

УДК 633.111 : 581.15

ДЕПОНУВАЛЬНА ЗДАТНІСТЬ СТЕБЛА СУЧАСНИХ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ЗМІННИХ УМОВ ДОВКІЛЛЯ ЯК ФІЗІОЛОГІЧНИЙ МАРКЕР ЇХ ПРОДУКТИВНОСТІ

Г. О. ПРЯДКІНА, О. В. ЗБОРІВСЬКА, П. Л. РИЖИКОВА

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України
 Україна, 03022, Київ, вул. Васильківська, 31/17
 e-mail: monitor@ifrg.kiev.ua

Мета. Пошук зв'язку показників депонувальної здатності стебла сучасних інтенсивних сортів озимої пшениці з зерною продуктивністю за різних умов зовнішнього середовища. **Методи.** Польові, біохімічні (визначення вмісту загальної суми водорозчинних вуглеводів), математично-статистичні. **Результати.** Досліджено показники депонувальної здатності стебла — різниці вмісту і валової кількості водорозчинних вуглеводів у стеблі головного пагону, а також різниці маси його сухої речовини у фазі цвітіння та повної стиглості у 5-ти сортів пшениці озимої у роки, що суттєво відрізнялися за погодними умовами під час наливу зерна. Показано, що різниця мас сухої речовини стебла головного пагону у фазі цвітіння та повної стиглості зерна і маса зерна з колоса суттєво варіювали за різних погодних умов протягом періоду наливання зерна, а також у різних сортів. Проаналізовано тісноту кореляційного зв'язку між масою зерна з колоса головного пагону з цими показниками. Встановлено наявність тісного позитивного зв'язку ($r = 0,88 \pm 0,13$) між масою зерна з колоса та різницею маси сухої речовини стебла у фазі цвітіння та повної стиглості. **Висновки.** Запропонований фізіологічний маркер, пов'язаний з високою продуктивністю колоса за різних умов зовнішнього середовища, який відрізняється простотою визначення та тісною кореляцією з масою зерна колоса.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., депонувальна здатність стебла, водорозчинні вуглеводи, зернова продуктивність.

Вступ. За прогнозами фахівців, за збереження наявних тенденцій змін клімату у найближчі 20 років зросте ризик збільшення посух та суховіїв, в тому числі і в помірних широтах [1]. Зокрема, за даними Гідрометцентру України, в останні роки дефіцит опадів відмічають не тільки в областях нестійкого зволоження, але й на територіях традиційно достатнього зволоження. Так, у 2015 р. за період з квітня по серпень середня кількість опадів у західному Лісостепу та Поліссі склала лише 40–60 % норми [2]. У липні–серпні ситуація ще погіршилась за рахунок тривалих хвиль тепла із температурами повітря +34–39 °С по всій території країни упродовж 10–20 днів на фоні майже сухої погоди [3].

Скорочення кількості опадів та підвищення температури повітря у період наливання зерна можуть спричинити падіння врожайності озимої пшениці. Це пов'язано в тому числі і з зменшенням кількості фотоасимілятів, оскільки за таких умов погіршується робота фотосинтетичного апарату: знижуються площа асиміляційної поверхні, кількість пігментів, інтенсивність фотосинтезу. Для забезпечення процесу наливання зерна у посушливих умовах відбувається ремобілізація асимілятів із стебла рослин, які вони накопичують під час вегетативного росту у вигляді водорозчинних вуглеводів [4–7].

Неструктурні вуглеводи легко піддаються гідролізу і тому можуть бути використаними на налив зерна [8]. Водорозчинні вуглеводи стебла представлені, головним чином, фруктанами, глюкозою, фруктозою, сахарозою [9]. Як показано багатьма дослідниками, головною формою водорозчинних вуглеводів у стеблі є фруктани — полімери фруктози, що синтезуються за участю фруктозилтрансферази [5, 10].

Зазвичай помітний внесок депонованих у стеблі асимілятів у зерно відмічають за посушливих умов [7, 11, 12]. За різними даними, внесок водорозчинних вуглеводів у масу зерна залежить від тривалості посухи, типу культури та може коливатися від 10 до 90 % [13, 14].

© Г. О. ПРЯДКІНА, О. В. ЗБОРІВСЬКА, П. Л. РИЖИКОВА, 2016

Так, за даними Ehdaiе із співавторами, отриманими на 11 різних сортах пшениці, які вирощували за умов зрошування та посухи у польових дворічних експериментах, ремобілізація асимілятів з верхнього міжвузля у зерно за умов посухи у пшениці сягала 90 % [13]. В той же час, їх роль у наливі зерна за інших умов довкілля вивчена менше.

Щойно Piaskowski із співавторами показали наявність зв'язку між врожайністю та вмістом водорозчинних вуглеводів у стеблі 5 сортів американської пшениці за різного рівня вологозабезпечення, обумовленого різним місцем розташування їх посівів [14].

Метою даної роботи був пошук зв'язків показників депонувальної здатності стебла сучасних інтенсивних сортів озимої пшениці з зерновою продуктивністю за різних умов зовнішнього середовища.

Матеріали та методи

Дослідження проводили в польових експериментах (сmt. Глеваха, Київська область) із 5 сортами озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України у 2014–2016 рр. Норма висіву насіння становила 5,5–6 млн. зерен/га. Кожен з досліджуваних сортів висівали за систематичним розміщенням, облікова площа кожної з 4 повторностей складала 10 м². Вміст неструктурних вуглеводів та масу сухої речовини стебла головного пагона визначали у фазі цвітіння та повної стиглості (ПС). Кількість головних пагонів, відібраних для морфометричних та біохімічних визначень, дорівнювала 20: по 5 в кожній з 4-х повторностей. Аналіз структури врожаю проводили на 25 рослинах для кожного з сортів. Вміст загальної суми водорозчинних вуглеводів у сухій речовині стебла ви-

значали за модифікованою методикою Єрмакова [15]. Валову кількість неструктурних вуглеводів розраховано як добуток їх вмісту у сухій речовині стебла та його маси [4]. Депонувальну здатність стебла оцінювали за зміною вмісту та валової кількості неструктурних вуглеводів стебла головного пагона у фазі цвітіння та ПС, а також маси сухої речовини у стеблі за цей період. Коефіцієнт, що показує внесок вуглеводів, накопичених у пагоні в протягом періоду від цвітіння до повної стиглості, у формування зернової продуктивності розраховували як відношення різниці валової кількості неструктурних вуглеводів у стеблі у фазі цвітіння та ПС до маси зерна з колоса [4]. Гідротермічний коефіцієнт розраховували за Г. Т. Селяниновим [16]. Статистичну обробку даних проводили за допомогою програм Microsoft Excel за оцінкою істотності різниць вибірових середніх за t-критерієм Стьюдента, кореляційний аналіз — за Б. А. Доспеховим [17], істотність тісноти кореляцій оцінювали за критерієм Фішера.

Результати та обговорення

Метеорологічні умови протягом періоду від цвітіння (3-6 червня) до повної стиглості зерна (13–18 липня) в роки досліджень суттєво різнилися. Температура повітря за цей період у 2014 р. була більш, ніж на 2 °С, а в 2015 — майже на 1 °С нижче, ніж у 2016 р. (табл. 1).

Відмінною рисою 2014 р. також була значно вища (у 3,5–4,5 рази), ніж в обидва інших роки, кількість опадів. Такі метеорологічні особливості режиму вологості та температури обумовили суттєву різницю гідротермічного коефіцієнту (ГТК), якій у 2014 р. був в 3,6–4,3 разів вищим, ніж у 2015 та 2016 рр.

Таблиця 1. Середньодобова температура повітря, її сума, сума опадів та гідротермічний коефіцієнт (ГТК) за період цвітіння — повна стиглість у 2014–2016 рр.

Рік	Середня за період температура повітря, °С	Сума температур за період, °С	Сума опадів, мм	ГТК, мм/°С
2014	19,4	875	121	1,38
2015	20,8	853	27	0,32
2016	21,6	926	35	0,38

Вміст неструктурних вуглеводів у стеблі головного пагона у фазу цвітіння суттєво залежав від погодних умов. У 2014 р. у сортів Ятрань 60 та Наталка їх вміст складав біля 9 %, Дарунок Поділля — 10, Сотниця, Астарта — 12 % (рис. 1). У 2015 та 2016 рр. вміст водороз-

чинних вуглеводів був вище: у сортів Астарта, Ятрань 60 та Дарунок Поділля — 17–20 %, Сотниця 15–18 %, Наталки — 14–15 %. Велика відносна вологість повітря, аномальна кількість опадів у травні 2014 р. (перевищувала норму у 3 рази) та збільшення кількості похмурих днів погіршували умови освітлення листя, знизили

випаровування. Це погіршення радіаційних умов в посіві могло бути причиною зниження інтенсивності фотосинтезу, що в свою чергу, вплинуло на утворення вуглеводів. Отже, вміст

неструктурних вуглеводів у стеблі головного пагона у фазу цвітіння більше залежав від умов року, ніж від сортових особливостей.

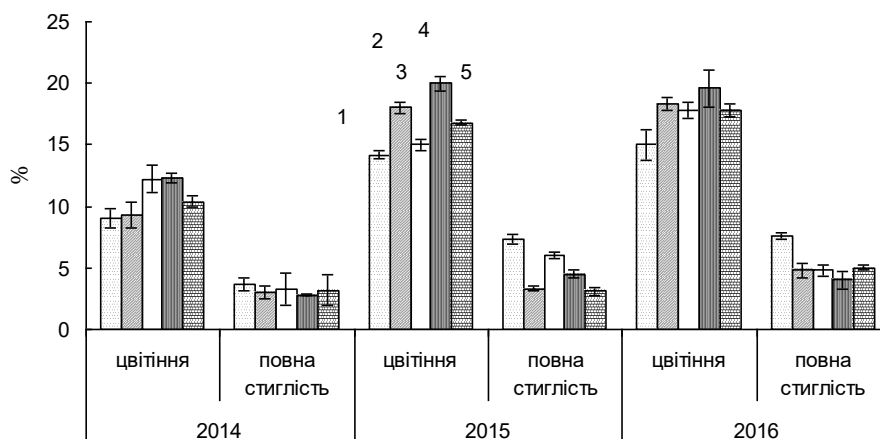


Рис. 1. Вміст неструктурних вуглеводів у стеблі головного пагона 5-ти сортів пшениці озимої у фази цвітіння та ПС у роки, різні за погодними умовами під час наливу зерна.
Умовні позначки (тут та на рис. 2 і 3): 1 — сорт Наталка, 2 — Ятрань 60, 3 — Сотниця, 4 — Астарта, 5 — Дарунок Поділля.

За їх вмістом у фазу повної стиглості у 2014 р. сорти недостовірно відрізнялися між собою, в той час як в обидва роки з посушливими умовами в період наливу зерна у стеблі сорту Наталка відмічений вищий, ніж у інших, вміст неструктурних вуглеводів (рис. 1).

Оскільки в період наливу зерна може відбувається відтік асимілятів із стебла до колоса, то депонувальну здатність стебла характеризують за зменшенням вмісту неструктурних вуглеводів або їх валової кількості у фазу

повної стиглості, порівняно з фазою цвітіння [9, 10, 13, 14, 18]. У роки з посушливими умовами різниця вмісту неструктурних вуглеводів у ці фази була вищою, ніж у більш вологий 2014 р., за виключенням сорту Наталка, у якого спостерігали незначні коливання цієї величини в усі 3 роки (рис. 2а). Найбільш високою різницею вмісту неструктурних вуглеводів в посушливих умовах у 2015 р. відрізнялись сорти Ятрань 60, Дарунок Поділля і Астарта, у 2016 р. — ще й сорт Сотниця.

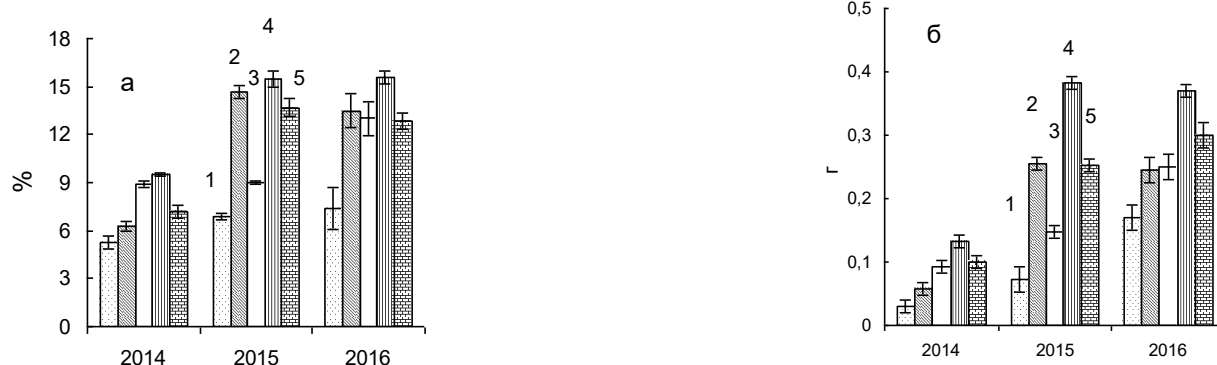


Рис. 2. Різниця вмісту неструктурних вуглеводів (а) та їх валової кількості (б) у стеблі головного пагону 5-ти сортів пшениці озимої у фази цвітіння та ПС у роки, різні за погодними умовами під час наливу зерна.

Різниця між валовою кількістю неструктурних вуглеводів у стеблі головного пагона у фазі цвітіння та повної стиглості у роки з посушливими умовами, як і вмісту водорозчинних вуглеводів, була вищою, ніж у більш вологий 2014 р. для всіх досліджених сортів (рис. 2б). В усі 3 роки досліджень сорт Наталка також відрізнявся від інших найменшою різницею між валовою кількістю неструктурних вуглеводів у стеблі у фазі цвітіння та ПС: від 0,03 г у році з підвищеною вологістю до 0,07–0,17 — в посушливих умовах. У сортів Ятрань 60, Дарунок Поділля і Астарті вона, відповідно, коливалась від 0,09–0,13 до 0,15–0,38 г.

В той же час, оцінку потенційної депонувальної здатності стебла за валовою кількістю водорозчинних вуглеводів в усьому стеблі вважають не повною, оскільки у стеблі крім вуглеводів містяться й інші речовини, зокрема, азотовмісні сполуки, які також здатні до

гідролізу й ремобілізації у зернівки [4, 7, 11–13]. Тенденція до збільшення маси сухої речовини у стеблі головного пагона у фазу ПС, порівняно з фазою цвітіння, у сорту Наталка у 2014 та у 2015 рр. обумовила негативні значення різниці маси сухої речовини стебла головного пагона цього сорту у фазі цвітіння та ПС (рис. 3). У 4-х інших сортів в усі роки досліджень та у сорту Наталка у 2016 р. ця різниця була позитивною. Зменшення маси сухої речовини стебла головного пагона у них було зумовлено відтоком асимілятів із стебла до колоса. Як і для водорозчинних вуглеводів, цей показник був нижчим у 2014 р. — від 0,16 г до 0,42 та більшим в посушливі роки — від 0,24 до 0,9 г в 2015 та від 0,4 до 1,1 г у 2016 р. Отже, за досліджених умов меншою ремобілізацією асимілятів на налив зерна відрізнявся сорт Наталка, а стабільно високою — сорт Астарта.

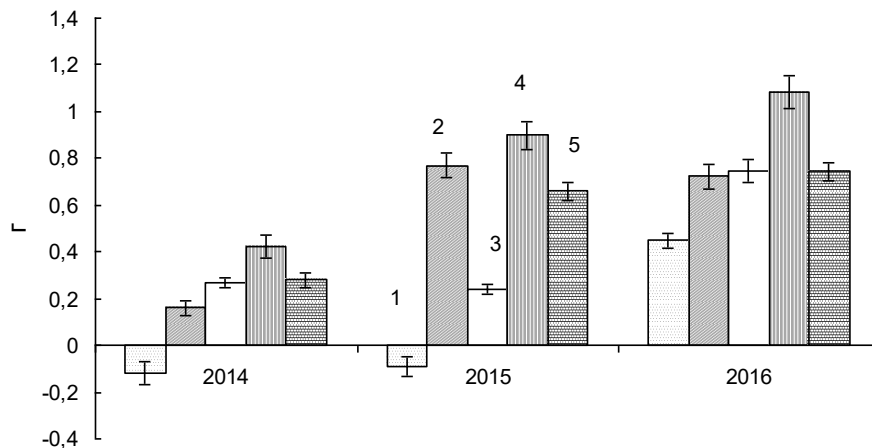


Рис. 3. Різниця маси сухої речовини стебла головного пагону 5-ти сортів пшениці озимої у фазі цвітіння та ПС у роки, різні за погодними умовами під час наливу зерна.

Зернова продуктивність колоса головного пагона залежала як від умов року, так і від сорту. За всіх метеумов, що ми спостерігали під час наливання зерна, найнижчою масою зерна відрізнявся сорт Наталка (табл. 2).

Для оцінки внеску кількості депонованих у стеблі речовин у налив зернівок були розраховані коефіцієнти кореляційного зв'язку між масою зерна колоса головного пагона та

різницями маси сухої речовини стебла головного пагона у фазі цвітіння та ПС, вмісту неструктурних вуглеводів та їх валової кількості для об'єднаного за 3 роки масиву даних. Найбільш тісну кореляцію маси зерна з колоса відмічено для різниці мас сухої речовини стебла головного пагона у фазі цвітіння та повної стиглості зерна ($r = 0,88 \pm 0,13$), зв'язок з двома іншими показниками також був істотним (табл. 3).

Таблиця 2. Маса зерна з колоса головного пагона, г, сортів пшениці озимої у роки з різними погодними умовами під час наливу зерна

Сорт	Маса зерна з колосу головного пагона, г		
	2014	2015	2016
Наталка	0,85 ± 0,04	1,40 ± 0,08	1,99 ± 0,13
Ятрань 60	1,52 ± 0,07	2,08 ± 0,10	2,12 ± 0,15
Сотниця	1,50 ± 0,06	1,92 ± 0,07	2,11 ± 0,09
Дарунок Поділля	2,02 ± 0,09	1,83 ± 0,09	2,35 ± 0,14
Астарта	1,71 ± 0,08	2,09 ± 0,12	2,55 ± 0,13

Таблиця 3. Коефіцієнти кореляції між масою зерна з колоса головного пагона п'яти сортів озимої пшениці та показниками депонувальної здатності стебла за даними трирічного експерименту

Показник депонувальної здатності стебла	Коефіцієнт кореляції	Критерій Фішера (n – 2 = 13)		
		фактичний	05	01
Різниця вмісту неструктурних вуглеводів у стеблі у фази цвітіння та повної стиглості зерна	0,74 ± 0,19	4,03	2,16	3,01
Різниця валової кількості неструктурних вуглеводів у стеблі у фази цвітіння та повної стиглості зерна	0,80 ± 0,17	4,74		
Різниця маси сухої речовини стебла головного пагона у фази цвітіння та повної стиглості зерна	0,88 ± 0,13	6,82		

При цьому як різниця мас сухої речовини стебла головного пагона у фази цвітіння та повної стиглості зерна, так і маса зерна з коло-

са суттєво варіювали за різних погодних умов протягом періоду наливання зерна, а також у різних сортів (рис. 4).

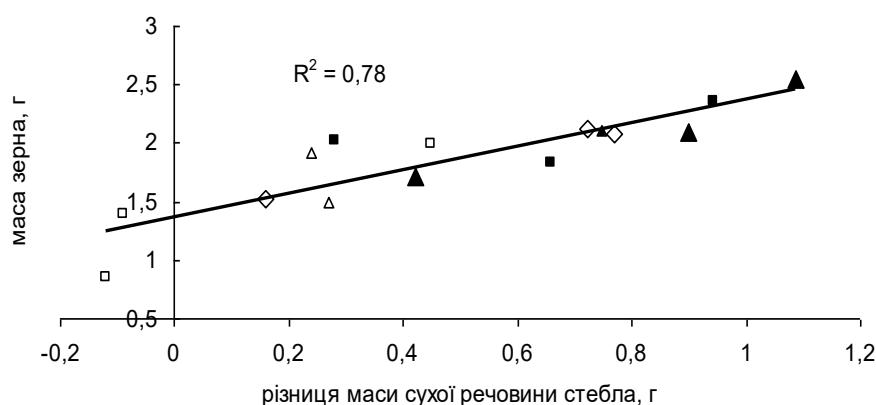


Рис. 4. Залежність між різницею маси сухої речовини стебла головного пагона 5-ти сортів пшениці озимої у фази цвітіння та ПС за даними трирічного експерименту. Умовні позначки: сорт Наталка — □, Сотниця — △, Ятрань 60 — ◇, Дарунок Поділля — ■, Астарта — ▲.

Літературі джерела також свідчать про дію на ремобілізацію неструктурних вуглеводів із стебла до зерна як генотипу, так і умов вирощування. При цьому їх вплив може бути рівноцінним. Так, австралійськими вченими показано, що відмінності у накопиченні водорозчинних

вуглеводів, зумовлені як генотипними особливостями, так і екологічними умовами, коливалися майже в однакових межах: відповідно від 112 до 213 мг на г сухої ваги стебла та від 108 до 203 мг [9].

В той же час, наші дані показали, що сорти з високим потенціалом ремобілізації асимілятів за різних несприятливих умов здатні до більшого їх використання. На користь такого припущення також свідчать літературні дані щодо впливу штучного зменшення площі асиміляційної поверхні на масу зерна у рослин 2-х сортів твердої пшениці, що відрізнялися за вмістом водорозчинних вуглеводів в стеблах, створеного шляхом повної або часткової дефоліації листків у фазу цвітіння та через 2 тижні після неї [18]. Сорт Намон, що мав у 4–5 разів більший вміст вуглеводів у стеблі, навіть в умовах різкого зменшення площі асиміляційної поверхні, мав більшу масу зерна, ніж сорт Магон. Значно менші резерви неструктурних вуглеводів останнього сорту лише частково

компенсували втрату фотосинтетичної поверхні, що і призвело до помітного зниження маси зерна. В умовах посухи, а також зменшення інтенсивності фотосинтезу (шляхом обприскування рослин йодидом калію) також показано, що ремобілізація розчинних цукрів в стеблі і його передостанніх міжвузлях резистентного сорту була більшою, ніж у нестійкого до посухи сорту [19].

Отже, ремобілізація пластичних речовин, насамперед вуглеводів, є важливим чинником, що сприяє наливу зерна пшениць. У нашому дослідженні цей внесок за посушливих умов був вище, ніж за умов перезволоження (табл. 4). Це може бути обумовленим більшим накопиченням неструктурних вуглеводів у пагонах на фазу цвітіння (рис. 1).

Таблиця 4. Внесок вуглеводів, накопичених у пагоні в період від цвітіння до повної стиглості, у формування маси зерна колосу головного пагону у роки з різними погодними умовами під час наливу зерна, % до маси зерна

Сорт	Рік		
	2014	2015	2016
Наталка	3	5	9
Ятрань 60	4	12	12
Сотниця	6	8	11
Дарунок Поділля	5	14	14
Астарта	8	18	16

Висновки

Аналіз депонування здатності стебла сучасних інтенсивних сортів озимої пшениці за різних умов зовнішнього середовища показав наявність тісного позитивного зв'язку маси зерна з колоса головного пагону з різницями мас сухої речовини стебла у фазі цвітіння та повної стиглості зерна, а також вмісту та валової кількості водорозчинних вуглеводів в ньому. В якості фізіологічного маркера, пов'язаного з високою продуктивністю колоса, пропонується використовувати різницю мас сухої речовини стебла у фазі цвітіння та повної стиглості зерна: її більші значення свідчать про краще використання депонованих у стеблі пластичних речовин до зернівки за різних умов зовнішнього середовища.

Перелік літератури

1. Porter J. R., Semenov M. A. Crop responses to climate variation // Phil. Trans. Soc. B. — 2005. — Vol. 360. — P. 2021–2035.

2. <http://edorada.org/uk/node/269>
 3. <http://www.pogodaiklimat.ru>
 4. Кірізії Д. А., Шадчина Т. М., Стасик О. О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимої пшениці. — Київ: Основа, 2011. — 415 с.
 5. Joudi M., Ahmadi A., Mohamadi V. et al. Comparison of fructan dynamics in two wheat cultivars with different capacities of accumulation and remobilization under drought stress // *Physiol Plant.* — 2012. — Vol. 144, № 1. — P. 1–12.
 6. Saint Pierre C., Trethowan R., Reynolds M. Stem solidness and its relationship to water-soluble carbohydrates: association with wheat yield under water deficit // *Functional Plant Biology.* — 2010. — Vol. 37. — P. 166–174.
 7. 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. — P. 4647–4670.
 8. Buckeridge M. S., Hutcheon I. S., Reid J. S. G. The role of exo-(1-4)- β -galactanase in the mobilization of polysaccharides from the cotyledon cell walls of *Lupinus angustifolius* following germination // *Ann. Bot.* — 2005. — Vol. 96, № 3. — P. 435–444.
 9. Ruuska A. C., Rebetzke G. J., van Herwaarden A. F. et al. Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumula-

- tion in wheat // Functional Plant Biology. — 2006. — Vol. 33. — P. 799–809.
10. Xue G.-P., McIntyre C. L., Jenkins C. L. D. et al. Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat // Plant Physiology. — 2008. — Vol. 146. — P. 441–454.
 11. Ehdai B., Alloush G. A., Madore M. A., Waines J. G. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter // Crop. Sci. — 2006. — Vol. 46, № 2. — P. 735–746.
 12. Gubta A. K., Kaur K., Kaur N. Stem reserve mobilization and sink activity in wheat under drought conditions // American Journal of Plant Science. — 2011. — Vol. 2. — P. 70–77.
 13. Ehdai 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.
 14. Piaskowski J. L., Brown D., Campbell K. G. Near-infrared calibration of soluble stem carbohydrates for predicting drought tolerance in spring wheat // Agronomy Journal. — 2016. — Vol. 108, № 1. — P. 285–293.
 15. Ермаков А. И. Методы биохимического исследования растений. — Л. : Колос, 1972. — 456 с.
 16. Селянинов Г. Т. Методика сельскохозяйственной характеристики климата / В кн. : Мировой агроклиматический справочник. — Л. : Гидрометеиздат, 1937. — С. 5–27.
 17. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. — М. : Колос, 1973. — 336 с.
 18. Esmailpour-Jahromi M., Ahmadi A., Lunn J. E. et al. Variation in grain weight among Iranian wheat cultivars: The importance of stem carbohydrate reserves in determining final grain weight under source limited conditions // Australian Journal of Crop Science. — 2012. — Vol. 6, № 11. — P. 1508–1515.
 19. Saeidi M., Moradi F., Jalali-Honarmand S. The effect of post anthesis source limitation treatments on wheat cultivars under water deficit // Australian Journal of Crop Science. — 2012. — Vol. 6, № 7. — P. 1179–1187.

Представлена Козуб Н. О.
Надійшла 2.11.2016

STEM DEPOSITION ABILITY IN MODERN WINTER WHEAT VARIETIES UNDER DIFFERENT ENVIRONMENTAL CONDITIONS AS A PHYSIOLOGICAL MARKER OF THEIR PRODUCTIVITY

G. A. Priadkina, O. V. Zborivska, P. L. Ryzhykova

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
Ukraine, 03022, Kyiv, str. Vasylykivska, 31/17
e-mail: monitor@ifrg.kiev.ua

Aim. The search of relationship between characteristics of the stem deposition ability in winter wheat modern varieties and grains productivity under different environmental conditions. **Methods.** Field, biochemical (soluble stem carbohydrates) methods and mathematical-statistical analysis. **Results.** The deposition ability of the stem — a difference of content and the total amount of the water-soluble carbohydrates in the stem of the main shoot and weight of its dry matter content in the phases of flowering and full maturity — for 5 varieties of winter wheat in the years significantly different in weather conditions during grain filling were investigated. It is shown that the difference in weight of stem dry matter at the flowering phase and full ripeness and the grain mass of ear significantly varied with different weather conditions during the grain filling, as well as different varieties. A correlation between the mass of a main shoot grain ear with these indices was analyzed. A close positive correlation ($r = 0,88 \pm 0,13$) between the grain mass of ear and the difference in weight of stem dry matter at the flowering phase and full ripeness was found. **Conclusions.** A physiological marker associated with high productivity of ear in different environmental conditions, which is simple to measure and closely linked to weight of grain from an ear was proposed.

Keywords: *Triticum aestivum* L., stem deposited ability, water-soluble carbohydrates, grain productivity.