

ЖУК О. І., **СТАСИК О. О.**

Институт фізіології рослин і генетики НАН України,

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

✉ zhukollga@gmail.com, (098) 824-24-17

РЕАЛІЗАЦІЯ ПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦІАЛУ У ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ДІЇ ПОСУХИ

Мета. Метою роботи було вивчення реалізації продуктивного потенціалу рослин пшениці м'якої озимої за дії посухи (*Triticum aestivum* L.). **Методи.** Пшеницю сортів Богдана і Перлина Поділля вирощували в оптимальних умовах до фази колосіння-цвітіння, з настанням якої дослідні рослини переводили на режим ґрунтової посухи на 8 діб. Потім відновлювали оптимальне забезпечення рослин водою, яке підтримувало до завершення їх вегетації. Під час дослідів визначали площу листової поверхні рослин, масу пагонів і зернівок. Дозрілі рослини аналізували за структурою врожаю. **Результати.** Встановлено, що дефіцит води у ґрунті у критичну фазу онтогенезу колосіння-цвітіння затримував наростання площі листової поверхні, маси пагонів і зернівок значніше у сорту Перлина Поділля порівняно з сортом Богдана. Відновлення поливу стимулювало ріст пагонів і зернівок, однак не компенсувало втрати їх кількості. **Висновки.** Дефіцит води у ґрунті у критичну фазу колосіння-цвітіння затримував наростання маси пагонів, зернівок, площі листків, що призвело до зменшення продуктивності рослин.

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

Пшениця належить до головних зернових продовольчих культур людства і забезпечує більш ніж половину вуглеводів у продуктах харчування, однак більшість її посівів знаходиться у зонах ризикованого землеробства. З метою стабілізації продуктивності сортів пшениці у процесі їх створення використовуються гени інших видів пшениці та злаків [1]. Було ідентифіковано ген Zір 4,5В, який має відношення до стабілізації врожайності рослин пшениці. Виявлено 50 версій цього гену, які перевіряють на новостворених сортах пшениці. Останнім часом при створенні нових сортів використовують гетерозисні комбінації генів, які підвищують врожайність рослин внаслідок збільшення довжини колоса і маси зерен у ньому, маси 1000 зерен [2]. У аграрному секторі України озима м'яка пшениця є головною продовольчою культурою, 90 % посівів якої розміщені у степовій та лісостеповій зонах. До головних чинників, які створюють ризики для реалізації продуктивного потенціалу посівів у регіонах культивування озимої пшениці відносять періодичні та тривалі посухи у періоди формування репродуктивних органів, наливу зерна, тому проблема адаптації та екологічної пластичності сортів залишається актуальною в Україні й світі.

До найбільш критичних для формування врожаю фаз онтогенезу рослин пшениці відносять фази колосіння-цвітіння та формування зернівки. Дія посухи на цих фазах зменшує продуктивність рослин переважно через зменшення озерненості колоса, розмірів зернівок [3]. Встановлено, що умови посухи спричиняють епігенетичні зміни у хроматині, гістонах і ДНК, які сприяють адаптації рослин шляхом активації антиоксидантних систем, стабілізації фотосинтезу, осмотичної регуляції [4]. Епігенетичні механізми відповіді рослин на посуху включають комплексні регуляторні системи, які забезпечують зміни метаболізму у напрямку зменшення втрат води рослинами, захисту мембран від деструкції, оксидного стресу [5, 6]. У гексаплоїдній м'якої пшениці ідентифіковано понад 250 генів, які локалізовані у 10 різних хромосомах і включаються за умов посухи. До найбільш важливих відносять ген HVA1, який контролює продукування білка родини LEA, що бере участь у регуляції водного статусу клітин. У пшениці виявлено зв'язок між агрономічно важливими критеріями й експресією генів, які контролюють цвітіння, висоту рослин, тип колоса та осмотичне регулювання [7]. Показано, що дія посухи у фазі цвітіння пшениці інгібує фотосинтетичний метаболізм, призводить до збільшення вмісту активних форм кисню, малонового діальдегіду, проліну, абсцизової кислоти у клітинах листового мезофіла, що спричиняє затримку росту, дефіцит фотоасимілятів колоса, зменшує його озерненість [8]. Встановлено, що продуктивність окремих генотипів пшениці пов'язана з їх здатністю до осмотичної регуляції, захисту клітин від оксидного стресу за умов посухи [9].

Нами раніше встановлено, що дія посухи у критичну фазу онтогенезу озимої пшениці колосіння-цвітіння затримувала ріст у довжину верхніх міжвузлів, прапорцевих листків і колоса [10, 11]. Відновлення оптимального водозабезпечення дозволяло частково відновити ріст клітин розтягом, однак кінцеві розміри елементів пагона залишались меншими ніж у рослин контролю, що призводило до зменшення розмірів площі листової поверхні, верхніх міжвузлів, колоса [12, 13]. Оптимальне зволоження рослин у фазі наливу зерна частково компенсувало втрати врожаю внаслідок виповненості зернівок, однак не було здатним збільшити їх розміри та кількість [14]. Досліджувані сорти відрізнялись за чутливістю до умов посухи у критичну фазу онтогенезу і розмірами втрат продуктивності рослин.

© **ЖУК О. І., СТАСИК О. О.**

Метою роботи було вивчення реалізації продуктивного потенціалу у вітчизняних сортів озимій м'якої пшениці за дії посухи у критичну фазу онтогенезу.

Матеріали і методи

Рослини пшениці м'якої озимі (*Triticum aestivum* L) сортів Богдана і Перлина Поділля (оригіна-тор Інститут фізіології рослин і генетики НАН України) вирощували в умовах вегетаційного досліді на суміші ґрунту з піском у співвідношенні 4:1 у посудинах місткістю 7,5 кг. Мінеральне живлення у вигляді добрива нітроамфоски складало $N_{160} P_{160} K_{160}$ за діючою речовиною, половину якого вносили у ґрунт під час набивання посудин, а іншу частину додавали як підживлення у фазі виходу у трубку. Відносну вологість ґрунту у контролі підтримували на рівні 70 % від повної вологоємності (ПВ). У дослідних варіантах у фазі колосіння-цвітіння вологість ґрунту зменшували до 30 % ПВ, яку підтримували протягом 8 діб, після чого рослини повертали до режиму оптимального зволоження. Повторність досліді п'ятиразова. Відбір зразків для визначення площі листкової поверхні рослин, маси рослин, зерна проводили від фази колосіння-цвітіння до фази повної стиглості зерна. Відбори відповідають фазам: 1, 2 – колосіння-цвітіння, 3, 4 – формування зернівки, 5, 6 – наливу зерна, 7 – молочної стиглості зерна 8 – воскової стиглості зерна, 9 – повної стиглості зерна. Після дозрівання рослин проводили аналіз структури врожаю, який включав визначення кількості та маси зерен у колосах та рослинах, 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 площа листкової поверхні рослин пшениці сортів Богдана і Перлина Поділля в умовах оптимального зволоження ґрунту збільшувалась до фази наливу зерна, у якій була однаковою у за розміром в обох сортів (рис. 1). Умови посухи затримували наростання площі листкової поверхні у цих сортів. Відновлення оптимального водозабезпечення рослин у фазі формування зернівки сприяло збільшенню площі листкової поверхні, яке було значнішим у пшениці сорту Богдана порівняно з сортом Перлина Поділля. Затримка росту призвела до того, що максимальні розміри площі листків дослідних рослин були меншими порівняно з рослинами контрольного варіанту. У фазі молочної стиглості зерна почалось скорочення площі листкової поверхні рослин контрольних і дослідних варіантів обох сортів. У фазі повної стиглості зерна листки рослин втрачали функціональність, останніми відмирили прапорцеві листки.

Маса пагонів рослин пшениці сорту Богдана в умовах оптимального зволоження зростала до фази молочної стиглості зерна і була значнішою у головного пагона порівняно з бічними (рис. 2). Наростання маси бічних пагонів відставало від головного пагона, а її максимальне значення було меншим. У фазі воскової стиглості зерна маса пагонів почала зменшуватись і досягла мінімальних значень у фазі повної стиглості зерна. Дія посухи затримувала наростання маси усіх пагонів. Відновлення поливу рослин прискорило наростання маси пагонів, значніше у головного пагона порівняно з бічними. Найбільша маса пагонів дослідних рослин відзначена у фазі формування зернівок, після чого зменшувалась до фази повної стиглості зерна. Маса головного пагона у рослин дослідного варіанту більш ніж вдвічі перевищувала масу бічних пагонів.

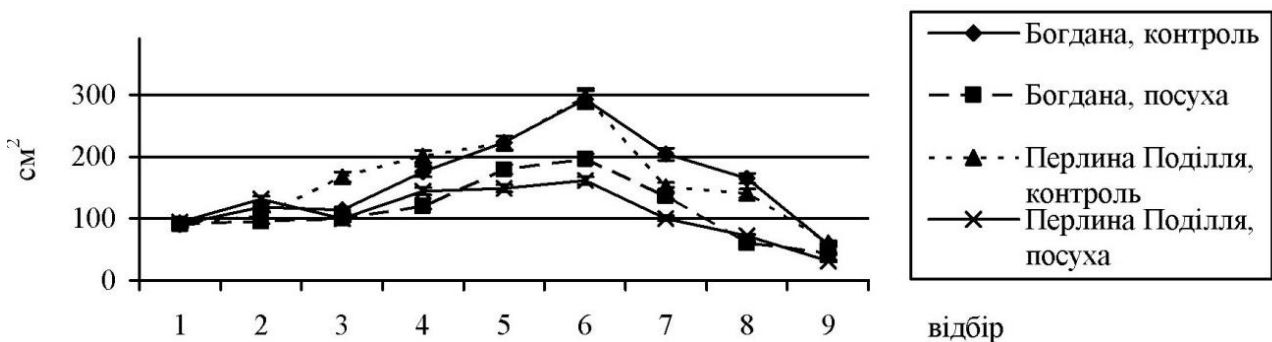


Рис. 1. Зміни площі листкової поверхні рослин пшениці сортів Богдана і Перлина Поділля.

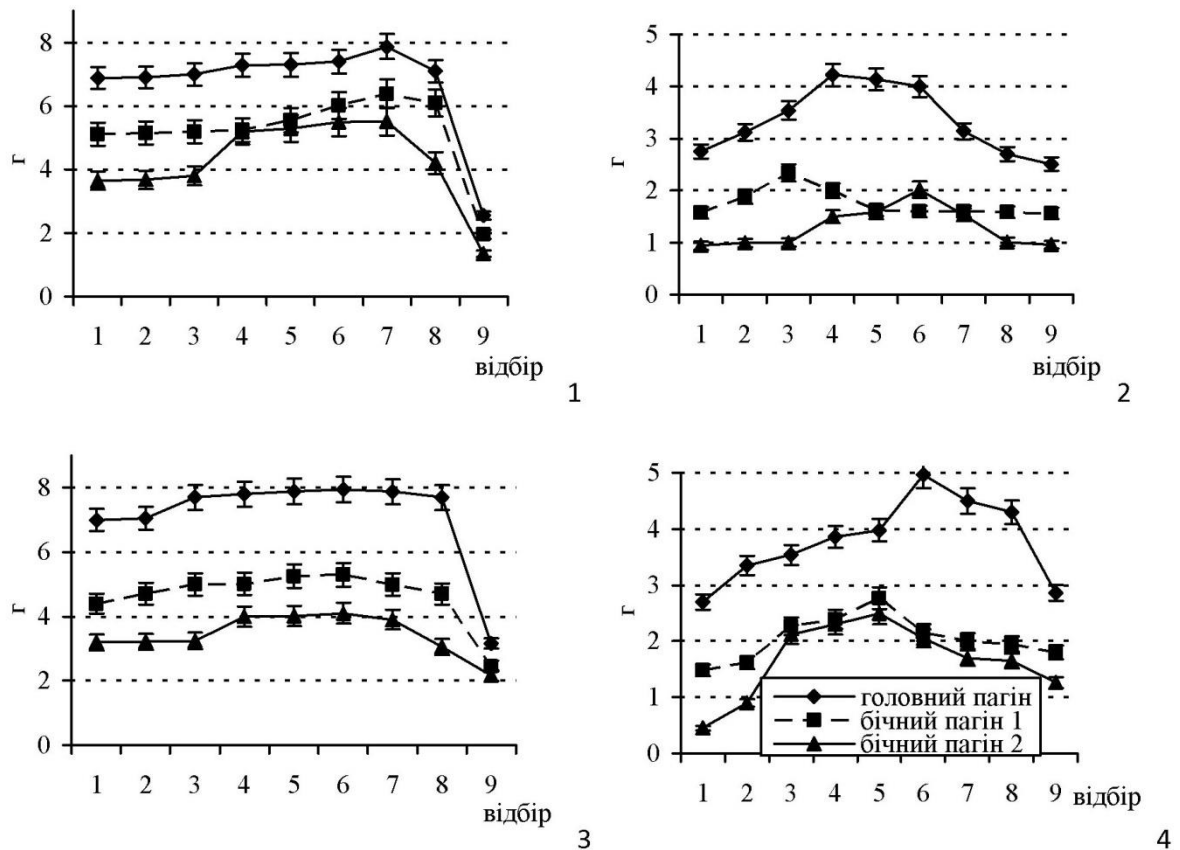


Рис. 2. Зміни маси пагонів пшениці сортів Богдана: (1 – контроль, 2 – посуха) і Перлина Поділля (3 – контроль, 4 – посуха).

У рослин пшениці сорту Перлина Поділля збільшення маси головного пагона в оптимальних умовах зволоження тривало до фази формування зернівки, після якої вона залишалась незмінною до фази воскової стиглості зерна і різко зменшувалась до фази повної стиглості зернівок. Маса бічних пагонів зростала до фази молочної стиглості зерна, однак її максимальні величини були значно меншими порівняно з головним пагоном. Зменшення маси бічних пагонів починалось раніше, ніж у головного пагона і їх маса у зрілих рослин була меншою. Дія посухи у фазі колосіння-цвітіння гальмувала ріст пагонів у рослин пшениці сорту Перлина Поділля. Відновлення поливу стимулювало наростання маси пагонів рослин цього сорту, яка у головного пагона була максимальною у фазі молочної стиглості зерна. Ріст маси бічних пагонів тривав до фази формування зернівок, а її максимальні значення були вдвічі меншими порівняно з такими у головного пагона. Зменшення маси пагонів рослин дослідного варіанту у пшениці сорту Перлина Поділля починалось раніше ніж у рослин контролю.

Збільшення маси зерна у колосі головного пагона рослин пшениці сорту Богдана в оптимальних умовах зволоження завершилось наприкінці фази наливу зерна (рис. 3). У бічних пагонах зростання маси зернівок тривало протягом такого ж періоду як і у головному пагоні, але їх максимальна маса була меншою порівняно з головним пагоном на 50%. Дозрівання зернівок зменшувало їх масу, однак співвідношення маси зернівок головного і бічних пагонів зберігалось. Умови посухи затримали зростання маси зернівок у пагонах пшениці сорту Богдана. Відновлення оптимального забезпечення рослин водою прискорило ріст маси зернівок значніше у головному пагоні порівняно з бічними. Максимальна маса зернівок у колосі головного пагона після дії посухи виявлена у фазі молочної стиглості зерна, після чого вона різко зменшувалась до фази повної стиглості зерна. Наростання маси зернівок бічних пагонів після припинення дії посухи відбувалось повільно і завершувалось у фазі наливу зерна.

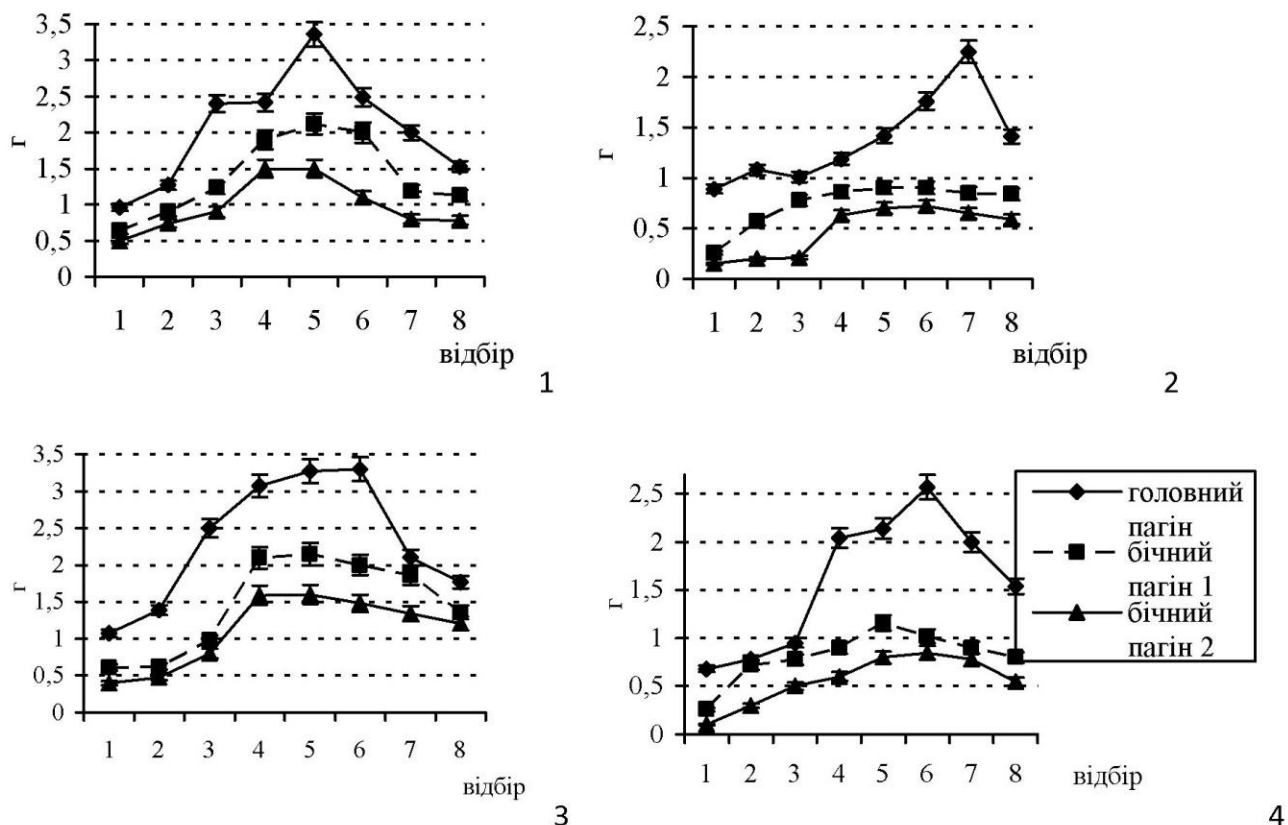


Рис. 3. Зміни маси зерна у колосах головного і бічних пагонів пшениці озимій сортів Богдана (1 – контроль, 2 – посуха) і Перлина Поділля (3 – контроль, 4 – посуха).

В оптимальних умовах вирощування наростання маси зерна у головному колосі рослин пшениці сорту Перлина Поділля завершувалось у фазі молочної стиглості зерна. У колосах бічних пагонів наростання маси зернівок закінчувалось у фазі наливу зерна, а їх максимальна маса була вдвічі меншою порівняно з такою у головному колосі. Дія посухи затримувала наростання маси зерна у колосах головного та бічних пагонів рослин пшениці сорту Перлина Поділля. Відновлення поливу прискорило наростання маси зернівок насамперед у колосі головного пагона. Маса зернівок у колосах бічних пагонів збільшувалась повільніше порівняно з головним пагоном, а її максимальні значення були меншими порівняно з колосом головного пагона.

Аналіз структури врожаю виявив зменшення маси зерен у колосах рослин, які знаходились в умо-

вах посухи у фазу колосіння-цвітіння у пшениці сортів Богдана і Перлина Поділля, яке було значнішим у сорту Перлина Поділля порівняно з сортом Богдана (табл. 1).

Кількість зернівок у колосах і рослинах пшениці сорту Богдана після дії посухи достовірно не зменшувалась, однак у пшениці сорту Перлина Поділля умови посухи у фазі колосіння-цвітіння спричинили достовірне зниження озерненості колосів і рослин. Визначення маси 1000 зерен показало, що в оптимальних умовах вирощування вона знижувалась у бічних пагонах обох сортів пшениці. Дія посухи значніше знизила масу 1000 зерен у пагонах усіх порядків пшениці сорту Перлина Поділля порівняно з сортом Богдана (табл. 2).

Таблиця 1. Маса та кількість зерен у колосі та рослині пшениці озимої 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	
Богдана, контроль	1,9± 0,2	1,0± 0,3	0,7± 0,3	0,7± 0,2	2,9± 0,5	36± 3	31± 2	28±4	24±3	110±5
Богдана, посуха	1,5± 0,4	0,9± 0,3	0,7± 0,2	0,5± 0,2	2,3± 0,4	36± 3	29± 3	25±3	20±4	105±4
Перлина Поділля, контроль	1,8± 0,3	1,6± 0,2	0,8± 0,2	0,5± 0,2	2,8± 0,3	37± 3	31± 3	28±4	25±5	120±3
Перлина Поділля, посуха	1,3± 0,2	0,7± 0,2	0,6± 0,2	0,5± 0,2	2,2± 0,5	30± 3	21± 3	20±4	15±3	87±6

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

Сорт, варіант	гол. к.	б.к.1	б.к.2	б.к.3
Богдана, контроль	49,7±0,5	45,0±0,9	44,1±1,2	40,7±0,9
Богдана, посуха	45,6±0,4	44,1±1,3	44,0±0,9	35,0±1,1
Перлина Поділля, контроль	44,3±0,3	42,7±0,8	40,5±0,6	37,9±0,8
Перлина Поділля, посуха	42,7±0,5	39,0±0,7	36,0±0,5	35,0±1,3

Таким чином, у пшениці сортів Богдана і Перлина Поділля в оптимальних умовах вирощування ріст і розвиток головного пагона домінував над бічними пагонами, а дія посухи у критичну фазу онтогенезу його посилювала. Умови ґрунтової посухи у фазу колосіння-цвітіння затримували наростання маси пагонів і колоса у пшениці сортів Богдана і Перлина Поділля. Відновлення оптимального забезпечення водою рослин пшениці стимулювало передусім ріст головного пагона і зернівок у ньому, однак тимчасова затримка росту не дозволила пагонам і зернівкам набрати до фази молочної стиглості зерна таку ж масу, як і у рослин контрольного варіанту. Дозрівання рослин контрольного і дослідного варіантів відбувалось одночасно. Затримка наростання площі листової поверхні за умов посухи спричинила дефіцит необхідних ресурсів у період меристематичної активності клітин майбутніх зернівок, що призвело до зменшення розмірів насінин. Відомо, що пригнічення поділу клітин майбутнього ендосперма зернівок пшениці за дефіциту води у ґрунті призводить до зменшення його розмірів і маси зрілих зернівок [5]. Крім того цвітіння у рослин пшениці відбувається неодноразово у межах одного колоса і колосах різних пагонів, що неоднозначно впливає на розвиток різних зернівок, особливо за умов посухи. Покращення водозабезпечення рослин у фазі наливу зерна дозволило збільшити масу зерна внаслідок його виповненості, однак умови посухи у критичну фазу онтогенезу колосіння цвітіння знижують про-

дуктивність окремих рослин пшениці насамперед внаслідок озерненості колоса і розмірів зернівок у ньому. Досліджені нами сорти пшениці відрізнялись між собою за витривалістю до умов посухи у фазу колосіння-цвітіння, однак були здатними частково компенсувати затримку росту і втрати продуктивності за покращення умов забезпечення водою. Адаптивна здатність сортів пшениці дозволила реалізувати їх продуктивний потенціал у несприятливих умовах середовища у критичну фазу онтогенезу.

Висновки

Встановлено, що в умовах ґрунтової посухи у фазі колосіння-цвітіння у рослин пшениці озимої сортів Богдана і Перлина Поділля затримувалось наростання площі листової поверхні, ріст маси пагонів і зернівок. Відновлення оптимального забезпечення рослин водою у фазі наливу зерна стимулювало ріст пагонів і зернівок, однак не дозволило повністю компенсувати втрати площі листової поверхні і зернової продуктивності рослин. Дозрівання рослин контрольного та дослідних варіантів відбувалось одночасно. Маса 1000 зерен дослідних рослин значніше зменшилась у пшениці сорту Перлина Поділля порівняно з сортом Богдана, особливо у бічних пагонах. Адаптивна здатність сортів пшениці до умов періодичної посухи дозволила забезпечити високу зернову продуктивність у несприятливих умовах середовища і частково компенсувати втрати врожаю за рахунок маси зернівок.

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.
- 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.
- Mohammadi R. Breeding for increased drought tolerance in wheat: a review. *Crop and Pasture Science.* 2018. Vol. 69. P. 223–241. doi: 10.1071/CP17387.
- Sun Ch., Ali K., Yan K., Fiaz S., Dormatey R., Bi Z., Bai J. Exploration of epigenetics for improvement of drought and other stress resistance in crops : a revive. *Plants.* 2021. Vol. 10. P. 2–16. doi: 10.3390/plants10061226.
- 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/FEE0.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/FEE0.v24.1084. [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/FEE0.v27.1306. [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. doi: 10.7124/FEE0.v29.1403. [in Ukrainian]
- Zhuk O. I., Stasik O. O. Winter wheat productivity formation under water deficit in soil. *Factors in experimental evolution of organisms.* 2022. Vol. 31. P. 49–54. doi: 10.7124/FEE0.v31.1483. [in Ukrainian]

ZHUK O. I., STASIK O. O.

Institute of Plant Physiology and Genetics of Natl. Acad. Sci. of Ukraine, Ukraine, 03022, Kiev, Vasylykivska str., 31/17

REALIZATION OF PRODUCTIVE POTENTIAL IN WINTER WHEAT UNDER DROUGHT

Aim. The aim of the work was to study the realization of the productive potential of bread winter wheat plants under drought (*Triticum aestivum* L.). **Methods.** Wheat plants cultivars Bogdana and Perlina Podyllja were grown under optimal conditions until the earing-flowering phase, after that the experimental plants were transferred to drought regime for 8 days. Optimal water supply was restored to the end of vegetation. Leaf surface area, mass of shoot and grains were measured during the experiment. Ripened plants were analyzed by the yield structure. **Results.** It was established that the effect of water deficit in the critical phase of ontogenesis of earing-flowering caused decreasing of leaf surface area, mass of shoots and grains more significantly in the Perlyna Podillia cultivar compared to the Bogdana cultivar. Restoration of irrigation stimulated the growth of shoots and grains, but did not compensate for the loss of their number. **Conclusions.** Water deficit in soil in critical earing-flowering phase delayed the increasing mass of shoots, grains and the area of leaves that caused the decrease in plant productivity.

Keywords: *Triticum aestivum* L., shoot, grain, productivity, drought.