https://doi.org/10.15407/frg2021.01.74
УДК 633.111 + 631.559

АСИМІЛЯЦІЙНИЙ АПАРАТ ЛИСТКІВ ОКРЕМИХ ЯРУСІВ У СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА НЕСПРИЯТЛИВИХ УМОВ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

Г.О. ПРЯДКІНА, Н.М. МАХАРИНСЬКА

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

У польових експериментах за несприятливих погодних умов (знижена температура повітря та надмірна кількість опадів у період закладання репродуктивних органів і підвищена температура та нестача опадів у період наливання зерна) досліджували варіабельність питомої маси листків окремих ярусів, вмісту хлорофілу в них та маси сухої речовини у шести сортів озимої пшениці в репродуктивний період розвитку. Встановлено, що еректоїдність верхніх листків притаманна всім дослідженим сортам озимої пшениці незалежно від року створення. Показано, що ліпшою адаптацією пігментного апарату до несприятливих умов, що спостерігалися протягом весняно-літньої вегетації, вирізнявся сорт озимої пшениці Київська 17. Встановлено, що продуктивніші сорти озимої пшениці Київська 17, Городниця, Почайна і Порадниця мали більшу питому масу прапорцевого листка, ніж менш врожайні сорти Краснопілка і Смуглянка як у фазу цвітіння (відповідно 5,16—5,79 та 4,77—4,95 мг/см^2), так і у фазу молочної стиглості зерна (відповідно 5,12—5,70 та 4,47—4,86 мг/см^2). Кореляційний зв'язок між зерновою продуктивністю колоса головного пагона рослин озимої пшениці, кількістю зерен з колоса, масою 1000 зернин та окремими показниками асиміляційного апарату прапорцевого листка у фази цвітіння й молочної стиглості зерна був позитивним. Встановлено, що фізіологічним маркером високої зернової продуктивності колоса головного пагона рослин може слугувати питома маса прапорцевого листка у фази цвітіння та молочної стиглості зерна.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., посуха, питома маса листків, хлорофіл, продуктивність.

Важливу роль у продуктивності рослин відіграє їх асиміляційний апарат, що пов'язаний з одним із фундаментальних процесів — фотосинтезом. Визначальними ознаками, що впливають на архітектоніку рослин і потенціал урожайності пшениці, вважають морфологічні ознаки прапорцевого листка [1]. Залежність від кута нахилу прапорцевих листків ефективності поглинання світла, швидкості фотосинтезу та урожайності учені досліджують із 1960-х років, однак про генетичний контроль цієї складної ознаки поки що відомо небагато [2]. Зо-

Цитування: Прядкіна Г.О., Махаринська Н.М. Асиміляційний апарат листків окремих ярусів у сортів озимої пшениці за несприятливих умов навколишнього середовища. *Фізіологія рослин і генетика*. 2021. **53**, № 1. С. 74—86. https://doi.org/10.15407/frg2021.01.74

крема виявлено кілька QTL, що пов'язані з площею листка та кутом його нахилу: в межах маркерного інтервалу *Xwmc694-Xwmc156* на хромосомі 1B, *Xbarc1072-Xwmc272* на хромосомі 2B [1].

Важливою для функціонування листків і рослин є товщина листкової пластинки, яка пов'язана з видовою або генотипною стратегією акумуляції і використання асимілятів [3]. Вчені припускають також, що питома площа або питома маса листків можуть корелювати зі швидкістю росту рослин за певних умов, тому ці характеристики можна використовувати при доборі генотипів із різними темпами росту [4]. Крім цього, питома площа листків також може впливати на поглинання та ефективність використання світла [5].

Відомо, що функціонування фотосинтетичного апарату адаптується до зміни умов навколишнього середовища внаслідок змін кількості і співвідношення пігмент-білкових комплексів у тилакоїдних мембранах хлоропластів [6, 7]. Це пов'язано з різними функціональними властивостями молекул хлорофілу, одні з яких входять до складу реакційних центрів фотосистем, а інші виконують світлозбиральну функцію [8]. Підвищення вмісту каротиноїдів пов'язують зі старінням або впливом несприятливих чинників [9]. Вміст та співвідношення форм хлорофілів *a*, *b* та (або) співвідношення їх сумарного вмісту до каротиноїдів можуть бути одними з показників адаптивного потенціалу асиміляційного апарату рослин до несприятливих умов.

Раніше ми встановили, що сорти Городниця, Київська 17 і Почайна порівняно із сортами Краснопілка, Смуглянка і Порадниця за посушливих умов у різні періоди вегетації мали вищі листковий індекс посіву, швидкість наростання маси сухої речовини та ефективність використання радіації в період після виходу в трубку [10]. Ці три сорти відрізнялися і вищою врожайністю за таких умов. Щоб визначити, з чим пов'язана ліпша адаптація цих сортів до посушливих умов, ми провели порівняльний аналіз показників асиміляційного апарату (питомої маси, вмісту та співвідношення фотосинтетичних пігментів) листків різних ярусів у репродуктивний період розвитку рослин.

Метою роботи був пошук морфометричних ознак стійкості рослин озимої пшениці до несприятливих умов вирощування за показниками асиміляційного апарату.

Методика

Дослідження проведено на ділянках сортовипробування озимої пшениці в дослідному господарстві Інституту фізіології рослин і генетики (ІФРГ) НАН України (смт Глеваха, Київська обл.). Параметри асиміляційного апарату вивчали на середньоранніх сортах озимої пшениці: п'яти сучасних сортах (Київська 17, Городниця, Почайна, Краснопілка, Порадниця, 2017—2018 рр. реєстрації) та одному сорті ранішої (2004) селекції — Смуглянка. Ґрунти під посівами світло-сірі опідзолені легкосуглинкові. Норма висіву насіння, агротехніка та догляд за посівами — загальноприйняті для цієї культури у лісостеповій агрокліматичній зоні [11]. Облікова площа дослідних ділянок — 10 м^2. Повторність дослідів триразова.

Вегетаційний період 2019—2020 рр. характеризувався стійким підвищенням температури порівняно з багаторічною кліматичною нормою за винятком травня (табл. 1). У період закладання репродуктивних органів температура повітря була нижчою за кліматичну норму на 3,1 °С, а в період наливання зерна — вищою за норму також на 3,1 °С. Крім цього, в період осінньої вегетації та весняного відростання кількість опадів була меншою за норму, тоді як у травні вона була більш ніж удвічі вищою за неї (див. табл. 1). Отже, умови вегетаційного періоду не сприяли оптимальним росту й розвитку посівів пшениці.

Морфометричні показники визначали на головному пагоні рослин. Для визначення маси сухої речовини окремих органів рослин зразки фіксували у сушильній шафі за температури 105 °С впродовж 3 год, потім досушували до сталої маси за температури 85 °С. Площу листків розраховували за їх довжиною та шириною з коефіцієнтом 0,75. Питому масу листків обчислювали як відношення маси сухої речовини листків до їх площі. Кут нахилу листків визначали як кут між середньою жилкою листкової пластинки і стеблом рослини [12]. Повторність визначень в окремі фази вегетації десятиразова, у фазу повної стиглості зерна — двадцятиразова.

Фенологічні спостереження за фазами розвитку рослин здійснювали за зовнішніми морфологічними змінами сформованих органів через кожні 3—4 доби [13]. Дата настання фази цвітіння — 09.06.2020, молочної стиглості зерна — 22.06.2020. Щільність рослин у посівах визначали за кількістю пагонів на 4 півметрових відрізках у рядках посівів і перераховували на 1 м^2.

Вміст фотосинтетичних пігментів (хлорофілів *a*, *b* та загальних каротиноїдів) у листках визначали безмацераційним методом екстрагуванням пігментів із висічок диметилсульфоксидом за методом Вел-

ТАБЛИЦЯ 1. Метеорологічні умови вегетаційного періоду озимої пшениці 2019—2020 рр.

Місяць	Середньомісячна температура повітря		Сума опадів за місяць	
	фактична, °С	відхилення від норми	мм	% норми
Вересень	15,9	+1,7	23	39
Жовтень	11,1	+2,7	14	**34**
Листопад	4,6	+2,7	29	59
Грудень	2,7	+5,0	34	78
Січень	0,8	+4,3	21	58
Лютий	2,5	**+5,5**	45	117
Березень	6,5	+4,7	15	42
Квітень	9,9	+0,6	40	86
Травень	12,4	**—3,1**	123	**214**
Червень	21,7	+3,1	51	62
Липень	21,9	+1,4	48	67

Примітка. Півжирним шрифтом виділено максимальну та мінімальну різницю із середнім багаторічним значенням.

бурн [14]. Оптичну густину розчинів вимірювали на спектрофотометрі Specord 200 (Analytic Jena, Німеччина).

Показники структури врожаю визначали на 20 головних пагонах рослин озимої пшениці у фазу повної стиглості зерна. Коефіцієнт господарської ефективності рослин ($K_{госп}$) розраховано як відношення маси зерна з пагона до його загальної маси.

Результати оброблено статистично з використанням Microsoft Excel за загальноприйнятими методами варіаційної статистики [15]. На рисунках і в таблицях наведено середньоарифметичні значення та їх стандартні похибки. Статистичну достовірність різниці між варіантами оцінено за ANOVA-тестом за $p < 0,05$.

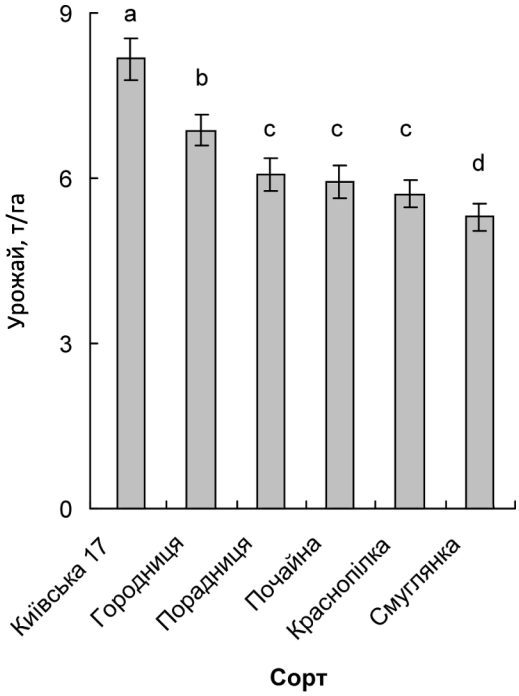


Рис. 1. Урожай сортів озимої пшениці, що зазнали дії посухи в період наливання зерна. Однаковими латинськими літерами позначено показники, які відрізняються неістотно за $p < 0,05$

Результати та обговорення

За несприятливих погодних умов у період формування репродуктивних органів і протягом наливання зерна найбільшою врожайністю вирізнявся сорт Київська 17 (рис. 1). Його врожай на 35—37 % перевищував зернову продуктивність сортів Порадниця і Почайна та на 43—54 % — сортів Краснопілка і Смуглянка. Врожай сорту Городниця також був істотно вищим (відповідно на 13—16 і на 20—30 %), ніж решти сортів.

Найурожайніший сорт Київська 17 відрізнявся від інших сортів вищим вмістом суми хлорофілів і загальних каротиноїдів у середній пробі зелених листків у фази цвітіння та молочної стиглості (табл. 2). У фазу цвітіння високий вміст хлорофілу був також у листках пшениці сорту Почайна, у решти сортів він коливався від 2,66 до 2,85 мг/г сирої речовини. У фазу молочної стиглості зерна вміст цього пігменту залишався високим у сорту Порадниця, в інших сортів — зменшувався до 2,39—2,87 мг/г сирої речовини. Найурожайніший сорт Київська 17 відрізнявся від решти сортів також найменшим співвідношенням вмісту каротиноїдів до хлорофілів у фазу молочної стиглості. Оскільки це співвідношення вважають ознакою адаптації до стресів [16, 17], менше його значення у сорту Київська 17 може свідчити про ліпшу адаптацію до несприятливих умов, що й спостерігали протягом весняно-літньої вегетації.

ТАБЛИЦЯ 2. Вміст та співвідношення фотосинтетичних пігментів у середній пробі листків озимої пшениці

Сорт	Вміст, мг/г сирої речовини				Співвідношення	
	Chl *a*	Chl *b*	*a*+*b*	Car	*a*/*b*	Car/(*a*+*b*)
			Фаза цвітіння			
Київська 17	**2,21±0,07**[a]	**1,21±0,02**[a]	**3,43±0,10**[a]	**0,51±0,02**[a]	1,82±0,02[a]	**0,15±0,01**[a]
Городниця	1,80±0,01[b]	1,02±0,01[b]	2,82±0,01[b]	0,45±0,01[b]	1,77±0,01[b]	0,16±0,01[a]
Порадниця	1,74±0,11[b]	**0,94±0,05**[c]	2,68±0,15[b]	0,48±0,01[a]	**1,84±0,04**[a]	**0,18±0,01**[ab]
Почайна	2,06±0,10[a]	1,18±0,06[a]	3,24±0,16[a]	0,50±0,02[a]	**1,75±0,03**[b]	0,16±0,01[a]
Краснопілка	**1,70±0,07**[c]	0,96±0,03[c]	**2,66±0,11**[bc]	**0,40±0,01**[c]	1,76±0,02[b]	0,15±0,01[a]
Смуглянка	1,83±0,08[b]	1,02±0,04[b]c	2,85±0,11[b]	0,46±0,01[b]	1,80±0,02[a]	0,16±0,01[a]
			Фаза молочної стиглості зерна			
Київська 17	**2,11±0,05**[a]	**1,19±0,05**[a]	**3,30±0,10**[a]	0,47±0,01[a]	**1,78±0,05**[a]	**0,14±0,01**[a]
Городниця	1,92±0,02[b]	0,95±0,02[b]	2,87±0,04[b]	**0,48±0,01**[a]	**2,03±0,02**[b]	**0,17±0,01**[b]
Порадниця	1,96±0,02[b]	1,07±0,02c	3,03±0,04[c]	0,47±0,01[a]	1,84±0,01[c]	0,17±0,01[b]
Почайна	1,64±0,03[c]	0,91±0,02[b]	2,55±0,05[d]	**0,39±0,01**[b]	1,81±0,02[a]	0,16±0,01[b]
Краснопілка	**1,57±0,01**[d]	**0,82±0,02**[d]	**2,39±0,03**[e]	0,40±0,01[b]	1,92±0,05[d]	0,17±0,01[b]
Смуглянка	1,86±0,06[b]	1,00±0,03[e]	2,86±0,09[b]	0,46±0,01[a]	1,87±0,03[c]	0,16±0,01[b]

Примітка. Chl — хлорофіл, Car — сума каротиноїдів. Тут і в табл. 3, 4 однаковими латинськими літерами позначено показники, які відрізняються неістотно за $p < 0,05$. Півжирним шрифтом виділено максимальні та мінімальні значення показників.

Досліджені сорти не відрізнялися за положенням листків на стеблі: всім була притаманна еректоїдність листків верхніх ярусів. При цьому найгострішими кутами нахилу прапорцевого й підпрапорцевого листків вирізнявся сорт Смуглянка у фази цвітіння і молочної стиглості зерна (табл. 3). Прапорцеві й підпрапорцеві листки зберігали еректоїдність і у фазу молочної стиглості зерна. У фазу цвітіння таке положення листків на стеблі сприяє ліпшому проникненню світла до листків нижчих ярусів, а у фазу молочної стиглості, коли нижні листки відмирають — до стебла, яке теж здатне асимілювати CO_2 [18]. Таке розміщення листків сприяє підвищенню фотосинтезу посіву як протягом світлового дня, так і вегетації внаслідок більшого освітлення та ліпшого доступу вуглекислого газу навіть у загущених посівах. Це підтвердили дані модельних експериментів: за перпендикулярного падіння сонячного світла в ясний день посіви з еректоїдними верхніми листками поглинали вуглецю на 40 % більше, ніж посіви з горизонтально орієнтованими листками [19].

Питому масу листків пшениці, найчастіше досліджують на прапорцевому листку, який відіграє важливу роль у забезпеченні зерна асимілятами на пізніх етапах вегетації. Проте на початку репродуктивного періоду, коли площа листків на рослині максимальна, значний внесок у фотосинтез рослини можуть робити і нижче розміщені листки. Тому ми порівняли питомі маси листків усіх ярусів. Встановлено, що як у фазу цвітіння, так і молочної стиглості зерна маси одиниці площі листкової пластинки істотно відрізнялись у різних сортів

ТАБЛИЦЯ 3. Кути відхилення листків від стебла (градуси) в сортів озимої пшениці у фази цвітіння та молочної стиглості зерна

Сорт	Номер листка згори				
	1	2	3	1	2
	Фаза цвітіння			Фаза молочної стиглості зерна	
Київська 17	28±3[a]	29±4[a]	44±7[a]	30±3[a]	34±3[a]
Городниця	23±2[a]	29±3[a]	38±10[a]	26±3[a]	33±7[a]
Порадниця	38±3[b]	36±3[ab]	65±8[b]	44±7[b]	55±5[b]
Почайна	18±2[c]	23±8[a]	23±8[ac]	36±4[ac]	40±10[ab]
Краснопілка	25±3[a]	30±7[a]	36±11[a]	41±2[b]	48±6[ab]
Смуглянка	9±1[d]	8±1[c]	28±4[ac]	12±1[d]	16±3[c]

Примітка. 1, 2 — відповідно прапорцевий і підпрапорцевий листки.

лише для прапорцевого й підпрапорцевого листків (табл. 4). Вищу питому масу двох верхніх листків спостерігали у сортів Київська 17 і Городниця, найнижчу — у сорту Краснопілка. При цьому високопродуктивний сорт Київська 17 вирізнявся меншою питомою масою підпрапорцевих листків у фази цвітіння та молочної стиглості (відповідно 4,15 ± 0,17 та 4,14 ± 0,17 мг/см^2) від такого ж сорту Городниця (4,85 ± 0,16 і 5,19 ± 0,29 мг/см^2). Питомі маси листків пшениці сортів Городниця, Почайна і Краснопілка у фазу молочної стиглості були вищими, ніж у сорту Смуглянка. Водночас у сортів Київська 17 і Порадниця третій згори листок у цю фазу вже відмирав.

ТАБЛИЦЯ 4. Питома маса (мг/см^2) окремих листків у сортів озимої пшениці у фази цвітіння та молочної стиглості зерна

Сорт	Номер листка згори			
	1	2	3	4
	Фаза цвітіння			
Київська 17	5,37±0,16[a]	**4,15±0,17[a]**	4,66±0,27[a]	0,77±0,53[a]
Городниця	**5,79±0,17[b]**	**4,85±0,16[b]**	4,53±0,21[a]	0,62±0,42[a]
Порадниця	5,16±0,08[a]	4,81±0,10[b]	4,57±0,52[a]	2,21±0,74[ab]
Почайна	5,75±0,21[b]	4,47±0,08[c]	4,30±0,16[a]	1,26±0,64[a]
Краснопілка	**4,77±0,31[c]**	4,48±0,14[c]	4,28±0,11[a]	1,35±0,58[a]
Смуглянка	4,95±0,08[c]	4,60±0,07[c]	4,14±0,49[a]	0,84±0,58[a]
	Фаза молочної стиглості зерна			
Київська 17	**5,70±0,14[a]**	4,14±0,17[a]	—	—
Городниця	5,57±0,29[a]	**5,19±0,29[b]**	**2,44±0,67[a]**	—
Порадниця	5,12±0,18[ab]	4,51±0,15[c]	—	—
Почайна	5,57±0,19[a]	3,29±0,73[d]	1,80±0,76[a]	—
Краснопілка	**4,47±0,61[b]**	**3,20±0,75[d]**	2,18±0,68[a]	—
Смуглянка	4,86±0,06[b]	3,61±0,43[d]	**0,91±0,61[b]**	—

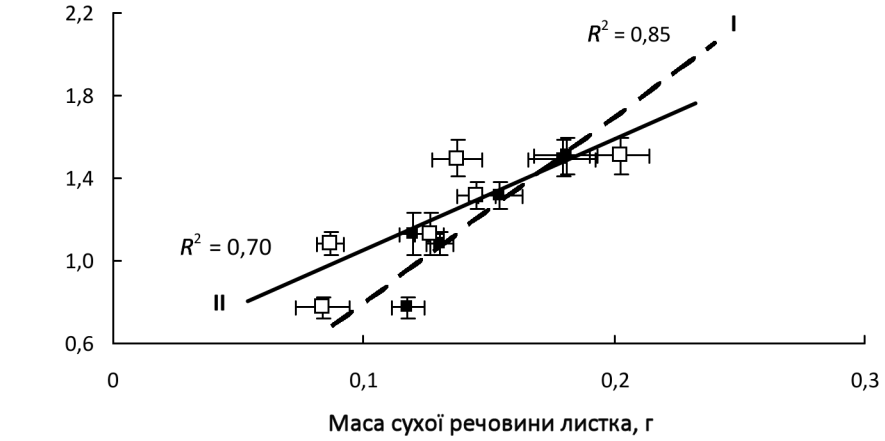
За літературними даними, маса одиниці площі листкової пластинки сучасних сортів пшениці порівняно зі створеними раніше збільшилась. Так, за природних умов вологозабезпечення та за умов додаткового зрошення питома маса листків китайських сортів озимої пшениці селекції 1980 р. коливалась у межах 3,7—4, а селекції 2010 р. — 4—6 мг/см^2 [18]. Ми не встановили істотної різниці за величиною цього показника між сучасними сортами та створеним на 13—14 років раніше сортом: питома маса листків сорту ранішої селекції Смуглянка змінювалася у таких же межах, як і в сучасних сортів в обидві фази (див. табл. 4).

Врахувавши наявність позитивної кореляції між масою зерна з колоса головного пагона з площею прапорцевого листка цього пагона [20] та з відношенням маси зерна до площі листка [18], а також між масою зерна з рослини з площею прапорцевого листка головного пагона [1], ми проаналізували кореляційні зв'язки показників асиміляційного апарату з масою зерна в обидві досліджені фази (рис. 2). Залежність маси зерна з колоса головного пагона рослин озимої пшениці від маси сухої речовини прапорцевого листка була істотною у фази цвітіння та молочної стиглості (відповідно r = 0,92±0,19 та 0,84±0,28), з площею прапорцевого листка — лише у фазу цвітіння (r = 0,83±0,28), з питомою масою — також в обидві фази (r = 0,83±0,28 та 0,96±0,15).

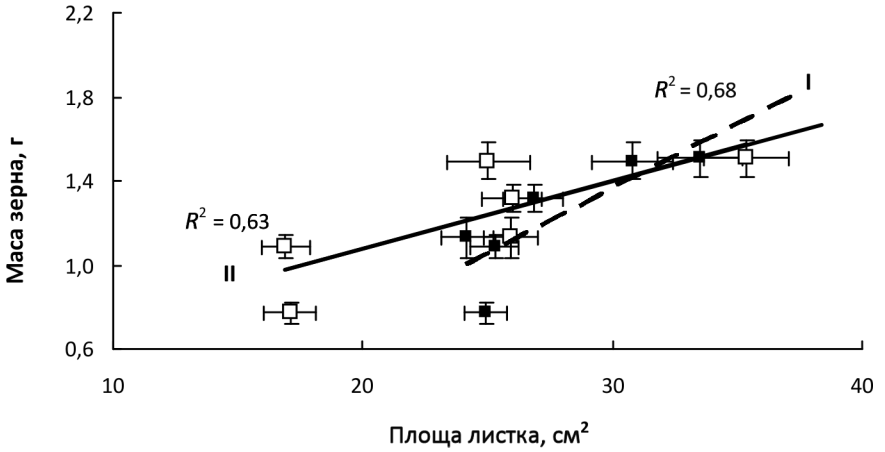
Встановлено також, що всі три параметри асиміляційної поверхні у фазу цвітіння істотно впливали на кількість зернин у колосі головного пагона рослин, а у фазу молочної стиглості — на масу 1000 зернин (табл. 5). При цьому питома маса у фазу молочної стиглості була тісно пов'язана і з масою 1000 зернин. Отже, сорти озимої пшениці з більшою питомою масою прапорцевого листка та його загальною масою у фази цвітіння й молочної стиглості відрізнялися вищою зерновою продуктивністю.

За літературними даними, врожайніші сорти озимої пшениці також характеризуються більшим відношенням маси зерна до площі прапорцевого листка, ніж менш урожайні сорти, що були створені на 30 років раніше: максимальне значення цього відношення в урожайніших сортів за природних умов зволоження сягало 89 мг/см^2, менш урожайних — 46, за умов зрошення — відповідно 60 і 44 мг/см^2 [18].

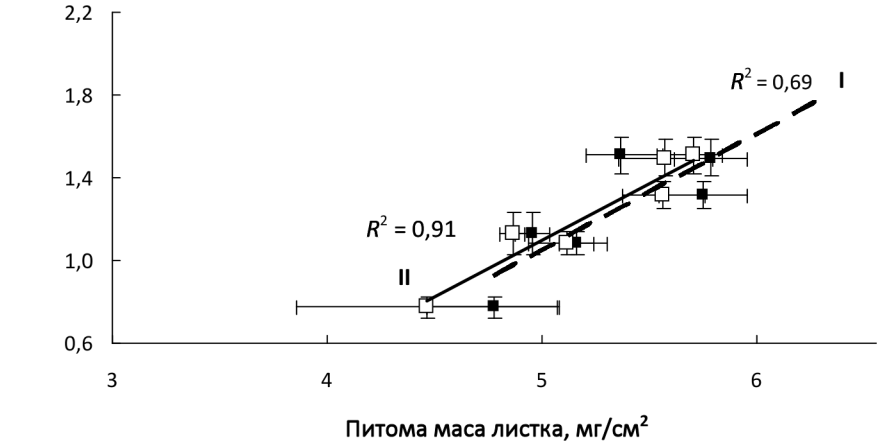
Наявність позитивної кореляції між зерновою продуктивністю колоса головного пагона та питомою масою прапорцевого листка у фази цвітіння й молочної стиглості свідчить, що обидва ці показники можуть слугувати потенційною ознакою високопродуктивних сортів. Перспективність використання питомої маси верхніх листків як маркера, пов'язаного з продуктивністю, базується на результатах досліджень взаємозв'язку з різними фізіологічними показниками. Зокрема встановлено істотну кореляцію (R^2 = 0,69...0,84) оберненої до питомої маси величини — питомої площі листка — з інтенсивністю фотосинтезу та вмістом азоту в листках 73 видів C_3-рослин [21]. Показано також, що збільшення співвідношення маси зерна до площі листків позитивно впливало на фотосинтез колоса [18]. Крім цього, встановлено, що у фазу цвітіння існує тісна кореляція між питомою



а



б



в

Рис. 2. Залежність маси зерна з колоса головного пагона рослин озимої пшениці від параметрів асиміляційної поверхні прапорцевого листка (*а*, *б*, *в*) у фази цвітіння (I) та молочної стиглості зерна (II)

ТАБЛИЦЯ 5. Коефіцієнти кореляції показників асиміляційної поверхні прапорцевого листка з масою зерна головного пагона рослин озимої пшениці

Показник асиміляційної поверхні	Фаза розвитку	Показник структури врожаю	
		Маса 1000 зернин	Кількість зернин
Маса	Цвітіння	0,45±0,45	0,97±0,13**
Площа		0,38±0,46	0,87±0,24*
Питома маса		0,43±0,45	0,86±0,26*
Маса	Молочна стиглість зерна	0,73±0,34*	0,63±0,39
Площа		0,79±0,31*	0,52±0,43
Питома маса		0,63±0,39*	0,90±0,21*
		$F_{0,5} = 2,78$, $F_{0,01} = 4,60$	

*, ** — відповідно коефіцієнт кореляції істотний за $p < 0,05$ і $p < 0,01$.

площею листка та фотосинтетичною асиміляцією CO_2, вмістом хлорофілу в листках та ефективністю використання води (R^2 = 0,75...0,78) [22]. У попередніх дослідженнях ми з'ясували, що високопродуктивні сорти Київська 17 та Городниця мали більшу ефективність перетворення світлової енергії на біомасу [10]. Ці сорти відрізнялися також і вищою питомою масою прапорцевого листка у фази цвітіння та молочної стиглості (див. табл. 4). Це свідчить на користь припущення [18], що сорти з вищою питомою масою прапорцевого листка можуть ефективніше використовувати сонячну радіацію [23].

Отже, оскільки цей показник пов'язаний з інтенсивністю фотосинтезу за світлового насичення, вмістом хлорофілу й азоту в листках, ефективністю використання радіації, його величина, хоча й непрямо, характеризує фотосинтетичну здатність сортів. Товстіші листки можуть містити більші кількості хлоропластів на одиницю площі листка [24] та фотосинтетичних ферментів, у тому числі Рубіско [25, 26].

Крім цього, питома маса листків може бути пов'язана з посухостійкістю. Так, виявлено істотне зменшення питомої маси листків за умов посухи порівняно з контрольним варіантом з достатньою забезпеченістю водою 10 алжирських генотипів твердої пшениці після фази колосіння [27], 10 генотипів твердої пшениці різного походження [28], 11 марокканських сортів пшениці [29].

Отже, в результаті дослідження показників асиміляційного апарату листків різних ярусів встановлено, що у вивчених сортів озимої пшениці незалежно від року створення архітектоніка листків є однаковою. Еректоїдність листків верхніх ярусів через ліпше проникнення світла до нижчих листків і стебла сприяє підвищенню фотосинтезу посіву. Аналіз співвідношення вмісту каротиноїдів і хлорофілів у фазу молочної стиглості підтвердив ліпшу адаптацію пігментного апарату до несприятливих умов, що спостерігались протягом весняно-літньої вегетації, у найбільш продуктивного сорту озимої пшениці Київська 17. Встановлено, що продуктивні сорти озимої пшениці Київська 17, Городниця, Почайна та Порадниця відрізнялися більшою питомою масою прапорцевого листка, ніж менш урожайні сорти Краснопілка і Смуглянка в обидві фази розвитку. Виявлено позитив-

ний зв'язок між зерновою продуктивністю колоса головного пагона рослин озимої пшениці, кількістю зернин з колоса та масою 1000 зернин з окремими показниками асиміляційного апарату прапорцевого листка у фази цвітіння та молочної стиглості зерна. Показано, що фізіологічним маркером високої зернової продуктивності колоса головного пагона рослин може слугувати питома маса прапорцевого листка у фази цвітіння та молочної стиглості зерна.

З урахуванням більшої простоти визначення питомої маси прапорцевого листка, ніж інших показників асиміляційної поверхні, тісної кореляції із зерновою продуктивністю колоса головного пагона, зв'язку із фотосинтетичною здатністю та посухостійкістю пошук генотипів із високою питомою масою залишається важливим інструментом для виявлення високопродуктивних і посухостійких генотипів озимої пшениці.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Yang D., Liu Y., Cheng H., Chang L., Chen J., Chai S., Li M. Genetic dissection of flag leaf morphology in wheat (*Triticum aestivum* L.) under diverse water regimes. *BMC Genetics*. 2016. **17** (1). P. 94.
2. Mantilla-Perez M.B., Salas Fernandez M.G. Differential manipulation of leaf angle throughout the canopy: current status and prospects. *J. Exp. Bot*. 2017. **68** (21-22). P. 5699—5717.
3. Amanullah D.R. Specific leaf area and specific leaf weight in small grain crops wheat, rye, barley, and oats differ at various growth stages and NPK source. *J. Plant Nutr*. 2015. **38** (11). P. 1694—1708.
4. Rawson H.M., Gardner P.A., Long M.J. Sources of Variation in Specific Leaf Area in Wheat Grown at High Temperature. *Functional Plant Biology*. 1987. **14**. P. 287—298.
5. Bhattacharya A. Chapter 2 — Radiation-Use Efficiency under Different Climatic Conditions. Changing Climate and Resource Use Efficiency in Plants. London: Elsevier Ltd. Academic Press. 2019. P. 51—109.
6. Тютерева Е.В., Войцеховская О.В. Реакции лишенного хлорофилла *b* мутанта ячменя *chlorine* 3613 на пролонгированное снижение освещенности. 1. Динамика содержания хлорофиллов, рост и продуктивность. *Физиология растений*. 2011. **58,** № 1. С. 3—11.
7. Dymova O., Fiedor L. Chlorophylls and their role in photosynthesis. In: Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology. Syktyvkar. 2014. P. 140—160.
8. Peter G.F., Thornber G.P. Biochemical composition and organization of higher plant photosystem 2 light-harvesting pigment proteins. *J. Biol. Chem*. 1991. **266**. P. 16745—16754.
9. Vermaas W. Molecular-biological approaches to analyze photosystem 2 structure and function. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol*. 1993. **44**. P. 457—481.
10. Priadkina G.O., Stasik O.O., Poliovyi A.M., Yarmolska O.E., Kuzmova K. Radiation use efficiency of winter wheat canopy during pre-anthesis growth. *Физиология растений и генетика*. 2020. **52**, № 3. С. 208—223.
11. Моргун В.В., Санін Є.В., Швартау В.В., Омеляненко О.А. Клуб 100 центнерів. Сорти та технології вирощування високих урожаїв озимої пшениці. Київ: Логос, 2014. 121 с.
12. Шиман Л.М. Определение ориентации листьев в пространстве. *Физиология растений*. 1967. **2**. С. 381—383.
13. Zadoks J.C., Chang T.T., Konzak C.F. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*. 1974. **14**. P. 415—421.
14. Wellburn A.P. The spectral determination of chlorophyll *a* and *b*, as well as carotenoids using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant. Physiol.*, 1994. **144**, N 3. P. 307—313.

15. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Колос, 1973. 335 с.
16. Hendry G.A.F., Price A.H. Stress Indicators: Chlorophylls and Carotenoids. Hendry G.A.F., Grime J.P. (Eds.) Methods in Comparative Plant Ecology, Chapman Hall, London, UK, 1993. P. 148—152. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1494-3
17. Vuleta A., Manitašević Jovanović S., Tucić B. How do plants cope with oxidative stress in nature? A study on the dwarf bearded iris (*Iris pumila*). *Acta Physiol. Plant.* 2015. **37**. P. 1711. https://doi.org/10.1007/s11738-014-1711-9
18. Wang Y., Xi W., Wang Z. Contribution of ear photosynthesis to grain yield under rain-fed and irrigation conditions for winter wheat cultivars released in the past 30 years in North China Plain. *J. Integr. Agric.* 2016. **15**. P. 2247—2256.
19. Long S.P., Zhu X.G., Naidu S.L. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant. Crop. Environ.* 2006. **29**, N 3. P. 315—330.
20. Al-Tahir F.M.M. Flag leaf characteristics and relationship with grain yield and grain protein percentage for three cereals. *J. Med. Plants Studies.* 2014. **2** (5). P. 1—7.
21. Gulías J., Flexas J., Mus M., Cifre J., Lefi E., Medrano H. Relationship between Maximum Leaf Photosynthesis, Nitrogen Content and Specific Leaf Area in Balearic Endemic and Non endemic Mediterranean Species. *Ann. Bot.* 2003. **92** (2). P. 215—222. https://doi.org/10.1093/aob/mcg123
22. Ukozehasi C. Proxy-based approach to wheat selection for photosynthetic efficiency. *Rwanda journal of agricultural sciences.* 2020. **2** (1). P. 104—114.
23. Shearman V.J., Sylvester-Bradley R., Scott R.K., Foulkes M.J. Physiological processes associated with Wheat Yield Progress in the UK. *Crop Sci.* 2005. **45**. P. 175—185. https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0175
24. Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. Plant Physiological Ecology. Second edition. New-York, NK: Springer, 2008. 623 p.
25. von Caemmerer S., Farquhar G.D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta.* 1981. **153** (4). P. 376—387. https://doi.org/10.1007/BF00384257
26. Poorter H., Niinemets Ü., Poorter L., Wright I.J., Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.* 2009. **182**. P. 565—588. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x
27. Semcheddine N., Hafsi M. Effect of supplementary irrigation on agronomical and physiological traits in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) genotypes. *J. Agric. Sci.* 2014. **6** (9). P. 184—197.
28. Guendouz A., Semcheddine N., Moumeni L., Hafsi M. The Effect of Supplementary Irrigation on Leaf Area, Specific Leaf Weight, Grain Yield and Water Use Efficiency in Durum Wheat (*Triticum durum* Desf.) Cultivars. *J. Crop Breeding and Genetics.* 2016. **2** (1). P. 82—89.
29. Ben-Amar A., Mahboub S., Bouizgaren A., Mouradi M., Nsarellah N.E., El Bouhmadi K. Relationship between leaf rolling and some physiological parameters in durum wheat under water stress. *Afr. J. Agric. Res.* 2020. **16** (7). P. 1061—1068. https://doi.org/10.5897/AJAR2020.14939 Article Number: 86B502764367

Отримано 14.12.2020

REFERENCES

1. Yang, D., Liu, Y., Cheng, H., Chang, L., Chen, J., Chai, S. & Li, M. (2016). Genetic dissection of flag leaf morphology in wheat (Triticum aestivum L.) under diverse water regimes. BMC Genetics, 17, No. 1, p. 94.
2. Mantilla-Perez, M.B. & Salas Fernandez, M.G. (2017). Differential manipulation of leaf angle throughout the canopy: current status and prospects. J. Exp. Bot., 68, No. 21-22, pp. 5699-5717.
3. Amanullah, D.R. (2015). Specific leaf area and specific leaf weight in small grain crops wheat, rye, barley, and oats differ at various growth stages and NPK source. J. Plant Nutr., 38, No. 11, pp. 1694-1708.
4. Rawson, H.M., Gardner, P.A. & Long, M.J. (1987). Sources of variation in specific leaf area in wheat grown at high temperature. Functional Plant Biology, 14, pp. 287-298.

5. Bhattacharya, A. (2019). Chapter 2 — Radiation-Use Efficiency under Different Climatic Conditions. Changing Climate and Resource Use Efficiency in Plants. London: Elsevier Ltd. Academic Press, pp. 51-109.
6. Tyutereva, E.V. & Voitsekhovskaja, O.V. (2011). Responses of chlorophyll b-Free chlorina 3613 barley mutant to a prolonged decrease in illuminance: 1. Dynamics of chlorophyll content, growth, and productivity. Russian J. Plant Physiol., 58, No. 1, pp. 1-8 [in Russian].
7. Dymova, O. & Fiedor, L. (2014). Chlorophylls and their role in photosynthesis. Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology. Syktyvkar, pp. 140-160.
8. Peter, G.F. & Thornber, G.P. (1991). Biochemical composition and organization of higher plant photosystem 2 light-harvesting pigment proteins. J. Biol. Chem., 266, pp. 16745-16754.
9. Vermaas, W. (1993). Molecular-biological approaches to analyze photosystem 2 structure and function. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 44, pp. 457-481.
10. Priadkina, G.O., Stasik, O.O., Poliovyi, A.M., Yarmolska, O.E. & Kuzmova, K. (2020). Radiation use efficiency of winter wheat canopy during pre-anthesis growth. Fiziol. rast. genet., 52, No. 3, pp. 208-223.
11. Morgun, V.V., Sanin, E.V., Shvartau, V.V. & Omelyanenko, O.A. (2014). Varieties and technologies of growing of high winter wheat canopies. The club of 10 tons. Kyiv, 121 p. [in Ukrainian].
12. Shiman, L.M. (1967). Determination of the leaves orientation in a space. Russian J. Plant Physiol., 2, pp. 381-383 [in Russian].
13. Zadoks, J.C., Chang, T.T. & Konzak, C.F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. Weed Research, 14, pp. 415-421.
14. Wellburn, A.P. (1994). The spectral determination of chlorophyll a and b, as well as carotenoids using various solvents with spectrophotometers of different resolution. J. Plant. Physiol., 144, No. 3, pp. 307-313.
15. Dospehov, B.A. (1985). Field experience methods. Moscow: Agropromozdat [in Russian].
16. Hendry, G.A.F. & Price, A.H. (1993). Stress Indicators: Chlorophylls and Carotenoids. Hendry G.A.F., Grime J.P. (Eds.) Methods in Comparative Plant Ecology, Chapman Hall, London, UK, pp. 148-152. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1494-3
17. Vuleta, A., Manitašević Jovanović, S. & Tucić, B. (2015). How do plants cope with oxidative stress in nature? A study on the dwarf bearded iris (Iris pumila). Acta Physiol. Plant., 37, p. 1711. https://doi.org/10.1007/s11738-014-1711-9
18. Wang, Y., Xi, W. & Wang, Z. (2016). Contribution of ear photosynthesis to grain yield under rainfed and irrigation conditions for winter wheat cultivars released in the past 30 years in North China Plain. J. Integr. Agric., 15, pp. 2247-2256.
19. Long, S.P., Zhu, X.G. & Naidu, S.L. (2006). Can improvement in photosynthesis increase crop yields? Plant. Crop. Environ., 29, No. 3, pp. 315-330.
20. Al-Tahir, F.M.M. (2014). Flag leaf characteristics and relationship with grain yield and grain protein percentage for three cereals. J. Med. Plants Studies., 2, No. 5, pp. 1-7.
21. Gulías, J., Flexas, J., Mus, M., Cifre, J., Lefi, E. & Medrano, H. (2003). Relationship between Maximum Leaf Photosynthesis, Nitrogen Content and Specific Leaf Area in Balearic Endemic and Non endemic Mediterranean Species. Ann. Bot., 92, No. 2, pp. 215-222. https://doi.org/10.1093/aob/mcg123
22. Ukozehasi, C. (2020). Proxy-based approach to wheat selection for photosynthetic efficiency. Rwanda journal of agricultural sciences, 2, No. 1, pp. 104-114.
23. Shearman, V.J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K. & Foulkes, M.J. (2005). Physiological processes associated with Wheat Yield Progress in the UK. Crop Sci., 45, pp. 175-185. https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0175
24. Lambers, H., Chapin, F.S. & Pons, T.L. (2008). Plant Physiological Ecology. Second edition. New-York, NK: Springer, 623 p.
25. von Caemmerer, S. & Farquhar, G.D. (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta, 153, No. 4, pp. 376-387. https://doi.org/10.1007/BF00384257
26. Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. New Phytol, 182, pp. 565-588. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x

27. Semcheddine, N. & Hafsi, M. (2014). Effect of supplementary irrigation on agronomical and physiological traits in durum wheat (Triticum durum Desf.) genotypes. J. Agric. Sci., 6, No. 9, pp. 184-197.
28. Guendouz, A., Semcheddine, N., Moumeni, L. & Hafsi, M. (2016). The Effect of Supplementary Irrigation on Leaf Area, Specific Leaf Weight, Grain Yield and Water Use Efficiency in Durum Wheat (Triticum durum Desf.) Cultivars. J. Crop Breeding and Genetics, 2, No. 1, pp. 82-89.
29. Ben-Amar, A., Mahboub, S., Bouizgaren, A., Mouradi, M., Nsarellah, N.E. & El Bouhmadi, K. (2020). Relationship between leaf rolling and some physiological parameters in durum wheat under water stress. Afr. J. Agric. Res., 16, No. 7, pp. 1061-1068. https://doi.org/10.5897/AJAR2020.14939 Article Number: 86B502764367

Received 14.12.2020

ASSIMILATION APPARATUS OF DIFFERENT LEAVES TIERS IN WINTER WHEAT VARIETIES UNDER ADVERSE ENVIRONMENTAL CONDITIONS

G.O. Priadkina, N.M. Makharynska

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

In field experiments under adverse weather conditions (low air temperature and excess precipitation during the period of reproductive organs formation, and increased temperature and lack of precipitation during grain filling) the variability of the specific leaf weight (SLW) of different tiers, chlorophyll content and dry weight in 6 varieties of winter wheat at reproductive period of development was investigated. The erectoid orientation of upper leaves in all studied winter wheat varieties, regardless of the year of breeding was found. The best adaptation of the pigment apparatus to the unfavorable conditions, during the spring-summer vegetation, was observed in the Kyivska 17 variety. The high-productive winter wheat varieties Kyivska 17, Horodnytsia, Pochaina and Poradnytsia had higher flag leaf SLW than low-productive varieties Krasnopilka and Smuhlianka both at anthesis (respectively 5.16—5.79 and 4.77—4.95 mg/cm^2) and at milk ripeness (respectively 5.12—5.70 and 4.47—4.86 mg/cm^2). A positive relationship between the main shoot ear grain productivity, the number of grains from the ear, and 1000 grains weight with certain traits of flag leaf assimilation apparatus at anthesis and milk ripeness was shown. It was found that the physiological marker of high main shoot ear grain productivity could be the flag leaf specific weight at anthesis and milk ripeness.

Key words: Triticum aestivum L., drought, specific leaf weight, chlorophyll, productivity.