

УДК 581.132:633.11

## Функціональні особливості фотосинтетичного апарату нових високоінтенсивних сортів озимої пшениці

**В. В. Моргун**, доктор біологічних наук, академік НАН України

**О. О. Стасик**, доктор біологічних наук

**Д. А. Кірізій**, доктор біологічних наук

**Г. О. Прядкіна**, доктор біологічних наук

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України

*phot-ecol@ifrg.kiev.ua*

**Мета.** Порівняльний аналіз показників фотосинтетичного апарату сортів озимої пшениці сучасної і більш ранньої селекції у зв'язку з їх продуктивністю. **Методи.** Польовий, вегетаційний, фітометричний, газометричний, аналітичний, статистичний. **Результати.** Встановлено, що нові високоінтенсивні сорти озимої пшениці мають вищу інтенсивність фотосинтезу прапорцевого листка протягом генеративного періоду розвитку, особливо під час наливу зерна, поліпшену здатність запасати асиміляти в стеблі та ефективно використовувати їх в подальшому для наливання колоса. Нові сорти формують посіви з більшими значеннями хлорофільного індексу й хлорофільного фотосинтетичного потенціалу та тривалішим збереженням функціональної активності фотосинтетичного апарату в кінці вегетації. **Висновки.** Перевага за зерновою продуктивністю новітніх високоінтенсивних сортів пшениці, оригіном яких є Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, порівняно з сортами, створеними до початку «зеленої революції», забезпечується підвищенням потужності й тривалості функціонування фотосинтетичного апарату посіву, вищою інтенсивністю фотосинтезу та оптимізацією донорно-акцепторних відносин у системі цілої рослини.

**Ключові слова:** пшениця озима, продуктивність, фотосинтез.

**Вступ.** Збільшення виробництва продовольства – одна з найфундаментальніших проблем, які супроводжують людство протягом практично всієї його історії. В наш час ця проблема в черговий раз загострюється через цілий ряд причин. Населення Землі в цьому столітті вже досягло 7 млрд осіб і, за оцінками експертів ООН, до 2050 р. перевищить 9 млрд [1]. Крім того, спостерігається збільшення попиту на продовольство в країнах з високою кількістю жителів, що бурхливо розвиваються протягом останніх десятиліть, таких як Китай та Індія [2]. Згідно з прогнозами, за таких темпів зростання народонаселення планети для забезпечення звичного рівня споживання продуктів урожайності зернових сільськогосподарських культур необхідно подвоїти протягом найближчих 30–40 років [3].

Ще один негативний чинник, що впливає на виробництво продовольства, – глобальні кліматичні зміни, які проявляються в підвищенні температури повітря в період вегетації рослин, недостатній кількості опадів або, навпаки, їхньому зливовому характері, що не-

гативно позначається на врожайності [4, 5].

Викликає тривогу уповільнення щорічного приросту врожайності більшості злакових культур на початку нинішнього століття. Для цілого ряду країн є показовим те, що за останні 10 років не спостерігається збільшення врожайності найважливіших для людства продовольчих культур, зокрема пшениці й рису [6]. Відносний приріст урожайності пшениці в світі в період з 1968 до 1987 рр. варіював на рівні 30–32%, з 1998 до 2007 рр. – знизився до 1%.

Пшениця – найпоширеніша сільськогосподарська культура, основа глобальної продовольчої безпеки, оскільки становить п'яту частину калорійності харчового раціону людства [1], а тому особливо важливо подолати кризу шляхом подальшого підвищення її врожайності [2, 7, 8]. У зв'язку з цим нещодавно був створений Міжнародний консорціум з урожайності пшениці (Wheat Yield Consortium, WYC), основною метою якого визначено розроблення конкретних шляхів підвищення генетичного потенціалу продуктивності пшениці на 50% протягом наступних 20 років [8].

На думку експертів консорціуму, уповільнення темпів зростання врожайності пшениці пов'язано з вичерпанням можливостей її підвищення за рахунок чинників, що забезпечили прорив у збільшенні продуктивності пшениці внаслідок «зеленої революції». Її досягнення базуються на поліпшенні розподілу біомаси рослини на користь колоса та збільшенні відносної маси зерна ( $K_{\text{госп}}$ ) за рахунок зменшення висоти стебла, а також зростанні площі листків, що дає можливість формувати посіви з високою ефективністю поглинання сонячної радіації [9]. Однак величини  $K_{\text{госп}}$  і листового індексу посівів у сучасних сортів вже досягли оптимальних значень, перевищення яких негативно впливає на продуктивність. Тому в широкому колі дослідників проблеми сформувався консенсус, згідно з яким одним з найбільш значущих чинників подальшого підвищення потенціалу продуктивності пшениці є збільшення активності фотосинтезу [8, 10, 11]. При цьому активізацію фотосинтезу розглядають у комплексі зі змінами процесів росту й розвитку рослини, що зумовлює необхідність поглиблення існуючих уявлень про їхній взаємозв'язок та інтегрованість у продукційному процесі [8, 12].

Протягом останніх років ми провели комплексні дослідження особливостей регуляторних механізмів у системі фотосинтез–продукційний процес у рослин озимої пшениці. Головною метою досліджень був порівняльний аналіз показників фотосинтетичного апарату сортів озимої пшениці сучасної та більш ранньої селекції у зв'язку з їхньою продуктивністю за різної забезпеченості основними елементами мінерального живлення.

**Матеріали та методика досліджень.** Пшеницю вирощували в умовах вегетаційних, дрібноділянкових (територія Інституту фізіології рослин і генетики НАН України) і польових (Дослідне сільськогосподарське виробництво ІФРГ, смт Глеваха Васильківського району Київської області) дослідів протягом 2006–2015 рр. Сучасні генотипи були представлені короткостебловими високоінтенсивними сортами озимої пшениці 'Фаворитка', 'Смуглянка', 'Володарка' селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України та Миронівського інституту пшениці імені В. Н. Ремесла НААН України, районованими з 2005 по 2010 рр. [13]. Як сорт більш ранньої селекції використовували високорослий сорт 'Миронівська 808', районований в 1963 р., що був тривалий час стандартом, проте наразі його генетичний потен-

ціал продуктивності істотно поступається сучасним сортам.

Умови проведення експериментів, методики вимірювання фізіологічних показників та їх математичної обробки докладно описано в посиланнях на відповідні праці під час обговорення результатів досліджень, а також у наших монографіях [14, 15].

**Результати досліджень.** Дослідження нещодавно створених високоінтенсивних сортів, здатних формувати рекордні врожаї на поліпшених фонах мінерального живлення, порівнянно зі старими сортами мають велике наукове значення для виявлення структурно-функціональних параметрів, що забезпечують високу фотосинтетичну продуктивність рослин, з'ясування основних закономірностей формування високоврожайних агроценозів і прогнозування нових тенденцій в селекційно-генетичному поліпшенні пшениці.

З'ясовано, що нові високоінтенсивні сорти озимої пшениці характеризуються вищою інтенсивністю фотосинтезу прапорцевого листка в період цвітіння й тривалішим збереженням його функціональної активності протягом наливу зерна, порівняно зі старим, менш продуктивним сортом (рис. 1). Причому ця перевага спостерігалася у разі вирощування рослин як на високому, так і низькому фоні мінерального живлення. Зазначено важливу роль інтенсифікації фотосинтезу для підвищення продуктивності пшениці. Ця ознака пропонується для використання як додатковий критерій для селекції сортів пшениці з високим потенціалом продуктивності [14].

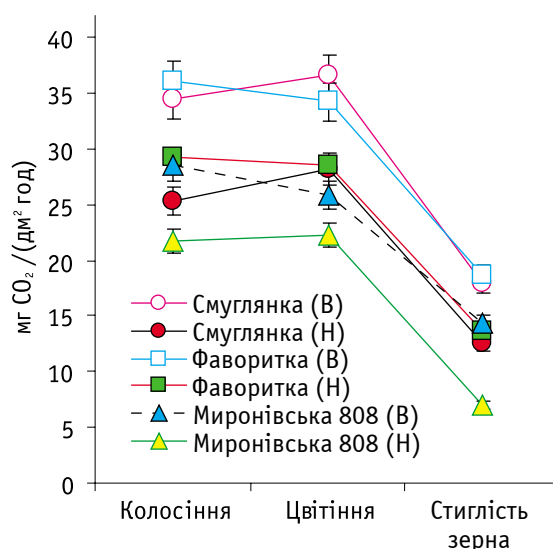


Рис. 1. Інтенсивність фотосинтезу прапорцевого листка рослин озимої пшениці різних сортів, вирощених за різного забезпечення елементами мінерального живлення: В –  $N_{160}P_{160}K_{160}$ , Н –  $N_{32}P_{32}K_{32}$ , мг/кг ґрунту

Відомо, що ключовим ферментом, який безпосередньо каталізує процес асиміляції  $\text{CO}_2$  в органічні сполуки, є рибулозобісфосфат-карбоксилаза/оксигеназа (РБФК/О) [15]. РБФК/О становить найбільшу частку – до 50% усіх розчинних білків у листку  $\text{C}_3$ -рослин і може містити понад 25% усього азоту листка. Ми виявили, що характер зв'язку інтенсивності фотосинтезу та вмісту РБФК/О у прапорцевому листку пшениці істотно відрізнявся залежно від фази розвитку. У фазу цвітіння вміст ферменту в листку був максимальним і не корелював з інтенсивністю асиміляції  $\text{CO}_2$ . У процесі старіння рівень РБФК/О в листку знижувався внаслідок ремобілізації азоту для наливу зерна. Ступінь зниження був більший у менш продуктивного сорту і у варіанті з меншою дозою внесених добрив. При цьому питома активність ферменту, розрахована за даними  $\text{CO}_2$ -газообміну, підвищувалася обернено пропорційно зниженню його вмісту. У фазу молочної та молочно-воскової стиглості вже спостерігалася дуже тісна позитивна кореляція ( $r = 0,97$ ) між вмістом РБФК/О та інтенсивністю фотосинтезу.

Отримані нами дані й подібні результати інших дослідників [16] свідчать, що накопичення максимальних рівнів РБФК/О в прапорцевому листку рослин пшениці у фазу цвітіння пов'язано більшою мірою з депонуванням азоту перед наливом зерна, а не з потребами фотосинтетичної асиміляції. Однак під час наливу зерна зниження вмісту РБФК/О в листку стає лімітуючим чинником, який визначає інтенсивність фотосинтезу і тим самим впливає на забезпеченість асимілянтами зернівок, які ростуть. Тому для пшениці високий вміст або активність РБФК/О в листку в період наливу зерна є важливим чинником підвищення продуктивності. З погляду балансу азоту та ефективності його використання рослиною кращим варіантом є підвищення питомої активності ферменту, ніж його вмісту.

Нашими дослідженнями доведено, що ефективність використання азоту в процесах фотосинтетичної асиміляції  $\text{CO}_2$  в листку пшениці сучасних високоінтенсивних сортів є вищою, порівняно з менш продуктивним сортом старої селекції (рис. 2). Між ефективністю використання азоту та інтенсивністю фотосинтезу виявлено позитивний кореляційний зв'язок, опосередкований провідністю мезофілу для  $\text{CO}_2$ , а отже, активністю РБФК/О [17].

Таким чином, генетичне поліпшення потенціалу продуктивності пшениці супроводжувалося підвищенням інтенсивності фотосин-

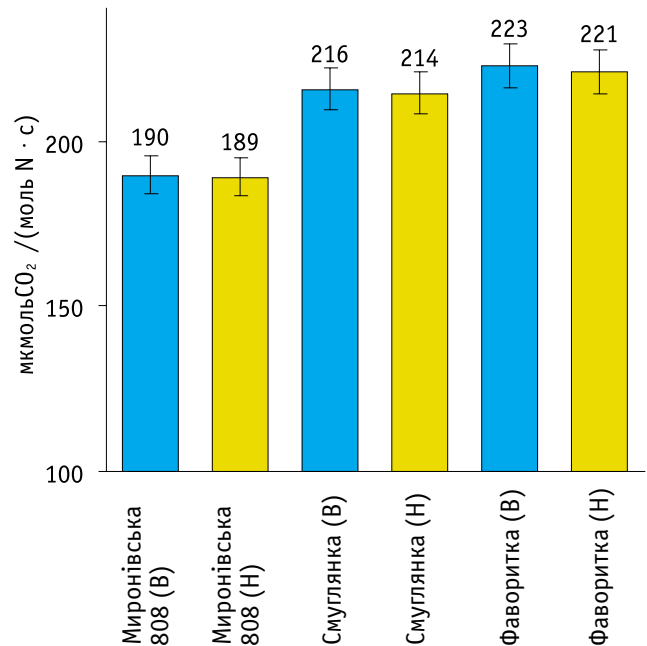


Рис. 2. Ефективність використання азоту у фотосинтезі прапорцевого листка різних сортів пшениці в період цвітіння за високого (В) і низького (Н) рівнів мінерального живлення

тезу головного асиміляційного органу – листка, хоч, як свідчить аналіз літературних даних [7], це здебільшого не було результатом цілеспрямованого добору. Причиною таких змін було те, що фотосинтез, як основа продукційного процесу, регулюється складною системою прямих і зворотних зв'язків на всіх рівнях організації рослинного організму, і тому добір генотипів з високою продуктивністю супроводжувався підвищенням активності фотосинтезу як основного чинника поліпшення продуктивності пшениці на новітньому етапі селекції. Результати наших досліджень свідчать про наявність важливих регуляторних взаємозв'язків між інтенсивністю функціонування фотосинтетичного апарату листків рослин пшениці та особливостями донорно-акцепторних відносин між органами пагона, зокрема атрагувальною здатністю головних акцепторів – стебла й колоса.

Згідно із загальними уявленнями концепції донорно-акцепторних відносин маса окремої зернівки визначається потужністю донорів вуглецю в рослині й здатністю до синтезу та накопичення запасних сполук у самій зернівці [18]. Доступність джерела асимілятів залежить від інтенсивності фотосинтезу після цвітіння, а також ремобілізації вуглеводів і азотовмісних сполук з вегетативних органів у зерно [19], тоді як здатність до синтезу запасних речовин зумовлена генотиповими особливостями. Вважають, що ремобі-

лізація вуглеводів, накопичених у стеблі пшениці в період колосіння–цвітіння, відіграє помітну роль у постачанні асимілятами зернівок, які ростуть. Особливого значення цей процес набуває в разі дії на рослини несприятливих чинників у період наливу зерна [20]. Тому депонування асимілятів у вегетативних органах перед наливом зерна найчастіше розглядають як один з механізмів стабілізації врожайності в мінливих умовах навколишнього середовища [4].

У процесі дослідів було виявлено, що в період цвітіння найбільша маса сухої речовини головного пагона рослин озимої пшениці була в сорту 'Миронівська 808' (рис. 3). В основному це зумовлено більшою масою стебла, хоч маса колоса була меншою порівняно з іншими дослідженими сортами. За повної стиглості маса стебла й листків рослин усіх сортів зменшилася відносно періоду цвітіння, але маса цілого пагона значно зростає за рахунок зерна, яке становило половину й більше маси цілого пагона. Найбільша зернова продуктивність була у рослин сорту 'Фаворитка', найменша – у 'Миронівській 808'. Рослини сортів 'Смуглянка' й 'Володарка' відрізнялися незначною мірою за цим показником і неістотно відставали від 'Фаворитки'.

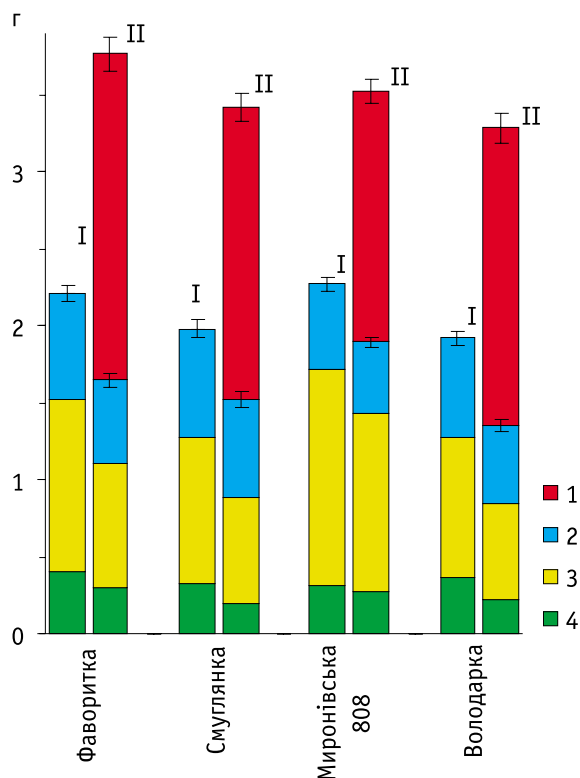


Рис. 3. Суха маса органів головного пагона рослин озимої пшениці різних сортів у період цвітіння (I) та за повної стиглості (II): 1 – листки, 2 – стебло, 3 – елементи колоса, 4 – зерно

Вміст неструктурних вуглеводів у частинах пагона рослин озимої пшениці різних сортів, % сухої речовини

Сорт	Листки	Стебло	Колос*
Цвітіння			
'Фаворитка'	14,60	20,75	24,40
'Смуглянка'	12,24	20,80	21,22
'Миронівська 808'	12,60	15,56	20,70
'Володарка'	12,56	22,30	22,50
Повна стиглість			
'Фаворитка'	4,56	3,23	5,88
'Смуглянка'	5,52	3,25	6,38
'Миронівська 808'	6,40	5,04	6,36
'Володарка'	6,56	3,16	5,76
НІР <sub>0,05</sub>	1,21	1,52	1,32

\* За повної стиглості вміст неструктурних вуглеводів визначали у колоскових лусках.

Зменшення маси вегетативних частин пагона пшениці в період між цвітінням і повною стиглістю пояснюється ремобілізацією пластичних речовин у процесі наливу зерна. З даних, наведених у таблиці 1, випливає, що вміст неструктурних вуглеводів у сухій речовині стебла в кінці вегетації зменшується в кілька разів.

На тлі цих загальних для рослин пшениці тенденцій виявлено певні сортові відмінності розглянутих показників. Так, найменший вміст вуглеводів у сухій речовині стебла в період цвітіння спостерігався у рослин сорту 'Миронівська 808', найбільший – у сорту 'Володарка'. У тканинах колоса найвищий вміст вуглеводів був у рослин сорту 'Фаворитка', найнижчий – у 'Миронівської 808'.

У літературних джерелах є свідчення, що забезпеченість колоса асимілятами є важливим чинником, який визначає подальшу кількість життєздатних зав'язей, а отже і зернівок, у стиглому колосі [10]. Наші дані підтверджують цю закономірність. Так, у рослин сорту 'Фаворитка' у колосі головного пагона за повної стиглості було 52 зернини ( $K_{\text{росп}} 0,56$ ), 'Смуглянка' – 46 ( $0,56$ ), 'Володарка' – 51 ( $0,59$ ), у 'Миронівської 808' – лише 36 ( $K_{\text{росп}} 0,46$ ). Більша озерненість колоса зумовлює підвищений запит на асиміляти в період наливу зерна, що, в свою чергу, стимулює активність фотосинтетичного апарату листків і повніше використання резервів стебла.

Розрахунки ефективності ремобілізації вуглеводів зі стебла в період наливу зерна виявили, що у високоінтенсивних сортів вона становила 0,81–0,84, тоді як у 'Миронівської 808' цей показник був менший (0,75). Внесок вуглеводів, що містилися у пагоні в період цвітіння, у формування маси зерна становив 16–18%.

Разом з тим, проведені дослідження дають підставу стверджувати, що депонувальна здатність стебла у рослин пшениці виконує ще одну роль – резервного акцептора асимілятів [15]. Для перевірки цієї гіпотези ми дослідили зв'язок між депонувальною здатністю стебла та інтенсивністю фотосинтезу прапорцевого листка у різних сортів пшениці в період цвітіння. За показник потенційної ємності стебла ми взяли різницю мас сухої речовини стебла в період цвітіння і за повної стиглості. Виявилось, що між потенційною ємністю стебла для асимілятів та інтенсивністю фотосинтезу прапорцевих листків у фазу цвітіння є пряма залежність (рис. 4, а). Вона ілюструє важливий аспект депонувальної функції стебла – його роль як альтернативного акцептора. Це сприяє розвантаженню листків від асимілятів, коли головний акцептор – зернівки – ще не з'явився, запобігаючи таким чином інгібуванню активності вже повністю сформованого фотосинтетичного апарату рослини їх надлишком. До того ж не втрачається продуктивний час у період цвітіння, коли ростові процеси у вегетативних органах пагона вже завершилися, і виникає певний надлишок асимілятів, які й депонуються в стеблі. Після цвітіння, з початком наливу зернівок активно функціонуючий фотосинтетичний апарат починає їх безпосереднє постачання, а стебло з акцептора асимілятів перетворюється на донор і робить свій внесок у формування зернової продуктивності. Останній ілюструється також отриманою в наших дослідках прямою залежністю між потенційною ємністю стебла й зерною продуктивністю головного пагона (рис. 4, б). Ця закономірність підтверджується також даними інших дослідників [21].

Відомо, що надмірне накопичення асимілятів у листку не тільки гальмує фотосинтез, а й прискорює його старіння. Можна припустити, що депонування асимілятів у стеблі, крім підтримання активності фотосинтетичного апарату на високому рівні в період цвітіння, має більш «продлонговану» дію, гальмуючи тим самим його старіння в подальшому. Дані наших дослідів свідчать, що у нових високопродуктивних сортів тривале збереження інтенсивності фотосинтезу на вищому рівні протягом наливу зерна відповідало й більшій депонувальній здатності стебла порівняно з менш продуктивним старим сортом, а штучне блокування відтоку асимілятів з листків гальмувало їх фотосинтез і прискорювало старіння [14, 22].

Найвищим рівнем організації фотосинтезуючої системи є агрофітоценоз. Потужність

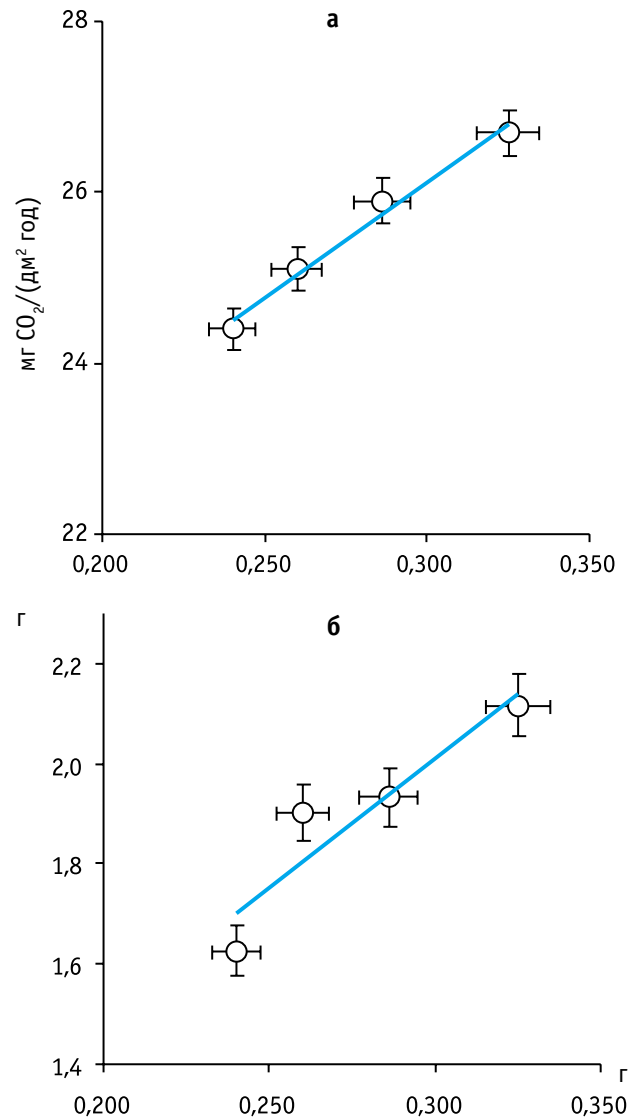


Рис. 4. Зв'язок між потенційною ємністю стебла для асимілятів та інтенсивністю фотосинтезу прапорцевого листка в період цвітіння (а) і між потенційною ємністю та зерною продуктивністю головного пагона (б)

фотосинтетичного апарату посівів на ценотичному рівні оцінюють за допомогою показників листкового й хлорофільного індексу та хлорофільного фотосинтетичного потенціалу (ХлФП) [23]. Два перших з цих показників характеризують, відповідно, розмір листової поверхні й валову кількість хлорофілу в листках на одиницю площі посіву на певний момент часу, а ХлФП інтегрує хлорофільний індекс за певний період вегетації, що може включати кілька фаз.

Ми встановили, що є сортові відмінності за показниками потужності фотосинтетичного апарату в деякі фази репродуктивного періоду розвитку: у сучасних сортів цей показник був вищий, ніж у сорту 'Миронівська 808' [24]. Величини листового індексу

посівів сорту 'Миронівська 808' протягом періоду вихід у трубку–молочно-воскова стиглість були нижчими за відповідні значення у сучасних сортів (рис. 5, а). Листковий індекс посівів сортів 'Фаворитка' й 'Смуглянка' протягом періоду вихід у трубку–колосіння на 19–24% перевищував його значення у сорту 'Миронівська 808', у фазу цвітіння різниця між ними зменшувалася до 14–16% та знову зростала – до 26–48% – у період наливу зерна. Це означає, що ступінь проективного покриття ґрунту в сучасних сортів була істотно більшою, ніж у сорту попередньої селекції, протягом всього дослідженого періоду вегетації.

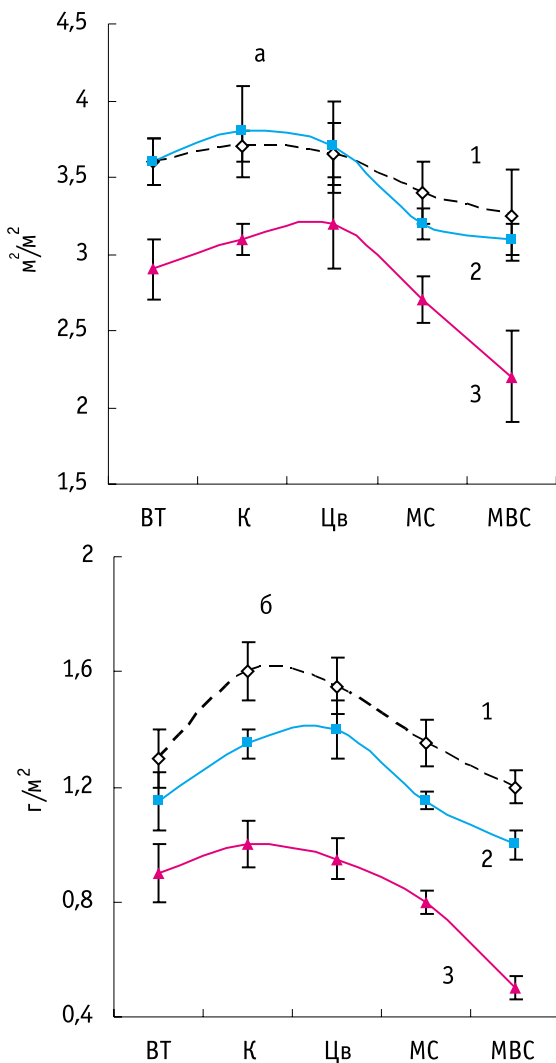


Рис. 5. Динаміка середніх за 3 роки величин листкового індексу, м²/м², (а) та хлорофільного індексу, г/м², (б) посівів озимої пшениці протягом періоду вихід у трубку–молочно-воскова стиглість: 1 – 'Фаворитка', 2 – 'Смуглянка', 3 – 'Миронівська 808'

За величиною хлорофільного індексу листків сучасні сорти ще більшою мірою переважа-

ли 'Миронівську 808', оскільки мали, як правило, вищу концентрацію хлорофілу у верхніх листках (рис. 5, б). Перевага сучасних сортів за цим показником істотно збільшувалася в кінці вегетації завдяки тривалішому збереженню хлорофілу в листках і, таким чином, продовженню їх функціонування. Так, у фазу виходу в трубку величина хлорофільного індексу посівів сучасних сортів була на 30–40% більшою, ніж у сорту 'Миронівська 808', у фазу молочно-воскової стиглості – на 100–140%.

Точнішу оцінку потужності розвитку фотосинтетичного апарату посіву в репродуктивний період розвитку дає величина ХлФП за період цвітіння – МВС. Найменші значення ХлФП –  $23,5 \pm 2,5$  г хлорофілу·діб/м² – зазначено в сорту 'Миронівська 808', у сортів 'Фаворитка' й 'Смуглянка' його величини, відповідно, становили –  $38,6 \pm 2,5$  і  $32,3 \pm 2,9$  г хлорофілу·діб/м².

Виявлено, що хлорофільний потенціал є ефективним критерієм оцінки потенційної продуктивності озимої пшениці в різних погодних умовах і на різних рівнях мінерального живлення (рис. 6).

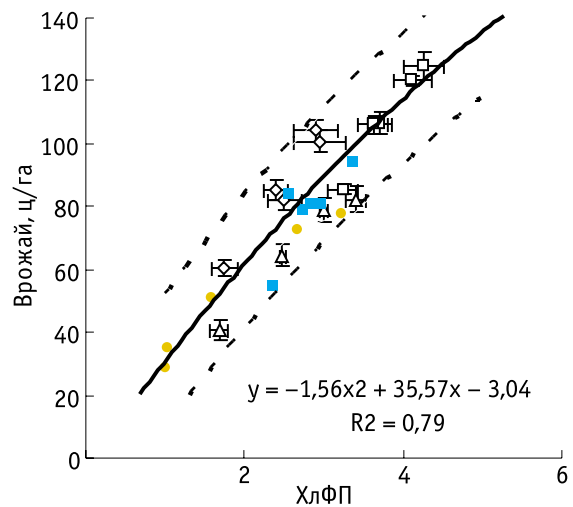


Рис. 6. Зв'язок між величиною хлорофільного фотосинтетичного потенціалу (ХлФП, (ц хл. • доба)/га) за період цвітіння–молочно-воскова стиглість і врожаєм (ц/га) озимої пшениці: світлі значки – дані, які були використані для прогнозування, темні – для перевірки точності прогнозу; безперервна лінія – крива залежності, пунктирні лінії – межі 95%-го довірчого інтервалу

На основі даних порівняльного вивчення сортових особливостей перебігу фізіологічних процесів і закономірностей формування продуктивності в посівах пшениці було визначено ряд показників, пов'язаних з високою врожайністю. Це – хлорофільні індекси листків у фази цвітіння і молочно-воскової

стигlosti, їх співвідношення в деякі фази вегетації, хлорофільний потенціал за період від цвітіння до молочно-воскової стигlosti, а також хлорофільний індекс стебел у фазу молочно-воскової стигlosti [25–28]. Тісна позитивна кореляція цих показників з урожаєм свідчить, що сорти з більшою потужністю асиміляційного апарату в репродуктивний період мають вищу зернову продуктивність. Таким чином, підвищення врожайності сучасних сортів було забезпечено збільшенням фотосинтетичного засвоєння світла посівами, зумовленого зростанням площі асиміляційної поверхні, її забезпеченості хлорофілом, а також продовженням тривалості функціонування фотосинтетичного апарату [2, 9].

Разом з тим, оскільки вважається, що поглинання енергії фотосинтетично активної радіації (ФАР) посівами вже досягло максимальних значень [12], у літературних джерелах дискутується можливість подальшого збільшення продуктивності агрофітоценозів за рахунок підвищення ефективності перетворення сонячної енергії на рослинну біомасу [29, 30]. Ефективність використання

радіації (ЕВР) оцінюють за відношенням приросту біомаси на одиниці площі посіву до кількості ФАР, що прийшла на цю площу, за певний період часу. Ми виявили, що у різних за врожайністю сортів озимої пшениці значення ЕВР в період від цвітіння до молочної стигlosti були меншими, ніж у період молочно–молочно-воскова стигlosti (табл. 2). Встановлено також, що на низькому фоні мінерального живлення міжсортів відмінності за ЕВР між контрастними за продуктивністю сортами загалом були незначними, а на високому фоні у сучасного сорту ‘Фаворитка’ в обидва досліджених періоди ЕВР була вищою, ніж у сорту ‘Миронівська 808’. Збільшення ЕВР на утворення рослинної біомаси у разі підвищення доз мінерального живлення відбувається, очевидно, за рахунок підвищення вмісту фотосинтетичних пігментів у рослинах і світлопоглинальної площі посіву. Наявність генотипних відмінностей ЕВР для створення біомаси за високого рівня мінерального живлення свідчить, що рослини сучасних високоінтенсивних сортів пшениці здатні до ефективнішого засвоєння сонячної енергії за цих умов [31].

Таблиця 2

**Ефективність використання ФАР посівами пшениці за періоди цвітіння–молочна стигlosti (МС) і молочно–молочно-воскова стигlosti (МВС) на різних фонах мінерального живлення**

Рік	Варіант	Сорт	Ефективність використання ФАР			
			Період вегетації			
			Цвітіння–МС		МС–МВС	
			г/МДж	%*	г/МДж	%*
2011	N <sub>26</sub> P <sub>26</sub> K <sub>26</sub>	‘Миронівська 808’	0,49±0,08	100	1,48±0,29	100
		‘Смуглянка’	0,54±0,06	110	1,09±0,36	74
		‘Фаворитка’	0,62±0,09	126	2,13±0,48а	144
2012	N <sub>25</sub> P <sub>25</sub> K <sub>25</sub>	‘Миронівська 808’	0,62±0,19	100	1,26±0,37	100
		‘Смуглянка’	0,67±0,16	109	1,09±0,58	86
		‘Фаворитка’	1,12±0,37а	181	2,24±0,70	177
2011	N <sub>120</sub> P <sub>110</sub> K <sub>110</sub>	‘Миронівська 808’	0,87±0,08	100	1,87±0,32	100
		‘Смуглянка’	2,04±0,16а	234	2,97±0,49а	159
		‘Фаворитка’	2,02±0,13а	232	2,74±0,41а	146
2012	N <sub>110</sub> P <sub>100</sub> K <sub>100</sub>	‘Миронівська 808’	1,91±0,58	100	3,39±0,82	100
		‘Смуглянка’	2,77±0,36	145	5,47±0,55а	161
		‘Фаворитка’	3,23±0,75	169	7,01±0,70а	207

\* У % до відповідного варіанта сорту ‘Миронівська 808’, а – різниця з відповідним варіантом сорту ‘Миронівська 808’ достовірна при P ≥ 95.

**Висновки.** Літературні дані й результати наших досліджень свідчать, що значні успіхи в підвищенні врожайності пшениці за останні десятиліття супроводжувались поліпшенням характеристик фотосинтетичного апарату. Перевага за зерною продуктивністю нових високоінтенсивних сортів пшениці, оригіномом яких є Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, порів-

няно зі старим сортом, створеним до початку «зеленої революції», забезпечується вищою інтенсивністю фотосинтезу, більшою потужністю фотосинтетичного апарату посіву протягом генеративної фази розвитку, особливо в період наливу зерна, підвищеною депонувальною здатністю стебла і атрагувальною силою колоса, а також ефективністю ремобілізації асимілятів із вегетативних частин

наприкінці вегетації. За літературними даними й результатами наших дослідів можна зробити висновок, що резерви поліпшення цих ознак селекційним шляхом ще не вичерпані, і це може стати фізіологічною підставою для подальшого підвищення продуктивності пшениці. Основою подальшого генетичного вдосконалення нових сортів озимої пшениці може бути підвищення активності фотосинтетичного апарату на рівні листка й посіву в тісному взаємозв'язку з оптимізацією росту й розподілу біомаси між органами рослини з урахуванням онтогенетичної динаміки продукційного процесу.

### Використана література

1. FAO (2009). How to feed the world in 2050. Retrieved from <http://www.fao.org>.
2. Моргун В. В. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы / В. В. Моргун, Г. А. Прядкина // Физиология растений и генетика. – 2014. – Т. 46, № 4. – С. 279–301.
3. Hawkesford M. J. Prospect of doubling global wheat yields / M. J. Hawkesford, J.-L. Araus, R. Park // Food and Energy Security. – 2013. – Vol. 2, No. 1. – P. 34–48.
4. Моргун В. В. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата / В. В. Моргун, Д. А. Киризий, Т. М. Шадчина // Физиология и биохимия культурных растений. – 2010. – Т. 42, № 1. – С. 3–22.
5. Yield stability for cereals in a changing climate / N. Powell, X. Ji, R. Ravash [et al.] // Func. Plant Biol. – 2012. – Vol. 39, No. 7. – P. 539–552.
6. Can improvement in photosynthesis increase crop yield? / S. P. Long, X. G. Zhu, S. L. Naidu, D. R. Ort // Plant. Crop Environ. – 2006. – Vol. 29, No. 3. – P. 315–330.
7. Моргун В. В. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення її продуктивності / В. В. Моргун, Д. А. Кірізій // Физиология и биохимия культурных растений. – 2012. – Т. 44, № 6. – С. 463–483.
8. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies / M. Reynolds, D. Bonnett, S. C. Chapman [et al.] // J. Exp. Bot. – 2011. – Vol. 62, No. 2. – P. 439–452.
9. Achieving yield gains in wheat / M. P. Reynolds, J. Foulkes, R. Furbank [et al.] // Plant Cell Environ. – 2012. – Vol. 35, No. 10. – P. 1799–1823.
10. Fischer R. A. Understanding the physiological basis of yield potential in wheat / R. A. Fischer // J. Agric. Sci. – 2007. – Vol. 145, No. 2. – P. 99–113.
11. Furbank R. T. Improving photosynthesis and yield potential in cereal crops by targeted genetic manipulation: Prospects, progress and challenges / R. T. Furbank, P. W. Quick, X. R. R. Sirault // Field Crop Res. – 2015. – Vol. 182. – P. 19–29.
12. Evans J. R. Improving photosynthesis / J. R. Evans // Plant Physiol. – 2013. – Vol. 162, No. 4. – P. 1780–1793.
13. Клуб 100 центнерів. Сорти озимої пшениці Інституту фізіології рослин і генетики НАН України та система захисту компанії «Сингента» / В. В. Моргун, Є. В. Санін, В. В. Швартау [та ін.]. – К. : Логос, 2011. – 122 с.
14. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимої пшениці / Д. А. Кірізій, Т. М. Шадчина, О. О. Стасик [та ін.]. – К. : Основа, 2011. – 416 с.
15. Фотосинтез. Т. 2 : Ассимиляція CO<sub>2</sub> і механізми її регуляції / Д. А. Киризий, О. О. Стасик, Г. А. Прядкина, Т. М. Шадчина – К. : Логос, 2014. – 480 с.
16. Estimating the excess investment in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of spring wheat grown under elevated CO<sub>2</sub> / J. C. Theobald, R. A. C. Mitchel, M. A. J. Parry, D. W. Lawlor // Plant Physiol. – 1998. – Vol. 118, No. 3. – P. 945–955.
17. Киризий Д. А. Эффективность использования азота при фотосинтетической ассимиляции CO<sub>2</sub> в листьях пшеницы / Д. А. Киризий // Физиология и биохимия культурных растений. – 2013. – Т. 45, № 4. – С. 296–305.
18. Pan J. Modeling plant carbon flow and grain starch accumulation in wheat / J. Pan, Y. Zhu, W. X. Cao // Field Crop Res. – 2007. – Vol. 101, No. 3. – P. 276–284.
19. Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat / F. Alvaro, C. Royo, L. F. del Moral, D. Villegas // Crop Sci. – 2008. – Vol. 48, No. 4. – P. 1523–1531.
20. Ehdai B. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat / B. Ehdai, G. A. Alloush, J. G. Waines // Field Crops Res. – 2008. – Vol. 106, No. 1. – P. 34–43.
21. Favorable alleles for stem water-soluble carbohydrates identified by association analysis contribute to grain weight under drought stress conditions in wheat / W. Y. Li, B. Zhang, R. Z. Li [et al.] // PLoS One. – 2015. – Vol. 10, No. 3. – DOI: 10.1371/journal.pone.0119438
22. Киризий Д. А. Содержание растворимых углеводов и старение флагового листа пшеницы при экспериментальном блокировании оттока ассимилятов / Д. А. Киризий, В. В. Франтийчук, О. О. Стасик // Физиология растений и генетика. – 2015. – Т. 47, № 2. – С. 136–146.
23. Андрианова Ю. Е. Хлорофилл и продуктивность растений / Ю. Е. Андрианова, И. А. Тарчевский. – М. : Наука, 2000. – 135 с.
24. Прядкіна Г. О. Фотосинтетичні пігменти, ефективність використання сонячної радіації та продуктивність рослин у агроценозах : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук : спец. 03.00.12 «Фізіологія рослин» / Г. О. Прядкіна. – К., 2013. – 44 с.
25. Прядкина Г. А. Связь между показателями мощности развития фотосинтетического аппарата и зерновой продуктивностью озимой пшеницы в разные по погодным условиям годы / Г. А. Прядкина, Т. М. Шадчина // Физиология и биохимия культурных растений. – 2009. – Т. 41, № 2. – С. 59–68.
26. Патент UA 67232, МПК A01G 7/00 A01G 1/00 Спосіб прогнозування врожайності озимої пшениці / Г. О. Прядкіна, О. О. Стасик. – Опубл. 10.02.12, Бюл. №3.
27. Связь между величиной хлорофилльного фотосинтетического потенциала и урожайностью озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при повышенных температурах / Г. А. Прядкина, О. О. Стасик, Л. Н. Михальская, В. В. Швартау // Сельскохозяйственная биология. – 2014. – № 5. – С. 88–95.
28. Зв'язок вмісту хлорофілу в листках і хлорофільного індексу посівів озимої пшениці в період наливання зерна / Г. О. Прядкіна, О. В. Маслюківська, О. О. Стасик, В. П. Оксьом // Физиология растений и генетика. – 2015. – Т. 47, № 2. – С. 167–174.
29. Han H. Radiation use efficiency and yield of winter wheat under deficit irrigation in North China / H. Han // Plant Soil Environ. – 2008. – Vol. 54, No. 7. – P. 313–319.
30. Zhu X.-G. Improving photosynthetic efficiency for greater yield / X.-G. Zhu // Annu. Rev. Plant Biol. – 2010. – Vol. 61. – P. 235–261.
31. Фотосинтез. Т. 3 : Фотосинтез и продуктивность растений / Г. А. Прядкина, Т. М. Шадчина, О. О. Стасик, Д. А. Киризий. – К. : Логос, 2015. – 480 с.

### References

1. FAO (2009). How to feed the world in 2050. Retrieved from <http://www.fao.org>.
2. Morgun, V. V., & Priadkina, G. A. (2014). Effektivnost fotosintetiza i perspektivy povysheniia produktivnosti ozimoi pshenitzy [Efficiency of photosynthesis and the prospects of increase of winter wheat productivity]. *Fiziologiya rastenii i genetika* [Plant Physiology and Genetics], 46(4), 279–301 [in Russian].



3. Hawkesford, M. J., Araus, J.-L., & Park, R. (2013). Prospect of doubling global wheat yields. *Food and Energy Security*, 2(1), 34–48.
4. Morgun, V. V., Kiriziy, D. A., & Shadchina, T. M. (2010). Ekofiziologicheskie i heticheskie aspekty adaptatsii kulturnykh rastenii k hlobalnym izmeneiiam klimata [Eco-physiological and genetic aspects of crop adaptation to global climate change]. *Fiziolohiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy* [Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants], 42(1), 3–22 [in Russian].
5. Powell, N., Ji, X., Ravash, R., Edlington, J., & Dolferus, R. (2012). Yield stability for cereals in a changing climate. *Func. Plant Biol.*, 39(7), 539–552.
6. Long, S. P., Zhu, X. G., Naidu, S. L., & Ort, D. R. (2006). Can improvement in photosynthesis increase crop yield? *Plant. Crop Environ.*, 2(3), 315–330.
7. Morgun, V. V., & Kiriziy, D. A. (2012). Perspektyvy ta suchasni stratehii polpshennia fiziologichnykh oznak pshenytsi dlia pidvyshchennia ii produktyvnosti [Prospects and modern strategies of wheat physiological traits improvement for productivity rising]. *Fiziolohiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy* [Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants], 44(6), 463–483 [in Ukrainian].
8. Reynolds, M., Bonnett, D., Chapman, S. C., Furbank, R. T., Manes, Y., Mather, D. E., & Parry, M. A. (2011). Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies. *J. Exp. Bot.*, 62(2), 439–452.
9. Reynolds, M. P., Foulkes, J., Furbank, R., Griffiths, S., King, J., Murchie, E., Parry, M., & Slafer, G. (2012). Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environ.*, 35(10), 1799–1823.
10. Fischer, R. A. (2007). Understanding the physiological basis of yield potential in wheat. *J. Agric. Sci.*, 145(2), 99–113.
11. Furbank, R. T., Quick, P. W., & Sirault, X. R. R. (2015). Improving photosynthesis and yield potential in cereal crops by targeted genetic manipulation: Prospects, progress and challenges. *Field Crop Res.*, 182, 19–29.
12. Evans, J. R. (2013). Improving photosynthesis. *Plant Physiol.*, 162(4), 1780–1793.
13. Morgun, V. V., Sanin, Ye. V., Shvartau, V. V., et al. (2011). *Klub 100 tsentneriv. Sorty ozymoi pshenytsi Institutu fiziolohii roslin i henetyky NAN Ukrainy ta systema zakhystu kompanii "Synhenta"* [Club of 100 metric quintals. Winter wheat varieties of the Institute of Plant Physiology and Genetics NAS of Ukraine and protection system by "Syngenta" company]. Kyiv: Logos [in Ukrainian].
14. Kiriziy, D. A., Shadchina, T. M., Stasik, O. O., Priadkina, H. O., Sokolovska-Serhiienko, O. H., Hulciaiev, B. I., & Sytnyk, S. K. (2011). *Osoblyvosti fotosyntezy i produktsiinoho protsesu u vysokointensyvnykh henotypiv ozymoi pshenytsy* [Peculiarities of photosynthesis and production process of winter wheat high intensity genotypes]. Kyiv: Osnova [in Ukrainian].
15. Kiriziy, D. A., Stasik, O. O., Priadkina, G. A., & Shadchina, T. M. (2014). *Assimilyatsiya CO<sub>2</sub> i mekhanizmy ee regulyatsii* [Photosynthesis. Vol. 2. Assimilation of CO<sub>2</sub> and mechanisms of its regulation]. Kyiv: Logos [in Russian].
16. Theobald, J. C., Mitchel, R. A. C., Parry, M. A. J., & Lawlor, D. W. (1998). Estimating the excess investment in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of spring wheat grown under elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Physiol.*, 118(3), 945–955.
17. Kiriziy, D. A. (2013). Effektivnost' ispol'zovaniya azota pri fotosinteticheskoy assimilatsii CO<sub>2</sub> v list'yakh pshenytsy [Nitrogen use efficiency in case of CO<sub>2</sub> assimilation in photosynthetic wheat leaves]. *Fiziolohiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy* [Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants], 45(4), 296–305 [in Russian].
18. Pan, J., Zhu, Y., & Cao, W. X. (2007). Modeling plant carbon flow and grain starch accumulation in wheat. *Field Crop Res.*, 101(3), 276–284.
19. Alvaro, F., Royo, C., del Moral, L. F., & Villegas, D. (2008). Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat. *Crop Sci.*, 48(4), 1523–1531.
20. Ehdaie, B., Alloush, G. A., & Waines, J. G. (2008). Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Res.*, 106(1), 34–43.
21. Li, W. Y., Zhang, B., Li, R. Z., Chang, X. P., & Jing, R. L. (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(3). DOI: 10.1371/journal.pone.0119438
22. Kiriziy, D. A., Frantiichuk, V. V., & Stasik, O. O. (2015). Soderzhanie rastvorimykh uglevodov i starenie flagovogo lista pshenytsy pri eksperimental'nom blokirovanii ottoka asimilyatov [Soluble carbohydrates content and senescence of wheat flag leaf under experimental blocking of assimilates outflow]. *Fiziologiya rastenii i genetika* [Plant Physiology and Genetics], 47(2), 136–146 [in Russian].
23. Andrianova, Yu. E., & Tarchevskiy, I. A. (2000). *Khlorofill i produktivnost rasteniy* [Chlorophyll and plant productivity]. Moscow: Nauka [in Russian].
24. Priadkina, G. O. (2013). *Fotosyntetychni pihmenty, efektyvnist vykorystannia soniachnoi radiatsii ta produktivnist roslin u agrosenozakh* [Photosynthetic pigments, solar radiation use efficiency and plants productivity in agrocenoses]. *Extended abstract of Doctor's dissertation (Plant Physiology)*. Kyiv [in Ukrainian].
25. Priadkina, G. A., & Shadchina, T. M. (2009). *Svyaz' mezhdz pokazatelyami moshchnosti razvitiya fotosinteticheskogo apparata i zernovoy produktivnost'yu ozimoy pshenytsy v raznye po pogodnym usloviyam gody* [Relationship between indices of photosynthetic apparatus development capacity and grain productivity of winter wheat in different by weather conditions years]. *Fiziolohiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy* [Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants], 41(1), 59–68 [in Russian].
26. Priadkina, G. O., & Stasik, O. O. (2012). *Sposib prognozuvannia vrozhnosti ozimoi pshenytsy* [The method of predicting the winter wheat yield]. *Pat. UA 67232, A01G 7/00 A01G 1/00* [in Ukrainian].
27. Priadkina, G. A., Stasik, O. O., Mikhalskaia, L. N., & Shvartau, V. V. (2014). *Svyaz' mezhdz velichinoy khlorofill'nogo fotosinteticheskogo potentsiala i urozhaynost'yu ozimoy pshenytsy (Triticum aestivum L.) pri povyshennykh temperaturakh* [Relationship between the value of chlorophyll photosynthetic potential and winter wheat (*Triticum aestivum* L.) yield at elevated temperatures]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* [Agricultural Biology], 5, 88–95 [in Russian].
28. Priadkina, G. A., Masliukivska, O. V., Stasik, O. O., & Oksem V. P. (2015). *Zviazok vmistu khlorofilu v lystkakh i khlorofilnoho indeksu posiviv ozymoi pshenytsy v period nalyvannia zerna* [Relationship of chlorophyll content in leaves and chlorophyll index of winter wheat canopy during grain filling]. *Fiziolohiya rastenii i hetetika* [Plant Physiology and Genetics], 47(2), 167–174 [in Ukrainian].
29. Han, H. (2008). Radiation use efficiency and yield of winter wheat under deficit irrigation in North China. *Plant Soil Environ.*, 54(7), 313–319.
30. Zhu, X.-G. (2010). Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 61, 235–261.
31. Priadkina, G. A., Shadchina, T. M., Stasik, O. O., & Kiriziy, D. A. (2015). *Fotosintez. T. 3. Fotosintez i produktivnost rasteniy* [Photosynthesis. Vol. 3. Photosynthesis and Plant Productivity]. Kyiv: Logos [in Russian].

УДК 581.132: 633.11

**В. В. Моргун, О. О. Стасик, Д. А. Киризий, Г. А. Прядкина.** Функциональные особенности фотосинтетического аппарата новых высокоинтенсивных сортов озимой пшеницы

**Цель.** Сравнительный анализ показателей фотосинтетического аппарата сортов озимой пшеницы современной и более ранней селекции в связи с их продуктивностью. **Методы.** Полевой, вегетационный, фитометрический, газометрический, аналитический, статистический. **Результаты.** Установлено, что новые высокоинтенсивные сорта озимой пшеницы имеют более высокую интенсивность фотосинтеза флагового листа в течение генеративного периода развития, особенно во время налива зерна, улучшенную способность запасать ассимиляты в стебле и эффективно использовать их в дальнейшем для налива колоса. Новые сорта формируют посевы с большими значениями хлорофиллового индекса и хлорофиллового фотосинтетического

потенциала и более длительным сохранением функциональной активности фотосинтетического аппарата в конце вегетации. **Выводы.** Преимущество по зерновой продуктивностью новейших высокоинтенсивных сортов пшеницы, оригинатором которых является Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, перед сортами, созданными до начала «зеленой революции», обеспечивается повышением мощности и продолжительности функционирования фотосинтетического аппарата посева, более высокой интенсивностью фотосинтеза и оптимизацией донорно-акцепторных отношений в системе целого растения.

**Ключевые слова:** пшеница озимая, продуктивность, фотосинтез.

UDC 581.132: 633.11

**V. V. Morgun, O. O. Stasik, D. A. Kiriziy, G. A. Pryadkina.** Functional features of photosynthetic apparatus of modern high-yielding winter wheat varieties

**Purpose.** Comparative studies of the photosynthetic apparatus of winter wheat varieties of modern and earlier breeding in the relation to their productivity. **Methods.** Field, pot experiment, biometrical, gas analysis, analytical and statistical ones. **Results.** It is found that the modern high-yielding winter wheat varieties have a higher rate of flag leaf photosynthesis during generative period of development, particularly at grain filling period, improved ability to store assimilates in stem and effectively use them later for grain growth. The modern varieties form crop canopy with greater leaf area and chlorophyll indexes and larger photosynthetic

capacity and maintain functional activity of photosynthetic apparatus longer at the end of the growing season. **Conclusions.** The superiority for grain productivity of modern high-yielding wheat varieties, originated from the Institute of Plant Physiology and Genetics, NAS of Ukraine, over varieties released before the "green revolution", results from increased capacity and durability of functioning the crop photosynthetic apparatus, higher CO<sub>2</sub> assimilation rate and optimization of source-sink relations in whole plant.

**Keywords:** winter wheat, productivity, photosynthesis.

*Надійшла 18.01.2016*