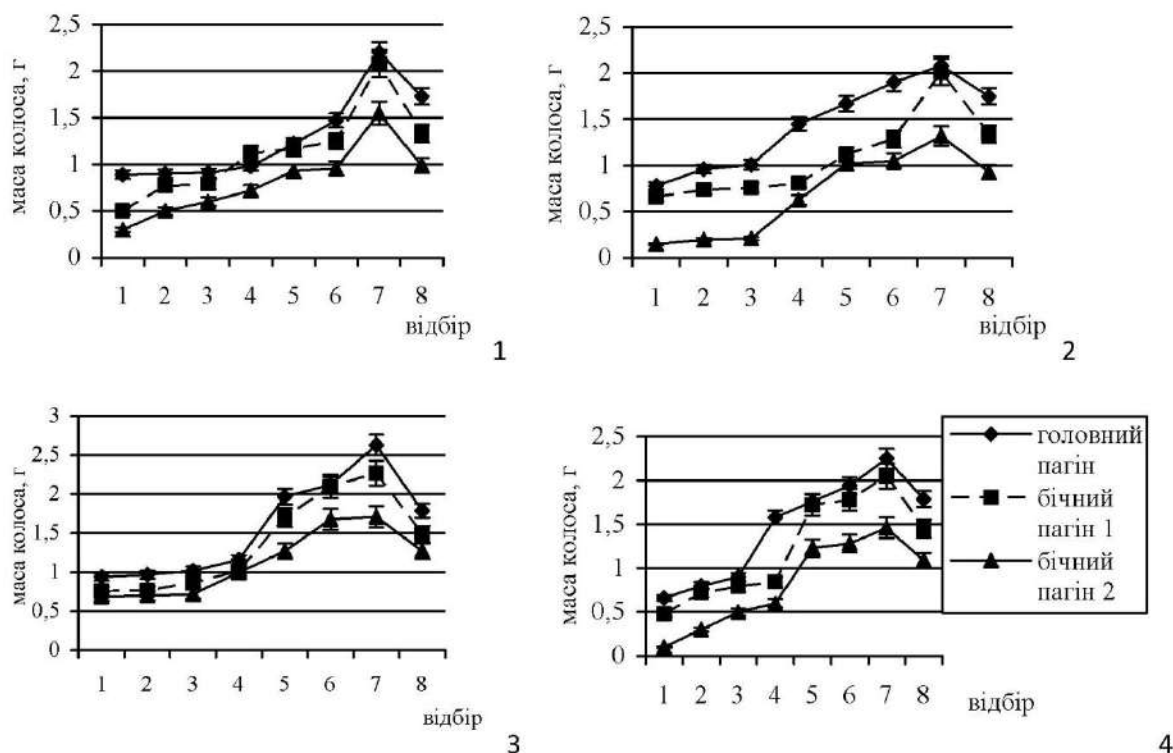


Рис. 3. Ріст маси головного колоса і бічних пагонів пшениці озимої сортів Подолянка (1 – контроль, 2 – посуха) і Наталка (3 – контроль, 4 – посуха).

Таблиця 1. Маса та кількість зерен у колосі та рослині пшениці озимій за оптимальних умов вирощування та дії посухи

Сорт, варіант	Маса зерен на колос, г				Маса зерен на рослину	Кільк. зерен на колос, шт.				Кільк. зерен на рослину
	гол.к.	б.к.1	б.к.2	б.к.3		гол.к.	б.к.1	б.к.2	б.к.3	
Подольанка, контроль	1,62± 0,51	1,26± 0,41	1,10± 0,31	0,80± 0,21	3,80± 0,51	36± 3	31± 2	28± 4	24± 3	107±5
Подольанка, посуха	1,46± 0,42	1,11± 0,32	0,82± 0,12	0,69± 0,12	3,50± 0,42	36± 3	29± 3	25± 3	20± 4	87±4
Наталка, контроль	1,42± 0,31	1,20± 0,12	1,05± 0,22	0,85± 0,12	3,84± 0,31	37± 3	31± 3	28± 4	25± 5	97±5
Наталка, посуха	1,40± 0,21	1,17± 0,22	0,98± 0,21	0,77± 0,22	3,40± 0,51	35± 3	28± 3	27± 4	21± 3	96±4

Визначення маси 1000 зерен показало, що в оптимальних умовах вирощування вона зменшувалася із зростанням порядку пагона (табл. 2). Дія ґрунтової посухи призвела до зменшення маси 1000 зерен у всіх пагонах пшениці сортів Подольанка і Наталка. Маса 1000 зерен у головному та бічних пагонах пшениці сорту Подольанка в оптимальних умовах вирощування була вищою, ніж у сорту Наталка, однак після дії посухи її зменшення було значнішим порівняно з таким сорту Наталка.

Таким чином, дефіцит води у ґрунті у фазу колосіння-цвітіння пшениці озимій сортів Подольанка і Наталка затримував ріст листків. Відновлення оптимального водопостачання тимчасово незначно відновлювало наростання листової поверхні за рахунок подовження росту прапорцевого листка, однак у фазі наливу зерна у дослідних рослин відбувалося прискорене старіння і відмирання листків, яке призвело до різкого скорочення площі листової поверхні порівняно з рослинами контролю. Гальмування росту міжвузлів в умовах дефіциту води також спричинило зменшення їх маси порівняно з рослинами контролю і прискорило втрату маси стеблом у період дозрівання рослин. Умови посухи загальмували ріст колоса бічних пагонів пшениці сорту Подольанка і ріст колоса усіх пагонів у сорту Наталка. Найбільше вплинула ґрунтова посуха у фазу колосіння-цвітіння на

зернову продуктивність рослин пшениці сорту Подольанка, що призвело до суттєвого зменшення кількості зерен на рослину. Водночас дефіцит води у ґрунті у фазу цвітіння, у якій відбувається запліднення і закладання тканин і структур зернівки, призвів до зменшення маси 1000 зерен у колосах усіх пагонів обох сортів пшениці. Маса зерен на рослину в обох сортів в оптимальних умовах була близькою і лише незначно зменшувалася після дії ґрунтової посухи. Таким чином, недостатнє забезпечення рослин пшениці озимій водою у критичній фазі онтогенезу колосіння-цвітіння здатне знизити їх продуктивність. Втрати врожаю після дії посухи зумовлюються зменшенням асиміляційної поверхні, передчасним старінням листків, гальмуванням ростових процесів у пагонах і колосі. Відомо, що ріст клітин розтягом у пшениці формує максимально можливі величини тканин і органів [5]. Гальмування розтягу клітин за дефіциту води і зменшення тургорного тиску здатне зменшити їх об'єм і кількість, адже поділ клітин у меристемі також відбувається лише після досягнення ними відповідного розміру. Отже, ростові процеси у зернівках пшениці на початкових етапах їх розвитку є критичними для формування маси та кількості зерен у колосі. Пластичність, здатність до збереження і перерозподілу ресурсів в умовах їх дефіциту посилює витривалість сортів пшениці до умов середньої посухи.

Таблиця 2. Маса 1000 зерен пшениці озимій за оптимальних умов вирощування та дії посухи (г)

Сорт, варіант	гол. к.	б.к.1	б.к.2	б.к.3
Подольанка, контроль	47,2±0,5	44,9±0,9	42,3±1,2	38,8±0,9
Подольанка, посуха	44,9±0,4	42,1±1,3	37,7±0,9	37,2±1,1
Наталка, контроль	43,2±0,3	42,9±0,8	41,8±0,9	38,9±0,8
Наталка, посуха	41,8±0,5	40,4±0,7	40,0±0,5	35,9±1,3

## Висновки

Встановлено, що в умовах ґрунтової посухи у фазі колосіння-цвітіння у рослин пшениці озимої сортів Подолянка і Наталка пригнічувався ріст листків, міжвузлів і колоса. Відновлення оптимального забезпечення рослин водою стимулювало ростові процеси в пагонах і колосі, однак їх маса залишилася меншою порівняно з такою у рослин контролю. У період дозрівання зернівок у дослідних рослин відмирання листків, зменшення маси колоса і міжвузлів відбувалося швидше порівняно з рослинами контролю. Дефіцит ресурсів у критичну фазу онтогенезу

спричинив зменшення маси 1000 зерен в обох сортів і озерненості рослин у сорту Подолянка. Деструктивна дія посухи на листковий апарат, затримка ростових процесів у фазі колосіння-цвітіння пшениці належать до головних причин втрат урожаю. Покращення водозабезпечення рослин у наступні фази онтогенезу не здатне повністю компенсувати ці втрати. Витривалість сортів пшениці в умовах посухи значною мірою залежить від збереження листкового апарату та забезпечення ресурсами репродуктивних органів у критичні фази онтогенезу.

## References

- Whitford R., Fleury D., Reif J.C., Garcia M., Okada T., Korzun V., Langridge P. Hybrid breeding in wheat: technologies to improve hybrid wheat seed production. *J. Exp. Bot.* 2013. Vol. 64 (18). P. 5411–5428. doi: 10.1093/jxb/ert333.
- Hill C.B., Taylor J.D., Edwards J., Mather D., Bacic A., Langridge P., Roessner U. Whole-genome mapping of agronomic and metabolic traits to identify novel quantitative trait loci in bread wheat grown in a water-limited environment. *Plant Physiol.* 2013. Vol. 162. P. 1266–1281. doi: 10.1104/pp.113.217851.
- Mwadzingeni 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.
- Mohammadi R. Breeding for increased drought tolerance in wheat: a review. *Crop and Pasture Science.* 2018. Vol. 69. P. 223–241. doi: 10.1071/CPI7387.
- 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/ijemas.2019.809.206.
- 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. *Sci Rep.* 2020. Vol. 10. P. 1–14. doi: 10.1038/s41598-020-74303-6.
- Nezhadahmadi A., Prodhan Z.H., Faruq G. Drought tolerance in wheat. *Scientific World Journal.* 2013. Vol. 10. P. 1–12. doi: 10.1155/2013/610721.
- 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.
- 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.
- 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].
- 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]
- 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. Growth and productivity of wheat plants under drought in the critical phase ontogenesis. *Factors in experimental evolution of organisms.* 2021. Vol. 29. P. 35–40. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v.29.1403>. [in Ukrainian]

## ZHUK O.I., STASIK O.O.

*Institute of Plant Physiology and Genetics NAS Ukraine, Ukraine, 03022, Kiev, Vasylkivska str., 31/17*

## WINTER WHEAT PRODUCTIVITY FORMATION UNDER WATER DEFICIT IN SOIL

**Aim.** The aim of research was to investigate influence of water deficit in soil on morphology and productivity of bread winter wheat plants (*Triticum aestivum* L.). **Methods.** Wheat plants cultivars Podolyanka and Natalka were grown under optimal conditions until the earing-flowering phase, after that the experimental plants were transferred to drought regime for 8 days. The optimal supply of water was restored to the end of vegetation. The leaf surface area, the mass of internodes and ear were measured during the experiment. Ripened plants were analyzed by the yield structure. **Results.** It is established that the effect of water deficit in the critical earing-flowering phase of ontogenesis caused decreasing in the leaf surface area, mass of internodes and ear, weight of 1000 grains in both Podolyanka and Natalka cultivars. However, number of grains decreased only in cultivar Podolyanka under drought. **Conclusions.** Water deficit in the soil in the critical earing-flowering phase led to inhibition of growth processes and productivity reduction in bread winter wheat. **Keywords:** *Triticum aestivum* L., internode, ear, productivity, drought.