

ТАРАСЮК М.В., СТАСИК О.О.✉, ПРЯДКІНА Г.О., КОНОВАЛОВ Д.В.

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,

Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 31/17, ORCID: 0000-0001-5914-7208, 0000-0001-5023-2529, 0000-0002-4548-1747, 0000-0003-1254-2926

✉ o\_stasik@yahoo.com, (067) 389 71 65

## РОЛЬ ОКРЕМИХ СЕГМЕНТІВ СТЕБЛА У ДЕПОНУВАННІ ВОДОРОЗЧИННИХ ВУГЛЕВОДІВ У СОРТІВ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ЗА ПОСУШЛИВИХ УМОВ

**Мета.** З'ясування ролі окремих міжвузлів стебла і листових піхв сортів озимої пшениці в запасанні і ремобілізації резервних водорозчинних вуглеводів (ВРВ) за недостатнього природного зволоження для розробки ефективних критеріїв відбору високопродуктивних генотипів. **Методи.** Визначали питомий вміст і загальну кількість ВРВ в окремих частинах стебла до початку і після завершення наливу зерна, а також кількість ВРВ, ремобілізованих із них. **Результати.** Виявлено, що основна частина резервних ВРВ у рослин сучасних сортів озимої пшениці накопичується та ремобілізується в 2, 3 і 4–5 (рахуючи зверху) міжвузлях, частка підколосового міжвузля і листових піхв у депонувальній ємності стебла набагато менша. Найвищі показники депонувальної ємності всіх сегментів стебла виявлені у високопродуктивного сорту Київська 17, а найнижчі – в менш продуктивного сорту Порадниця. **Висновки.** Показники накопичення і ремобілізації ВРВ в 2 і 3 зверху міжвузлях можуть характеризувати депонувальну ємність стебла і використовуватися для оцінки кореляційного зв'язку із зерною продуктивністю в процесі селекції пшениці озимої за посушливих умов.

**Ключові слова:** *Triticum aestivum* L., сорти, урожай, депонувальна функція стебла, водорозчинні вуглеводи.

Пшениця займає провідне місце серед зернових культур, є головним продовольчим продуктом приблизно для 35 % населення земної кулі, забезпечуючи близько 20 % калорій і протеїну. Посівні площі пшениці займають у світі більше 200 млн га, а в Україні в останні роки під озиму пшеницю виділяється понад 6 млн га. Пшениця – основний хлібний злак у світовій економіці із середнім об'ємом виробництва в 720–760 млн тонн [1]. Частка зерна пшениці, переважно озимої, становить 50–55 % валового збору всіх зернових та зернобобових культур.

Однак проблема забезпечення людства зерном пшениці в наш час загострюється у зв'язку з кліматичними змінами. Посуха є однією з найважливіших причин втрат врожайності пшениці. Дефіцит вологи істотно пригнічує фотосинтетичну асиміляцію вуглекислого газу, змінює баланс між донорами і акцепторами асимілятів і, як наслідок, знижує озерненість та ефективність наливу зерна [2; 3]. Прогнозується, що несприятливий вплив на врожайність зерна, ймовірно, буде посилюватися через зміну кількості і розподілу опадів із частими посухами в найближчому майбутньому [4]. У цьому контексті вкрай необхідним є підвищення ефективності селекції на посухостійкість озимої пшениці, щоб забезпечити оптимальне поєднання формування стійкої адаптації до посухи і високої врожайності.

Важливим компонентом формування врожаю озимої пшениці є використання в процесі наливу зерна резервних асимілятів, що запасалися в стеблі під час вегетативного росту і цвітіння. Основною формою запасних асимілятів у пшениці слугують водорозчинні вуглеводи (ВРВ), які, в основному, складаються з фруктанів та незначної кількості сахарози і гексоз [5]. Залежно від генотипу вміст депонованих водорозчинних вуглеводів (ВРВ) у стеблі може становити понад 40 % маси сухої речовини, а їх частка в кінцевій масі зерна варіює від 20 до 40 % за достатнього вологозабезпечення та сягає більше 70 % за дефіциту вологи в період наливання зерна [6]. Зростання ролі депонованих асимілятів у формуванні врожаю зерна за дії посухи під час наливу зерна зумовлено інгібуванням поточного фотосинтезу.

Позитивний зв'язок між кількістю депонованих вуглеводів у стеблі та зерною продуктивністю генотипів озимої пшениці доведено низкою досліджень [7; 8]. Виявлено високий ступінь успадкованості генотипних відмінностей за вмістом водорозчинних вуглеводів у

© ТАРАСЮК М.В., СТАСИК О.О., ПРЯДКІНА Г.О., КОНОВАЛОВ Д.В.

стеблi і запропоновано використовувати показники депонувальної здатності стебла як селекційний критерій відбору на високу продуктивність за умов недостатнього зволоження [9].

Водночас можливість використання депонувальної здатності стебла для селекції залишається недостатньо з'ясованою [10]. Суперечливими є наукові літературні дані щодо ролі різних міжвузлів у депонувальній функції стебла [6; 8]. Депонувальна ємність окремих частин стебла у сортів озимої пшениці української селекції залишається малодослідженою.

У пропонуваній роботі нами вивчалися показники депонувальної ємності окремих міжвузлів стебла і листових піхв у сучасних сортів озимої пшениці за посушливих умов у період наливання зерна з метою розробки ефективних критеріїв для відбору високопродуктивних генотипів.

### Матеріали і методи

Дослідження проводили на 6 сортах озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.). П'ять із них – новітні сорти, що зареєстровані в Державному реєстрі сортів рослин, придатних для поширення в Україні, в 2017–2018 рр.: Київська 17, Городниця, Почайна, Порадниця та Краснопілка і сорт Смуглянка, зареєстрований у 2003 р. Польові дослідження проводили на ділянках конкурсного сортопробування у дослідному сільськогосподарському виробництві Інституту фізіології рослин і генетики НАН України (сmt. Глеваха Фастівського району Київської області). Грунти на ділянках – світло-сірі, опідзолені легкосуглинкові. Агротехніка догляду за посівами – загальноприйнята для посівів озимої пшениці в лісостеповій агрокліматичній зоні. Насіння висівали з густиною 5,5–6,0 млн насінин на 1 га на ділянках розміром 1,5мх6,7м=10 м<sup>2</sup>. Для кожного сорту застосовували три повтори. За період вегетації було внесено 145 кг/га діючої речовини азоту і по 90 кг фосфору і калію (N<sub>145</sub>P<sub>90</sub>K<sub>90</sub>).

Визначення показників накопичення ВРВ проводили на головному пагоні озимої пшениці. Рослини відбирали підряд з одного рядка довжиною 50 см і формували середню пробу в кожному з 3 повторень (20 пагонів загалом). Морфометричні показники визначали на 20 головних пагонах, біохімічні – в середніх пробах, сформованих із цих пагонів. Кожен головний пагін розділяли на 5 сегментів: перше (підколосове), друге, третє, об'єднані 4 та 5 міжвузля,

рахуючи зверху, а також об'єднаний зразок листових піхв. Для визначення маси сухої речовини окремих частин стебла фіксацію зразків проводили в сушильній шафі за температури 105°C упродовж однієї години і потім досушували до постійної маси за температури 65°C.

Відбори зразків проводили на початку фази молочної стиглості (ВВСН 73) та за досягнення повної стиглості зерна (ВВСН 99). Визначення вмісту водорозчинних вуглеводів проводили за методом Єрмакова і співавт. у трьох аналітичних повторностях [12]. Валову кількість водорозчинних вуглеводів розраховували як добуток їх вмісту у сухій речовині сегмента стебла та його маси. Кількість ремобілізованих асимілятів оцінювали за різницею значень валової кількості водорозчинних вуглеводів в окремих сегментах стебла головного пагона у фазу молочної стиглості і повної стиглості.

Показники структури зернової продуктивності оцінювали на 20 головних пагонах рослин озимої пшениці у фазу повної стиглості зерна. Врожай визначено методом прямого комбайнування в трьох повторностях.

Статистичну обробку результатів здійснювали з використанням «Microsoft Excel» згідно із загальноприйнятими методами варіаційної статистики. На рисунках та в таблицях наведені значення середніх арифметичних і стандартних похибок середнього. Статистичну достовірність різниці між варіантами оцінювали за допомогою ANOVA-тесту за  $p < 0,05$ .

### Результати та обговорення

Метеорологічні умови в період проведення дослідження вирізнялися деякими особливостями порівняно з середніми багаторічними. Загалом умови весняної вегетації пшениці озимої були сприятливими як за кількістю опадів, так і за температурою повітря. Водночас умови вегетації в літні місяці в період наливу зерна були посушливими. Кількість опадів у червні складала лише 33 % багаторічної норми. Середньомісячна температура повітря в червні перевищувала кліматичну норму на 1,8, а в липні на 3,3 °C. Гідротермічний коефіцієнт Селянінова, що характеризує рівень вологозабезпеченості території і в нормі для зони Лісостепу дорівнює одиниці [13], в червні становив 0,38, а в липні – 0,83.

Найбільшою врожайністю в нашому експерименті вирізнялися сорти Київська 17 і Городниця, найменшою – Почайна і Порадниця, а

сортів Краснопілка і Смоглянка мали проміжні значення (табл. 1). Урожай зерна найбільш продуктивного сорту Київська 17 був на 16 % вищим, за показник сортів Почайна і Порадниця. Водночас зернова продуктивність колосу була найбільшою у сортів Київська 17, Городниця і Почайна, а найменшою в сорту Смоглянка. Невідповідність ранжування сортів за масою зерна колоса головного пагона з рівнем урожайності зумовлювалася різною продуктивною кущистістю, характерною для досліджених сортів.

Виявлено, що питомий вміст водорозчинних вуглеводів істотно відрізнявся залежно від частини пагона і сорту (рис. 1). Вміст ВРВ на початку наливу зерна в різних сегментах пагона варіював від 11 % у листових піхвах сорту Порадниця до 44 % у третьому міжвузлі сорту Київська 17. Загалом у піхвах і підколосовому міжвузлі питомий вміст ВРВ був значно нижчим, ніж в інших сегментах. Вміст ВРВ в 2, 3 і 4–5 міжвузлях коливався залежно від сорту і становив у середньому 36, 40 і 39 % відповідно. Найвищі значення показника для всіх сегментів пагона були характерними для високопродуктивного сорту Київська 17, а найнижчі – для менш продуктивного сорту Порадниця. Проте в іншого менш продуктивного сорту Почайна були відзначені високі рівні вмісту ВРВ в нижніх і середніх міжвузлях.

У фазу повної стиглості зерна вміст ВРВ в сегментах стебла знижувався до 1–5 % сухої речовини (рис. 1 Б). Варто відзначити, що в листових піхвах вміст ВРВ знижувався менше, ніж у міжвузлях стебла (за винятком першого), для окремих сортів. Так, у листових піхвах вміст ВРВ в фазу повної стиглості становив 20–30 % від значень у фазу молочної стиглості, а в середніх і нижніх міжвузлях стебла – 3–12 %. Різний ступінь онтогенетичних змін рівня ВРВ у піхвах і міжвузлях стебла, очевидно, певною мірою відображає різну функціональну роль вуглеводів у цих органах. Можна припустити, що накопичення водорозчинних вуглеводів у стеблах пов'язане, головним чином, із їх тимчасовим запасанням і використанням для наливання зер-

на, тоді як у метаболічно активніших листових піхвах важливішими можуть бути осмопротекторна, регуляторна та сигнальна функції водорозчинних вуглеводів [14].

На початку фази молочної стиглості маса 1 міжвузля в більшості сортів була істотно нижчою порівняно з іншими сегментами, складаючи 10–12 % загальної маси стебла (рис. 2). Водночас у сорту Київська 17 маса сухої речовини 1-о міжвузля була приблизно вдвічі більшою, ніж в інших сортів, і становила 17 % від загальної та була співмірною з іншими міжвузлями. Загалом найбільша частка загальної маси стебла належала листовим піхвам (27–35 %), 4 і 5 міжвузля сумарно складала 20–28 %, а 2 і 3 міжвузля відповідно 17–21 і 15–17 %. Серед досліджених сортів найбільшою масою окремих частин стебла характеризувався високоврожайний сорт Київська 17, найменші значення були властивими сортам Краснопілка і Порадниця.

У фазу повної стиглості маса стебла істотно знижувалася (хоча різною мірою) залежно від сорту і частини стебла (рис. 2 Б). Так, у сортів Городниця і Смоглянка зниження загальної маси стебла становило приблизно 50 %, а в сорту Почайна – менш ніж 20 %. Загалом найменше знижувалася маса 1-го міжвузля, а в сортів Порадниця і Почайна вона навіть зростала на 50 %. Найбільше зниження сухої маси спостерігалось для 2-о і 3-о міжвузлів, дещо менше відзначено для 4-5-о міжвузлів і листових піхв.

Валова кількість ВРВ у сегментах стебла визначалася масою сегмента та питомим вмістом вуглеводів у ньому і на початку фази молочної стиглості відображала рівень накопичення резервних вуглеводів перед початком наливу зерна (рис. 3). Кількість ВРВ у 1 міжвузлі була, на загал, в декілька разів меншою, ніж в інших міжвузлях стебла, і становила 6–14 % сумарної кількості ВРВ у всьому стеблі. Найвищі значення були виявлені в 4–5 міжвузлях, у 2 міжвузлі кількість ВРВ була дещо більшою, ніж у 3 (відповідно 24–36, 21–26 і 20–23 % сумарної кількості).

Таблиця 1. Зернова продуктивність сортів озимої пшениці

Київська 17	Городниця	Краснопілка	Смоглянка	Почайна	Порадниця
Урожай, т/га					
11,04 ± 0,15	10,46 ± 0,17	10,02 ± 0,19	9,95 ± 0,19	9,54 ± 0,17	9,54 ± 0,37
Маса зерна колоса головного пагона, г					
1,78 ± 0,08	1,71 ± 0,07	1,46 ± 0,09	1,16 ± 0,08	1,69 ± 0,07	1,56 ± 0,08

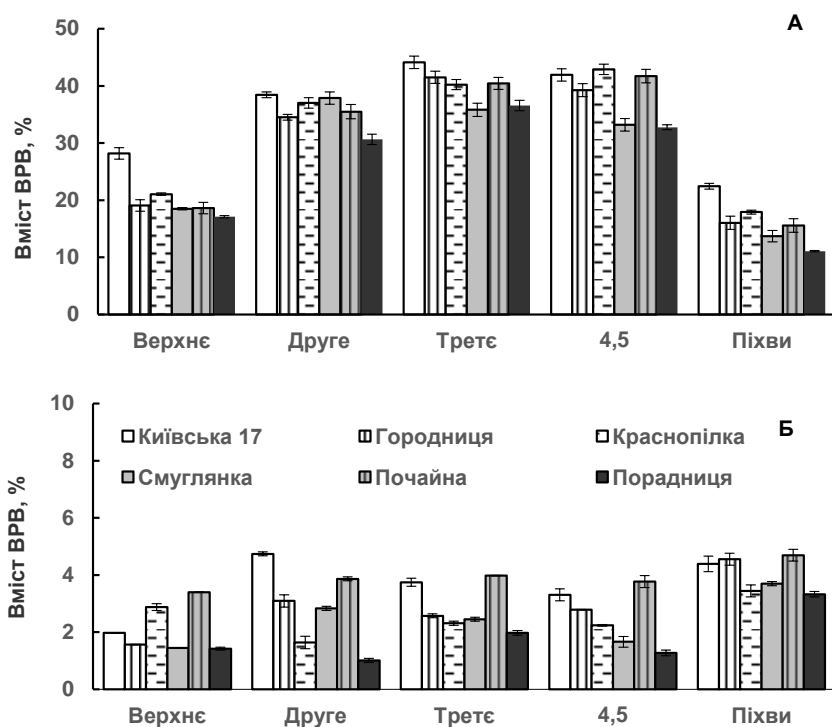


Рис. 1. Питомий вміст ВРВ ( % сухої речовини) в окремих міжвузлях і листкових піхвах головного пагона рослин сортів пшениці озимої на початку фази молочної стиглості (А) і в фазу повної стиглості (Б).

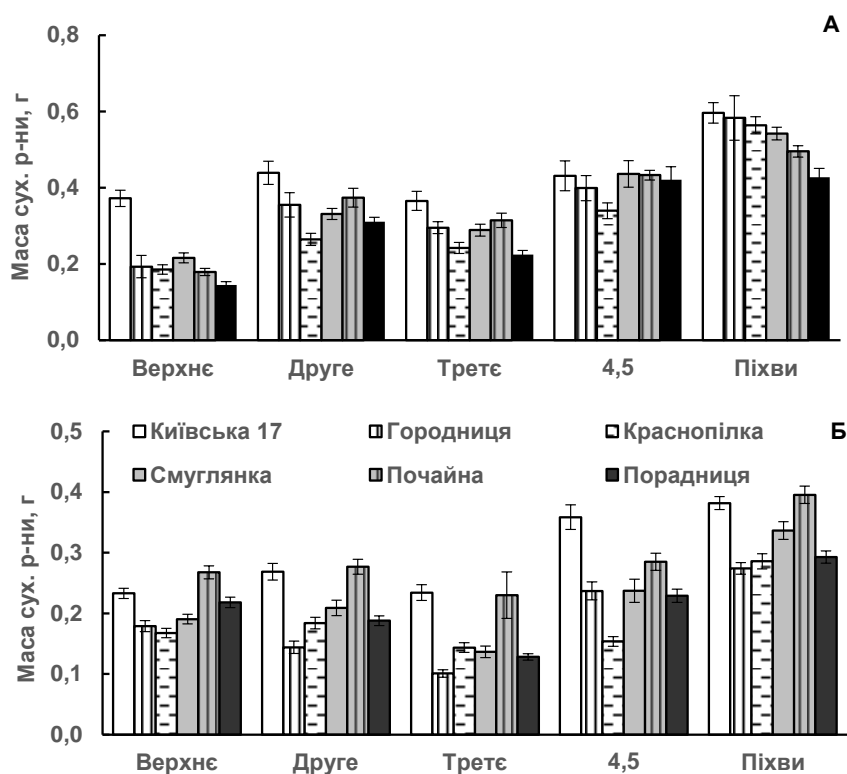


Рис. 2. Маса сухої речовини (г) окремих міжвузлів стебла і листкових піхв головного пагона рослин сортів пшениці озимої на початку фази молочної стиглості (А) і в фазу повної стиглості (Б).

Кількість ВРВ, накопичених у листових піхвах, була відносно невеликою і становила 12–21 % від сумарної. Серед досліджених сортів значною кількістю вуглеводів у всіх частинах стебла вирізнявся високоврожайний сорт Київська 17. В окремих міжвузлях високі значення зафіксовані також у менш врожайного сорту Почайна. Найнижчі значення валової кількості ВРВ у всіх частинах стебла виявлені в менш продуктивного сорту Порадниця.

У фазу повної стиглості валова кількість ВРВ у міжвузлях стебла різко зменшилася – на 98–87 % від значень, зафіксованих на початку молочної стиглості (рис. 3 Б). У листових піхвах кількість ВРВ знижувалася дещо менше – на 90–76 %.

За різницею валової кількості ВРВ на початку фази молочної і повної стиглості зерна оцінювали кількість депонованих ВРВ в окремих сегментах стебла, що були ремобілізовані під час наливу зерна (табл. 2). Найбільша кількість ремобілізованих із стебла ВРВ відзначена в більш урожайних сортів Київська 17 і Город-

ниця, а найменша в менш продуктивного сорту Порадниця. Розмах варіабельності за кількістю ремобілізованих ВРВ серед досліджених сортів становив майже 90 %.

Найбільша кількість ВРВ була ремобілізована з двох нижніх міжвузів, 4 і 5, вона становила в середньому приблизно 31 % від сумарної. Внесок 2 і 3 міжвузлів становив приблизно 24 і 22 % відповідно. Найменша кількість ВРВ ремобілізувалася з підколосового міжвузля і листових піхв (в середньому 8 і 15 % відповідно). Важливо відзначити, що в двох найбільш врожайних сортів Київська 17 і Городниця внесок депонованих ВРВ в урожай зерна становив приблизно 37 %, в той час як у найменш врожайних сортів Почайна і Порадниця – 25 %. Виявлена тісна позитивна кореляція врожаю з кількістю накопичених у стеблі ВРВ ( $r=0,82$ ) і кількістю ремобілізованих ВРВ ( $r=0,86$ ), яка свідчить, що ремобілізація депонованих водорозчинних вуглеводів є важливим чинником формування врожаю зерна пшениці озимої за посушливих умов.

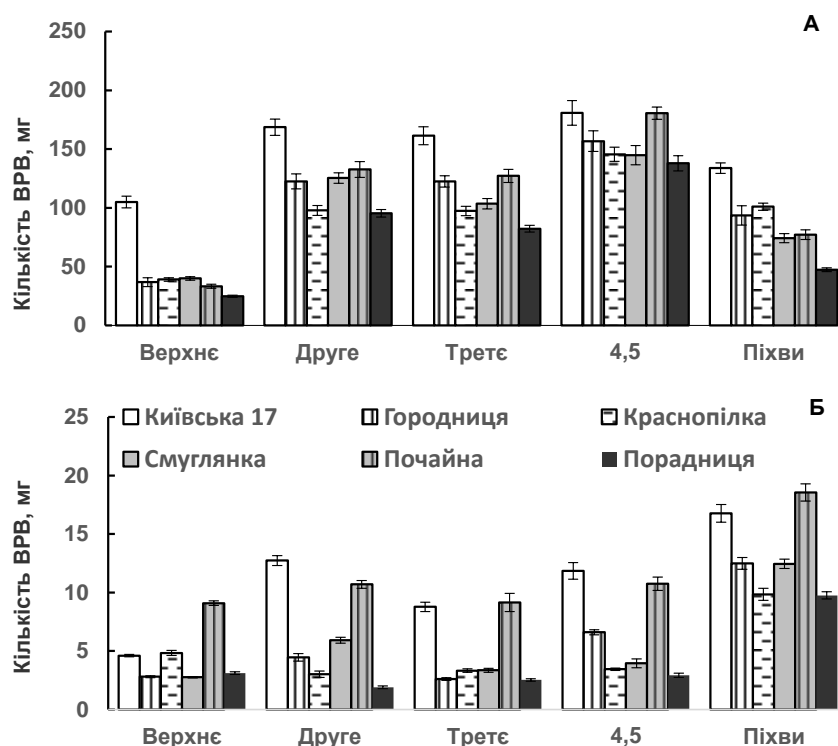


Рис. 3. Валова кількість ВРВ (мг) в окремих міжвузлях і листових піхвах головного пагона рослин сортів пшениці озимої на початку фази молочної стиглості (А) і в фазу повної стиглості (Б).

Таблиця 2. Кількість ремобілізованих ВРВ (мг) із частин головного стебла сортів озимої пшениці. У дужках зазначено відсоток окремого сегмента від сумарного значення

	Міжвузля				Листкові піхви	Сума
	1-е	2-е	3-е	4-5-е		
Київська 17	100,4 ± 5,0 (14,4 %)	155,9 ± 7,3 (22,4 %)	152,6 ± 8,0 (22,0 %)	168,9 ± 11,2 (24,3 %)	117,0 ± 5,2 (16,8 %)	694,7 ± 36,7
Городниця	34,0 ± 3,9 (6,8 %)	118,1 ± 6,7 (23,5 %)	119,8 ± 4,9 (23,8 %)	150,1 ± 9,0 (29,8 %)	81,1 ± 8,6 (16,1 %)	503,1 ± 33,1
Краснопілка	34,2 ± 1,7 (7,5 %)	94,9 ± 4,5 (20,8 %)	94,0 ± 4,2 (20,6 %)	142,2 ± 6,1 (31,1 %)	91,1 ± 3,5 (20,0 %)	456,5 ± 20,0
Смуглянка	37,2 ± 1,5 (8,1 %)	119,4 ± 4,8 (26,0 %)	100,2 ± 4,7 (21,8 %)	140,8 ± 8,6 (30,7 %)	61,7 ± 4,2 (13,4 %)	459,4 ± 23,8
Почайна	24,2 ± 2,0 (4,9 %)	122,0 ± 7,0 (24,8 %)	118,0 ± 6,3 (24,0 %)	169,9 ± 5,8 (34,5 %)	58,6 ± 4,8 (11,9 %)	492,8 ± 25,9
Порадниця	21,7 ± 1,0 (5,9 %)	93,5 ± 3,3 (25,4 %)	79,8 ± 3,1 (21,7 %)	135,0 ± 6,6 (36,7 %)	37,6 ± 1,8 (10,2 %)	367,5 ± 15,8

### Висновки

Встановлено, що основна частина резервних водорозчинних вуглеводів у рослин сучасних сортів озимої пшениці накопичується до початку наливу зерна в середніх і нижніх міжвузлях стебла, внесок підколосового міжвузля і листкових піхв набагато менший. Показники

накопичення і ремобілізації ВРВ в 2-у і 3-у зв'язку міжвузля можуть характеризувати депонувальну ємність стебла рослин озимої пшениці і використовуватися для оцінки кореляційного зв'язку із зерновою продуктивністю в процесі селекції.

### References

1. FAO. 2020. Food Outlook – Biannual Report on Global Food Markets: June 2020. Food Outlook, 1. Rome. <https://doi.org/10.4060/ca9509en>.
2. Kiriziy D.A., Shadchina T.M., Stasik O.O., Priadkina H.O., Sokolovs'ka-Serhienko O.H., Guliaiev B.I., Sytnyk S.K. Peculiarities of photosynthesis and production process in high-yielding winter wheat genotypes. Kyiv: Osnova, 2011. 415 p. [in Ukrainian]
3. Dhakal A. Effect of drought stress and management in wheat – review. *Food and Agribusiness management*. 2021. Vol. 2 (2). P. 62–66. <http://doi.org/10.26480/fabm.02.2021.62.66>.
4. Lesk C., Rowhani P., Ramankutty N. Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*. 2016. Vol. 529 (7584) P. 84–87. <https://doi.org/10.1038/nature16467>.
5. Slewinski T.L. Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: a target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production. *J. Exp. Bot.* 2012. Vol. 63 (13). P. 4647–4670. <http://doi.org/10.1093/jxb/ers124>.
6. Ehdaie B., Alloush G.A., Waines J.G. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Res.* 2008. Vol. 106. (1). P. 34–43. <http://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.10.012>.
7. Priadkina G. A., Zborovska O. V., Ryzhykova P. L. Stem deposition ability in modern winter wheat varieties under different environmental conditions as a physiological marker of their productivity. *The Bulletin of Vavilov Society of Geneticists and Breeders of Ukraine*. 2016. Vol. 14 (2). P. 203–209. <https://doi.org/10.7124/visnyk.utgis.14.2.689>. [in Ukrainian]
8. Pierre C.S., Trethowan R., Reynolds M. Stem solidness and its relationship to water-soluble carbohydrates: association with wheat yield under water deficit. *Funct. Plant Biol.* 2010. Vol. 37. P. 166–174. <http://doi.org/10.1071/FP09174>.
9. Ruuska A.C., Rebetzke G.J., van Herwaarden A.F., Richards R.A., Fettell N.A., Tabe L., Jenkins C.L.D. Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Funct. Plant Biol.* 2006. Vol. 33. P. 799–809. <https://doi.org/10.1071/FP06062>.
10. Ovenden B., Milgate A., Lisle C., Wade L.J., Rebetzke G.J., Holland J.B. Selection for water-soluble carbohydrate accumulation and investigation of genetic × environment interactions in an elite wheat breeding population. *Theor. Appl. Genet.* 2017. Vol. 130. P. 2445–2461. <http://doi.org/10.1007/s00122-017-2969-2>.
11. Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Smirnova-Ikonnikova M.I., Lukovnikova G.A. Methods of biochemical research of plants. Leningrad: Kolos, 1972. 456 p. [in Russian]
12. Tkachenko T.G. Agrometeorology. Kharkiv: KhNAU, 2015. 268 p. [in Ukrainian]
13. Saddhe A.A., Manuka R., Penna S. Plant sugars: Homeostasis and transport under abiotic stress in plants. *Physiol. Plant.* 2021. Vol. 171 (4). P. 739–755. <https://doi.org/10.1111/ppl.13283>.

**TARASIUK M.V., PRIADKINA G.O., STASIK O.O., KONOVALOV D.V.**

*Institute of Plant Physiology and Genetics of Natl. Acad. Sci. of Ukraine,  
Ukraine, 03022, Kyiv, Vasylkivska str., 31/17*

**THE ROLE OF DIFFERENT STEM SEGMENTS IN THE DEPOSITION OF WATER-SOLUBLE CARBOHYDRATES IN WINTER WHEAT VARIETIES UNDER DROUGHT CONDITIONS**

**Aim.** Evaluation of the role of different internodes and leaf sheaths of winter wheat stem in storage and remobilization of reserve water-soluble carbohydrates (WSC) under natural water deficit in order to develop effective criteria for selection of high-yielding genotypes. **Methods.** The specific content and total amount of WSC at the onset and the end of grain filling and the quantity of WSC remobilized in different parts of the stem were determined. **Results.** It was found that the main part of reserve WSC in plants of modern winter wheat varieties was accumulated and mobilized in the 2nd, 3rd and 4-5th (counting from above) internodes, the contribution of peduncle and leaf sheaths was much smaller. The highest WSC depositing capacity of all stem segments were found in the high-yielding variety Kyivska 17 and the lowest one in the less productive variety Poradnytsia. **Conclusions.** The values of accumulation and remobilization of WSC in the 2nd and 3rd from the top internodes can characterize the storage capacity of the stem and be used to assess the relationships with grain productivity in the breeding winter wheat in arid conditions.

**Keywords:** *Triticum aestivum* L., varieties, yield, stem depositing function, water-soluble carbohydrates.