

ЖУК О.І.*Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,
Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 31/17, e-mail: zhukollga@gmail.com*

РЕАЛІЗАЦІЯ ПОТЕНЦІЙНОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ РОСЛИН ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ ЗА УМОВ ПОСУХИ

Мета. Метою роботи було дослідження впливу ґрунтової посухи на реалізацію потенційної продуктивності рослин пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.). **Методи.** Рослини пшениці сортів Куяльнік і Ладжинка вирощували в умовах оптимального живлення та зволоження до фази колосіння-цвітіння, після початку якої дослідні рослини на 8 діб переводили на режим посухи, потім відновлювали їх достатнє водозабезпечення до завершення вегетації. Протягом досліджу вимірювали довжину пагонів і колоса. Дозрілі рослини аналізували за структурою врожаю. **Результати.** Встановлено, що дія посухи у критичній фазі онтогенезу колосіння-цвітіння спричиняла зменшення довжини пагонів, колоса, маси колосів та зерен, кількості та маси зерен на рослину. **Висновки.** Дефіцит води у ґрунті у критичній фазі колосіння-цвітіння призводив до зниження продуктивності рослин пшениці м'якої озимої через інгібування росту пагонів і колоса, зменшення озерненості і маси колоса і зерен.

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

Пшениця м'яка озима належить до головних продовольчих та технічних культур України. Сучасні сорти пшениці озимої відзначаються високою потенційною продуктивністю, однак нестабільні та несприятливі умови навколишнього середовища впродовж вегетаційного періоду здатні суттєво зменшити врожайність рослин у посіві. Дефіцит води та високі температури повітря відносять до головних чинників, які впливають на репродуктивний процес у злаків [1]. Найзначніший вплив на реалізацію потенційної продуктивності сортів пшениці озимої умови посухи виявляють у фазах виходу у трубку та колосіння-цвітіння, у яких відбувається мейоз, ріст і формування пагонів, репродуктивних органів, пилку, зав'язі, запилення та запліднення, визначається розмір площі асиміляційної поверхні листків, озерненість колоса, продуктивна куцистість [2, 3]. Дослідження реакції су-

часних сортів пшениці озимої на умови ґрунтової посухи у критичні фази онтогенезу залишається актуальною проблемою біологічної науки.

Більшість відомих видів пшениці сформувались в умовах недостатнього і нестабільного забезпечення водою, що спричинило виникнення адаптивних структур і механізмів, які спрямовані на зменшення витрат води і економне її використання [4, 5]. До них відносять видовжену вузьку опушену листкову пластинку, локалізацію більшості продихів на її адаксіальній стороні, здатність до скручування у трубку в умовах посухи, наявність значного шару кутикули, зменшення розмірів продихів, відсутність у їх замикальних клітинах пігментів. Зміну водного та осмотичного потенціалу водного розчину у ґрунті сприймають осмосенсиори, які локалізовані на плазмалемі клітин зони розтягу коренів, і транспортують його до пагона [6, 7, 8]. Первинною загальною реакцією рослин на дефіцит води є затримка росту пагона, яка відбувається шляхом гальмування або повної зупинки проліферативної активності клітин меристем, зменшення кількості клітин, які переходять від поділу до розтягу [9]. Регуляція руху клітин по клітинному циклу здійснюється за допомогою каскаду мітогенактивних протеїназ, який одночасно виконує функцію сигнальної системи, що бере участь у формуванні відповіді рослин на дію стресових чинників середовища. Інгібування ростових процесів, закривання продихів, скидання частини листків зменшує площу листкової поверхні, що дозволяє мінімізувати витрати води на транспірацію. Одною з головних причин затримки росту є зменшення утворення та надходження фотоасимілятів внаслідок дефіциту вуглекислоти, який виникає після закривання продихових щілин. Гальмування активності меристем пагона, існування яких у монокарпічних злаків обмежене у часі та просторі, призводить до зниження чисельності клітин, які формують структури стебла і репродуктивні органи.

© ЖУК О.І.

Встановлено, що найбільш критичними для формування врожаю за умов посухи у рослин пшениці озимої є фази виходу у трубку і колосіння-цвітіння [10, 11, 12]. Впродовж фази виходу у трубку відбувається формування міжвузлів стебла, листків, колоса, що потребує постійного притоку продуктів фотосинтезу, метаболітів, іонів, які транспортуються з потоками води по рослині. Головною рушійною силою процесів розтягу і диференціації клітин є тургорний потенціал, для підтримання якого також необхідне постійне надходження води. Саме у фазі виходу у трубку у рослин пшениці визначаються розміри колоса, кількість колосків і квіток у ньому. У фазі колосіння-цвітіння відбуваються процеси запилення, запліднення, закладання зав'язі, триває ріст колоса, верхнього міжвузля, бічних пагонів. Дефіцит води, високі температури повітря спричиняють втрату життєздатності пилкових зерен, неспроможність до проростання пилкової трубки, запилення та запліднення, редукцію зав'язі, що визначає озерненість колоса. У більшості сучасних сортів пшениці озимої виражене домінування головного пагона над бічними, яке посилюється за дефіциту води і ресурсів в умовах посухи [10, 11]. Тривалість та інтенсивність посухи у критичні фази онтогенезу пшениці визначає продуктивну кущистість рослин, їх врожайність. Покращення водозабезпечення пшениці у фазах наливу та дозрівання зерна здатне збільшити масу зерен, але не їх кількість у колосі. Сучасні сорти пшениці озимої вітчизняної селекції створюються з залученням значної кількості сортів-попередників, ліній, інших видів злаків, що впливає на їх реакцію на умови посухи і урожайність за несприятливих умов забезпечення водою. Дослідження впливу посухи у критичні фази онтогенезу пшениці озимої на ростові процеси та реалізацію потенційної продуктивності рослин залишається актуальною проблемою біологічної науки.

Метою роботи було вивчення росту та продуктивності рослин пшениці м'якої озимої вітчизняних сортів інтенсивного типу за дії посухи у критичній фазі онтогенезу колосіння-цвітіння.

Матеріали і методи

Рослини пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) сортів Куяльнік і Ладжинка вітчизняної селекції вирощували в умовах вегетаційного дослідження на суміші ґрунту з піском у спів-

відношенні 4:1 у посудинах місткістю 7,5 кг. Живлення складало $N_{160} P_{160} K_{160}$ за діючою речовиною, половину якого додавали у ґрунтову суміш при набиванні посудин, а іншу половину у вигляді підкормки у фазі виходу в трубку. Для удобрення використовували промислове добриво нітроамофоска. Протягом періоду вирощування рослин відносно вологість ґрунту у контрольних варіантах підтримували на рівні 70% від повної вологоємності (ПВ). У фазі колосіння-цвітіння рослини дослідних варіантів переводили на режим ґрунтової посухи шляхом зменшення норм поливу. Вологість ґрунту знижувалась до 30% ПВ і підтримувалась на такому рівні протягом 8 діб, після чого відновлювалась до 70% ПВ. Повторність дослідження п'ятикратна. Відбір зразків проводили від фази колосіння-цвітіння до фази молочно-воскової стиглості зерна. Відбори 1,2 відповідають фазі цвітіння, 3,4,5 — фазі наливу зерна, 6,7,8 — фазі молочно-воскової стиглості зерна. Після дозрівання і висушування рослин проводили аналіз структури врожаю, який включав визначення кількості зерен у колосі та окремії рослині, маси соломи, колоса, зерен у колосі та рослині. Результати оброблено за програмою Microsoft Excel. На графіках та у таблицях представлені середні арифметичні значення величин та величина дисперсії.

Результати та обговорення

Показано, що ріст головного пагона у пшениці озимої сорту Куяльнік за оптимальних умов водозабезпечення завершувався до початку фази наливу зерна (рис. 1 а). Ріст бічних пагонів прискорювався після завершення видовження головного пагона і завершувався у фазі наливу зерна. Лише один з бічних пагонів контрольних рослин за довжиною наближався до головного. Довжина інших бічних пагонів була більш ніж вдвічі меншою, порівняно з головним пагоном, однак тривалість росту усіх пагонів була однаковою. Дія посухи у фазі колосіння-цвітіння затримувала ріст головного та бічних пагонів пшениці сорту Куяльнік та призводила до його завершення раніше, ніж у рослин контрольного варіанту, що спричинило зменшення їх довжини на 20–50% (рис. 1 б).

Швидкість росту головного пагона пшениці сорту Ладжинка перевищувала таку у бічних пагонів за оптимальних умов (рис. 1 в). Різде прискорення видовження головного пагона відзначено у період викидання колоса і три-

вало до початку фази наливу зерна. Ріст бічних пагонів відбувався більш рівномірно і завершувався пізніше, ніж головного пагона. Відмінності у довжині головного і бічних пагонів у пшениці сорту Ладжінка були більш значними, порівняно з сортом Куяльнік. Усі бічні пагони були значно коротшими за головний і їх довжина зменшувалась зі збільшенням порядку пагона. Дія посухи у фазі колосіння-цвітіння затримувала ріст всіх пагонів пшениці сорту Ладжінка, зменшувала їх кінцеву довжину на 20-30%, порівняно з відповідними пагонами рослин контрольного варіанту (рис. 1 г). Лише бічний пагін 3, який найбільше затримувався у рості мав однакову довжину у рослин контрольного та дослідного варіантів.

Ріст колоса головного пагона у довжину практично завершувався до початку фази колосіння-цвітіння у пшениці сортів Куяльнік і Ладжінка, і умови ґрунтової посухи не вплинули на його розміри (рис. 2). Ріст колоса бічного пагона прискорювався лише після завершення його у головному пагоні, однак за оптимальних умов досягав розмірів близьких до головного колоса. Дія посухи у фазі колосіння-цвітіння затримувала ріст колоса найближчого до голов-

ного бічного пагона, спричиняла передчасну його зупинку і зменшення кінцевих розмірів у обох сортів на 20%. Пригнічення росту колоса інших бічних пагонів за дії посухи було ще значнішим і призводило до зменшення колосків і квіток у колосі.

Аналіз структури врожаю показав, що маса соломини у обох сортів пшениці була найзначнішою у головного пагона і зменшувалась у бічних пагонів (табл. 1). Дія посухи у фазі колосіння-цвітіння зменшила масу сухої соломини у головного і бічних пагонів пшениці сортів Куяльнік і Ладжінка на 10–20%.

Маса колоса головного пагона пшениці сортів Куяльнік і Ладжінка за оптимального забезпечення водою була близькою, а маса колосів бічних пагонів падала зі збільшенням порядку пагона (табл. 1). За дії ґрунтової посухи у фазі колосіння-цвітіння маса колоса головного і бічних пагонів сильніше зменшувалась у сорту Ладжінка, порівняно з сортом Куяльнік.

Маса зерен у колосі головного пагона пшениці сорту Куяльнік в оптимальних умовах вирощування була більшою, порівняно з сортом Ладжінка, однак у бічних пагонах 2 та 3 порядку у останнього була вищою (табл. 2).

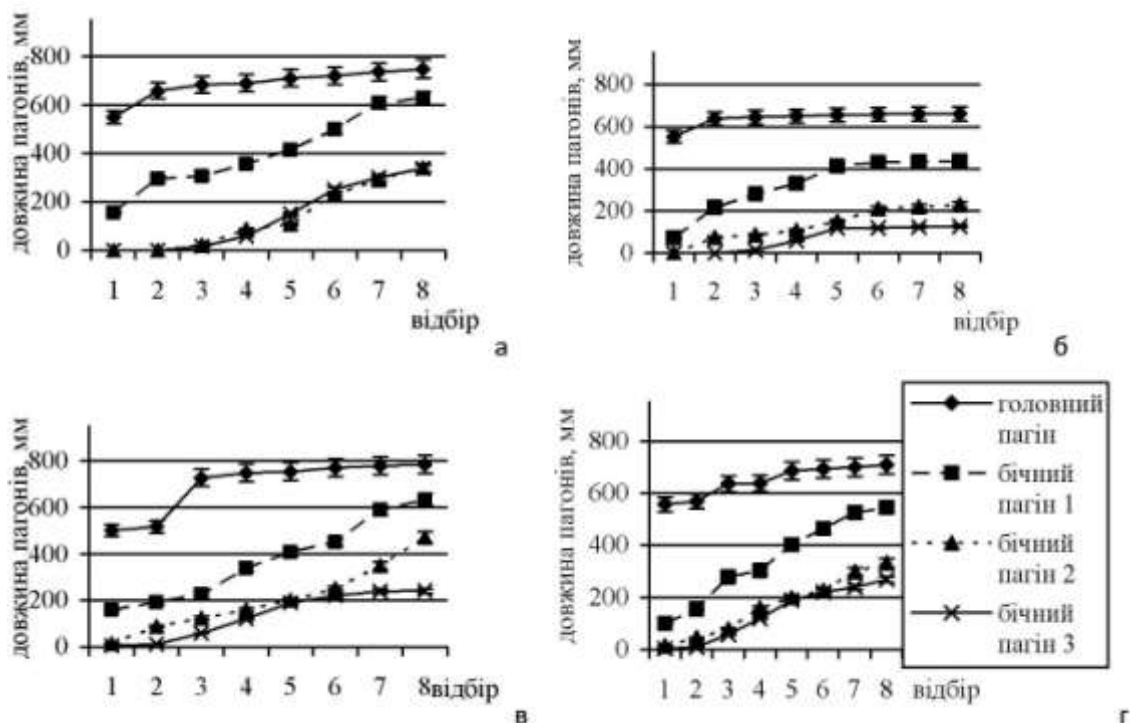


Рис. 1. Ріст пагонів рослин пшениці озимої сортів Куяльнік (а – контроль, б – посуха) і Ладжінка (в – контроль, г – посуха).

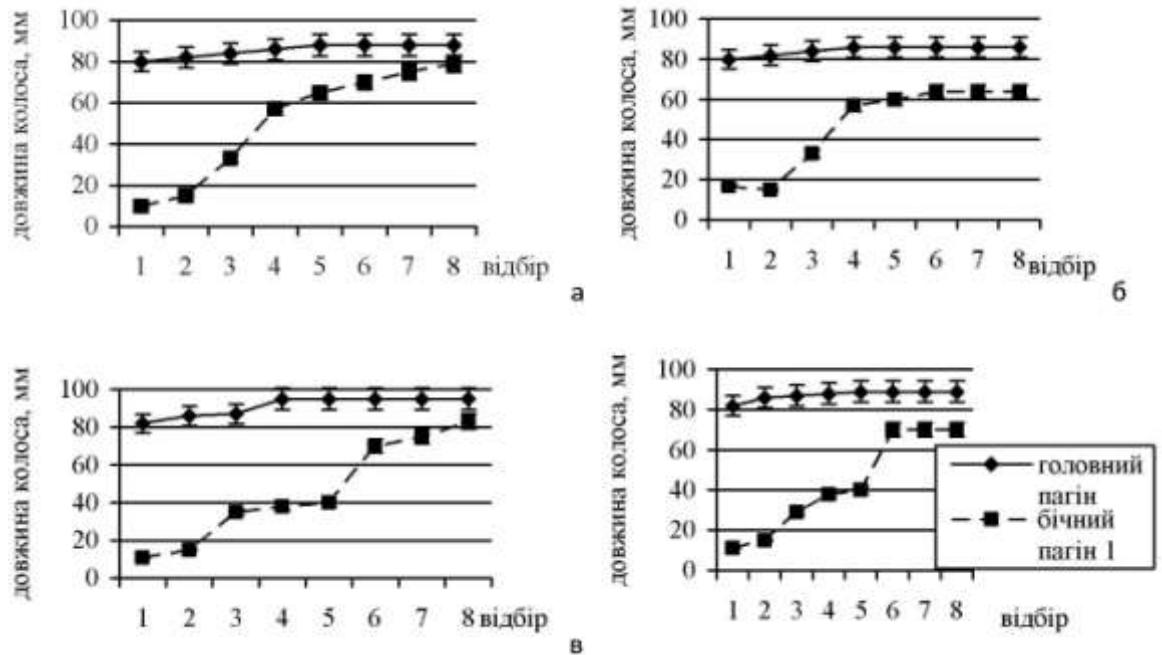


Рис. 2. Ріст колоса головного і бічного пагонів пшениці озимої сортів Куяльнік (а – контроль, б – посуха) Ладжінка (в – контроль, г – посуха).

Таблиця 1. Маса соломини та колоса рослин пшениці за оптимальних умов вирощування та дії посухи у фазу колосіння-цвітіння

Сорт, варіант	Маса соломини, г				Маса колоса,			
	гол.п.	б.п.1	б.п.2	б.п.3	гол.к.	б.к.1	б.к.2	б.к.3
Куяльнік, контроль	0,92± 0,25	0,65± 0,24	0,52± 0,31	0,26± 0,18	2,58± 0,35	1,70± 0,24	1,28± 0,34	1,24± ,35
Куяльнік, посуха	0,84± 0,24	0,60± 0,23	0,48± 0,18	0,10± 0,05	2,44± 0,36	1,48± 0,32	1,22± 0,31	0,30± ,12
Ладжінка, контроль	1,04± 0,23	0,73± 0,18	0,58± 0,21	0,11± 0,06	2,44± 0,35	1,48± 0,36	1,15± 0,37	0,40± ,21
Ладжінка, посуха	0,93± 0,21	0,55± 0,21	0,25± 0,16	0,11± 0,05	1,86± 0,34	0,95± 0,24	0,39± 0,12	0,18± ,06

Таблиця 2. Маса та кількість зерен у колосі рослин пшениці озимої за оптимальних умов вирощування та дії посухи у фазу колосіння-цвітіння

Сорт, варіант	Маса зерен у колосі, г				Кількість зерен у колосі, шт.			
	гол.к.	б.к.1	б.к.2	б.к.3	гол.к.	б.к.1	б.к.2	б.к.3
Куяльнік, контроль	2,26± 0,25	1,41± 0,24	0,81± 0,13	0,35± 0,12	48±3	35±2	20±4	15±3
Куяльнік, посуха	2,09± 0,24	0,96± 0,23	0,11± 0,05	0,10± 0,05	34±3	23±3	15±3	12±4
Ладжінка, контроль	2,07± 0,23	1,23± 0,18	1,14± 0,21	0,52± 0,16	46±3	33±3	32±4	13±5
Ладжінка, посуха	1,71± 0,21	0,91± 0,18	0,10± 0,05	0,06± 0,02	35±3	22±4	10±4	6±3

За дії посухи маса зерен у колосі головного і бічних пагонів у обох сортів зменшувалась, особливо у бічних пагонах 2 та 3 порядків. Кі-

лькість зерен у колосі головного та найближчого до нього бічного пагона у обох сортів була близькою за оптимальних умов водозабезпечен-

ня, однак у пшениці сорту Ладижинка колос бічного пагона 2 порядку мав більше зерен, порівняно з відповідним колосом пшениці сорту Куяльнік (табл. 2). Дія посухи зменшувала озерненість колоса головного і найближчого до нього бічних пагонів у обох сортів однаково, але озерненість бічних колосів 2 і 3 порядків у пшениці сорту Ладижинка падала сильніше, порівняно з сортом Куяльнік.

Маса зерен на рослину у пшениці сорту Ладижинка за оптимальних умов вирощування була вищою, порівняно з масою зерен у сорту Куяльнік (табл.3). За дії посухи маса зерен у обох сортів зменшувалась значніше у пшениці сорту Ладижинка порівняно з сортом Куяльнік. Кількість зерен на рослину в оптимальних умовах була високою у обох сортів і зменшувалась після дії посухи значніше у сорту Ладижинка порівняно з сортом Куяльнік.

Таким чином, дія ґрунтової посухи у фазі колосіння-цвітіння знижувала продуктивність рослин пшениці сортів Куяльнік і Ладижинка. Втрати врожаю рослин відбувались через зменшення озерненості колоса, маси зерен у обох сортів. Високопродуктивний сорт Ладижинка виявив високу потребу у забезпеченні водою у фазі колосіння-цвітіння. Зменшення зернової продуктивності відбувалось значніше у бічних пагонах, порівняно з головним пагоном. Досліджені нами високопродуктивні сорти пшениці Куяльнік і Ладижинка відзначались вираженим домінуванням головного пагона над бічними у рості та розвитку. Різниця у висоті окремих пагонів у рослині повинна утворювати ярусність розташування листків, що покращує доступ світлових променів до кожного листка і сприяє процесам фотосинтезу. За умов посухи атрагуюча здатність колоса головного пагона перевищує таку у бічних пагонів, що призводить до більш значного пригнічення ростових процесів у останніх, зменшення продуктивності колоса. Дія ґрунтової посухи у фазу колосіння найзначніше знижувала озерненість колоса усіх пагонів,

що стало головною причиною втрати врожайності рослин. Відновлення водопостачання рослин у фазі наливу зерна не було спроможним компенсувати втрати, завдані посухою рослинами пшениці обох сортів у попередній фазі онтогенезу. Саме фазу колосіння-цвітіння вважають найбільш вразливою до дії посухи у культурних злаків [1, 2]. У цій фазі визначається зернова продуктивність монокарпічних злаків, цвітіння яких триває короткий проміжок часу і не може відновлюватись після покращення умов існування. Підвищення продуктивного потенціалу у сортів пшениці озимої інтенсивного типу збільшує потребу рослин у воді, фотоасимілятах та інших необхідних ресурсах і знижує їх стійкість до абіотичних стресових чинників навколишнього середовища. Дослідження впливу посухи у критичні фази онтогенезу на реалізацію продуктивного потенціалу сучасних сортів пшениці озимої дозволить точніше прогнозувати їх врожайність за умов недостатнього та нестабільного забезпечення водою з ґрунту.

Висновки

Встановлено, що дія ґрунтової посухи у фазу колосіння-цвітіння на рослини пшениці озимої сортів Куяльнік і Ладижинка спричиняла затримку росту пагонів і колосів. Пригнічення росту бічних пагонів і колосів у них було більш значним, порівняно з головним пагоном. Показано, що у сортів Куяльнік і Ладижинка ріст і розвиток головного пагона домінував над бічними, про що свідчила також маса їх соломини. Зернова продуктивність колоса і рослини після дії посухи у обох сортів падала. Найбільш значним було зменшення кількості зерен у бічних колосах, порівняно з головним. Оптимізація водозабезпечення рослин у фазі наливу зерна не компенсувала втрат зернової продуктивності рослин. Умови забезпечення рослин високопродуктивних сортів пшениці озимої у фазу колосіння-цвітіння належать до визначальних у реалізації їх потенційної продуктивності.

Таблиця 3. Маса зерен та кількість зерен на рослину за оптимальних умов вирощування та дії посухи у фазу колосіння-цвітіння

Сорт	Маса зерен на рослину,г	Кількість зерен на рослину
Куяльнік, контроль	4,83±0,35	118±5
Куяльнік, посуха	3,26±0,34	84±4
Ладижинка, контроль	4,96±0,35	124±3
Ладижинка, посуха	2,77±0,25	73±4

References

1. Barnabas B., Jager K., Feher A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant. Cell Environ.* 2008. Vol. 31. P. 11–38. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x.
2. Weng X., Wang L., Hu J., Du H., Xu C., Xing Y., Xiao J., Zhang Q. Grain number, plant height and heading date 7 is a central regulator of growth, development and stress response. *Plant Physiol.* 2014. Vol. 164. P. 735–747. doi: 10.1104/pp.113.231308.
3. Bancal P. Early development and enlargement of wheat floret primordial suggest a role of partitioning within spike to grain set. *Field Crops Res.* 2009. Vol. 110. P. 44–53. doi: 10.1016/j.fcr.2008.06.014.
4. Zhuk O.I. Adaptive evolution of plant water regime and drought tolerance of plants. *Factors in experimental evolution of organisms.* 2010. Vol. 8. P. 12–16. [in Russian] / Жук О.І. Адаптивна еволюція водного режиму і засухоустійчивості рослин. *Фактори експериментальної еволюції організмів.* 2010. Т. 8. С. 12–16.
5. Zhuk O.I. Plant adaptation evolution under biotic and abiotic conditions. *Factors in experimental evolution of organisms.* 2011. Vol. 11. P. 24–29. [in Russian] / Жук О.І. Еволюційна адаптація рослин к існуванню в умовах дії факторів біотичної і абіотичної природи. *Фактори експериментальної еволюції організмів.* 2011. Т. 11. С. 24–29.
6. Jaleel, C.A.P. Wahid A., Farooq M., Somasundaram R., Panneerselvam R. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigment composition. *Int. J. Agric. Biol.* 2009. Vol. 11. P. 100–105.
7. Zhuk O.I. Water transport in plants. *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv. Series: biology.* 2010. Vol. 11, № 905. P. 212–217. [in Ukrainian] / Жук О.І. Транспорт води в рослинах. *Вісник Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна. Серія біологія.* 2010. Т. 11, № 905. С. 212–217.
8. Zhuk O.I. Formation of plant adaptive response on water deficit. *Physiology and biochemistry of cultivated plants.* 2011. Vol. 43, № 1. P. 26–37. [in Russian] / Жук О.І. Формування адаптивної відповіді рослин на дефіцит води. *Фізіологія і біохімія культ. рослин.* 2011. Т. 43, № 1. С. 26–37.
9. Zhuk O.I., Grygorjuk I.P., Grodzinsky D.M. Cell plant growth under water stress. *Physiology and biochemistry of cultivated plants.* 1999. Vol. 31, № 2. P. 83–93. [in Ukrainian] / Жук О.І., Григорюк І.П., Гродзинський Д.М. Клітинний ріст рослин за умов водного стресу. *Фізіологія і біохімія культ. рослин.* 1999. Т. 31, № 2. С. 83–93.
10. Zhuk O.I. The apical dominance in winter wheat *Factors in experimental evolution of organisms.* 2017. Vol. 21. P. 133–137. [in Ukrainian] / Жук О.І. Апікальне домінування в озимій пшениці. *Фактори експериментальної еволюції організмів.* 2017. Т. 21. С. 133–137.
11. Zhuk O.I. Productivity of winter wheat plants under drought. *Factors in experimental evolution of organisms.* 2018. Vol. 23. P. 63–67. [in Ukrainian] / Жук О.І. Продуктивність рослин пшениці озимі за умов посухи. *Фактори експериментальної еволюції організмів.* 2018. Т. 23. С. 63–67. doi: 10.7124/FEEO.v23.991.
12. Zhuk O.I. Reproductive ability of common winter wheat plants under drought. *Factors in experimental evolution of organisms.* 2019. Vol. 24. P. 86–91. [in Ukrainian] / Жук О.І. Репродуктивна здатність рослин пшениці м'якої озимі за умов посухи. *Фактори експериментальної еволюції організмів.* 2019. Т. 24. С. 86–91. doi: 10.7124/FEEO.v22.956.

ZHUK O.I.

*Institute of Plant Physiology and Genetics NAS Ukraine,
Ukraine, 03022, Kiev, Vasylykivska str., 31/17, e-mail: zhukollga@gmail.com*

POTENTIAL PRODUCTIVITY REALIZATION OF COMMON WINTER WHEAT PLANTS UNDER DROUGHT

Aim. The goal of this work was to study the effect of soil drought on the reproductive ability of common winter wheat plants (*Triticum aestivum* L.). **Methods.** Wheat plants of cultivars Kujalnik and Ladijinka were grown under optimal nutrition and well-water conditions to the earing-flowering phase, after that the experimental plants were transferred to drought regime for 8 days, after that the optimal water supply was restored to the end of vegetation. During the experiment, the stem and ear length were measured. Ripened plants were analyzed according to the structure of the yield.

Results. It is established that the effect of drought in the critical phase of ontogenesis the earing-flowering led to the decreasing the stem and ear length, the mass of the ear and grains, number of grains on plant. **Conclusions.** Water deficit in the soil in the critical phase of earing-flowering led to a decrease in the productive of winter wheat plants due to the inhibition of growth of stem and ear, decreasing grain number and the mass of ear and grains.

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