

<https://doi.org/10.15407/frg2022.05.429>

УДК 581.134+632.112+633.111.1

ВПЛИВ ПОСУХИ У ФАЗУ ЦВІТІННЯ НА ДИНАМІКУ НАКОПИЧЕННЯ ТА РЕМОБІЛІЗАЦІЇ РЕЗЕРВНИХ ВОДОРОЗЧИННИХ ВУГЛЕВОДІВ У СЕГМЕНТАХ СТЕБЛА КОНТРАСТНИХ ЗА ПОСУХОСТІЙКІСТЮ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

М.В. ТАРАСЮК, О.О. СТАСИК

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: o_stasik@yahoo.com*

Ремобілізація резервних водорозчинних вуглеводів (ВРВ) стебла є важливим джерелом асимілятів для наливання зерна. Динаміку накопичення й ремобілізації ВРВ в окремих сегментах стебла за оптимальних умов зволоження та впливу короткочасної посухи досліджували на рослинах озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сортів Подолянка (посухостійкий, екологічно пластичний), Астарта (високоврожайний) і Наталка (чутливий до посухи, високобілковий) в умовах вегетаційного дослід. Посуху тривалістю 7 діб за вологості ґрунту 30 % повної вологоємності (ПВ) створювали обмеженням поливу в фазу цвітіння (ВВСН61–69) за вологості ґрунту в контрольному варіанті 60–70 % ПВ. Питомий вміст ВРВ у сухій речовині та валову кількість (добуток питомого вмісту на масу) в частинах стебла головного пагона визначали впродовж періоду репродуктивного розвитку й у фазу повної стиглості разом з обліком зернової продуктивності. Стебло розділяли на частини, почавши згори: верхнє міжвузля, друге, об'єднані третє, четверте і п'яте (нижні) міжвузля та об'єднані листкові піхви. Кількість ремобілізованих ВРВ оцінювали за різницею їхньої максимальної валової кількості й залишкової у фазу повної стиглості. Встановлено, що сорт Подолянка накопичував більше ВРВ, ніж сорти Наталка та Астарта як за умов оптимального, так і обмеженого поливу. За оптимальних умов основна маса запасних ВРВ накопичувалася в стеблі після початку цвітіння впродовж 17 діб. Посуха істотно зменшувала загальну кількість депонованих ВРВ у стеблі, хоча на початку стресу підвищувала їх питомий вміст, пришвидшувала ремобілізацію і скорочувала період накопичення ВРВ у сортів Астарта і Наталка до 8-ї доби після початку цвітіння. У сорту Подолянка часові характеристики динаміки ВРВ у сегментах стебла за дії посухи не змінювалися. В об'єднаній вибірці варіантів кількість депонованих ВРВ у стеблі тісно позитивно корелювала з інтенсивністю фотосинтезу ($r = 0,917$), проте за оптимального поливу підвищене накопичення ВРВ у сорту Подолянка не було пов'язане з вищою активністю фотосинтезу. Найвищі рівні питомого вмісту і найбільші частки депонованих і ремобілізованих ВРВ за обох режимів поливу виявлено в другому й нижніх міжвузлях. Вмісти ВРВ у цих міжвузлях найтісніше позитивно корелювали з масою зерна з рослини ($r = 0,534\dots 0,693$) і масою 1000 зер-

Цитування: Тарасюк М.В., Стасик О.О. Вплив посухи у фазу цвітіння на динаміку накопичення та ремобілізації резервних водорозчинних вуглеводів у сегментах стебла контрастних за посухостійкістю сортів озимої пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*. 2022. 54, № 5. С. 429–449. <https://doi.org/10.15407/frg2022.05.429>

нин ($r = 0,778...0,897$), що дає підставу вважати їх найбільш репрезентативними для оцінювання депонувальної ємності стебла.

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

Озима пшениця (*Triticum aestivum* L.) — одна з найважливіших продовольчих культур, що забезпечує більш як 1/5 всіх калорій і білків для населення світу [1]. В основних регіонах світу, де вирощують пшеницю, на її продуктивність негативно впливають численні абіотичні стресові чинники, серед яких посуха є основним, що завдає значної шкоди посівам [2]. Зокрема посуха в репродуктивний період — під час і після цвітіння — спричинює зниження кількості та маси зерна в рослин і втрату врожаю [3, 4]. За сучасних тенденцій змін клімату прогнозується, що в найближчому майбутньому потенційний ризик втрат урожайності пшениці зростатиме внаслідок зменшення кількості опадів, їх територіальної і часової нерівномірності за збільшення частоти й тривалості періодів із високими температурами [5]. У цьому контексті питання скринінгу генотипів пшениці за фізіологічними ознаками посухостійкості стає дедалі актуальнішим [6, 7].

Формування врожаю зернових культур — це складний фізіолого-біохімічний процес, основою якого є синтез, накопичення і ремобілізація фотоасимілятів [8]. Для наливання зерна пшениці використовуються два типи джерел водорозчинних вуглеводів: 1) асиміляти поточного фотосинтезу, що синтезуються в зелених тканинах (значною мірою в прапорцевому листку) і транспортуються безпосередньо в зернівки; 2) запасні асиміляти, які ремобілізуються з резервних пулів ВРВ, накопичених у період від фази виходу в трубку до ранніх етапів наливання зерна. Резервні вуглеводи в основному складаються з фруктанів і незначних кількостей сахарози та гексоз, депонуються вони переважно в стеблі й листових піхвах [9, 10]. У період максимального накопичення в окремих міжвузлях вміст ВРВ може перевищувати 50 % сухої речовини, з них до 85 % становлять фруктани.

Вважають, що в стеблі депонуються надлишкові ВРВ, бо наприкінці вегетативного росту й на початку репродуктивного періоду фотосинтетичний апарат досягає максимальної асиміляційної потужності, яка перевищує поточні потреби в фотоасимілятах, оскільки ріст вегетативних органів в основному завершився, а головний акцептор — зернівки — ще не сформований [9, 11]. Під час наливання зерна накопичені ВРВ ремобілізуються, переносяться в колос і за сприятливих умов вирощування формують 10—50 % маси зерна.

Несприятливі чинники, зокрема посуха, в період репродуктивного розвитку пригнічують фотосинтетичну активність, пошкоджують фотосинтетичний апарат і тим самим істотно зменшують забезпечення наливання зерна асимілятами від поточного фотосинтезу [12, 13]. При цьому внесок депонованих ВРВ у масу зерна зазвичай зростає порівняно з умовами достатнього зволоження і може становити залежно від генотипу та умов вирощування від 30 до 90 % [14, 15].

Водночас опубліковані результати досліджень впливу посухи на накопичення ВРВ до початку ремобілізації неоднозначні. Виявлено як зниження питомого вмісту і загальної кількості ВРВ у стеблах рослин пшениці за дефіциту зволоження [16–18], так і підвищення цих показників [19–21]. В інших дослідженнях спостерігали збільшення накопичення ВРВ за водного стресу в посухостійкого генотипу та його зниження в менш стійкого [22], а також різноспрямовані зміни в різних міжвузлях стебла [23].

Динаміка накопичення ВРВ у стеблі значною мірою залежить від генотипу та умов вирощування, проте максимальний їх вміст виявляють здебільшого впродовж трьох тижнів від початку цвітіння [10, 16, 22]. Посуха пришвидшує початок ремобілізації запасних ВРВ, і максимальні рівні накопичення можна фіксувати значно раніше [20, 24].

Виявлено, що різні міжвузля відрізняються за вмістом накопичених ВРВ та ефективністю їхньої ремобілізації, а також за впливом посухи на ці показники [16]. У багатьох дослідженнях показано вищий вміст і більший внесок у сумарну кількість ремобілізованих із стебла ВРВ для другого (згори) і нижніх міжвузлів [10, 16, 23, 25–27]. Проте Ліу та співат. [20] повідомили про більший внесок у загальне накопичення й ремобілізацію ВРВ верхнього (підколосового) міжвузля. В дослідженнях, проведених із сортами озимої пшениці різного періоду селекції, виявлено, що новітній високопродуктивний сорт істотно переважав за депонувальною здатністю стебла сорти ранішої селекції і накопичував резервні вуглеводи переважно в нижніх міжвузлях стебла, тоді як менш продуктивні старі сорти — у двох верхніх [28].

У низці досліджень встановлено тісну позитивну кореляцію між накопиченням і ремобілізацією запасних ВРВ стебла та зерновою продуктивністю пшениці різних генотипів як за достатнього зволоження, так і за дії посухи [18, 19, 27, 29, 30]. Виявлено, що селекція на підвищення зернової продуктивності пшениці в різних регіонах вирощування супроводжувалася зростанням рівня накопичення резервних ВРВ у стеблі [29–32]. Вважають, що внаслідок значної генотипної варіабельності та високої успадкованості депонувальна здатність стебла є перспективним селекційним критерієм на високу продуктивність, особливо за посушливих умов [21, 33, 34]. В останні роки за допомогою повногеномного аналізу асоціацій (GWAS) ідентифіковано гени і нуклеотидні послідовності, які можуть слугувати селекційними маркерами високого вмісту резервних вуглеводів у стеблі пшениці [21, 34].

Водночас залишається актуальною розробка ефективного способу оцінювання депонувальної ємності стебла і визначення параметра, який би стабільно корелював із продуктивністю за змінних умов довкілля і давав змогу тестувати велику кількість селекційних зразків. Показники, що зазвичай використовують — вміст і загальна кількість ВРВ у стеблі одного пагона або в розрахунку на 1 м² посіву [17, 34–36] — доволі трудомісткі й незручні у зв'язку з великим обсягом рослинного матеріалу в зразках, які потрібно коректно відібрати, підготувати й проаналізувати. Очевидно, що оцінити вміст ВРВ лише в частині стебла, наприклад в окремому міжвузлі, значно простіше, тому важливо дослідити роль окремих сегментів стебла в депонуванні

резервних вуглеводів з метою виявлення показника, який би надійно репрезентував депонувальну ємність усього стебла за різних умов вирощування рослин. Крім того, істотне значення має період відбору проб (фаза розвитку), оскільки, як уже зазначалось, зовнішні чинники, зокрема посуха, впливають на динаміку накопичення й ремобілізації ВРВ у стеблі.

Метою нашої роботи було дослідити вплив посухи на динаміку накопичення й ремобілізації запасних вуглеводів в окремих частинах стебла різних за посухостійкістю сортів озимої пшениці, починаючи з фази цвітіння до повної стиглості зерна.

Методика

Дослідження проводили в умовах вегетаційного досліду на рослинах різних за чутливістю до посухи сортів озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.): Подольнка (псухостійкий, екологічно пластичний), Астарта (високоврожайний) і Наталка (чутливий до посухи, високобілковий). Рослини вирощували у вегетаційних посудинах на 10 кг ґрунту, удобреного 10 г нітроамофоски, за природного освітлення. Кількість рослин у посудині становила 15 шт. Добрива вносили в однакових кількостях при наповненні посудин ґрунтом і в середині фази виходу рослин у трубку (ВВСН34).

До початку експерименту з посухою, а в контрольному варіанті впродовж усієї вегетації вологість ґрунту в посудинах підтримували на рівні 60–70 % ПВ. У середині фази колосіння (ВВСН55) полив рослин дослідного варіанта припиняли, протягом 3 діб вологість ґрунту знижувалась до рівня 30 % ПВ, цей рівень підтримували упродовж наступних 7 діб. Період вегетації рослин за вологості ґрунту 30 % ПВ охоплював фазу цвітіння (ВВСН61–69). Після цього полив досліджуваних рослин відновлювали до рівня контролю (60–70 % ПВ), який підтримували до кінця вегетації. Вологість ґрунту в посудинах контролювали гравіметрично двічі на добу.

Інтенсивність фотосинтезу прапорцевих листків вимірювали в 1-шу добу досягнення вологості ґрунту 30 % ПВ, наприкінці періоду посухи (7-ма доба), а також після відновлення поливу у фазі молочної (ВВСН75) та воскової (ВВСН85) стиглості за контрольованих умов на установці, змонтованій на базі інфрачервоного газоаналізатора EGM 5 (PP Systems, США). Невідокремлені від рослин листки (по 2 паралельно) розміщували у термостатованій камері з розміром вікна 3 × 7 см та освітлювали світлодіодними прожекторами ТА-11 50W з колірною температурою 5200 К. Густина променевого потоку на рівні листків становила 1800 мкмоль/(м² · с) фотосинтетично активної радіації (ФАР), температура +25 °С. Через камеру продували атмосферне повітря зі швидкістю 1 л/хв. Інтенсивність фотосинтезу реєстрували через 40–50 хв після розміщення листків у камері, коли показники газообміну виходили на стаціонарний рівень. Показники газообміну розраховували за стандартними методиками [37].

Зразки для визначення вмісту вуглеводів і фітометричних показників відбирали, починаючи з 1-ї доби досягнення вологості ґрунту

30 % ПВ, у фазі цвітіння, молочної стиглості та повної стиглості зерна. Аналізували головні пагони 10 рослин із кожного варіанта.

Стебло розділяли на частини почавши згори: перше (верхнє/підколосове) міжвузля, друге міжвузля, нижні міжвузля (третє, четверте і п'яте) та листкові піхви зазначених міжвузлів, а потім об'єднували однакові сегменти стебла кожної рослини для проведення аналізів. Відразу після відбору зразки фіксували в термостаті за температури 120 °С протягом 30 хв. Після фіксації матеріал досушували за 65 °С до сталої маси, реєстрували масу сухої речовини зразка і розмелювали до порошкоподібного стану. Вміст водорозчинних вуглеводів визначали за методом Єрмакова та співавт. [38].

Валову кількість ВРВ у частинах стебла розраховували як добуток їх вмісту в сухій речовині на масу. Кількість ремобілізованих ВРВ оцінювали за різницею їхньої максимальної валової кількості і залишкової у фазу повної стиглості зерна. Вміст ВРВ визначали у трьох аналітичних повтореннях об'єданого зразка рослин кожного варіанта.

Фази розвитку рослин визначали за зовнішніми морфологічними змінами органів головного пагона за загальноприйнятою десятиковою шкалою [39]. Для знаходження показників зернової продуктивності рендомізовано відбирали по 20 рослин із кожного варіанта у фазу повної стиглості зерна. Повторність досліду — 5 посудин на варіант.

Дані оброблено статистично за допомогою програми Microsoft Excel згідно із загальноприйнятими методами варіаційної статистики з оцінюванням істотності різниць вибірових середніх за ANOVA-тестом, істотність кореляцій оцінювали за критерієм Фішера. На рисунках і в таблицях наведено значення середньоарифметичних і стандартних похибок середнього.

Результати та обговорення

За оптимального поливу сорт озимої пшениці Астарта вирізнявся вищою зерновою продуктивністю головного пагона і всієї рослини порівняно із сортами Наталка і Подолянка (табл. 1). Грунтова посуха в період цвітіння знижувала зернову продуктивність рослин усіх досліджених сортів, проте її вплив на сорти Астарта і Наталка був сильнішим, ніж на сорт Подолянка. Маса зерна з рослини у сорту Подолянка знизилася на 27 % порівняно з контролем, а в сортів Астарта і Наталка — на 48 і 49 % відповідно.

Слід зазначити, що зернова продуктивність колоса головного пагона знижувалась дещо менше, ніж усієї рослини, переважно внаслідок зменшення виповненості зернівок (маси 1000 зернин), тоді як кількість зерен зменшувалася здебільшого неістотно. Статистично достовірне зменшення кількості зерен зафіксовано тільки у високопродуктивного сорту Астарта. Натомість зернова продуктивність цілої рослини знижувалась у всіх сортів унаслідок як зменшення маси 1000 зернин, так і кількості зерен у колосах бічних пагонів, а також числа останніх. Оскільки елементи продуктивності бічних пагонів рослин пшениці в умовах вегетаційного дослідження формуються онтоге-

ТАБЛИЦЯ 1. Вплив 7-добової посухи за 30 % ПВ у період цвітіння (ВВСН 61—69) на зернову продуктивність рослин озимої пшениці

Варіант	Головний пагін			Рослина		
	Маса зерна, г	Кількість зерен, шт.	Маса 1000 зернин, г	Маса зерна, г	Кількість зерен, шт.	Маса 1000 зернин, г
Подолянка						
Контроль	1,43±0,06	33,1±1,1	43,3±1,3	2,44±0,24	61,9±6,2	39,5±1,0
Дослід	1,21±0,10	31,8±1,3	37,0±1,8*	1,78±0,20*	47,7±4,4	36,1±1,5
% контролю	84,5	96,2	85,3	72,8	77,0	91,4
Астарта						
Контроль	2,21±0,09	46,2±0,9	47,7±1,3	3,54±0,12	81,7±2,8	43,8±1,2
Дослід	1,36±0,09*	37,9±1,5*	35,3±1,7*	1,84±0,10*	59,0±3,1*	31,8±1,4*
% контролю	61,4	82,0	74,0	51,8	72,2	72,7
Наталка						
Контроль	1,55±0,07	34,3±1,1	45,3±1,2	2,48±0,19	63,0±4,8	39,9±1,1
Дослід	0,93±0,07*	33,4±1,5	27,7±1,5*	1,26±0,12*	47,8±3,7*	25,9±1,3*
% контролю	60,1	97,4	61,2	50,8	75,8	64,8

*Тут і в табл. 2 різниця з контролем достовірна за $p < 0,05$.

нетично дещо пізніше, ніж головного, отримані дані свідчать, що основним чинником зниження зернової продуктивності рослин був дефіцит асимілятів у період наливання зерна (і формування зернівок частини бічних пагонів) унаслідок зумовлених дією посухи пошкоджень фотосинтетичного апарату. Водночас безпосередній вплив посухи на процеси репродуктивного розвитку, що виявлявся через зменшення кількості зерен головного пагона, у нашому досліді був істотним тільки для сорту Астарта.

За оптимального поливу рослини контрольного варіанта всіх досліджених сортів мали доволі подібну динаміку інтенсивності фотосинтезу прапорцевого листка (рис. 1). На початку фази цвітіння у сортів Наталка й Астарта рівень асиміляції CO_2 був дещо вищим, ніж у сорту Подолянка, а наприкінці наливання зерна, коли процеси старіння листків пришвидшувались, інтенсивність фотосинтезу в сорту Астарта спадала менше й майже удвічі перевищувала значення, властиві сортам Наталка і Подолянка.

Обмеження поливу по-різному знижувало фотосинтетичну активність у досліджуваних сортів. У сорту Подолянка на 1-шу добу досягнення вологості ґрунту 30 % ПВ активність асиміляції CO_2 зменшувалася до 75 % відносно контролю, проте в подальшому вона стабілізувалась і залишалась на рівні 72—78 % контролю, зміни цього показника були подібними до онтогенетичних змін у рослин контрольного варіанта (див. рис. 1). У сорту Наталка інтенсивність фотосинтезу вже на 1-шу добу посухи за 30 % ПВ знизилась у 2 рази порівняно з контролем, а до кінця періоду посухи ще майже вдвічі порівняно з 1-ю добою і становила лише 30 % рівня контрольних рослин. Після відновлення достатнього поливу фотоасиміляційна активність прапорцевого листка залишилася на такому ж низькому рівні і

ВПЛИВ ПОСУХИ У ФАЗУ ЦВІТІННЯ

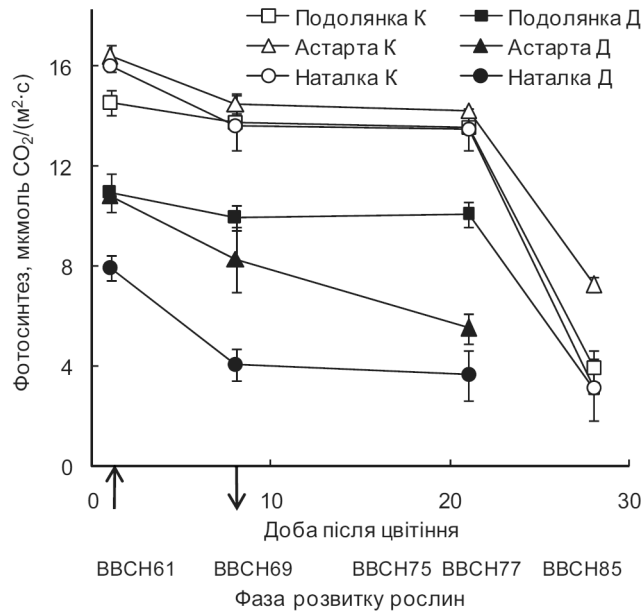


Рис. 1. Вплив 7-добової посухи за 30 % ПВ у період цвітіння (ВВСН 61—69) на інтенсивність фотосинтезу прапорцевого листка сортів озимої пшениці. Тут і на рис. 2—4 стрілками позначено початок і закінчення посухи (К — контроль, Д — дослід)

була повністю втрачена до фази воскової стиглості зерна. Сорт Астарта посідав проміжне положення за чутливістю фотосинтетичного апарату до посухи. На 1-шу добу посухи інтенсивність фотосинтезу дослідних рослин становила близько 66 %, наприкінці періоду посухи — 57 % контролю. Після відновлення оптимального режиму поливу асиміляційна активність продовжувала знижуватись і, як і в сорту Наталка, прапорцевий листок рослин сорту Астарта втрачав фотосинтетичну активність у фазу воскової стиглості зерна.

Згідно з отриманими даними, сорт Подолянка вирізнявся підвищеними стійкістю й адаптивністю фотосинтетичного апарату до дії посухи порівняно із сортами Астарта і Наталка, тому в умовах обмеженого вологозабезпечення та після припинення дії стресора він зберігав вищу активність асиміляції CO_2 і більшу тривалість функціонування прапорцевого листка. Такі властивості рослин сорту Подолянка зазначені й в інших експериментах [30, 40]. Навпаки, у сорту Астарта й особливо в сорту Наталка посуха спричинювала незворотні пошкодження фотосинтетичного апарату, що не тільки знижувало асиміляцію CO_2 під час дії стресора, а й індукувало передчасне старіння фотосинтетичного апарату і втрату фотосинтетичної активності прапорцевого листка. Раніше ми встановили, що короткочасна посуха у фазу цвітіння індукує передчасне старіння прапорцевого листка в сорту Наталка, що супроводжується деградацією білків фотосинтетичного апарату й, очевидно, зумовлюється генетично запрограмованою більш ранньою ремобілізацією азотовмісних сполук із листків до колоса, що забезпечує високий вміст білка в зернівках цього сорту [41].

Валова кількість резервних ВРВ в окремих частинах стебла рослин пшениці визначається питомим вмістом ВРВ та масою цих час-

тин. Динаміка питомого вмісту ВРВ упродовж періоду репродуктивного розвитку значно різнилася залежно від сорту, частини стебла та умов вологозабезпеченості рослин (рис. 2). Найвищий питомий вміст ВРВ був характерним для другого (рахуючи згори) міжвузля стебла у всіх досліджених сортів за обох режимів поливу. У верхньому міжвузлі та в листових піхвах вміст ВРВ був здебільшого найменшим. У нижніх міжвузлях переважно спостерігали проміжні значення вмісту ВРВ за винятком дослідних рослин сорту Наталка, в яких вони були найменшими. Сорт Подолянка характеризувався вищими рівнями ВРВ, ніж сорти Наталка та Астарта в умовах як оптимального, так і обмеженого поливу.

За оптимального поливу в другому й нижніх міжвузлях стебла всіх сортів питомий вміст ВРВ від початку цвітіння зростав (особливо різко в сорту Подолянка), досягав максимуму на 17-ту добу після цвітіння — у фазу молочної стиглості зерна (ВВСН75), після чого

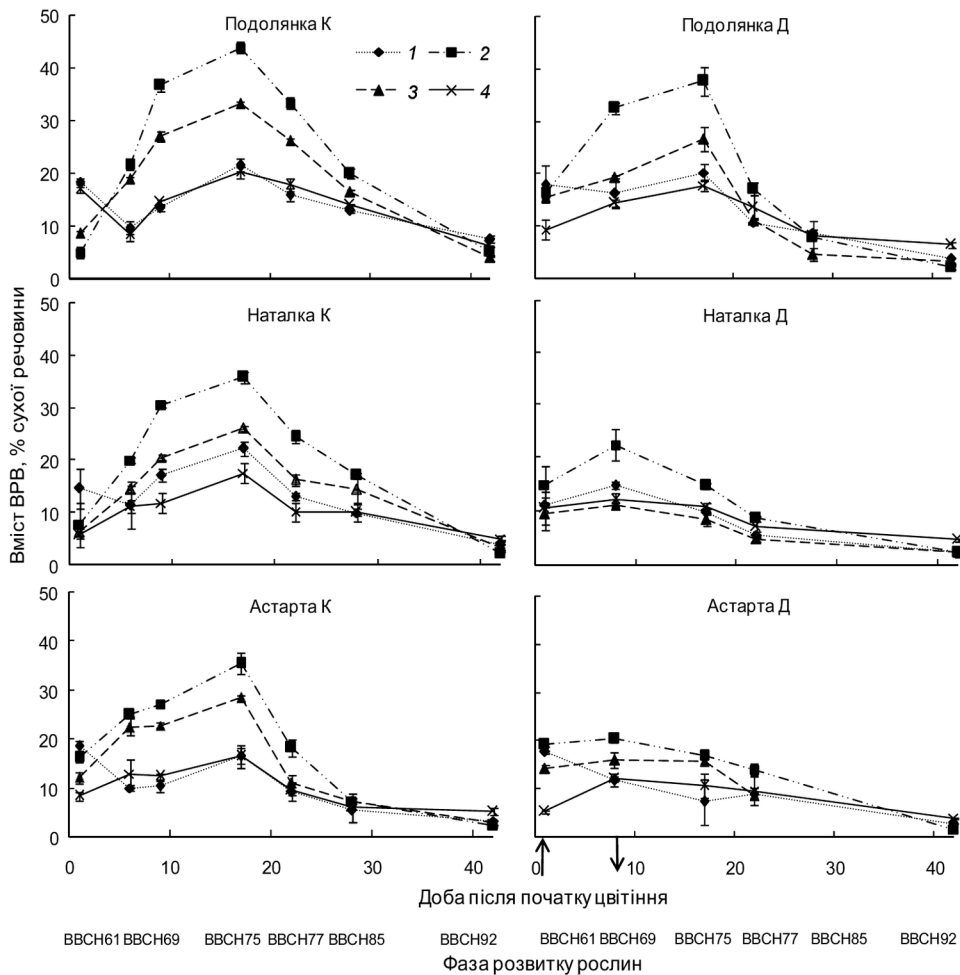


Рис. 2. Динаміка питомого вмісту ВРВ у міжвузлях стебла і листових піхвах у сортів озимої пшениці за оптимального зволоження (К) і дії короточасної посухи у фазу цвітіння (Д):

1 — верхнє міжвузля; 2 — друге міжвузля; 3 — нижні міжвузля; 4 — піхви

послідовно знижувався до фази повної стиглості зерна внаслідок ремобілізації асимілятів на наливання зернівок. Динаміка вмісту ВРВ в інших частинах пагона дещо відрізнялася. У верхньому міжвузлі всіх сортів, а також у листових піхвах рослин сорту Подолянка на початку цвітіння було зафіксовано високий вміст ВРВ, який знижувався до кінця цвітіння, а потім залежно від сорту різною мірою зростав і знову знижувався при завершенні репродуктивного розвитку. В листових піхвах сортів Наталка й Астарта спостерігали деяке підвищення вмісту ВРВ з початку цвітіння впродовж 17 діб і його подальше зниження, проте динаміка була виражена набагато слабкіше, і максимальний вміст ВРВ був значно меншим порівняно з другим і нижніми міжвузлями.

Обмеження поливу в період цвітіння змінювало динаміку і рівень накопичення ВРВ у частинах стебла, особливо істотно в сортів Наталка й Астарта (див. рис. 2). Варто зазначити, що на 1-шу добу досягнення вологості ґрунту 30 % ПВ питомий вміст ВРВ зростав порівняно з контролем майже у всіх сегментах стебла в усіх сортів, що очевидно відображало характерну для дії посухи адаптивну реакцію — підвищення вмісту вуглеводів як осмопротекторів [42].

У сорту Подолянка за дії посухи зменшувалось накопичення ВРВ у другому й нижніх міжвузлях. Максимальний вміст ВРВ у дослідних рослин порівняно з контрольними в цих міжвузлях був нижчий на 14 і 20 % відповідно. Індуковані посухою зміни вмісту ВРВ у верхньому міжвузлі і листових піхвах були загалом слабкішими, хоча в листових піхвах вміст ВРВ на початку дії стресора був істотно нижчим порівняно з контролем, але підвищувався наприкінці періоду посухи. Водночас у загальних рисах онтогенетична динаміка питомого вмісту ВРВ у дослідних рослин сорту Подолянка змінювалася мало, максимальний рівень накопичення ВРВ зафіксовано на 17-ту добу після цвітіння, як і в контролі, проте зниження вмісту ВРВ у другій половині репродуктивного періоду було стрімкішим, очевидно внаслідок меншого забезпечення рослин фотоасимілятатами поточно-го фотосинтезу.

Зміни динаміки питомого вмісту ВРВ у стеблі дослідних рослин сортів Наталка й Астарта були значнішими. Максимальний вміст ВРВ в окремих сегментах пагона зафіксовано на 8-му добу після цвітіння, в подальшому вони знижувались або виявляли тенденцію до зниження. У сорту Наталка максимальний вміст ВРВ у листових піхвах, верхньому і другому міжвузлях дослідних рослин був меншим порівняно з контролем відповідно на 32, 34 і 38 %. Найбільше зниження вмісту ВРВ відносно контролю (58 %) зафіксовано в нижніх міжвузлях.

У більшості сегментів стебла дослідних рослин сорту Астарта, за винятком листових піхв, істотного онтогенетичного зростання вмісту ВРВ не виявлено. У верхньому міжвузлі рівень ВРВ знижувався від початку цвітіння. Порівняно з контролем максимальний вміст ВРВ у листових піхвах, верхньому, другому й нижніх міжвузлях дослідних рослин був меншим відповідно на 26, 27, 42 і 43 %.

Наприкінці вегетації у фазу повної стиглості в контрольних і дослідних рослин усіх сортів питомий вміст ВРВ знижувався до міні-

мальних значень у діапазоні 2,2—7,5 % маси сухої речовини практично однаково для різних міжвузлів стебла. Найбільші значення (3,9—7,5 % маси сухої речовини) були характерними для контрольних рослин сорту Подолянка, найменші (2,2—4,6 % маси сухої речовини) — для дослідного варіанта сорту Наталка. Залишковий вміст ВРВ у листкових піхвах був переважно майже в 2 рази більшим, ніж у міжвузлях стебла, за винятком сорту Подолянка, для якого характерні великі значення у верхньому і другому міжвузлях у контрольному варіанті.

Маса сухої речовини стебла у досліджених сортів пшениці зростала, головним чином, упродовж цвітіння і знижувалась наприкінці вегетації як у контрольних, так і в дослідних рослин (рис. 3). Найбільше змінювались маси нижніх міжвузлів. Маси верхнього і другого міжвузлів та листкових піхв протягом досліджуваного періоду змінювали-

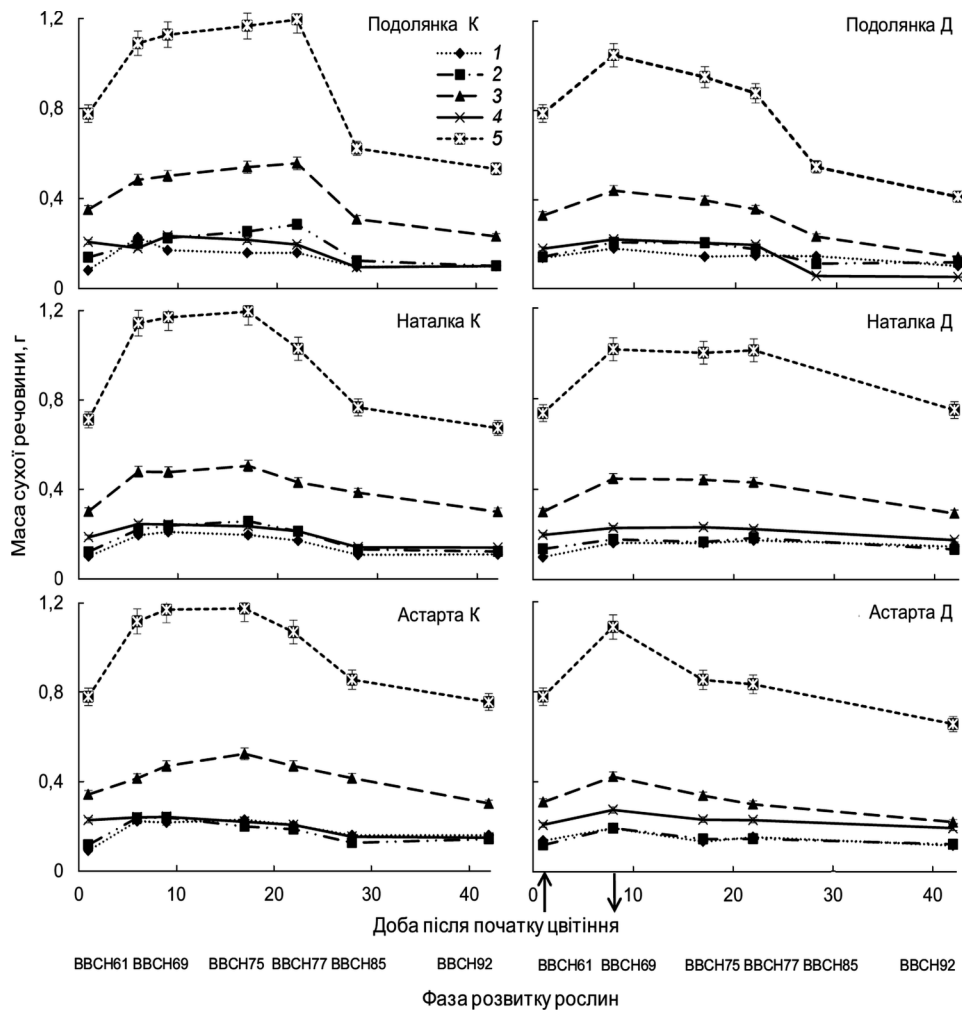


Рис. 3. Динаміка маси сухої речовини стебла, окремих міжвузлів і листкових піхв у сортів озимої пшениці за оптимального зволоження (К) і дії короткочасної посухи у фазу цвітіння (Д):

1 — верхнє міжвузля; 2 — друге міжвузля; 3 — нижні міжвузля; 4 — піхви; 5 — стебло в цілому

ся значно менше. При цьому маси нижніх міжвузлів у більшості варіантів були приблизно вдвічі вищими, ніж в інших частинах стебла.

За оптимального режиму поливу загальна маса стебла досліджених сортів у період максимальних значень була практично однаковою. Початок зменшення маси сухої речовини стебла зафіксовано на 17-ту добу від початку цвітіння в сортів Наталка й Астарта і на 22-гу — у сорту Подолянка. В останнього це зменшення наприкінці вегетації було істотно більшим і становило понад 64 % максимального значення, тоді як у сортів Наталка й Астарта — відповідно 46 і 40 %. За посухи зменшувалось накопичення маси стебла головного пагона (за максимальними значеннями) у сортів Подолянка, Наталка і Астарта відповідно на 20, 14 і 8 %, а також пришвидшувався початок зменшення маси у сортів Подолянка й Астарта. У дослідних рослин сорту Наталка маси сухої речовини стебла в цілому та окремих його частин зменшувалися лише наприкінці вегетації. Зменшення маси стебла в рослин сорту Наталка, що зазнали дії посухи, становило 25 %, в сорту Астарта — майже 40 % і в сорту Подолянка — 54 % максимальних значень.

Динаміка валового вмісту ВРВ у стеблі та окремих його частинах упродовж досліджуваного періоду загалом була більш подібною до змін питомого вмісту ВРВ, ніж до змін маси сухої речовини (рис. 4). За оптимального режиму поливу кількість ВРВ у всіх сортів досягала максимального рівня на 17-ту добу після початку цвітіння, потім різко знижувалася внаслідок ремобілізації для наливання зернівок. При цьому валова кількість ВРВ зростала більше, ніж питомий вміст, оскільки збільшувалась також маса стебла. Максимальне накопичення ВРВ у стеблі рослин сорту Астарта було на 20 % меншим, ніж у сорту Подолянка, а в сорту Наталка — на 16 %.

Впродовж 17 діб після цвітіння за оптимального поливу валові кількості ВРВ у стеблах рослин сортів Подолянка, Наталка й Астарта загалом зростали відповідно більш як у 4 та майже в 6 і в 3 рази. Найбільше зростання згаданого показника в цей період зафіксовано для другого міжвузля в сортів Подолянка і Наталка (відповідно у 16 і 10 разів). У сорту Астарта приріст валової кількості ВРВ після цвітіння був менший і відносно однаковий у всіх сегментах стебла (від 1,9 раза в листових піхвах до 3,8 раза в другому міжвузлі). Онтогенетичні зміни валової кількості ВРВ у листових піхвах і верхньому міжвузлі, як і їх внесок у загальне накопичення ВРВ у стеблі, в усіх сортів були мінімальними. Найбільша частка в запасанні резервних ВРВ у стеблах рослин сортів Подолянка, Наталка та Астарта належала сумарно трьом нижнім міжвузлям і становила відповідно близько 49, 42 та 51 %. У цьому разі в двох перших сортів у другому міжвузлі накопичувалося 30 %, а в сорту Астарта — 24 % валової кількості ВРВ стебла. Частки підколосового міжвузля і листових піхв у накопиченні ВРВ були близькими в усіх сортів і в середньому становили майже 12 %.

Дефіцит ґрунтової вологи впродовж 7 діб у період цвітіння негативно впливав на накопичення ВРВ у стеблі дослідних рослин усіх трьох сортів. Більшою мірою посуха впливала на сорти Наталка й Астарта, в яких істотно скорочувався період накопичення ВРВ (до 8 діб

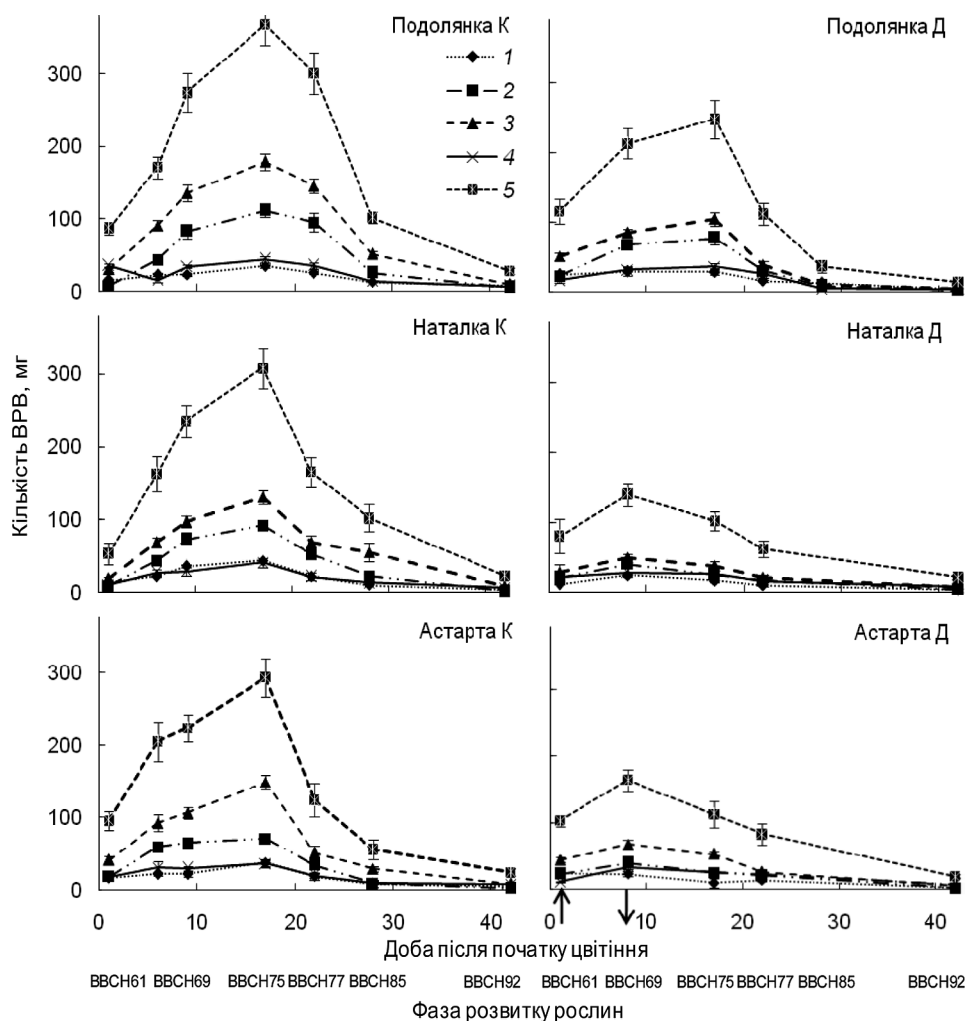


Рис. 4. Динаміка валової кількості ВРВ у стеблі, окремих міжвузлях і листкових піхвах сортів озимої пшениці за оптимального зволоження (К) і дії короткочасної посухи у фазу цвітіння (Д):

1 — верхнє міжвузля; 2 — друге міжвузля; 3 — нижні міжвузля; 4 — піхви; 5 — стебло в цілому

після початку цвітіння). У дослідних рослин сорту Подолянка, як і в контрольних, максимальну валову кількість ВРВ у стеблі зафіксовано на 17-ту добу після початку цвітіння. Порівняно з контролем максимальний рівень накопичення ВРВ у стеблі рослин сорту Подолянка знизився на 33 %, сорту Наталка — на 55 %, а сорту Астарта — на 44 %. За дії посухи накопичення резервних ВРВ найсильніше зменшувалося в нижніх і другому міжвузлях. Ступені такого зниження відносно контролю в другому міжвузлі рослин сортів Подолянка, Наталка та Астарта становили відповідно 31, 57 і 44 %, а в нижніх — 41, 63 і 54 %. Зміни максимальних валових кількостей ВРВ у листкових піхвах і верхньому міжвузлі за дії посухи загалом були меншими, оскільки менш вираженим був вплив стресора на питомий вміст ВРВ у зазначених сегментах. Це привело до деякого підвищення частки верхнього міжвузля і листкових піхв у сумарному накопиченні ВРВ у

стеблі та відповідно невеликого зменшення часток нижніх і другого міжвузлів. Проте останні все ж залишалися найбільшими і становили у сортів Подолянка, Наталка й Астарта відповідно 42, 35 і 41 % для нижніх міжвузлів та 31, 28 і 24 % — для другого.

Залишкові кількості ВРВ наприкінці вегетації в окремих сегментах пагона статистично достовірно не відрізнялися в межах певного варіанта в усіх сортів. Водночас слід зазначити, що відносно максимальних значень у контрольних і дослідних рослин вони в середньому становили відповідно 3,8 і 5,5 % для другого міжвузля та 5,5 і 9,0 % — для нижніх міжвузлів, проте для верхнього міжвузля спостерігались вищі значення — 15,0 і 13,3 %, а для листових піхв — 17,4 і 20,6 %. Більші відносні значення залишкових кількостей ВРВ у листових піхвах і верхньому міжвузлі свідчать про нижчу ефективність реутилізації асимілятів із цих частин стебла порівняно з другим і нижніми міжвузлями.

За різницею між максимальними рівнями валової кількості ВРВ у період репродуктивного розвитку та її значеннями в фазу повної стиглості зерна оцінювали кількість депонованих ВРВ, що були ремобілізовані під час наливання зерна з окремих сегментів стебла (табл. 2). Найбільшу кількість ВРВ, ремобілізованих із стебла загалом, виявлено в екологічно пластичного посухостійкого сорту Подолянка як за оптимального режиму поливу, так і за дії посухи. У контрольному варіанті сорт Подолянка переважав сорти Наталка й Астарта відповідно на 19 і 26 %, а в дослідному — на 97 і 59 %. Втім зазначені міжсортіві відмінності були статистично достовірними лише за дії стресу.

Найбільші кількості ВРВ були ремобілізовані з нижніх міжвузлів (третього, четвертого і п'ятого) і становили в середньому близько 48 % сумарної в контрольних рослин і 40 % — у дослідних. Частка

ТАБЛИЦЯ 2. Кількість ремобілізованих ВРВ (мг) з окремих сегментів головного стебла озимої пшениці різних сортів (у дужках вказано відсоток частки сегмента від сумарного значення)

Варіант	Міжвузля			Листкові піхви	Сума
	1	2	3–5		
Подолянка					
Контроль	26,5±3,4 (7,6 %)	104,6±10,4 (30,9 %)	169,6±13,3 (50,2 %)	37,3±5,7 (11,0 %)	338,0±33,0
Дослід	25,0±4,6 (10,7 %)	74,5±10,2* (32,0 %)	100,4±11,0* (43,1 %)	33,1±4,6 (14,2 %)	233,0±30,0*
Наталка					
Контроль	39,3±6,0 (13,8 %)	90,0±7,8 (31,6 %)	121,5±11,4 (42,6 %)	34,2±7,6 (12,0 %)	285,0±32,8
Дослід	20,7±3,4* (17,7 %)	36,4±5,8* (31,3 %)	42,2±6,0* (34,5 %)	19,3±4,9 (16,5 %)	118,5±20,0*
Астарта					
Контроль	32,7±6,2 (12,1 %)	67,7±6,6 (25,2 %)	140,2±12,4 (52,1 %)	28,6±6,6 (10,6 %)	269,1±31,7
Дослід	21,6±2,4 (14,7 %)	37,6±3,4* (25,6 %)	61,6±7,6* (42,1 %)	25,8±3,8 (17,6 %)	146,5±19,0*

другого міжвузля становила близько 30 % за обох режимів поливу. Найменші кількості ВРВ ремобілізувалися з підколосового міжвузля та листкових піхв — у середньому близько 11 і 14 та 11 і 16 % відповідно в контрольних і дослідних рослин.

Вплив посухи у фазу цвітіння на кількість ремобілізованих ВРВ у сорту Подолянка був слабшим, ніж у сортів Наталка й Астарта. Значення цього показника в дослідних рослин першого сорту зменшувалося на 31 % порівняно з контролем, а в двох останніх — відповідно на 58 і 46 %. У всіх сортів найбільше зменшувалися кількості ремобілізованих ВРВ із нижніх міжвузлів (у середньому на 54 %), дещо менше — з другого (на 45 %) і найменше — з верхнього міжвузля і листкових піхв (відповідно на 29 і 22 %). Для двох останніх частин стебла різниця між контрольним і дослідним варіантами була статистично недостовірною.

Загалом ефективність ремобілізації ВРВ зі стебла (кількість ремобілізованих ВРВ відносно максимального рівня накопичення) була високою і близькою в усіх трьох сортів незалежно від режиму поливу. Вона практично не відрізнялась у контрольному й дослідному варіантах у сортів Подолянка та Астарта (відповідно 92,4 і 94,1 та 91,8 і 89,2 %), а в сорту Наталка виявлялась тенденція до зниження в підданих посусі рослин (85,0 % проти 92,5 % в контролі). Ефективність ремобілізації ВРВ у верхньому міжвузлі й листкових піхвах в середньому за обох режимів була дещо меншою (86,8 і 81,0 %), ніж у другому й нижніх міжвузлях (95,3 і 92,5 %).

Внесок депонованих ВРВ у зернову продуктивність колоса в сорту Подолянка був більшим, ніж у сортів Наталка й Астарта, як за оптимального режиму зволоження, так і за дії посухи. Кількість ремобілізованих ВРВ у контрольних рослин сорту Подолянка становила 23,6 % маси зерна з колоса головного пагона, в сорту Наталка — 18,2 %, у сорту Астарта — лише 11,6 %. У дослідних рослин частка ремобілізованих ВРВ у зерновій продуктивності головного пагона зменшувалася в сорту Подолянка до 19,3 %, в сорту Наталка — до 12,5 %, в сорту Астарта — до 10,8 %.

Згідно з отриманими результатами, екологічно пластичний сорт Подолянка має більшу здатність запасати резервні ВРВ і ремобілізувати їх для наливання зерна, ніж менш стійкі до посухи високопродуктивний сорт Астарта і високобілковий сорт Наталка як за оптимальних умов, так і за дефіциту вологи. Внесок депонованих асимілятів у зернову продуктивність також був більшим у сорту Подолянка. У цьому разі кількість ремобілізованих із стебла ВРВ визначалась перш за все кількістю накопичених ВРВ, а не ефективністю їхньої ремобілізації, яка мало відрізнялася в досліджених сортів. Подібні результати отримали й інші дослідники [18, 20, 22, 23, 25].

Показники накопичення ВРВ у стеблі та окремих його сегментах у рослин різних сортів за різних умов зволоження тісно корелювали з інтенсивністю фотосинтезу (табл. 3, рис. 5). Питомий вміст і кількість накопичених ВРВ у стеблі рослин дослідного варіанта зменшувались слабкіше в сортів із меншим пошкодженням фотосинтетичного апарату, що зберігали більшу інтенсивність фотосинтезу. Водночас, як видно з рис. 5, для рослин контрольного варіанта за-

ВПЛИВ ПОСУХИ У ФАЗУ ЦВІТІННЯ

ТАБЛИЦЯ 3. Коефіцієнти лінійної кореляції між показниками вмісту водорозчинних вуглеводів у сегментах стебла головного пагона, активністю фотосинтетичного апарату, загальною кількістю ремобілізованих водорозчинних вуглеводів із стебла та елементами структури зернової продуктивності рослин сортів озимої пшениці, вирощених за різних умов зволоження

Показник	Питомий вміст				Валова кількість у стеблі
	Верхнє міжвузля	Друге міжвузля	Нижні міжвузля	Листкові піхви	
Інтенсивність фотосинтезу	0,621	0,795*	0,913*	0,800*	0,917*
Кількість ремобілізованих ВРВ	0,823*	0,948*	0,969*	0,954*	0,999*
Головний пагін					
Маса зерна	0,103	0,381	0,572	0,341	0,543
Кількість зерен	-0,411	-0,105	0,107	-0,163	0,060
Маса 1000 зернин	0,544	0,714	0,848*	0,712	0,859*
Ціла рослина					
Маса зерна	0,266	0,534	0,693	0,495	0,688
Кількість зерен	0,017	0,292	0,488	0,255	0,509
Маса 1000 зернин	0,574	0,778	0,897*	0,766	0,867*

* Кореляція достовірна за $p \leq 0,05$.

лежності між інтенсивністю фотосинтезу і депонувальною ємністю стебла не виявлено. У сорту Подолянка накопичувалось більше резервних вуглеводів (див. рис. 4), хоча інтенсивність фотосинтезу в сорту Астарта і частково в сорту Наталка в період активного накопичення ВРВ (див. рис. 2) в стеблі була вищою. Крім того, спричинені посухою зміни маси пагона і вмісту ВРВ у стеблі рослин сорту Подолянка були практично однаковими, тоді як у сортів Наталка й Астарта вміст ВРВ зменшувався більше, ніж маса пагона.

Отримані дані дають підставу стверджувати, що сорт Подолянка має більш виражену здатність до депонування в стеблі продуктів фотосинтезу в період до початку наливання зерна як за оптимальних

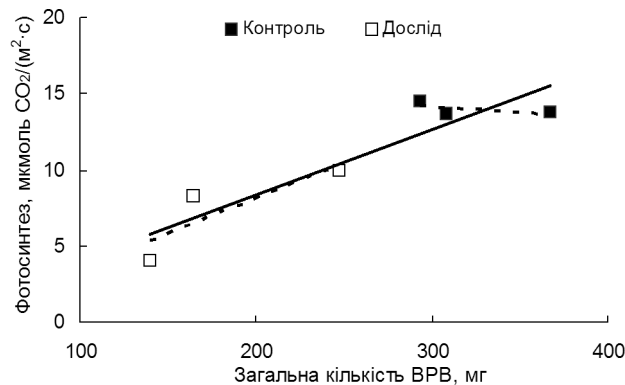


Рис. 5. Залежність між інтенсивністю фотосинтезу прапорцевого листка на 7-му добу посухи за 30 % ПВ і максимальною валовою кількістю водорозчинних вуглеводів у стеблі сортів озимої пшениці (пунктирні лінії — тренди залежності для контрольної-го і дослідного варіантів, суцільна лінія — для об'єднаної вибірки)

умов росту, так і за дефіциту фотоасимілятів внаслідок дії посухи. При цьому за достатнього зволоження більша кількість депонованих ВРВ у сорту Подолянка, ніж у сортів Астарта й Наталка, не була зумовлена вищою інтенсивністю асиміляції CO_2 , а визначалась особливостями розподілу асимілятів. Більше накопичення резервних ВРВ у стеблі створює для сорту Подолянка сприятливіші умови під час наливання зерна за дії стресових чинників та є, очевидно, одним з компонентів забезпечення екологічної пластичності. Крім того, є свідчення, що депонування асимілятів у стеблі відіграє роль альтернативного акцептора, що сприяє розвантаженню фотосинтетичного апарату й підтриманню його функціональної активності [43].

Валова кількість депонованих ВРВ у стеблі головного пагона загалом позитивно корелювала з показниками зернової продуктивності, хоча статистично достовірну кореляцію зафіксовано лише для маси 1000 зернин (див. табл. 3). При цьому для показників продуктивності цілої рослини значення коефіцієнта кореляції вищі, ніж для головного пагона.

Тісний позитивний зв'язок депонувальної ємності стебла з масою зернівки/масою 1000 зернин встановлений у багатьох дослідженнях [26, 34, 36, 44], що є доволі очевидним, оскільки запасні ВРВ ремобілізуються під час наливання зерна. У нашому досліді валова кількість ВРВ у стеблі не корелювала з кількістю зерен у колосі головного пагона, проте виявлено середню позитивну кореляцію з кількістю зерен із цілої рослини. Логічно припустити, що деяка частина депонованих у стеблі головного пагона асимілятів використовується також для формування елементів продуктивності колоса бічних пагонів, які розвивалися пізніше, ніж головний.

Як уже зазначалось, наведені в літературі дані щодо вагомості ролі окремих міжвузлів у депонувальній функції стебла є доволі варіабельними. У нашому дослідженні найбільша кількість ВРВ накопичувалась і ремобілізувалася в трьох нижніх міжвузлях стебла, хоча розмах варіабельності був доволі значним — від 35 % загальної кількості ремобілізованих зі стебла ВРВ у дослідного варіанта сорту Наталка до 52 % у контрольних рослин сорту Астарта. Наступним за значущістю було друге міжвузля з часткою ремобілізованих ВРВ стебла від 26 до 32 %. При цьому маса другого міжвузля була приблизно вдвічі меншою, ніж нижніх міжвузлів, проте питомий вміст ВРВ в ньому був найвищим серед досліджених сегментів стебла. Частина верхнього міжвузля і листкових піхв у загальній кількості ремобілізованих зі стебла ВРВ виявилась у 2—3 рази меншою, ніж другого міжвузля, хоча ці частини стебла здебільшого практично однакові за масою. Варто також зазначити, що зміни кількості депонованих ВРВ, спричинені впливом посухи, в другому й нижніх міжвузлях більші, ніж у верхньому міжвузлі та листкових піхвах, і вони головним чином визначали зниження депонувальної ємності стебла загалом у рослин дослідного варіанта.

Переважна роль другого і третього (рахуючи згори) міжвузлів, порівняно з верхнім, у депонуванні запасних ВРВ зазначена в багатьох дослідженнях [10, 16, 23, 25, 26]. Більший внесок у формування маси зерна сухої речовини, ремобілізованої з третього і другого

міжвузлів, порівняно з верхнім, виявлено в дослідженнях восьми те-хаських елітних селекційних ліній озимої пшениці, навіть при тому, що верхнє було найбільшим міжвузлям за масою і довжиною [45]. Водночас саме через значний розмір (близько 50 % висоти всієї рослини) у китайських сортів, досліджених Ліу та співавт. [20], найбільше запасних ВРВ накопичувалося у верхньому міжвузлі, хоча питомий вміст ВРВ у ньому був меншим, ніж у другому.

Згідно з даними кореляційного аналізу, питомий вміст ВРВ у всіх міжвузлях тісно позитивно корелював із кількістю ремобілізованих ВРВ із стебла загалом (див. табл. 3). Проте коефіцієнти кореляції вмісту ВРВ з показниками зернової продуктивності для верхнього міжвузля були значно меншими, ніж для другого і нижніх міжвузлів. Найтіснішу статистично достовірну кореляцію виявлено для маси 1000 зернин і вмісту ВРВ у нижніх міжвузлях. Коефіцієнти кореляції й показники зернової продуктивності для вмісту ВРВ у нижніх міжвузлях і для валової кількості ВРВ у стеблі загалом були практично однаковими. Отже, хоча вміст ВРВ у кожному сегменті стебла може бути добрим показником загальної депонувальної ємності стебла, для оцінки її зв'язків із зерновою продуктивністю найбільш репрезентативними є дані для другого і нижніх міжвузлів.

Слід зазначити, що в нашому дослідженні за короткочасної посухи в період цвітіння зменшувалась кількість накопичених резервних ВРВ у стеблі, хоча тимчасово підвищувався їх питомий вміст, зокрема на початкових етапах стресу. Збільшення вмісту розчинних вуглеводів відображає адаптивну реакцію рослинного організму, спрямовану на захист клітинних структур від осмотичного стресу [42], а зменшення кількості депонованих ВРВ є результатом пошкодження і зниження активності фотосинтетичного апарату. Разом з тим дефіцит вологи пришвидшував початок ремобілізації ВРВ із стебла, що в поєднанні зі зменшенням фотосинтетичної активності призводило до зменшення часу досягнення максимального вмісту ВРВ на раніший строк. Такі самі закономірності виявили Ліу та співавт. [20]. Комплексний характер впливу посухи на вміст і накопичення вуглеводів у стеблі вказує на критично важливу необхідність урахування особливостей часової динаміки дії стресового чинника і накопичення ВРВ при відборі зразків для оцінювання депонувальної здатності стебла пшениці за умов посухи.

Отже, сорт Подолянка має більшу здатність накопичувати резервні ВРВ і ремобілізувати їх для наливання зерна порівняно з високопродуктивним сортом Астарт і високобілковим сортом Наталка, що є одним із чинників забезпечення його високої екологічної пластичності і, зокрема, стійкості до посухи. Підвищене накопичення запасних асимілятів за оптимального зволоження у сорту Подолянка не пов'язане з вищою активністю фотосинтезу, а, очевидно, зумовлене особливостями розподілу асимілятів у донорно-акцепторній системі рослин з підвищеною пріоритетністю депонування вуглеводів у стеблі. Проте за дії посухи рівень накопичення резервних ВРВ значною мірою залежав від ступеня збереження фотосинтетичної активності листків.

За оптимальних умов більша частина запасних ВРВ накопичується в стеблі після початку цвітіння колоса впродовж тривалого пе-

ріоду до початку інтенсивного наливання зернівок. Короткочасна посуха у фазу цвітіння істотно зменшувала загальну кількість депонованих ВРВ у стеблі, хоча на початку стресу підвищувала їх питомий вміст, пришвидшувала ремобілізацію і скорочувала період накопичення, що вказує на необхідність урахування особливостей часової динаміки накопичення ВРВ та дії стресових чинників при доборі зразків для оцінювання депонувальної здатності стебла пшениці за несприятливих умов довкілля. Найвищі рівні питомого вмісту і найбільша частка депонованих ВРВ у стеблах досліджених сортів за обох режимів поливу виявлені в другому й нижніх міжвузлях. Вміст ВРВ у цих міжвузлях найтісніше позитивно корелював із показниками зернової продуктивності, що дає підставу вважати їх найбільш репрезентативними для оцінювання депонувальної ємності стебла.

REFERENCES

1. Shiferaw, B., Smale, M., Braun, H.J., Duveiller, E., Reynolds, M. & Muricho, G. (2013). Crops that feed the world 10. Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. *Food Sec.*, 5, pp. 291-317. <https://doi.org/10.1007/s12571-013-0263-y>
2. Daryanto, S., Wang, L. & Jacinthe, P.A. (2017). Global synthesis of drought effects on cereal, legume, tuber and root crops production: A review. *Agricultural Water Management*, 179, pp. 18-33. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.04.022>
3. Senapati, N., Stratonovitch, P., Paul, M.J. & Semenov, M.A. (2019). Drought tolerance during reproductive development is important for increasing wheat yield potential under climate change in Europe. *J. Exp. Bot.*, 70, No. 9, pp. 2549-2560. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery226>
4. Morgun, V.V., Stasik, O.O., Kiriziy, D.A., Sokolovska-Sergiienko, O.G. & Makharynska, N.M. (2019). Effects of drought at different periods of wheat development on the leaf photosynthetic apparatus and productivity. *Regul. Mech. Biosyst.*, 10, No. 4, pp. 406-414. <https://doi.org/10.15421/021961>
5. Leng, G. & Hall, J. (2019). Crop yield sensitivity of global major agricultural countries to droughts and the projected changes in the future. *Science of the Total Environment*, 654, pp. 811-821. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.434>
6. Lopes, M.S., Rebetzke, G.J. & Reynolds, M. (2014). Integration of phenotyping and genetic platforms for a better understanding of wheat performance under drought. *J. Exp. Bot.*, 65, No. 21, pp. 6167-6177. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru384>
7. Tshikunde, N.M., Mashilo, J., Shimelis, H. & Odindo, A. (2019). Agronomic and physiological traits, and associated quantitative trait loci (QTL) affecting yield response in wheat (*Triticum aestivum* L.): a review. *Front. Plant Sci.*, 10, p.1428. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01428>
8. Reynolds, M., Foulkes, J., Slafer, G.A., Berry, P., Parry, M.J., Snape, J.W. & Angus, W.J. (2009). Raising yield potential in wheat. *J. Exp. Bot.*, 60, No. 7, pp. 1899-1918. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp016>
9. Schnyder, H. (1993). The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling: a review. *New Phytol.*, 123, pp. 233-245. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03731.x>
10. Zhang, J., Chen, W., Dell, B., Vergauwen, R., Zhang, X., Mayer, J.E. & Van den Ende, W. (2015). Wheat genotypic variation in dynamic fluxes of WSC components in different stem segments under drought during grain filling. *Front. Plant Sci.*, 6, p. 624. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00624>
11. Slewinski, T.L. (2012). Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: a target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production. *J. Exp. Bot.*, 63, No. 13, pp. 4647-4670. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers124>
12. Feller, U. (2016). Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. *J. Plant Physiol.*, 203, pp. 84-94. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.04.002>

13. Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Pryadkina, G.A. & Shadchina, T.M. (2014). Photosynthesis, Vol. 2, Assimilation of CO₂ and the mechanisms of its regulation. Kyiv: Logos [in Russian].
14. Asseng, S. & van Herwaarden, A.F. (2003). Analysis of the benefits to wheat yield from assimilates stored prior to grain filling in a range of environments. *Plant and Soil*, 256, pp. 217-229. <https://doi.org/10.1023/A:1026231904221>
15. Ehdaie, B., Alloush, G. & Waines, J. (2008). Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crop Res.*, 106, pp. 34-43. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.10.012>
16. Ehdaie, B., Alloush, G., Madore, M. & Waines, J. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. *Crop Sci.*, 46, pp. 2093-2103. <https://doi.org/10.2135/crop-sci2006.01.0013>
17. Rebetzke, G.J., van Herwaarden, A.F., Jenkins, C., Weiss, M., Lewis, D., Ruuska, S., Tabe, L., Fettell, N.A. & Richards, R.A. (2008). Quantitative trait loci for water-soluble carbohydrates and associations with agronomic traits in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 59, pp. 891-905. <https://doi.org/10.1071/AR08067>
18. Chrungoo, S.K., Munja, R., Pooja & Suresh. (2020). Genetic variation of stem characters in wheat and their relation to physiological characters and yield under drought. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 80, No. 4, pp. 365-374. <https://doi.org/10.31742/IJGPB.80.4.1>
19. Saint Pierre, C., Trethowan, R. & Reynolds, M. (2010). Stem solidness and its relationship to water-soluble carbohydrates: association with wheat yield under water deficit. *Funct. Plant Biol.*, 37, pp. 166-174. <https://doi.org/10.1071/FP09174>
20. Liu, Y., Zhang, P., Li, M., Chang, L., Cheng, H., Chai, S. & Yang, D. (2020). Dynamic responses of accumulation and remobilization of water soluble carbohydrates in wheat stem to drought stress. *Plant Physiol. Biochem.*, 155, pp. 262-270. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.07.024>
21. Gaur, A., Jindal, Y., Singh, V., Tiwari, R., Kumar, D., Kaushik, D., Singh, J., Narwal, S., Jaiswal, S., Iquebal, M.A., Angadi, U.B., Singh, G., Rai, A., Singh, G.P. & Sheoran, S. (2022). GWAS to identify novel QTNs for WSCs accumulation in wheat peduncle under different water regimes. *Front. Plant Sci.*, 13, p. 825687. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.825687>
22. Yanez, A., Tapia, G., Guerra, F. & del Pozo, A. (2017). Stem carbohydrate dynamics and expression of genes involved in fructan accumulation and remobilization during grain growth in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes with contrasting tolerance to water stress. *PLoS One*, 12, No. 5, p. e0177667. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177667>
23. Hou, J., Huang, X., Sun, W., Du, C., Wang, C., Xie, Y., Ma, Y. & Ma, D. (2018). Accumulation of water-soluble carbohydrates and gene expression in wheat stems correlates with drought resistance. *J. Plant Physiol.*, 231, pp. 182-191. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.09.017>
24. Zhang, P., Liu, Y., Li, M., Ma, J., Wang, C., Su, J. & Yang, D. (2020). Abscisic acid associated with key enzymes and genes involving in dynamic flux of water soluble carbohydrates in wheat peduncle under terminal drought stress. *Plant Physiol. Biochem.*, 151, pp. 719-728. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.04.018>
25. Khoshro, H.H., Taleei, A., Bihamta, M.R., Shahbazi, M., Abbasi, A. & Ramezanzpour, S.S. (2014). Expression analysis of the genes involved in accumulation and remobilization of assimilates in wheat stem under terminal drought stress. *Plant Growth Regul.*, 74, pp. 165-176. <https://doi.org/10.1007/s10725-014-9908-x>
26. Li, W., Zhang, B., Li, R., Chang, X. & Jing, R. (2015). Favorable alleles for stem water-soluble carbohydrates identified by association analysis contribute to grain weight under drought stress conditions in wheat. *PLoS One*, 10, No. 3, p. e0119438. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119438>
27. Morgun, V.V., Tarasiuk, M.V., Priadkina, G.O. & Stasik, O.O. (2022). Depositing capacity of winter wheat stem segments under natural drought during grain filling in Ukrainian forest steppe conditions. *Biosystems Diversity*, 30, No. 2, pp. 163-172. <https://doi.org/10.15421/012217>
28. Zborivska, O.V., Tarasiuk, M.V. & Stasik, O.O. (2021). Storage capacity of stem segments in winter wheat varieties of different period of release. *Fiziol. rast. genet.*, 53, No. 6, pp. 501-512. <https://doi.org/10.15407/frg2021.06.501> [in Ukrainian].

29. Foulkes, M.J., Snape, J.W., Shearman, V.J., Reynolds, M.P., Gaju, O. & Sylverstar-Bradley, R. (2007). Genetic progress in yield potential in wheat: recent advances and future prospects. *J. Agric. Sci.*, 145, pp. 17-29. <https://doi.org/10.1017/S0021859607006740>
30. Morgun, V.V., Priadkina, G.A. & Zborivska, O.V. (2019). Depositing ability of stem of winter wheat varieties of different periods of selection. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 10, No. 2, pp. 239-244.
31. Hoogmoed, M. & Sadras, V.O. (2016). The importance of water-soluble carbohydrates in the theoretical framework for nitrogen dilution in shoot biomass of wheat. *Field Crops Research*, 193, pp. 196-200. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.009>
32. Gao, F., Ma, D., Yin, G., Rasheed, A., Dong, Y., Xiao, Y., Xia, X., Wu, X. & He, Z. (2017). Genetic progress in grain yield and physiological traits in Chinese wheat cultivars of southern Yellow and Huai Valley since 1950. *Crop Sci.*, 57, pp. 760-773. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.05.0362>
33. Ruuska, S.A., Rebetzke, G.J., van Herwaarden, A.F., Richards, R.A., Fettell, N.A., Tabe, L. & Jenkins, C.L.D. (2006). Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Functional Plant Biology*, 33, pp. 799-809. <https://doi.org/10.1071/FP06062>
34. Fu, L., Wu, J., Yang, S., Jin, Y., Liu, J., Yang, M., Rasheed, A., Zhang, Y., Xia, X., Jing, R., He, Z. & Xiao, Y. (2020). Genome-wide association analysis of stem water-soluble carbohydrate content in bread wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 133, pp. 2897-2914. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03640-x>
35. Ovenden, B., Milgate, A., Lisle, C., Wade, L.J., Rebetzke, G.J. & Holland, J.B. (2017). Selection for water-soluble carbohydrate accumulation and investigation of genetic × environment interactions in an elite wheat breeding population. *Theor. Appl. Genet.*, 130, No. 11, pp. 2445-2461. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-2969-2>
36. Islam, M.A., De, R.K., Hossain, M.A., Haque, M.S., Uddin, M.N., Fakir, M.S.A., Kader, M.A., Dessoky, E.S., Attia, A.O., El-Hallous, E.I. & Hossain, A. (2021). Evaluation of the tolerance ability of wheat genotypes to drought stress: dissection through culm-reserves contribution and grain filling physiology. *Agronomy*, 11, p. 1252. <https://doi.org/10.3390/agronomy11061252>
37. Stasik, O.O., Kiriziy, D.A., Sokolovska-Sergiienko, O.G. & Bondarenko, O.Yu. (2020). Influence of drought on the photosynthetic apparatus activity, senescence rate, and productivity in wheat plants. *Fiziol. rast. genet.*, 52, No. 5, pp. 371-387. <https://doi.org/10.15407/frg2020.05.371>
38. Mokronosov, A.T. & Kovalev, A.G. (Eds.). (1989). *Photosynthesis and Bioproductivity: Methods of Determination*. Moscow: Agropromizdat [in Russian].
39. Ermakov, A.I., Arasimovich, V.V., Smirnova-Ikonnikova, M.I., Yarosh, N.P. & Lukovnikova, G.A. (1972). *Methods of biochemical research of plants*. Leningrad: Kolos [in Russian].
40. Zadoks, J.C., Chang, T.T. & Konzak, C.F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research.*, 14, No. 4, pp. 15-21. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x>
41. Morgun, V.V., Stasik, O.O., Kiriziy, D.A. & Pryadkina, G.O. (2016). Relations between reactions of photosynthetic traits and grain productivity on soil drought in winter wheat varieties contrasting in their tolerance. *Fiziol. rast. genet.*, 48, No. 5, pp. 371-381 [in Ukrainian].
42. Kaur, H., Manna, M., Thakur, T., Gautam, V. & Salvi, P. (2021). Imperative role of sugar signaling and transport during drought stress responses in plants. *Physiol. Plant.*, 171, pp. 833-848. <https://doi.org/10.1111/ppl.13364>
43. Krupa, N.M. & Kiriziy, D.A. (2011). The deposit function of the stem as constituent of the production process of winter wheat. *Fiziol. rast. genet.*, 43, No. 4, pp. 324-331 [in Ukrainian].
44. del Pozo, A., Yanez, A., Matus, I.A., Tapia, G., Castillo, D., SanchezJardon, L. & Araus, J.L. (2016). Physiological traits associated with wheat yield potential and performance under water-stress in a Mediterranean environment. *Front. Plant Sci.*, 7, p. 987. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00987>

45. Thapa, S.I., Rudd, J.C., Jessup, K.E., Liu, Sh., Baker, J.A., Devkota, R.N. & Xue, Q. (2021). Middle portion of the wheat culm remobilizes more carbon reserve to grains under drought. *J. Agr. Crop Sci.*, pp. 1-10. <https://doi.org/10.1111/jac.12508>

Received 19.10.2022

THE EFFECT OF DROUGHT AT FLOWERING STAGE ON THE DYNAMICS OF ACCUMULATION AND REMOBILIZATION OF RESERVE WATER-SOLUBLE CARBOHYDRATES IN STEM SEGMENTS OF WINTER WHEAT VARIETIES CONTRASTING IN DROUGHT RESISTANCE

M.V. Tarasiuk, O.O. Stasik

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
e-mail: o_stasik@yahoo.com

Remobilization of reserve stem water-soluble carbohydrates (WSC) is an important resource of carbon for grain filling. The study of the dynamics of WSC accumulation and remobilization in different stem segments under well-watered conditions and short-term drought stress was carried out on plants of winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties Podolyanka (drought-resistant, ecologically plastic), Astarta (high-yielding), and Natalka (sensitive to drought, high-protein content in grain) in the pot experiment. A drought stress for 7 days at a soil moisture content 30 % of the field capacity (FC) was applied by limiting watering at the anthesis (BBCH61–69) with soil moisture in the control at 60–70 % of the FC. The specific content in dry matter and the total amount (product of specific content and mass) of WSC in different parts of the stem of the main shoot were determined during the period of reproductive development and at full ripeness when plants were harvested. The stem was divided into peduncle, penultimate and the lower (combined third, fourth and fifth) internodes and the combined leaf sheaths. The amount of remobilized WSC was estimated as the difference between their maximum and residual amounts at full ripeness. It was established that the Podolyanka variety accumulated a greater amount of WSC than the Natalka and Astarta varieties both under optimal and stress conditions. Under optimal irrigation, the main part of reserve stem WSC were accumulated during 17 days after the beginning of flowering. Drought significantly reduced the total amount of deposited WSC in the stem, although it increased their specific content at the onset of stress, accelerated remobilization, and shortened the period of WSC accumulation in stems of Astarta and Natalka varieties until the 8th day after the beginning of flowering. Stress did not change the temporal characteristics of the WSC dynamics in stem segments of the Podolyanka variety. In general, the amount of deposited WSC in the stem was closely positively correlated with the photosynthetic rate ($r = 0.917$), however, under optimal irrigation, the increased accumulation of WSC in the Podolyanka variety was not associated with greater photosynthetic activity. The highest levels of specific content and the largest amounts of deposited and remobilized WSC under both irrigation regimes were found in the penultimate and lower internodes. The content of WSC in these internodes was most closely positively correlated with grain yield per plant ($r = 0.534–0.693$) and 1000 grains weight ($r = 0.778–0.897$), which allows us to consider them the most representative for estimating the storage capacity of the stem.

Key words: *Triticum aestivum* L., stem water-soluble carbohydrates, depositing capacity, internodes, drought, photosynthesis, grain yield.