

УДК 581.132+632.112

ЗВ'ЯЗОК РЕАКЦІЙ ФОТОСИНТЕТИЧНИХ ПОКАЗНИКІВ І ЗЕРНОВОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ НА ҐРУНТОВУ ПОСУХУ В КОНТРАСТНИХ ЗА СТІЙКІСТЮ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

В.В. МОРГУН, О.О. СТАСИК, Д.А. КІРІЗІЙ, Г.О. ПРЯДКІНА

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17*

В умовах вегетаційного дослідження вивчали вплив помірної ґрунтової посухи в період колосіння—цвітіння на показники CO_2 - і H_2O -газообміну та вмісту хлорофілу в прапорцевих листках сортів озимої пшениці різної посухостійкості та їх зв'язок із зерною продуктивністю. Інгібування фотосинтетичної активності і зменшення вмісту хлорофілу за дії посухи супроводжувалися зниженням зернової продуктивності рослин. Виявлено тісний позитивний кореляційний зв'язок ($r = 0,78...0,97$) між вмістом хлорофілу, інтенсивністю транспірації і фотосинтезу та зерною продуктивністю пшениці досліджуваних сортів. Установлено, що зміни фотосинтетичних показників за помірної ґрунтової посухи характеризують стійкість сорту і можуть слугувати маркерами посухостійкості.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., фотосинтез, транспірація, хлорофіл, продуктивність, фізіологічні маркери посухостійкості.

Посуха — основний несприятливий агрометеорологічний чинник довкілля, дія якого завдає найбільшої шкоди посівам зернових культур. У середньому для основних регіонів вирощування втрати врожаю зернових від посух в останні два десятиліття становлять близько 14 % і мають тенденцію до зростання [15]. В Україні вплив посух охоплює кожні 2—3 роки 10—30 %, а кожні 10—12 років — 50—70 % сільськогосподарських угідь [1].

Кліматичні зміни є основним чинником стагнації рівня врожайності пшениці в Європі за останні два десятиліття [10]. Однією зі стратегій подальшого збільшення виробництва пшениці, необхідність якого диктується значним ростом споживання в глобальному масштабі [13], вважають створення високоврожайних і високопосухостійких сортів із використанням у процесі селекції фізіологічних ознак — маркерів посухостійкості [3, 17, 21]. У зв'язку з цим зростає актуальність порівняльних досліджень контрастних за стійкістю сортів (фенотипування) з метою виявлення фізіологічних показників, що визначають посухостійкість і мають стійкий кореляційний зв'язок із зерною продуктивністю за умов посухи [16, 18].

Серед найпріоритетніших показників експерти виділяють ті, що пов'язані з процесом фотосинтезу і регуляцією водного режиму рослин [20]. Фотосинтетичні показники корелюють зі зростанням продуктивності в новітніх сортах озимої пшениці як за оптимальних, так і несприятливих умов вирощування [4, 21]. У сортів пшениці виявлено значну генетичну варіабельність стійкості фотосинтетичного апарату до посухи [5, 16].

Фотосинтетична фіксація CO_2 і транспірація — найчутливіші до зменшення вологості ґрунту чи повітря процеси, проте внутрішні причини зниження їх інтенсивності різняться залежно від тривалості і жорсткості посухи [6, 14]. За нетривалої м'якої посухи інгібування CO_2 - і H_2O -газообміну зумовлене змиканням продихів, пов'язаним зі збільшенням вмісту АБК в листках, і як правило не супроводжується пошкодженнями фотосинтетичного апарату. Тривала і жорстка посуха спричинює істотні порушення фотосинтетичного метаболізму і пошкодження клітинних структур. Інтенсивність асиміляції CO_2 різко спадає, насамперед унаслідок порушень фотофосфорилування, зниження вмісту й активності Рубіско і Рубіско-активази. Водночас міжсортіві відмінності за тривалої посухи ліпше відображають генетично зумовлену здатність рослин адаптуватися і підтримувати фотосинтетичну активність за дефіциту зволоження [19]. При цьому зниження вмісту структурних компонентів фотосинтетичного апарату, наприклад хлорофілу, вважають, радше, наслідком пристосування до зменшення потреб світлової енергії на асиміляцію CO_2 , ніж безпосереднім результатом фотодеструкції [9].

Важливим показником реакції фотосинтетичного апарату на посуху є також зміни інтенсивності фотодихання, роль якого в балансі CO_2 -газообміну C_3 -рослин за умов посухи значно зростає і зумовлює різке зниження квантової ефективності фотосинтезу [7, 24]. Водночас це збільшення енерговитрат уберігає фотосинтетичний апарат від фотоінгібування і зменшує ймовірність утворення високотоксичних активних форм кисню внаслідок перевідновлення компонентів електронтранспортного ланцюга хлоропластів.

Метою цієї роботи було вивчення реакції показників CO_2 - і H_2O -газообміну та вмісту хлорофілу на ґрунтову посуху різних тривалості й жорсткості, їх зв'язок із зерновою продуктивністю у сортів озимої пшениці в умовах вегетаційного дослідження.

Методика

Досліджували рослини озимої пшениці стійких до посухи сортів Подільянка і Фаворитка та менш стійкого сорту Миронівська 808, які вирощували у вегетаційних посудинах із 10 кг ґрунту, удобреного 10 г нітроаммофоски, за природного освітлення. Кількість рослин у кожній посудині становила 15 шт. Добрива вносили в однакових кількостях при наповненні посудин ґрунтом і в середині фази виходу в трубку (ВВСН 34). До фази колосіння, а в контрольному варіанті — впродовж усього періоду вегетації, вологість ґрунту підтримували на рівні 70 % повної вологості (ПВ). У фазу колосіння полив рослин дослідного варіанта припиняли, знижуючи протягом 4 діб вологість ґрунту до рівня 30 % ПВ, який підтримували протягом наступних 10 діб. Загальний період посухи становив 14 діб, він охоплював фази колосіння і цвітіння рослин. Після цього полив дослідних рослин відновлювали до рівня контролю (70 % ПВ) і підтримували його до кінця вегетації рослин. Вологість ґрунту в посудинах реєстрували гравіметрично двічі на добу.

Інтенсивність газообміну прапорцевих листків контрольних і дослідних рослин вимірювали на 4-ту добу посухи (за вологості ґрунту 30 % ПВ), наприкінці періоду посухи, а також через 4 доби після відновлення оптимальної вологості ґрунту. Вміст фотосинтетичних пігментів установлювали в кінці періоду посухи. При досягненні фази повної стиглості визначали структуру зернової продуктивності головного пагона рослин.

Показники CO_2 -газообміну (інтенсивність фотосинтезу і фотодихання) реєстрували за контрольованих умов на установці, змонтованій на базі оптико-акустичного інфрачервоного газоаналізатора ГІАМ-5М, увімкненого за диференційною схемою. Невідокремлені від рослин листки (по 2 паралельно) розміщували у термостатованій (+25 °С) камері розміром 3 × 7 см й освітлювали лампою розжарювання КГ-2000 через водяний фільтр для усунення надлишку інфрачервоної радіації у спектрі її випромінювання. Через камеру продували атмосферне повітря зі швидкістю 1 л/хв. Інтенсивність фотодихання оцінювали за викидом CO_2 листком протягом 1 хв після вимкнення світла. Інтенсивність транспірації вимірювали термоелектричним мікропсихрометром за різницею вологості повітря на вході й виході з камери. Показники газообміну розраховували за стандартними методиками [8].

Вміст хлорофілів *a* і *b* та сумарний вміст каротиноїдів у листках визначали після екстрагування з диметилсульфоксидом за Велбурном [25].

Повторність досліду — 5 посудин на варіант, аналітична повторність визначень — триразова, біологічна повторність визначень показників структур продуктивності — не менш як 20 рослин на варіант. На рисунках і в таблицях наведено середньоарифметичні дані та стандартні похибки. Результати оброблено статистично з використанням Microsoft Excel. Статистичну вірогідність різниці між варіантами оцінено за критерієм Стьюдента за $P \geq 0,95$.

Результати та обговорення

Припинення поливу і зниження вологості ґрунту до 30 % ПВ вже на 4-ту добу експерименту істотно порушувало водний режим та інтенсивність газообміну прапорцевого листка рослин озимої пшениці досліджуваних сортів, особливо менш стійкого сорту Миронівська 808. Інтенсивність фотосинтетичної фіксації CO_2 у рослин цього сорту зменшувалася на 37 % відносно контролю (рис. 1). Асиміляція CO_2 найменше гальмувалася у рослин сорту Подолянка (13 % контролю). Рослини сорту Фаворитка за ступенем зниження активності фотосинтезу займали проміжне положення (25 %).

Наприкінці періоду посухи (10 діб за 30 % ПВ) інгібування асиміляції CO_2 посилилось у всіх сортів, крім сорту Подолянка, в якій вірогідних відмінностей за інтенсивністю фотосинтезу між контрольним і дослідним варіантами в цей час не було, тоді як у сорту Фаворитка зниження показника становило 36 %, Миронівська 808 — 61 %. Через 4 доби після поновлення поливу інтенсивність асиміляції CO_2 прапорцевих листків рослин сортів Подолянка і Фаворитка відновилися практично до рівня контролю, в сорту Миронівська 808 залишалася на 15 % нижчою від контрольного рівня. За ступенем стійкості інтенсивності фотосинтезу за дії тривалої посухи досліджені сорти розміщуються в ряд: Подолянка > Фаворитка > Миронівська 808.

Слід зазначити, що впродовж експерименту інтенсивність фотосинтезу прапорцевого листка у рослин контрольного варіанта поступово знижувалася, відбиваючи хід онтогенетичного старіння. При цьому інтенсивності фотосинтезу в сучасних сортів Фаворитка і Подолянка загалом як у контрольному, так і в дослідному варіантах, були істотно вищими порівняно зі старим сортом Миронівська 808. За оптимального поливу активність асиміляції CO_2 в сорту Фаворитка була на 20–36, а в

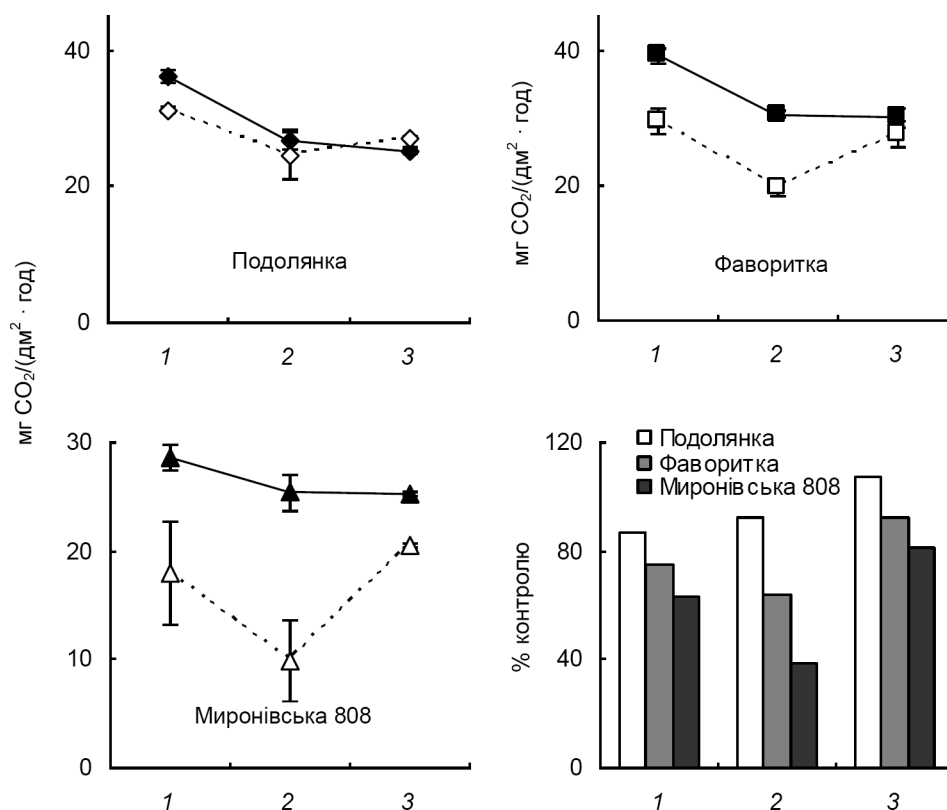


Рис. 1. Інтенсивність фотосинтезу прапорцевого листка рослин озимої пшениці різних за посухостійкістю сортів за оптимального поливу (суцільна лінія) та за умов ґрунтової посухи (пунктирна лінія) на 4-ту добу після припинення поливу (1), через 10 діб посухи за 30 % ПВ (2) і через 4 доби після поновлення поливу (3) в період колосіння—цвітіння

сорту Подольнянка в середньому за період експерименту — на 10 % вищою, ніж у сорту Миронівська 808. Водночас за умов посухи відмінності істотно зростали — сучасні сорти переважали Миронівську 808 за інтенсивністю фотосинтезу відповідно приблизно в 1,8 і 2,1 раза.

На відміну від фотосинтезу інтенсивність фотодихання при зниженні вологості ґрунту в дослідних рослин зростала порівняно з контролем (рис. 2). За тривалої посухи відмінності між варіантами, як правило, нівелювалися, за винятком сорту Подольнянка, в якого вони дещо посилювалися. Це може бути пов'язано з особливостями адаптації фотосинтетичного метаболізму до водного стресу. Після поновлення поливу фотодихання рослин знову активувалось порівняно з контролем, крім сорту Фаворитка. Стосовно сортових відмінностей можна зазначити, що у нових сортів Фаворитка і Подольнянка інтенсивність фотодихання підданих стресу рослин була стабільнішою протягом дослідженого періоду, тоді як у сорту Миронівська 808 вона значно коливалась залежно від фази стресу. Підвищення активності фотодихання за дії посухи, з одного боку, є адаптивною ознакою і відіграє захисну роль, з іншого — відображає пошкодження або дисфункціональність фотосинтетичного апарату, зумовлену стресорами [7, 24]. Очевидно сильніша реакція інтенсивності фотодихання на зміну режиму поливу в сорту Миронівська 808 була наслідком більших порушень у структурі й функціях фотосинтетичного апарату, оскільки супроводжувалась зниженням фотосинтетичної активності.

СВЯЗЬ РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

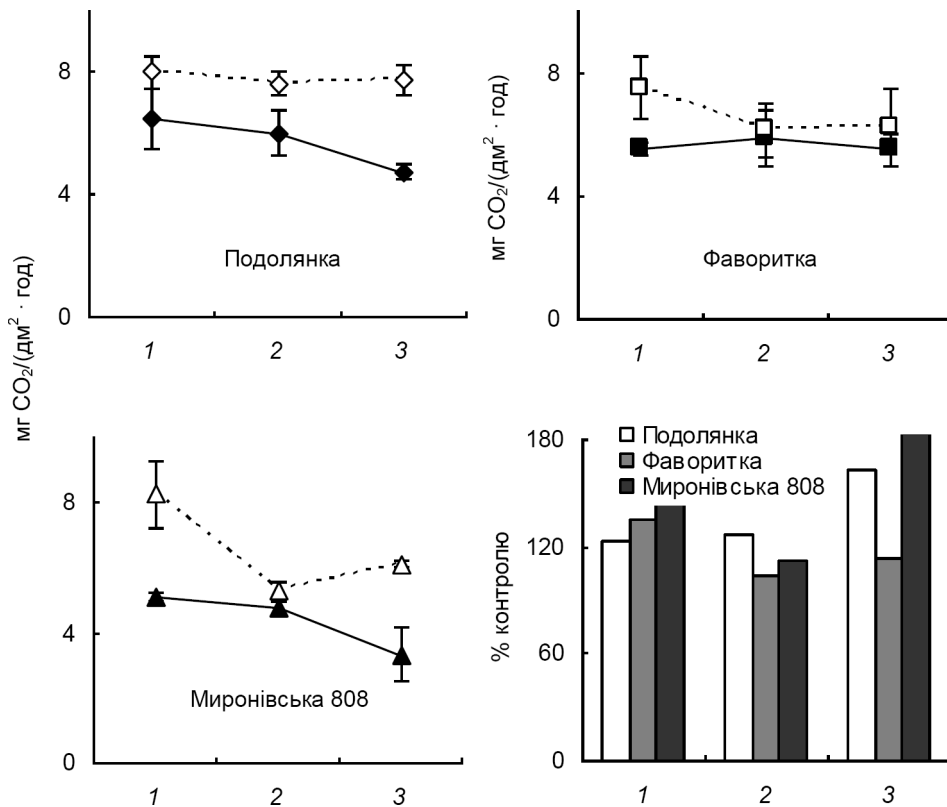


Рис. 2. Інтенсивність фотодихання прапорцевого листка рослин озимої пшениці різних за посухостійкістю сортів за оптимального поливу (суцільна лінія) та за умов грунтової посухи (пунктирна лінія) на 4-ту добу після припинення поливу (1), через 10 діб посухи за 30 % ПВ (2) і через 4 доби після поновлення поливу (3) в період колосіння—цвітіння

Інтенсивність транспірації, як і фотосинтезу, в дослідних рослин усіх сортів протягом посухи була нижчою за відповідні значення в контролі (рис. 3). На 4-ту добу водного стресу інтенсивність транспірації знижувалась у середньому на 17 %, а через 10 діб вирощування за 30 % ПВ — на 35 %. Проте на відміну від інтенсивності фотосинтезу закономірної різниці між сортами за ступенем зниження транспірації не було, наприкінці періоду посухи цей показник дещо сильніше знижувався в сорту Миронівська 808. Після припинення дії посухи інтенсивність транспірації відновилася практично до контрольного рівня, в тому числі й у сорту Миронівська 808.

Відсутність чіткої відповідності між індукованими посухою змінами інтенсивності фотосинтезу і транспірації вказує, що інгібування фотосинтезу відбувалося не лише внаслідок зменшення продигової апертури, а й зумовлювалось певними метаболічними змінами. Найважливішими внутрішньоклітинними чинниками інгібування фотосинтезу за умов посухи вважають зниження активності і ступеня активації Рубіско, а також порушення фотофосфорилювання [6, 14, 19].

Стійкість власне фотосинтетичного апарату на клітинному рівні та його адаптаційну здатність характеризує показник — ефективність використання води (ЕВВ) під час фотосинтезу, що дорівнює кількості асимільованого CO₂ на одиницю випаруваної води і відображає взаємодію продигової та внутрішньоклітинної (метаболічної) регуляції фотосинтезу [23].

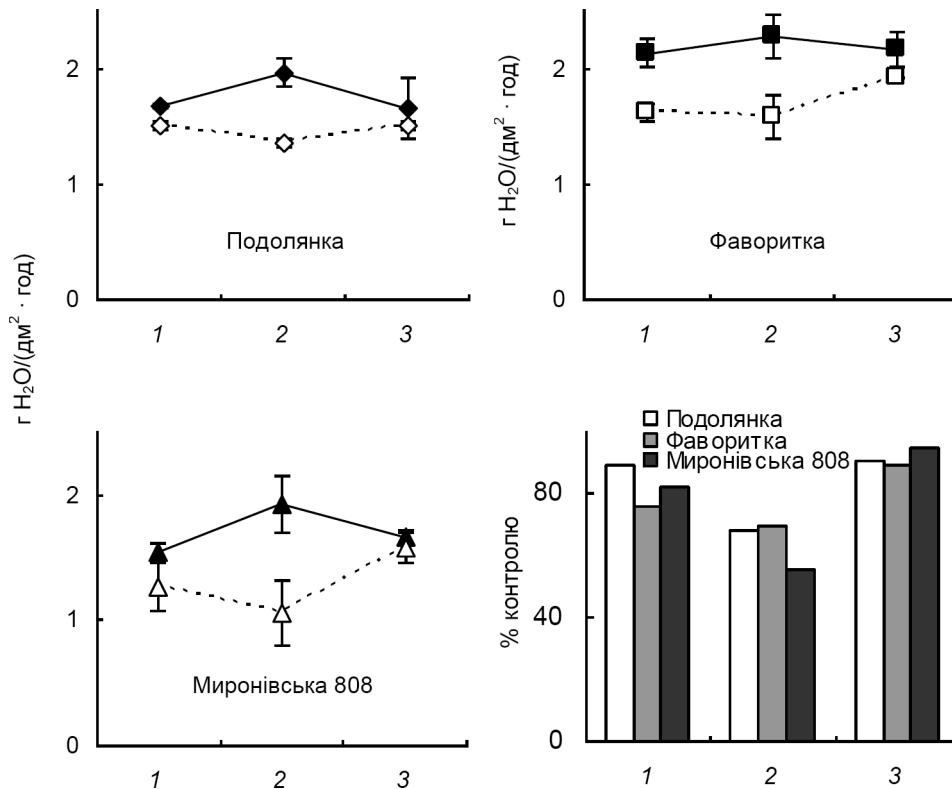


Рис. 3. Інтенсивність транспірації прапорцевого листка рослин озимої пшениці різних за посухостійкістю сортів за оптимального поливу (суцільна лінія) та за умов ґрунтової посухи (пунктирна лінія) на 4-ту добу після припинення поливу (1), через 10 діб посухи за 30 % ПВ (2) і через 4 доби після поновлення поливу (3) в період колосіння—цвітіння

ЕВВ у рослин контрольного варіанта досліджуваних сортів пшениці була близькою й мала подібну динаміку впродовж експерименту (рис. 4). Різна реакція продохів і фотосинтетичного апарату на клітинному рівні на зниження вологості ґрунту спричинила в досліджуваних сортів рослин неоднакові зміни ЕВВ. Так, у посухостійкого сорту озимої пшениці Подоланька цей показник у рослин дослідного варіанта на початку стресу дорівнював контрольному значенню, що зумовлювалось однаковими змінами транспірації й асиміляції CO₂, а в кінці періоду посухи ЕВВ у дослідних рослин перевищувала контроль на 34 % через збереження достатньо високої інтенсивності фотосинтезу і зниження транспірації. Така динаміка ЕВВ свідчить про високу адаптивність фотосинтетичного апарату рослин сорту Подоланька до умов посухи, що дає змогу зберігати високу фотосинтетичну продуктивність і економно використовувати ґрунтову вологу. Після поновлення поливу тенденція підвищення ЕВВ у дослідних рослин цього сорту залишалася, однак відмінності між варіантами були статистично невірні.

У сорту Фаворитка значення ЕВВ у дослідних і контрольних рослин не відрізнялися впродовж усього експерименту, що свідчить про збалансованість реакції продохів і фотосинтетичного апарату на дію посухи, однак також і про меншу здатність рослин цього сорту порівняно із сортом Подоланька поліпшувати використання вологи за умов посухи. Водночас у сорту Миронівська 808 на відміну від сортів

СВЯЗЬ РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

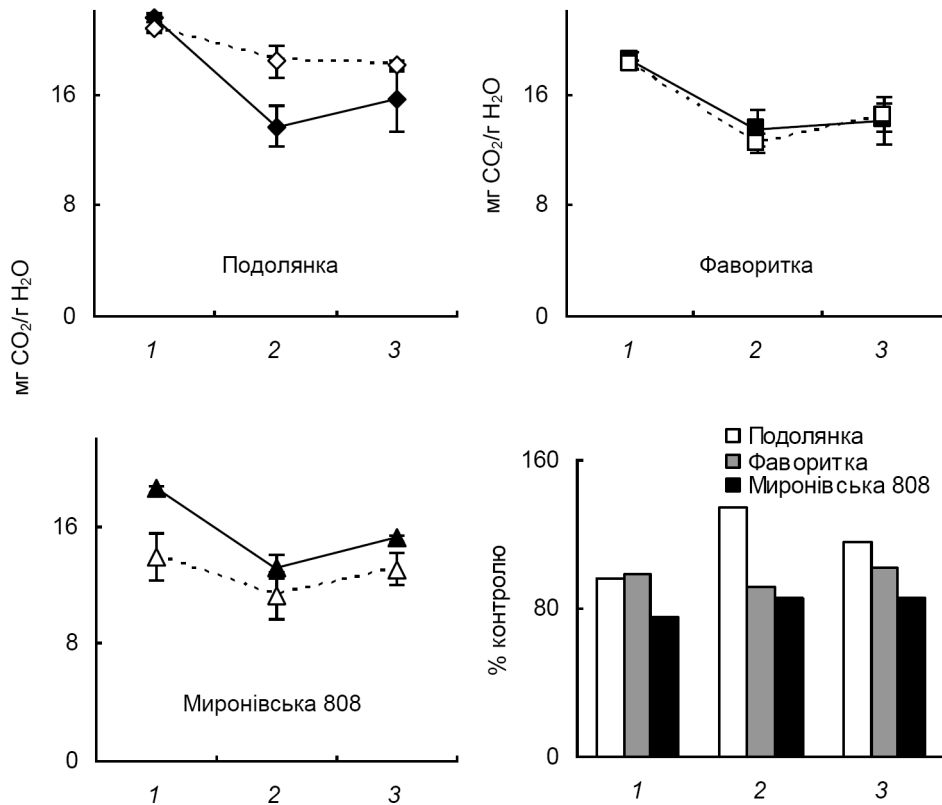


Рис. 4. Ефективність використання води під час фотосинтезу прапорцевого листка рослин озимої пшениці різних за посухостійкістю сортів за оптимального поливу (суцільна лінія) та за умов ґрунтової посухи (пунктирна лінія) на 4-ту добу після припинення поливу (1), через 10 діб посухи за 30 % ПВ (2) і через 4 доби після поновлення поливу (3) в період колосіння—цвітіння

Подольянка і Фаворитка ЕВВ у дослідних рослин істотно знижувалася порівняно з контролем вже на початку посухи, за тривалої посухи відмінності між дослідними і контрольними рослинами зменшувалися і були статистично невірогідними. При цьому в дослідних рослин дещо нижча ніж у контролі ЕВВ зберігалася після поновлення поливу. Отже, за здатністю адаптуватися до погіршення вологозабезпечення та ефективністю використовувати вологу ґрунту за її дефіциту сорт Подольянка перевищував сорт Фаворитка, який, у свою чергу, був ліпшим за сорт Миронівська 808.

В умовах нашого дослідження водний дефіцит у ґрунті впродовж 10 діб істотно знижував вміст хлорофілу, змінював співвідношення вмісту хлорофілів *a* і *b*, вміст каротиноїдів у прапорцевому листку рослин озимої пшениці (табл. 1). Більші зміни пігментного апарату зафіксовано в чутливого до посухи сорту Миронівська 808. Цікаво зазначити, що в цього сорту особливо сильно знижувався вміст хлорофілу *b*, що призводило до істотного збільшення відношення хлорофілів *a/b*, а також підвищувався вміст каротиноїдів. Крім того, у рослин контрольних варіантів відношення *a/b* у сорту Миронівська 808 було значно нижчим, ніж у сорту Фаворитка.

Отримані результати вказують на значно істотніші пошкодження фотосинтетичного апарату за дії посухи в сорту Миронівська 808, ніж у

ТАБЛИЦЯ 1. Вплив ґрунтової посухи (30 % ПВ) упродовж 10 діб на вміст фотосинтетичних пігментів (мг/г сухої речовини) у прапорцевому листку рослин різних сортів озимої пшениці

Варіант	Хлорофіл <i>a</i>	Хлорофіл <i>b</i>	Сума <i>a+b</i>	<i>a/b</i>	Каротиноїди
Миронівська 808					
Контроль	9,25±0,19	3,74±0,07	13,0±0,3	2,48±0,03	1,54±0,01
Посуха	7,56±0,13	2,19±0,07	9,8±0,1	3,46±0,15	1,88±0,05
%	81,7*	58,6*	75,0*	139,5*	122,2*
Фаворитка					
Контроль	11,74±0,04	2,76±0,10	14,5±0,1	4,27±0,18	2,64±0,03
Посуха	10,05±0,24	2,32±0,01	12,4±0,3	4,33±0,08	2,36±0,06
%	85,6*	84,2*	85,3*	101,4	89,3*

Примітка. Тут і в табл. 2: *різниця між варіантами вірогідна за $P \geq 0,95$.

сорту Фаворитка. Зміни пігментного апарату в чутливого сорту очевидно зумовлені значним гальмуванням асиміляції CO_2 . Збільшення відношення хлорофілів *a/b* на фоні зниження загального вмісту хлорофілу свідчить про зменшення кількості світлозбиральних комплексів відносно реакційних центрів фотосистем у тилакоїдних мембранах хлоропластів [2]. Це дає змогу зменшити поглинання світлової енергії й ослабити фотопошкодження за умов недостатньо активного використання енергії в процесах фотосинтезу [9]. Збільшення вмісту каротиноїдів також пов'язане з необхідністю посилення захисту фотосинтетичного апарату від дії активних форм кисню і вільнорадикального окиснення, ймовірність яких зростає внаслідок зниження використання енергії для асиміляції CO_2 [22].

Двотижнева посуха в період колосіння—цвітіння в умовах вегетаційного дослідження знижувала зернову продуктивність рослин озимої пшениці. Показники структури продуктивності головного пагона досліджуваних сортів наведено в табл. 2. Найістотніше посуха впливала на рослини сорту Миронівська 808. Маса зерна з колоса відносно контролю в цього сорту зменшувалась на ~33 %, у сорту Подолянка — на 17 %, у сорту Фаворитка зміни були статистично невірогідними.

Зернова продуктивність дослідних рослин знижувалась унаслідок зменшення кількості зернин у колосі через дію посухи в період колосіння—цвітіння. Показник, що формувався після періоду посухи — маса 1000 зернин — у дослідному варіанті статистично вірогідно не змінювався порівняно з контрольним, однак у сорту Фаворитка спостерігалася тенденція до його підвищення на відміну від сорту Подолянка. Ця особливість може бути пов'язана з ремонтантністю фотосинтетичного апарату рослин сорту Фаворитка, тобто тривалішим збереженням фотосинтетичної активності верхніх листків, що сприяє ліпшому забезпеченню наливання зерна асимілятами. Саме через це зниження зернової продуктивності колоса під впливом посухи у сорту Фаворитка було меншим, ніж у сорту Подолянка, хоча в період посухи (фаза цвітіння) інгібування фотосинтезу було більшим. Позитивний зв'язок між ремонтантністю фотосинтетичного апарату і посухостійкістю у пшениці виявлено в низці досліджень [11, 12].

За результатами, отриманими в умовах вегетаційного дослідження, ключові характеристики фотосинтетичного апарату корелювали із зерновою

СВЯЗЬ РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

ТАБЛИЦЯ 2. Структура зернової продуктивності головного пагона різних за посухостійкістю сортів озимої пшениці

Варіант	Маса пагона	Маса зерна	Кількість зернин	Маса 1000 зернин	$K_{\text{госп}}$
Миронівська 808					
Контроль	3,74±0,11	1,64±0,06	38,1±0,7	43,1±1,2	0,44±0,01
Посуха	2,92±0,09	1,11±0,07	25,4±1,2	44,5±2,3	0,38±0,02
%	78,1*	67,4*	66,6*	103,2	85,5*
Фаворитка					
Контроль	3,46±0,09	1,74±0,07	41,6±1,3	42,3±1,6	0,50±0,01
Посуха	3,44±0,10	1,58±0,07	35,7±2,0	46,3±2,5	0,46±0,02
%	99,3	91,1	85,8*	109,5	92,3
Подольнка					
Контроль	3,33±0,19	1,57±0,10	33,3±1,4	47,0±1,5	0,47±0,01
Посуха	2,72±0,14	1,30±0,08	28,3±1,6	45,8±1,3	0,48±0,01
%	81,6*	82,5*	85,2*	97,5	101,0

продуктивністю. В табл. 3 наведено коефіцієнти найістотніших кореляцій, розрахованих за значеннями показників контрольних і дослідних рослин. Серед них найтісніший зв'язок встановлено для вмісту хлорофілу та інтенсивності транспірації в кінці періоду посухи. Останній показник характеризує ступінь відкритості продихів і здатність рослинного організму забезпечувати газообмін листка. Проте інтенсивність транспірації на початку стресу не корелювала з продуктивністю. Зв'язок інтенсивності фотосинтезу із зерною продуктивністю був дещо слабшим, але вірогідним за $P > 0,95$ як на початку стресу, так і в кінці періоду посухи. Характерно, що фотосинтетичні показники, які визначали у фазу цвітіння, тісно корелювали саме з кількістю зернин у колосі, але не корелювали з масою 1000 зернин або цей зв'язок був слабким негативним.

Слід зазначити, що в нашому досліді відмінності між сортами і варіантами за масою зерна з колоса визначалися саме кількістю зернин, а не їх виповненістю. Маса зерна з колоса головного пагона корелювала з кількістю зернин із коефіцієнтом 0,969, в той час як між кількістю зернин і масою 1000 зернин кореляція була негативною з коефіцієнтом $-0,505$.

ТАБЛИЦЯ 3. Коефіцієнти кореляційного зв'язку між елементами структури зернової продуктивності головного пагона і фотосинтетичними показниками прапорцевого листка на 4- і 14-ту доби посухи (30 % ПВ) різних за посухостійкістю сортів озимої пшениці

Показник	Вміст хлорофілу, 14-та доба	Інтенсивність фотосинтезу		Інтенсивність транспірації	
		4-та доба	14-та доба	4-та доба	14-та доба
Маса зерна	0,971*	0,785*	0,799*	0,153*	0,939*
Кількість зернин	0,992*	0,701	0,736	0,134	0,914*
Маса 1000 зернин	-0,537	-0,060	-0,220	-0,025	-0,392

*Кореляція вірогідна за $P \geq 0,95$.

Отже, отримані дані підтвердили, що реакція фотосинтетичного апарату на помірну ґрунтову посуху може характеризувати посухостійкість сорту. На підставі сукупності результатів вимірювання вмісту хлорофілу і газообміну прапорцевих листків рослин за дії посухи та у відновний період досліджені сорти за ступенем стійкості до нестачі вологи у ґрунті розмістились у такому порядку: Подолянка > Фаворитка > > Миронівська 808. В умовах вегетаційного досліду за дії помірної посухи в період колосіння—цвітіння виявлено тісний позитивний кореляційний зв'язок між вмістом хлорофілу, інтенсивністю транспірації і фотосинтезу прапорцевого листка та зерною продуктивністю колоса сортів озимої пшениці.

1. Дем'янюк О.С. Продовольча безпека України в контексті змін клімату // Агрокол. журн. — 2015. — № 4. — С. 14—21.
2. Кочубей С.М., Бондаренко О.Ю., Шевченко В.В. Фотосинтез: структурная организация и функциональные особенности световой фазы фотосинтеза: [монография в 3 т.]; Т. 1. — Киев: Логос, 2014. — 384 с.
3. Моргун В.В., Кірізій Д.А. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення її продуктивності // Физиология и биохимия культ. растений. — 2012. — 44, № 6. — С. 463—483.
4. Моргун В.В., Прядкина Г.А. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы // Физиология растений и генетика. — 2014. — 46, № 4. — С. 279—301.
5. Соколовська-Сергієнко О.Г., Стасик О.О. Особливості реакції фотосинтетичного апарату контрастних за посухостійкістю сортів озимої пшениці на ґрунтову посуху // Вісн. Укр. т-ва генетиків і селекціонерів. — 2008. — 6, № 1. — С. 137—144.
6. Стасик О.О. Реакція фотосинтетичного апарату C_3 -рослин на водний дефіцит // Физиология и биохимия культ. растений. — 2007. — 39, № 1. — С. 14—27.
7. Стасик О.О. Фотодыхание: метаболизм и физиологическая роль // Современные проблемы фотосинтеза. Т. 2 / Под ред. С.И. Аллахвердиева, А.Б. Рубина, В.А. Шувалова. — М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2014. — С. 505—535.
8. Фотосинтез и биопроductивность: методы определения / Под ред. А.Т. Мокроносова, А.Г. Ковалева. — М.: Агропромиздат, 1989. — 460 с.
9. Adams W.W.III, Miller O., CoHu C.M., Demmig-Adams B. May photoinhibition be a consequence, rather than a cause, of limited plant productivity? // Photosynth. Res. — 2013. — 117, N 1—3. — P. 31—44.
10. Brisson N., Gate P., Gouache D. et al. Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France // Field Crops Res. — 2010. — 119, N 1. — P. 201—212.
11. Distelfeld A., Avni R., Fischer A.M. Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley // J. Exp. Bot. — 2014. — 65, N 14. — P. 3783—3798.
12. Farooq M., Hussain M., Siddique K.H.M. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods // Crit. Rev. Plant Sci. — 2014. — 33, N 4. — P. 331—349.
13. Hawkesford M.J., Araus J.-L., Park R. et al. Prospect of doubling global wheat yields // Food Energy Security. — 2013. — 2, N 1. — P. 34—48.
14. Lawlor D.W., Tezara W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes // Ann. Bot. — 2009. — 103, N 4. — P. 561—579.
15. Lesk C., Rowhani P., Ramankutty N. Influence of extreme weather disasters on global crop production // Nature. — 2016. — 529, N 7584. — P. 84—87.
16. Lopes M.S., Rebetzke G.L., Reynolds M. Integration of phenotyping and genetic platforms for a better understanding of wheat performance under drought // J. Exp. Bot. — 2014. — 65, N 21. — P. 6167—6177.
17. McKersie B. Planning for food security in a changing climate // Ibid. — 2015. — 66, N 12. — P. 3435—3450.
18. Nunes-Nesi A., Nascimento V., Silva F.M. et al. Natural genetic variation for morphological and molecular determinants of plant growth and yield // Ibid. — 2016. — doi: 10.1093/jxb/erw124.
19. Pinheiro C., Chaves M.M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? // Ibid. — 2011. — 62, N 3. — P. 869—882.
20. Reynolds M.P., Quilligan E., Aggrwal P.K. et al. An integrated approach to maintaining cereal productivity under climate change // Glob. Food Security. — 2016. — 8. — P. 9—18.

21. *Sadras V.O., Richards R.A.* Improvement of crop yield in dry environments: benchmarks, levels of organization and the role of nitrogen // *J. Exp. Bot.* — 2014. — **65**, N 8. — P. 1981—1995.
22. *Telfer A.* Singlet oxygen production by PSII under light stress: mechanism, detection, and the protective role of β -carotene // *Plant Cell Physiol.* — 2014. — **55**, N 7. — P. 1216—1233.
23. *Vades V., Kholova J., Medina S. et al.* Transpiration efficiency: new insights into an old story // *J. Exp. Bot.* — 2014. — **65**, N 21. — P. 6141—6153.
24. *Voss I., Sunil B., Scheibe R., Raghavendra A.S.* Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response // *Plant Biol.* — 2013. — **15**, N 4. — P. 713—722.
25. *Wellburn A.R.* The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *J. Plant Physiol.* — 1994. — **144**, N 3. — P. 307—313.

Отримано 31.05.2016

СВЯЗЬ РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ЗЕРНОВОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ НА ПОЧВЕННУЮ ЗАСУХУ У КОНТРАСТНЫХ ПО УСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

V.V. Morgun, O.O. Stasik, D.A. Kiriziy, G.A. Pryadkina

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

В условиях вегетационного опыта изучали влияние умеренной почвенной засухи в период колошения—цветения на показатели CO_2 - и H_2O -газообмена и содержания хлорофилла во флаговых листьях сортов озимой пшеницы разной засухоустойчивости и их связь с зерновой продуктивностью. Ингибирование фотосинтетической активности и уменьшение содержания хлорофилла при действии засухи сопровождались снижением зерновой продуктивности растений. Выявлена тесная положительная корреляционная связь ($r = 0,78...0,97$) между содержанием хлорофилла, интенсивностью транспирации и фотосинтеза и зерновой продуктивностью пшеницы исследуемых сортов. Установлено, что изменения фотосинтетических показателей при умеренной почвенной засухе характеризуют устойчивость сорта и могут служить маркерами засухоустойчивости.

RELATIONS BETWEEN REACTIONS OF PHOTOSYNTHETIC TRAITS AND GRAIN PRODUCTIVITY ON SOIL DROUGHT IN WINTER WHEAT VARIETIES CONTRASTING IN THEIR TOLERANCE

V.V. Morgun, O.O. Stasik, D.A. Kiriziy, G.O. Pryadkina

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

In the pot experiment, the effects of a moderate soil drought during the earing-flowering period on CO_2 and H_2O gas exchange parameters and chlorophyll content in flag leaf and their relations to grain productivity in winter wheat varieties of different drought resistance were studied. The inhibition of photosynthetic activity and a decrease in chlorophyll content under drought were accompanied by a reduction in grain productivity of plants. Strong positive correlations ($r = 0,78...0,97$) between the content of chlorophyll, the rate of transpiration and photosynthesis and main shoot grain productivity were observed. The results suggest that the changes in photosynthetic traits at a moderate soil water deficit can characterize cultivar drought tolerance and might be used as markers for trait-based selection.

Key words: *Triticum aestivum* L., photosynthesis, transpiration, chlorophyll, productivity, physiological markers of drought tolerance.