

ЖУК О. І. ✉, 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

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

## РІСТ ПАГОНІВ, КОЛОСА ТА СТРУКТУРА ВРОЖАЮ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ДІЇ ПОСУХИ

**Мета.** Метою роботи було вивчення росту пагонів, колоса та структури врожаю пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) за дії посухи. **Методи.** Пшеницю сортів Чигиринка і Джамала 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 підтримували до завершення їх вегетації. Під час дослідів визначали ріст пагонів, масу колоса. Дозрілі рослини аналізували за структурою врожаю. **Результати.** Встановлено, що дефіцит води у ґрунті у критичну фазу онтогенезу колосіння-цвітіння затримував ріст пагонів, наростання маси колоса в обох сортів і призводив до зменшення зернової продуктивності рослин. Відновлення поливу стимулювало ріст пагонів і колоса, однак не компенсувало втрати врожаю.

**Висновки.** Дефіцит води у ґрунті у критичну фазу колосіння-цвітіння спричинив зменшення розмірів пагонів, маси колоса, продуктивності рослин озимої пшениці.

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

Посуха належить до головних абіотичних чинників, які впливають на продуктивність продовольчих культур [1]. Майже половину поверхні Землі на всіх континентах займають посушливі регіони, у яких дефіцит води є головним обмежуючим чинником для землеробства. Лише 16 % земної поверхні отримує достатню для вирощування культурних рослин кількість води, однак більшість з них потерпають від частих та тривалих посушливих умов середовища впродовж вегетаційного періоду. Пшениця забезпечує 55 % вуглеводів і 20 % калорій у харчуванні людства, а у багатьох країнах Європи та в Україні її відсоток у харчуванні значно вищий. Продуктивність пшениці у світі зростає приблизно на 0,9 % на рік, однак генетично обумовлений потенціал продуктивності сортів пшениці не

реалізується в умовах посухи, тому дослідження посухостійкості генотипів пшениці з метою підвищення їх продуктивності в умовах дефіциту води залишається актуальною проблемою біологічної й аграрної науки. Витривалість пшениці до умов посухи належить до комплексних рис, які контролюють численні гени [2]. Аналіз геному пшениці дозволив ідентифікувати його частини, які пов'язані з посухостійкістю в А і В геномах, що були локалізовані у 2В, 3А, 4А, 4В, 7А і 7В хромосомах. У хромосомі 2А локалізовані гени, які контролюють відносний вміст води в тканинах, масу зерна, довжину пагона. Маса 1000 зернівок контролюють гени, які локалізовані у хромосомах 1В, 4А, 4В, 7А, 7Д. Маса зерна і кількість зернівок у колосі, масу колоса контролюють гени, що знаходяться у хромосомах 1В, 2В, 3В, 5В, 7В, 7А. Висоту рослин обумовлюють гени, які знаходяться у хромосомі 6А. М'яка пшениця займає до 90 % площ під всією пшеницею і визначається особливою чутливістю до умов посухи у період цвітіння і наливу зерна [3]. Встановлено, що дія посухи здатна спричинити епігенетичні зміни у хроматині, гістонах і ДНК, внаслідок чого відбувалось зростання активності антиоксидантних систем, які утилізували надлишок окиснених продуктів, стабілізувався фотосинтез, посилювалась осмотична регуляція, що дозволяло рослинам адаптуватись до несприятливих умов середовища і могло бути успадкованим наступними поколіннями [4].

До найбільш критичних для формування зернової продуктивності фаз онтогенезу рослин м'якої пшениці відносять фазу цвітіння [5]. За допомогою транскриптомного аналізу продемонстровано, що абсцизова кислота відіграла головну роль у трансдукції сигналу про посуху, індукувала закривання продихів і пригнічення транспірації для зниження витрат води рослинами. Фізіологічна відповідь включала також зменшення активності фотосинтезу, розвиток оксидного стресу, зміни в інтегральності клі-

© ЖУК О. І., СТАСИК О. О.

тинної стінки, продукування токсичних метаболітів [6]. Ріст належить до чутливих до посухи процесів внаслідок його залежності від тургорного тиску. Низький рівень тургорного тиску гальмував ріст клітин розтягом. Підвищення тиску до завершення дозрівання клітинної стінки дозволяло продовжити ріст. У підтриманні тургору, зменшенні втрат води головну роль відіграє осмотичне регулювання, яке здійснюється шляхом підвищення вмісту моно- та дицукрів, амінокислот, органічних кислот, інших низькомолекулярних речовин. Встановлено, що стійкі генотипи пшениці відрізнялись здатністю до накопичення осмотично активних речовин в умовах посухи, з чим пов'язують підвищення їх продуктивності за дефіциту води [7]. Однак значна частина аспектів проблеми витривалості генотипів м'якої озимої пшениці до умов недостатнього забезпечення водою залишається малодослідженою.

Нашими попередніми дослідженнями показано, що дефіцит води у ґрунті у критичну фазу онтогенезу озимої пшениці колосіння-цвітіння призводив до зупинки росту верхнього міжвузля, прапорцевого листка [8, 9]. Відновлення оптимального водозабезпечення рослин у фазі формування зернівки дозволяло тимчасово продовжити ріст розтягом окремих елементів пагона у частини генотипів, однак їх розміри залишались меншими порівняно з такими у рослин контролю. Встановлено, що дефіцит води у фазу колосіння-цвітіння пшениці викликав скорочення площі листової поверхні за рахунок втрати нижніх листків пагонів [10-12]. Ця реакція рослин спрямована на зменшення витрат води, однак призводила зниження потоку фотоасимілятів до репродуктивних органів. Кінцевим результатом дії ґрунтової посухи у критичну фазу онтогенезу було зменшення озерненості колоса, яке залежало від витривалості конкретного генотипу. Відновлення оптимального водозабезпечення рослин у фазі наливу зерна дозволяло сформувати повноцінні зернівки і частково компенсувати втрати врожаю за рахунок їх маси. Досліджені раніше сорти відрізнялись за чутливістю до дії посухи у критичну фазу онтогенезу.

Метою даної роботи було вивчення росту пагонів, маси колоса та структури врожаю пшениці м'якої озимої за дії посухи у критичну фазу онтогенезу.

### Матеріали і методи

Рослини пшениці м'якої озимої (*T. aestivum*) сортів Чигиринка і Джамала (оригінатор Інститут фізіології рослин і генетики НАН України) вирощували в умовах вегетаційного досліду 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, половину якого вносили у ґрунт під час набивання посудин, а іншу частину додавали на початку фази виходу у трубку. Відносну вологість ґрунту у контролі підтримували на рівні 70 % від повної вологоємності (ПВ). У дослідних варіантах з настанням фази колосіння-цвітіння вологість ґрунту зменшували до 30 % ПВ, яку підтримували протягом 8 діб, після чого рослини повертали до режиму оптимального зволоження. Повторність досліду п'ятиразова. Відбір зразків для визначення довжини пагонів, маси колоса 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 – молочно-воскової стиглості зерна, 8 – повної стиглості зерна. Після дозрівання рослин проводили аналіз структури врожаю. Результати оброблено за програмою Microsoft Excel. На графіках та у таблицях представлені середні арифметичні значення величин та величина дисперсії.

### Результати та обговорення

Встановлено, що ріст пагонів у рослин пшениці сортів Чигиринка і Джамала в умовах оптимального зволоження ґрунту відбувся нерівномірно (рис. 1). До фази цвітіння ріст головного пагона уповільнювався, після чого посилювався ріст бічних пагонів. Кінцеві розміри бічних пагонів були меншими порівняно з головним пагоном в обох сортів. Дія посухи у фазу колосіння-цвітіння спричинила зупинку росту головного пагона у пшениці сорту Чигиринка, однак ріст бічних пагонів після припинення дії посухи відновлювався і тривав до завершення фази наливу зерна. Довжина пагонів рослин дослідного варіанту залишилась меншою порівняно з рослинами контролю. В умовах посухи у сорту Джамала ріст головного і бічних пагонів затримувалася.

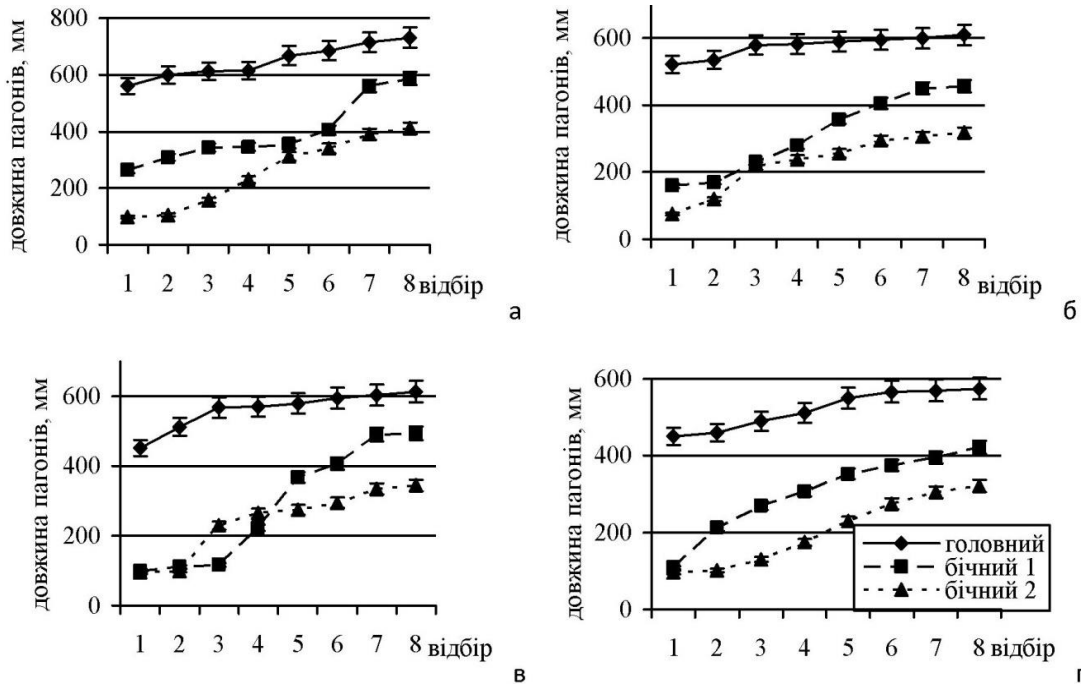


Рис. 1. Ріст пагонів рослин пшениці озимої сортів Чигиринка (а – контроль, б – посуха) і Джамала (в – контроль, г – посуха) (фази: 1, 2 – колосіння-цвітіння, 3-5 – наливу зерна, 6-8 – молочно-воскової стиглості зерна).

Відновлення поливу дозволило тимчасово продовжити ріст пагонів у довжину у пшениці сорту Джамала, однак до періоду завершення росту усі пагони рослин дослідного варіанту не досягли розмірів рослин контролю. Збільшення маси колоса головного пагона у пшениці сорту Чигиринка в умовах оптимального забезпечення водою відбувалось швидше порівняно з таким у колосах бічних пагонів (рис. 2). Максимальні значення маси колоса у головному і бічних пагонах пшениці цього сорту відзначали одночасно у фазі молочної стиглості зерна, після чого у процесі досягання зерна маса усіх колосів синхронно знижувалась. Умови посухи затримали зростання маси колоса головного і бічних пагонів пшениці сорту Чигиринка. Відновлення поливу прискорило наростання маси колоса у головного і найближчого до нього бічних пагонів. У фазі молочної стиглості зерна маса колоса у цих пагонів дослідних рослин зрівнялась, однак у період дозрівання маса колоса головного пагона залишилась більшою порівняно з такою у бічного пагона. Затримка росту ще одного бічного пагона в умовах ґрунтової посухи була значнішою порівняно з іншими пагонами, а його маса після дозрівання найнижчою. У пшениці сорту Джамала в умовах оптимального зволоження також відзначено відставання у наростанні маси колоса бічних пагонів порівняно з

головним, однак відмінності між колосами різних пагонів були менш значними порівняно з сортом Чигиринка. Дозрівання рослин збільшило відмінності між масою колоса головного і бічних пагонів. Дефіцит води у ґрунті уповільнив наростання маси колоса у пшениці сорту Джамала. Відновлення оптимального водозабезпечення прискорило наростання маси колоса головного і найближчого до нього бічних пагонів пшениці цього сорту. Наростання маси колоса ще одного бічного пагона значно відставало від такого у інших пагонів. У період дозрівання маса колоса головного пагона залишилась значно більшою порівняно з такою у бічних пагонів.

Аналіз структури врожаю показав, що маса зерен у колосі головного і найближчого до нього бічного пагона пшениці сорту Чигиринка в умовах оптимального забезпечення водою була близькою (табл. 1). Однак маса зерен ще в одному бічному колосі була майже вдвічі меншою. Дія посухи призвела до зменшення маси зерен у колосі значніше у бічних пагонах порівняно з головним. У пшениці сорту Джамала в оптимальних умовах зволоження найбільша маса зерен була у колосі головного пагона. Дія посухи знизила масу зерен у всіх колосах пшениці цього сорту.

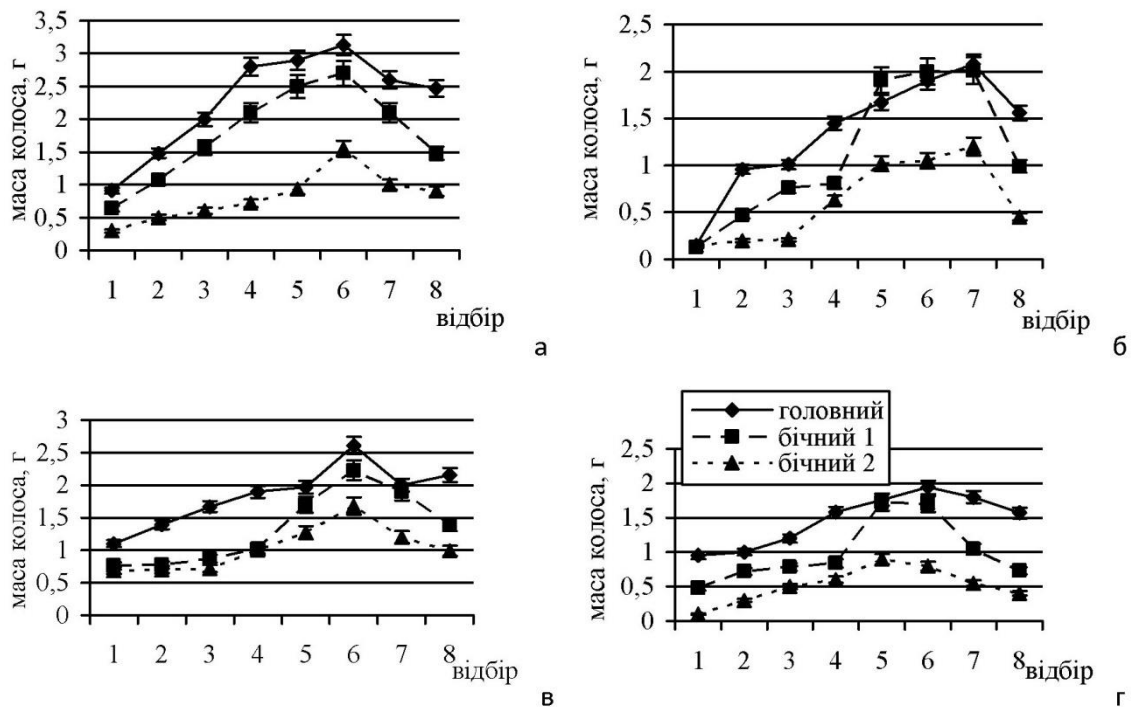


Рис. 2. Ріст маси колоса пшениці сортів Чигиринка (а – контроль, б – посуха), Джамала (в – контроль, г – посуха) (фаза: 1, 2 – колосіння-цвітіння, 3-5 – наливання зерна, 6-8 – молочно-воскова стиглість зерна).

Таблиця 1. Маса та кількість зерен у колосах пшениці озимої за оптимального водозабезпечення та дії посухи

Сорт, варіант	Маса зерен у колосі, г			Кількість зерен у колосі		
	Головний колос	Бічний колос 1	Бічний колос 2	Головний колос	Бічний колос 1	Бічний колос 2
Чигиринка, контроль	1,48±0,21	1,44±0,32	0,90±0,25	44±4	29±5	20±5
Чигиринка, посуха	1,27±0,35	0,80±0,25	0,66±0,18	28±5	19±4	11±4
Джамала, контроль	1,62±0,25	1,12±0,19	1,00±0,21	40±4	28±3	22±5
Джамала, посуха	1,25±0,21	0,81±0,22	0,48±0,21	36±5	24±4	8±3

Найзначніша кількість зерен у колосі у пшениці сортів Чигиринка і Джамала в оптимальних умовах вирощування виявлена у головному пагоні. Озерненість колоса бічних пагонів за оптимального водозабезпечення зменшувалась на третину в обох сортів. Дія посухи значно зменшувала озерненість колоса головного і бічних пагонів досліджуваних сортів. Найбільш значним було зниження озерненості колоса другого бічного пагона у пшениці сорту Джамала.

В умовах оптимального зволоження сорт Чигиринка утворив більшу масу та кількість зерен на рослину порівняно з сортом Джамала

(табл. 2). Дія посухи призвела до зменшення маси та кількості зерен на рослину в обох сортів, однак відносно рівнів контролю зниження маси та кількості зерен на рослину було значнішим у пшениці сорту Чигиринка порівняно з сортом Джамала. Умови посухи у критичну фазу онтогенезу спричинили зменшення маси соломи на рослину, яке було значнішим порівняно з контролем у пшениці сорту Чигиринка, ніж у сорту Джамала. Умови посухи понизили відношення маси зерна до маси соломи значніше у пшениці сорту Джамала порівняно з сортом Чигиринка.

Таблиця 2. Маса зерен та соломи, кількість зерен на рослину, відношення маси соломи до маси зерна за оптимального водозабезпечення та дії посухи

Сорт	Маса зерен на рослину, г	Кількість зерен на рослину	Маса соломи на рослину, г	Відношення маси зерна до маси соломи
Чигиринка, контроль	3,64±0,5	77±5	2,20±0,30	1,70±0,50
Чигиринка, посуха	2,02±0,4	46±4	1,27±0,26	1,57±0,24
Джамала, контроль	2,68±0,3	72±3	1,38±0,28	1,82±0,21
Джамала, посуха	1,95±0,5	57±4	1,12±0,25	1,25±0,24

Дія ґрунтової посухи у фазу колосіння-цвітіння практично не змінила продуктивну кущистість у пшениці сортів Чигиринка і Джамала. Більшість рослин розвинули по 2 продуктивних пагони, однак зустрічалось багато рослин, які мали 3 продуктивних пагони (табл. 3). У обох сортів пшениці відзначено високу масу 1000 зерен в оптимальних умовах забезпечення водою. Дія посухи у фазу колосіння-цвітіння не призвела до суттєвого зменшення маси 1000 зерен у пшениці сорту Чигиринка. У пшениці сорту Джамала маса 1000 зерен після дії посухи знизилась порівняно з сортом Чигиринка, однак залишилась достатньо високою. Визначення відносної кількості повноцінних зернівок, до яких відносять середні та крупні зерна, виявило, що в обох сортів в оптимальних умовах вирощування їх відсоток був близьким і достатньо високим. Дія посухи спричинила зменшення відсотка повноцінного зерна у пшениці сорту Джамала значніше порівняно з сортом Чигиринка.

Дослідження дії ґрунтової посухи у фазу колосіння-цвітіння на ріст пагонів у довжину у пшениці сортів Чигиринка і Джамала дозволив встановити, що відбувалось гальмування видоуження усіх пагонів, значніше бічних порівняно з головним. У період росту пагонів розтягом у стеблі пшениці відбувається накопичення фотоасимілятів, які забезпечують зернівки під час їх

наливу. Дані сорти пшениці характеризувались нерівномірним ростом пагонів, домінуванням головного пагона над бічними, яке посилювалось в умовах посухи. Пріоритетне забезпечення ресурсами колоса головного пагона порівняно бічними характерне для даних генотипів посилювалось в умовах посухи, що призвело до різкого зниження озерненості колоса у бічних пагонів. Дія посухи у критичну фазу онтогенезу найзначніше знизили зернову продуктивність рослин, яка формується процесами запилення і запліднення. Особлива чутливість м'якої пшениці до умов посухи у фазі цвітіння визначає розмір втрат зернової продуктивності, що переважно обумовлює врожайність посіву [5]. На початкових етапах розвитку зернівок також закладається їх розмір. Дефіцит фотоасимілятів в умовах посухи скорочує період функціонування меристематичних клітин, що призводить до зменшення розмірів зернівок, зростання кількості дрібного та неповноцінного зерна, зниження його якості. Таким чином, реалізація потенційної врожайності сучасних сортів пшениці значною мірою залежить від забезпечення рослин водою у критичну фазу онтогенезу колосіння-цвітіння. Добір генотипів з підвищеною витривалістю до умов посухи дозволить збільшити зернову продуктивність рослин і врожайність посіву.

Таблиця 3. Маса 1000 зерен, кількість повноцінних зернівок, продуктивна кущистість пшениці озимої за оптимальних умов вирощування та дії посухи

Сорт, варіант	Продуктивна кущистість	Маса 1000 зерен, г	Відносна кількість повноцінних зернівок, %
Чигиринка, контроль	2,3±0,5	47,5±0,9	78,6±1,2
Чигиринка, посуха	2,1±0,4	44,9±1,3	76,9±0,9
Джамала, контроль	2,1±0,3	40,1±0,8	80,0±0,6
Джамала, посуха	2,0±0,5	36,2±0,7	67,4±0,5

## Висновки

Встановлено, що в умовах ґрунтової посухи у фазі колосіння-цвітіння у рослин пшениці озимої сортів Чигиринка і Джамала пригнічувався ріст пагонів у довжину і наростання маси колоса, сильніше у бічних пагонів порівняно з головним. Умови посухи у критичну фазу онтогенезу знижували зернову продуктивність рослин, особливо озерненість колоса бічних пагонів порівняно з головним у обох сортів. Маса 1000 зерен дослідних рослин значніше

зменшилась у пшениці сорту Джамала порівняно з сортом Чигиринка. Вихід повноцінного зерна після дії посухи був більшим у пшениці сорту Чигиринка порівняно з сортом Джамала. Умови посухи у критичну фазу онтогенезу озимої пшениці знижують не лише її врожайність, а і якість зерна. Витривалість сучасних сортів пшениці до умов періодичної посухи дозволяє реалізувати їх високу зернову продуктивність у несприятливих за водозабезпеченням умовах 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/CP17387.
2. 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.
3. 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.
4. 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 review. *Plants*. 2021. Vol. 10. P. 2–16. doi: 10.3390/plants10061226.
5. 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.
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. 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]
9. 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]
10. 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]
11. 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]
12. 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, Vasykivska str., 31/17*

## GROWTH OF SHOOTS, EAR AND YIELD STRUCTURE OF WINTER WHEAT UNDER DROUGHT

**Aim.** The aim of the work was to study the growth of shoots, ears and the structure of the yield of bread winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought. **Methods.** Wheat plants cultivars Chigyrinka and Jamala 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. During the experiment, shoot growth and ear weight were measured during the experiment. Ripened plants were analyzed the yield structure. **Results.** It was established that the water deficit in the soil during the critical phase of the ontogeny of earing-flowering delayed the growth of shoots, decreased the weight of the ear grain productivity in both cultivars of plants. Restoration of irrigation stimulated growth of shoots and ears, but did not compensate for the loss of yield. **Conclusions.** Water deficit in soil in critical earing-flowering phase decreased shoots length, ears weight and productivity of winter wheat plants.

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