

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, 0988242417

РІСТ МІЖВУЗЛЯ, ПРАПОРЦЕВОГО ЛИСТКА ТА ВРОЖАЙНІСТЬ РОСЛИН ПШЕНИЦІ ЗА УМОВ ПОСУХИ

Мета. Метою роботи було вивчення росту верхнього міжвузля і прапорцевого листка та врожайності рослин пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) за умов посухи. **Методи.** Пшеницю сортів Київська 19 і Щедрівка Київська вирощували у посудинах в умовах оптимального зволоження до фази колосіння-цвітіння, потім частину рослин переводили на режим посухи на 8 діб, після чого відновлювали оптимальне забезпечення водою і підтримували його до дозрівання рослин. Під час дослідів визначали довжину і масу міжвузля, площу і масу прапорцевого листка. Після дозрівання рослин аналізували структуру врожаю. **Результати.** Встановлено, що дефіцит води у фазі колосіння-цвітіння затримував ріст верхнього міжвузля і прапорцевого листка, наростання їх маси й призводив до зменшення зернової продуктивності рослин у сорту Київська 19, маси 1000 зерен в обох сортів. **Висновки.** Умови посухи у фазу колосіння-цвітіння рослин озимої пшениці затримували ріст верхнього міжвузля і прапорцевого листка, зменшували врожай зерна, масу 1000 зерен.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., міжвузля, прапорцевий листок, посуха, врожай.

Забезпечення людства продовольством вимагає подвоєння виробництва продукції аграрного сектору світової економіки до 2050 року [1]. Планується підвищення зборів врожаю пшениці у світі близько 0,9 % на рік. Сучасні врожаї пшениці забезпечують людству до 30 % продукції злаків з 214 мільйонів гектарів посівів і складають до 734 мільйони тон. Визначено, що лише 16 % суші достатньо забезпечуються водою і ця площа продовжує скорочуватись. Глобальне потепління, теплові стреси та посухи зменшують врожаї продовольчих культур, зокрема зерна пшениці. Дефіцит води вважають головним чинником, який обмежує реалізацію продуктивного потенціалу сортів пшениці. [2]. За останнє десятиліття виробництво зерна пше-

ниці зросло лише на 1,1 %, а втрати врожаю від посухи у розвинених країнах склали 20–30 % [3]. Вони залежали від умов посухи та фази онтогенезу рослин пшениці. Втрати врожаю у фазі формування зерна становили від 1 до 30 %, а дефіцит води у фазі цвітіння знижував озерненість колоса на 35–75 %. Вважають, що отримання врожаю зерна від посівів озимої пшениці більш гарантоване, порівняно з ярою культурою в умовах дефіциту води. Збільшення продуктивності пшениці забезпечується переважно за рахунок впровадження нових вдосконалених сортів, тому вивчення їх витривалості до умов посухи залишається актуальною проблемою біологічної та аграрної науки.

Пшениця має великий і структурно складний геном, а її посухостійкість є комплексною полігенною ознакою [4]. Дослідження геному пшениці і його локусів за кількісними рисами дозволили виявити гени, які пов'язані з витривалістю до умов посухи, у А і В геномах. Ці гени локалізовані у 2В, 3А, 4А, 4В, 7А і 7В хромосомах. Однак через свою полігенну ознаку і комплексну взаємодію генотипу з навколишнім середовищем посухостійкість пшениці має невисоку спадковість. Виявлено, що умови посухи на ранній репродуктивній стадії пшениці змінюють експресію 309 різних генів, які контролюють розвиток квіток, фотосинтетичну активність, рух прорихів [5]. Гени, які мають відношення до контролю висоти рослин виявлені у хромосомах 3Д, 4Д і 5А. Важливими рисами фенотипу, які притаманні посухостійким сортам пшениці, є зменшення висоти рослин, тривалості періоду запліднення, формування зернівок, скручування листків, кут нахилу до пагона, розміри та тривалість функціонування прапорцевого листка, опір прорихів. Ці ознаки позитивно корелювали з продуктивністю пшениці у стресових умовах. Фенотипові риси зазвичай використовують у селекції пшениці на витривалість до дії посухи. Фази цвітіння і формування зернівки відносять до найбільш критичних в онто-

© ЖУК О. І., СТАСИК О. О.

генезі рослин пшениці. У цих фазах триває ріст верхнього міжвузля і прапорцевого листка, розміри яких важливі для накопичення фотоасимілятів і забезпечення ними колоса і зернівок. Умови посухи у цей період онтогенезу найзначніше впливають на врожай зерна, кількість зерен у колосі, розміри та виповненість зернівок і здатні призвести до значних втрат врожаю.

Показано, що умови посухи спричиняли епігенетичні зміни у хроматині, гістонах і ДНК, які призводили до зростання вмісту абсцизової кислоти, проліну, гліцин бетаїну, цукрових алкохолів, триптофану, розчинних цукрів, органічних кислот, білків пізнього ембріогенезу у рослинах злаків [6]. Ці сполуки беруть участь в осмотичному регулюванні, стабілізації мембран, нейтралізації вільних радикалів, виконують функції сигнальних молекул, стимулюють активність антиоксидантних систем, підтримують фотосинтез, що сприяє адаптації рослин до посухи, дозволяє забезпечити їх репродукцію. Виявлено, що епігенетичні зміни у ДНК здатні підвищувати витривалість злаків до повторної дії стресу і можуть спадкуватись наступними поколіннями рослин.

Нами раніше показано, що умови посухи у критичну фазу онтогенезу озимої пшениці колосіння-цвітіння призводили до значної затримки росту бічних пагонів, росту колоса, зменшення його маси та довжини, кількості колосків у колосі, маси та кількості зерен у колосі [7, 8]. Дефіцит води у ґрунті у дану критичну фазу онтогенезу пшениці спричиняв скорочення загальної площі листової поверхні, зменшення маси міжвузлів, маси зерен на рослину, маси 1000 зерен, особливо у бічних пагонах [9, 10]. Відновлення поливу у фазі формування зернівки прискорювало ріст бічних пагонів, частина яких в умовах наших модельних дослідів досягала розмірів близьких до таких у головного пагона, сприяло формуванню виповнених зернівок [11, 12]. Однак, оптимізація водозабезпечення рослин пшениці після цвітіння не впливала на озерненість колоса. Розміри втрат продуктивності рослин пшениці після дії посухи обумовлювались специфікою сорту та озерненістю колоса усіх пагонів. Дія посухи знижувала вихід якісного зерна за рахунок збільшення кількості дрібних зернівок.

Метою роботи було вивчення росту верхнього міжвузля і прапорцевого листка та врожайності рослин пшениці м'якої озимої за умов посухи.

Матеріали і методи

Рослини пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) сортів Київська 19 і Щедрівка Київська (оригіатор 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, половина якого вносились у ґрунтову суміш під час наповнення нею посудин, а іншу частину додавали на початку фази виходу у трубку. Відносну вологість ґрунту підтримували на рівні 70 % від повної вологості (ПВ). У фазі колосіння-цвітіння для частини рослин вологість ґрунту знижували до 30 % ПВ і підтримували на цьому рівні протягом 8 діб, після чого усі рослини продовжували вирощувати у режимі оптимального зволоження. Повторність досліду п'ятиразова. Відбір зразків для визначення довжини та маси міжвузлів, маси та площі прапорцевих листків 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-воскова стиглість зерна; 8 – повна стиглість зерна. Після дозрівання рослин провели аналіз структури врожаю. Результати оброблено за програмою Microsoft Excel. На графіках та у таблицях представлені середні арифметичні значення величин і величина дисперсії.

Результати та обговорення

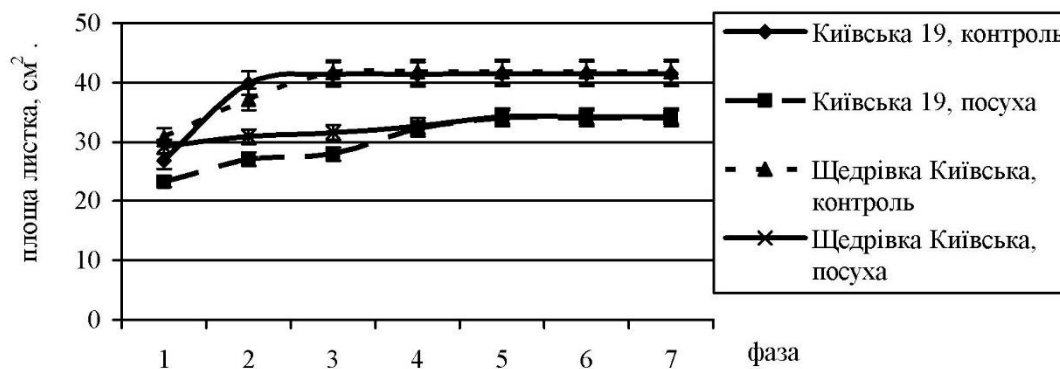
Встановлено, що ріст прапорцевого листка у рослин пшениці сортів Київська 19 і Щедрівка Київська в умовах оптимального зволоження ґрунту відбувався до початку фази наливу зерна (рис. 1 (1)). Умови посухи у фазі колосіння-цвітіння затримували наростання площі поверхні прапорцевого листка в обох вивчених нами сортів, однак значніше у пшениці сорту Київська 19, порівняно з сортом Щедрівка Київська. Відновлення поливу призвело до незначного продовження росту прапорцевого листка в пшениці сорту Київська 19. Поряд із цим, площа прапорцевих листків дослідних рослин у обох сортів залишилась меншою, порівняно з такою у рослин контролю. Умови посухи гальмували наростання маси прапорцевих листків значніше у сорту Щедрівка Київська, порівняно з сортом Київська 19 (рис. 1 (2)). Відновлення поливу рослин не призвело до значного збільшення маси прапорцевих листків, яка у фазах форму-

вання і дозрівання зерна зменшувалась швидше ніж у рослин контролю.

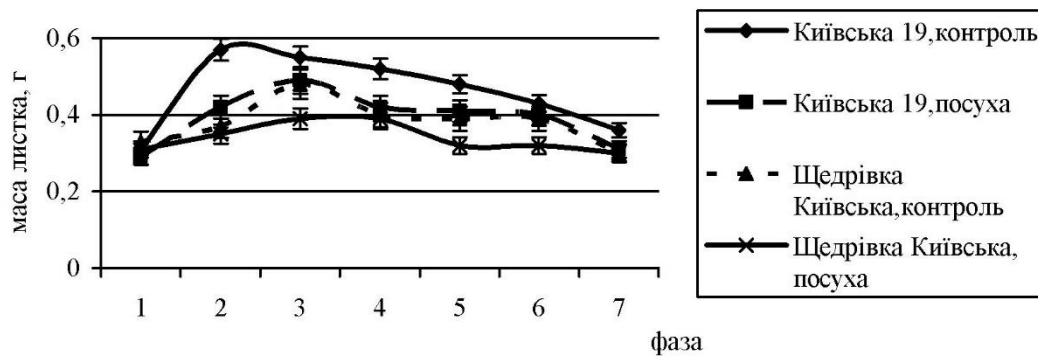
Верхнє міжвузля, яке утримує колос, у фазі цвітіння у пшениці сорту Щедрівка Київська завершувало ріст у довжину, а у сорту Київська 19 ріст даного міжвузля був інтенсивним (рис. 2 (1)). Умови посухи затримували ріст верхнього міжвузля у обох сортів пшениці, однак значніше у сорту Київська 19, порівняно з сортом Щедрівка Київська. Після відновлення поливу розміри верхнього міжвузля у пшениці сорту Щедрівка Київська продовжували збільшуватись і достовірно не відрізнялись у рослин дослідного і контрольного варіантів. У рослин пшениці сорту Київська 19 після припинення дії посухи ріст верхнього міжвузля прискорювався, однак його довжина залишилась меншою, ніж у рослин контролю. Наростання маси верхніх міжвузлів у контрольних рослин продовжувалось до кінця фази наливу зерна (рис. 2 (2)). В умовах оптимального зволоження ґрунту мак-

симальна маса верхнього міжвузля пшениці сорту Київська 19 була більшою, порівняно з такою у сорту Щедрівка Київська. Умови посухи затримали наростання маси верхнього міжвузля в обох сортів, а у фазі наливу зерна її зростання припинилось. Наприкінці фази наливу зерна у рослин дослідних варіантів відзначалось різке зниження маси верхніх міжвузлів, яке було значнішим ніж у рослин контролю, однак суха маса міжвузлів після дозрівання рослин достовірно не відрізнялась у рослин контрольного і дослідного варіантів.

Аналіз структури врожаю виявив незначне зменшення маси зерен у колосі головного і бічних пагонів дослідних рослин, порівняно з контрольними рослинами у сортів Київська 19 і Щедрівка Київська (табл. 1). Кількість зернівок у колосі головного пагона після дії посухи мала тенденцію до зменшення у сорту Щедрівка Київська.



1



2

Рис. 1. Площа (1) та маса (2) прапорцевого листка рослин пшениці озимої сортів Київська 19 і Щедрівка Київська (фази: 1, 2 – колосіння-цвітіння; 3, 4 – формування зернівки; 5, 6 – налив зерна; 7 – молочно-воскова стиглість зерна).

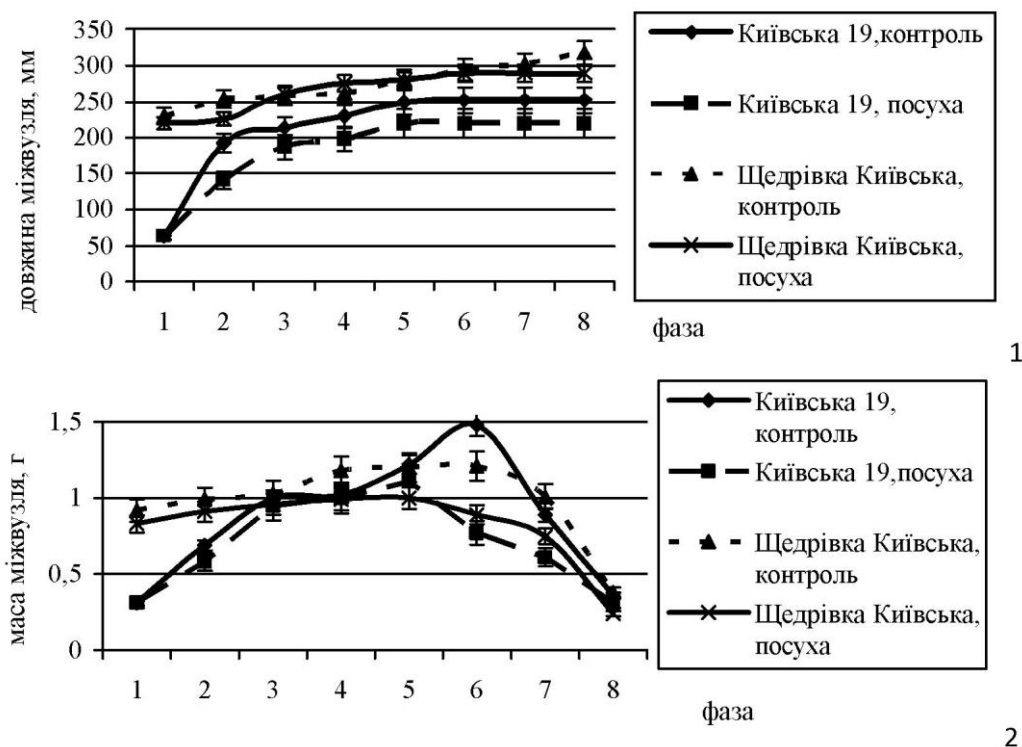


Рис. 2. Ріст довжини (1) і маси (2) верхнього міжвузля пшениці сортів Київська 19 і Щедрівка Київська (фаза: 1, 2 – колосіння-цвітіння; 3,4 – формування зернівки; 5, 6 – налив зерна; 7 – молочно-воскова стиглість зерна; 8 – повна стиглість зерна).

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		
	гол. к.	б.к.1	б.к.2	гол. к.	б.к.1	б.к.2
Київська 19, контроль	1,9±0,2	1,5±0,3	1,1±0,3	42±4	34±5	30±5
Київська 19, посуха	1,8±0,4	1,3±0,2	0,9±0,2	40±5	29±4	19±4
Щедрівка Київська, контроль	1,9±0,2	1,2±0,2	1,0±0,2	44±4	33±3	28±5
Щедрівка Київська, посуха	1,7±0,2	1,2±0,2	0,9±0,2	40±5	30±4	26±3

Озерненість колосів бічних пагонів після дії посухи значніше знизилась у пшениці сорту Київська 19, порівняно з сортом Щедрівка Київська.

Маса зерен на рослину після дії посухи у критичну фазу онтогенезу зменшилась в обох сортів пшениці, однак значніше у пшениці сорту Київська 19, порівняно з сортом Щедрівка Київська (табл. 2). Дія посухи призвела до сут-

тєвого зниження кількості зерен на рослину у пшениці сорту Київська 19 і не вплинула на загальну озерненість рослин пшениці сорту Щедрівка Київська. Маса соломи після дії посухи також значно зменшилась у рослин сорту Київська 19 і не зазнала змін у дослідних рослин сорту Щедрівка Київська. Відношення маси зерна до маси соломи у рослин дослідних варіантів у обох сортів достовірно не змінилось.

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

Сорт, варіант	Маса зерен на рослину, г	Кількість зерен на рослину	Маса соломи на рослину, г	Відношення маси зерна до маси соломи
Київська 19, контроль	4,1±0,5	104±5	2,6±0,3	1,7±0,5
Київська 19, посуха	3,3±0,4	68±4	1,8±0,2	1,6±0,2
Щедрівка Київська, контроль	3,3±0,3	81±3	2,2±0,3	1,5±0,2
Щедрівка Київська, посуха	2,9±0,5	81±4	2,1±0,2	1,4±0,2

Встановлено достовірне зменшення продуктивної кущистості після дії посухи у рослин пшениці сорту Київська 19 і тенденцію до її зменшення у рослин сорту Щедрівка Київська (табл. 3). Дослідження маси 1000 зерен виявило, що вона була найвищою у головному колосі рослин контрольного варіанту пшениці сорту Київська 19. Маса 1000 зернівок у бічних пагонах рослин обох сортів знижувалась навіть за умов оптимального забезпечення водою. Дефіцит води у ґрунті у фазу колосіння-цвітіння призвів до зменшення маси 1000 зерен в обох сортів. Достовірне зменшення маси 1000 зерен після дії посухи виявлено у головному колосі пшениці сорту Київська 19. У колосах бічних пагонів дослідних рослин дія посухи також призвела до зниження маси 1000 зерен.

Встановлено, що дія посухи у фазу колосіння-цвітіння гальмувала ріст прапорцевого листка і верхнього міжвузля у пшениці сортів Київська 19 і Щедрівка Київська, що призвело до зменшення їх маси та розмірів. Відновлення оптимального забезпечення рослин водою не спричинило значного збільшення розмірів і маси верхнього міжвузля і прапорцевого листка, а відтік речовин у період дозрівання рослин був значнішим, порівняно з рослинами контролю. Відомо, що накопичення води та фотоасимілятів у пагонах і листках пшениці відбувається під час росту розтягненням їх клітин [4]. Зниження тургорного тиску в умовах дефіциту води призводить до зупинки розтягнення клітин. Відновлення оптимального забезпечення рослин після

формування клітинної стінки не дозволяє продовжити ріст клітин. Прапорцевий листок і верхнє міжвузля відіграють визначну роль у забезпеченні колоса необхідними ресурсами у фазах формування і наливу зерна. Зменшення розмірів прапорцевого листка і верхнього міжвузля пшениці погіршує забезпечення зернівок ресурсами у період їх формування і наливу, що спричиняє утворення менших за розмірами та масою зернівок. Посуха у фазу цвітіння самозапилюючих рослин пшениці призводить також до зниження життєздатності пилку, зупинки розвитку зернівок, зменшення кількості клітин майбутнього ендосперму [5]. Внаслідок дії посухи у критичну фазу онтогенезу зменшується озерненість колоса. Вивчені нами сорти пшениці відрізнялись за чутливістю до умов посухи, що обумовило зниження продуктивності рослин у стресових умовах. Саме зернова продуктивність сортів пшениці в умовах обмеженого забезпечення водою залишається визначальною для оцінки їх витривалості до даного стресового чинника навколишнього середовища. Розвиток прапорцевого листка і верхнього міжвузля відіграє визначну роль у реалізації потенційної продуктивності сучасних сортів пшениці за умов посухи на пізніх етапах онтогенезу. Тестування генотипів за чутливістю ростових процесів та продуктивністю рослин в умовах посухи дозволить визначити їх витривалість до несприятливих умов навколишнього середовища в умовах аридизації клімату.

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

Сорт, варіант	Продуктивна кущистість	Маса 1000 зерен		
		головний пагін	бічний пагін 1	бічний пагін 2
Київська 19, контроль	3,0±0,5	60,8±0,9	56,0±1,2	53,9±1,1
Київська 19, посуха	2,1±0,4	56,1±1,3	53,0±0,9	49,2±1,2
Щедрівка Київська, контроль	2,5±0,3	55,3±0,8	51,0±0,6	44,1±1,1
Щедрівка Київська, посуха	2,1±0,5	54,1±0,7	48,7±0,5	43,9±1,2

Висновки

Встановлено, що дія посухи у фазі коло-сіння-цвітіння на рослини пшениці озимої сор-тів Київська 19 і Щедрівка Київська гальмувала ріст прапорцевого листка і верхнього міжвузля. Скорочення площі поверхні прапорцевого лист-ка, зменшення розмірів верхнього міжвузля внаслідок дефіциту води призвело до недостат-нього забезпечення колоса необхідними ресур-сами, зниження зернової продуктивності рослин значніше у сорту Київська 19, порівняно з сор-том Щедрівка Київська. Умови посухи зменши-ли продуктивну кущистість і озерненість колоса бічних пагонів у пшениці сорту Київська 19,

порівняно з сортом Щедрівка Київська, що спричинило зниження врожайності рослин. Від-значена тенденція до зменшення маси 1000 зе-рен у дослідних рослин обох сортів у головному і бічних пагонах. Отже, сорт пшениці Щедрівка Київська виявив значнішу витривалість до умов посухи у критичну фазу онтогенезу колосіння-цвітіння, порівняно з сортом Київська 19. Ви-тривалість сортів пшениці озимої до умов посу-хи обумовлюється їх здатністю зберігати високу зернову продуктивність окремих рослин, фор-мувати значну масу зернівок за несприятливих умов навколишнього середовища.

References

1. Janni M., Maestry E, Gulli M., Marmirolly M., Marmirolly N. Plant responses to climate change, how global warming may impact on food security: a critical review. *Front. Plant Sci.* 2024. Vol. 14. 1297569. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1297569>.
2. Raza A., Razzaq A., Mehmood S. S., Zou X., Zhanq X., Lv Y., Xu J. Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: a revive. *Plants*. 2019. Vol. 8. P. 2–29. <https://doi.org/10.3390/plants8020034>.
3. Hossain A., Scalicky M., Brestic M., Maitra S., Ashraful Alam M., Sued M. A., Hossain J., Sarkars S., Saha S., Bhadra P., Shankar T., Bhatt R., Kumar C. A., Sabah A., Islam T. Consequences and mitigation strategies of abiotic stresses in wheat (*Triticum aestivum* L.) under the changing climate. *Agronomy*. 2021. Vol. 11 (2), 241. P. 2–33. <https://doi.org/10.3390/agronomy11020241>.
4. 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. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(15\)61102-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(15)61102-9).
5. Bapela T., Shimelis H., Tsio T. J., Mathew I. Genetic improvement of wheat for drought tolerance: progress, challenges and opportunities. *Plants*. 2022. Vol. 11. P. 1331. <https://doi.org/10.3390/plants11101331>.
6. 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. <https://doi.org/10.3390/plants10061226>.
7. Zhuk O. I. Reproductive ability of common winter wheat plants under drought. *Factors in experimental evolution of organisms*. 2019. Vol. 24. P. 86–91. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v24.1084>. [in Ukrainian]
8. 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. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v27.1306>. [in Ukrainian]
9. 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.v29.1403>. [in Ukrainian]
10. 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. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v31.1483>. [in Ukrainian]
11. Zhuk O. I., Stasik O. O. Realization of reproductive potential in winter wheat under drought. *Factors in experimental evolution of organisms*. 2023. Vol. 33. P. 24–29. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v33.1560>. [in Ukrainian]
12. Zhuk O. I., Stasik O. O. Growth of shoots, ear and yield structure of winter wheat under drought. *Factors in experimental evolution of organisms*. 2024. Vol. 35. P. 23–28. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v35.1653>. [in Ukrainian]

ZHUK O. I., STASIK O. O.

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

INTERNODES AND FLAG LEAF GROWTH AND WHEAT PLANTS YIELD UNDER DROUGHT

Aim. The aim of the work was to study the growth of top internodes and flag leaf and the yield of bread winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought. **Methods.** Wheat plants cultivars Schedrivka Kyiv'ka and Kyivska 19 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. Length and mass of top internodes, area and mass flag leaf were measured during the experiment. Yield structure were analyzed of the ripened plants. **Results.** It was established that the water deficit in the soil during the phase of earing-flowering delayed the growth of length and weight top internodes and flag leaf, decreased the plant grain productivity in cultivar Kyivska 19, weight of 1000 grains in both cultivars of plants. **Conclusions.** The drought regime in earing-flowering phase of winter wheat plants delayed the growth of top internodes and flag leaf, decreased the grain yield, weight of 1000 grains.

Keywords: *Triticum aestivum* L., internodes, flag leaf, drought, yield.