

<https://doi.org/10.15407/frg2021.06.501>

УДК 581.134+633.111.1

ДЕПОНУВАЛЬНА ЗДАТНІСТЬ СЕГМЕНТІВ ПАГОНА В СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ РІЗНОГО ПЕРІОДУ СЕЛЕКЦІЇ

О.В. ЗБОРІВСЬКА, М.В. ТАРАСЮК, О.О. СТАСИК

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

В умовах дрібноділянкового дослідження вивчали накопичення та ремобілізацію водорозчинних вуглеводів в окремих частинах стебла головного пагона сортів озимої пшениці Подільська нива, Єдність і Збруч, які були внесені до Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні, відповідно у 2018, 2008 і 1994 рр. Стебло розділяли на частини: листові піхви двох верхніх міжвузлів, два верхні міжвузля без листових піхв, листові піхви решти нижніх міжвузлів і решта нижніх міжвузлів без листових піхв. Вміст водорозчинних вуглеводів визначали у фазі цвітіння (ВВСН 65), молочної стиглості (ВВСН 77) і повної стиглості зерна. Депонувальну здатність (ємність) визначали як кількість ремобілізованих вуглеводів, розраховану за різницею їх максимального й остаточного валового вмісту в фазу повної стиглості зерна. Встановлено, що сорти Подільська нива і Єдність мали вищі максимальні рівні питомого вмісту водорозчинних вуглеводів у більшості частин стебла порівняно із сортом ранішого періоду селекції Збруч. Новітній високопродуктивний сорт Подільська нива істотно переважав за депонувальною здатністю стебла сорти ранішої селекції Єдність і Збруч, а останній — сорт Єдність через більшу масу сухої речовини. У сорту Подільська нива депоновані вуглеводи накопичувалися переважно у нижніх міжвузлях стебла, у сортів Єдність і Збруч — у верхніх. Частка піхв у загальній депонувальній ємності була в 2 рази меншою за частку власне стебла у сортів Збруч і Єдність та в 3 рази — у сорту Подільська нива. Маса зерна з колоса позитивно корелювала з максимальною загальною кількістю водорозчинних вуглеводів у стеблі ($r = 0,98$) та кількістю ремобілізованих вуглеводів ($r = 0,95$). Отримані дані свідчать про важливість поліпшення депонувальної здатності стебла для подальшого селекційного підвищення врожайності озимої пшениці.

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

Пшениця відіграє ключову роль у глобальному продовольчому балансі, забезпечує 20 % калорій і протеїну, що споживається людством [1]. Щорічне світове виробництво зерна пшениці в середньому за 2016—2020 рр. становило 753—763 млн т [2]. В Україні озима пшениця є найважливішою продовольчою, важливою фуражною культу-

Цитування: Зборівська О.В., Тарасюк М.В., Стасик О.О. Депонувальна здатність сегментів пагона в сортів озимої пшениці різного періоду селекції. *Фізіологія рослин і генетика*. 2021. 53, № 6. С. 501—512. <https://doi.org/10.15407/frg2021.06.501>

рою і вагомою складовою експорту [3]. В останні роки площі її посівів становлять понад 6 млн га, а валові збори зерна — близько 30 млн т. Для задоволення зростаючих потреб людства необхідне подальше генетичне підвищення врожайності пшениці, оскільки можливості розширення площ посівів у більшості регіонів світу обмежені [4]. За підрахунками експертів, щоб досягти необхідного рівня збору зерна пшениці до 2050 р., потрібно більш ніж удвічі підвищити загальносвітовий щорічний приріст урожайності, із нинішніх 38 до 80 кг/га [5]. Ця проблема особливо актуальна для країн, що розвиваються, де низька врожайність пшениці зумовлена також і несприятливими умовами її вирощування [6]. Масштабними дослідженнями, проведеними в 740 локаціях у 66 країнах на сортах пшениці, виведених у рамках селекційних програм Міжнародного центру поліпшення кукурудзи і пшениці (International Maize and Wheat Improvement Center; CIMMYT), виявлено, що за період 2003—2013 рр. у регіонах розвинутого землеробства річний приріст урожайності пшениці в середньому становив 57,7 кг/га, а в регіонах ризикованого і слабо розвинутого землеробства — 38,1 кг/га [7].

Одним із вагомих ресурсів поліпшення врожайності колосових злаків, особливо за несприятливих умов у репродуктивний період розвитку, вважається підвищення ефективності накопичення запасних асимілятів у стеблі за період до початку формування зернівки (депонування), їх ремобілізації та використання під час наливання зерна [8, 9]. У пшениці основною формою тимчасового запасання асимілятів є водорозчинні вуглеводи, переважно фруктани, а також, меншою мірою, сахароза, глюкоза і фруктоза [10, 11]. У період максимального накопичення фруктани становлять до 85 % водорозчинних вуглеводів стебла, вміст яких в окремих міжвузлях може сягати до 50 % сухої речовини [12, 13]. Динаміка накопичення водорозчинних вуглеводів у стеблі значною мірою залежить від генотипу та умов вирощування, проте максимальні вмісти виявляються здебільшого в період від початку цвітіння і до 20 діб після цвітіння [12, 14].

Депонувальну здатність стебла оцінюють за різницею валового вмісту водорозчинних вуглеводів у стеблі або маси сухої речовини стебла у фазу цвітіння чи на початку наливання зерна і фазу повної його стиглості [10, 14, 18]. Внесок ремобілізованих асимілятів у формування врожаю зерна пшениці, за оцінками різних дослідників, сильно варіює залежно від генотипу, кількості та розподілу опадів, забезпечення азотом тощо і становить за сприятливих умов вирощування від 5 до 50 %, за несприятливих — від 30 до 90 % [15—17]. Зростання питомої ваги депонованих асимілятів у формуванні врожаю зерна за дії стресових чинників зумовлене інгібуванням поточного фотосинтезу.

У дослідженнях, проведених за різних погодних умов, виявлено позитивну кореляцію показників депонувальної здатності стебла із зерновою продуктивністю в сортів ярої та озимої пшениці [19—22], а також показано високий ступінь успадкованості генотипних відмінностей за вмістом водорозчинних вуглеводів у стеблі [18]. Водночас зв'язок депонувальної здатності стебла з урожайністю сортів

пшениці значною мірою залежав від кліматичних умов регіону, де проводились дослідження [23, 24], і можливість використання цього показника для селекції залишається недостатньо з'ясованою [25], що зумовлює необхідність подальших досліджень депонувальної функції стебла та її ролі в продукційному процесі пшениці для конкретного регіону.

Відомо, що депонувальна здатність окремих міжвузлів стебла пшениці істотно відрізняється. Повідомлялося, що нижні міжвузля здебільшого характеризуються більшою накопичувальною здатністю порівняно з двома верхніми, хоча ранжування окремих міжвузлів істотно варіювало залежно від сорту та умов зволоження [14]. В умовах посухи частка нижніх міжвузлів у накопиченні й ремобілізації резервних вуглеводів стебла істотно зростала. Роль окремих сегментів пагона в депонувальній функції у сортів озимої пшениці української селекції практично не вивчали.

З'ясування генотипних особливостей та ролі різних міжвузлів стебла в депонуванні й ремобілізації запасних вуглеводів сортів пшениці різного періоду селекції важливе для подальшого селекційного поліпшення врожайності. Тому метою нашої роботи було дослідження депонувальної здатності окремих частин пагона українських сортів озимої пшениці різного періоду селекції.

Методика

Об'єктом дослідження слугували три сорти озимої пшениці різного періоду селекції: Збруч, Єдність і Подільська нива, внесені до Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні, відповідно в 1994, 2008 і 2018 рр. [26]. Рослини вирощували в умовах дрібноділянкового дослідження. Ґрунт світло-сірий, опідзолений, супіщаний. Норма висіву насіння становила 5,5–6 млн зернин на 1 га. Добрива вносили під час посіву в дозах за діючою речовиною $N_{50}P_{50}K_{50}$, у перше підживлення по мерзлоталому ґрунту — $N_{25}P_{25}K_{25}$ і в фазу виходу в трубку — N_{50} .

Зразки для визначення вмісту вуглеводів і фітометричних показників відбирали у фази цвітіння (ВВСН 65), молочної стиглості (ВВСН 77) і повної стиглості зерна. Для аналізів використовували головний пагін рослини. Стебло розділяли на частини: листкові піхви двох верхніх міжвузлів, два верхні міжвузля без листкових піхв, листкові піхви решти нижніх міжвузлів і решта нижніх міжвузлів без листкових піхв. Для визначення маси сухої речовини зразки фіксували за 105 °С протягом 30 хв і досушували до сталої маси за 65 °С. Вміст водорозчинних вуглеводів визначали в трьох аналітичних повтореннях об'єднаного зразка 15 рослин за модифікованою методикою Єрмакова [27]. Валову кількість водорозчинних вуглеводів у частинах пагона розраховували як добуток їх питомого вмісту та маси сухої речовини. Депонувальну здатність (ємність) визначали як кількість ремобілізованих вуглеводів, розраховану за різницею їх максимального й остаточного валового вмісту в фазу повної стиглості зерна.

Показники структури зернової продуктивності оцінювали на вибірці 20 типових рослин. Результати досліджень оброблено статис-

тично з використанням пакета програм Microsoft Excel, згідно із загальноприйнятими методами варіаційної статистики [28]. На рисунках і в таблицях наведено значення середньоарифметичних і стандартних похибок середнього. Статистичну достовірність різниці між варіантами оцінено за допомогою ANOVA-тесту за $p < 0,05$.

Результати та обговорення

Досліджувані сорти озимої пшениці істотно різнилися за морфометричними показниками. Найбільшою висотою пагона характеризувався сорт Збруч, найменшою — сорт Єдність, а сорт Подільська нива мав проміжне значення (табл. 1). Водночас маса головного пагона у фазу повної стиглості зерна була найбільшою у сорту Подільська нива, найменшою — у сорту Єдність.

Найвищою зерною продуктивністю головного пагона вирізнявся новітній сорт Подільська нива. Маса зерна з колоса головного пагона в цього сорту була на 12 % вищою, ніж у сорту Збруч, і на 60 %, ніж у сорту Єдність. Слід зазначити, що сорт Єдність характеризувався високою продуктивною кущистістю. Здатність формувати посіви з більшою густиною пагонів, очевидно, забезпечує вищу врожайність цього сорту в розрахунку на площу посіву (на 1 га) порівняно із сортом Збруч [29]. Найвища серед досліджених сортів зернова продуктивність головного пагона в сорту Подільська нива була зумовлена перш за все більшою кількістю зернин у колосі. За цим показником він переважав сорти Єдність і Збруч на 69 і 42 % відповідно. Водночас маса 1000 зернин у сорту Подільська нива в нашому досліді була невисокою, на 22 % нижчою, ніж у сорту Збруч, і достовірно не відрізнялась від сорту Єдність.

Вміст водорозчинних вуглеводів відрізнявся в досліджених сортах і в різних частинах пагона та змінювався в ході онтогенетичного розвитку рослин (рис. 1). Загалом у нижніх міжвузлях максимальний рівень накопичення вуглеводів був вищим (13—23 %), ніж у верхніх (11—13 %). При цьому в листових піхвах найвищі вмісти водорозчинних вуглеводів зафіксовані у фазу молочної стиглості, а в стеблах — у фазу цвітіння із послідовним зниженням у ході онтогенезу. Зменшення вмісту водорозчинних вуглеводів у період між фазами цвітіння і молочної стиглості зерна було більшим у сегментах стебла нижніх міжвузлів, ніж верхніх, що свідчить про більш ранню ремобілізацію запасних асимілятів із нижніх міжвузлів.

ТАБЛИЦЯ 1. Фітометричні показники та зернова продуктивність головного пагона сортів озимої пшениці

Сорт	Висота пагона, см	Маса пагона, г	Маса зерна з колоса, г	Кількість зернин із колоса, шт.	Маса 1000 зернин, г
Подільська нива	79,9±0,8	2,37±0,11	1,21±0,08	36,7±1,2	32,5±1,1
Єдність	70,4±1,0	1,32±0,03	0,75±0,02	21,7±0,5	34,6±0,9
Збруч	85,0±1,2	2,06±0,10	1,08±0,06	25,9±1,1	41,8±1,4

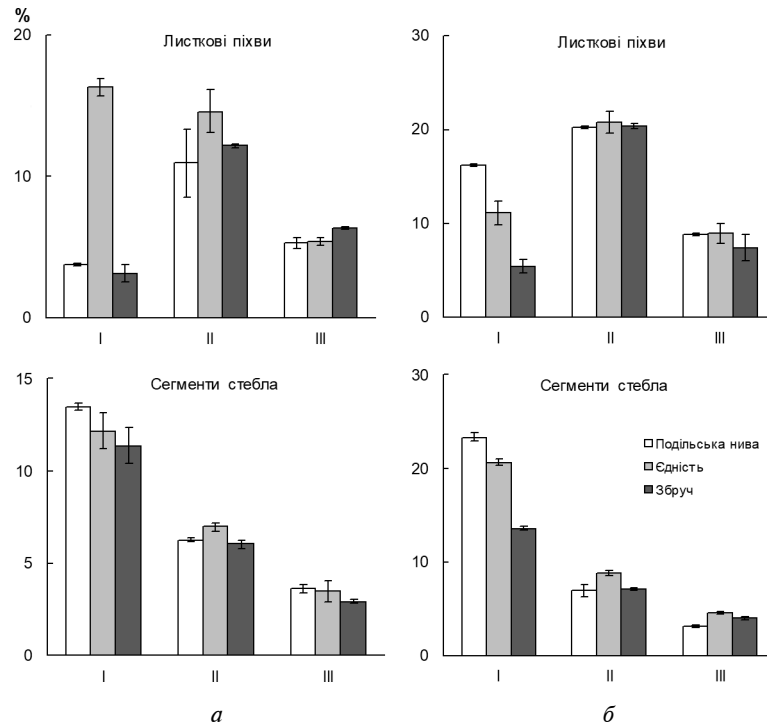


Рис. 1. Вміст водорозчинних вуглеводів у листових піхвах і сегментах стебла верхніх (а) та нижніх (б) міжвузлів головного пагона рослин озимої пшениці різних сортів. Тут і на рис. 2, 3:

I — фаза цвітіння; II — фаза молочної стиглості; III — фаза повної стиглості зерна

Вміст водорозчинних вуглеводів у фазу повної стиглості зерна в листових піхвах зменшувався в 2–3 рази порівняно з максимальним рівнем і залишався дещо вищим (5,3–8,9 %), ніж у стеблах (2,9–4,6 %), у яких цей показник зменшувався в 3,4–7,2 рази. Різний характер онтогенетичних змін рівня водорозчинних вуглеводів у листових піхвах і стеблах, очевидно, певною мірою відображає різне функціональне значення вуглеводів у цих органах. Якщо в стеблах накопичення водорозчинних вуглеводів пов'язане, головно, із тимчасовим запасанням і використанням на наливання зерна, то в метаболічно активніших листових піхвах важливішими можуть бути осмопротекторна, регуляторна і сигнальна функції водорозчинних вуглеводів [30].

Міжсорткові відмінності вмісту водорозчинних вуглеводів були закономірнішими для нижніх міжвузлів. Важливо зазначити, що в нижніх міжвузлях вміст вуглеводів у фазу цвітіння як у листових піхвах, так і в стеблі був істотно вищим у нових сортів пшениці Подільська нива і Єдність порівняно зі старим сортом Збруч. У новітнього сорту Подільська нива спостерігалася певна тенденція до більшого накопичення водорозчинних вуглеводів також і у верхніх сегментах стебла та більшого зниження їх вмісту в нижніх міжвузлях. Водночас для сорту Єдність виявлено істотно вищий порівняно з іншими сортами вміст водорозчинних вуглеводів у листових піхвах верхніх міжвузлів у фази цвітіння і молочної стиглості, а також дещо

вищі ці показники у верхніх і нижніх сегментах стебла у фазу молочної стиглості зерна.

Значну варіабельність максимальних рівнів накопичення водорозчинних вуглеводів у стеблі пшениці залежно від генотипу виявили також автори праць [18, 24, 31]. У дослідженнях 11 сортів м'якої і твердої пшениці спостерігали тенденцію до нижчих максимальних значень питомого вмісту вуглеводів у верхньому міжвузлі і відсутність залежності між вмістом вуглеводів і висотою пагона, а також між сортом і вмістом вуглеводів в окремих частинах стебла (жоден сорт не мав найвищого вмісту вуглеводів одночасно в усіх міжвузлях) [14]. Як і в наших дослідженнях, онтогенетично раніше зниження питомого вмісту водорозчинних вуглеводів у нижніх міжвузлях показано в працях [14, 32], проте такої закономірності не зафіксовано в інших дослідженнях [12].

На відміну від вмісту розчинних вуглеводів у досліджених сортах пшениці маса сухої речовини верхніх міжвузлів була вищою, ніж нижніх, і максимальне накопичення біомаси в сегментах стебла було характерним для фази молочно-воскової стиглості зерна (рис. 2). Маса всіх частин пагона в сорту Єдність була найменшою порівняно з іншими сортами. Сорти Подільська нива і Збруч здебільшого істотно не відрізнялись між собою.

Маса сухої речовини більшості частин пагона досліджених сортів озимої пшениці була максимальною у фазу молочної стиглості зерна.

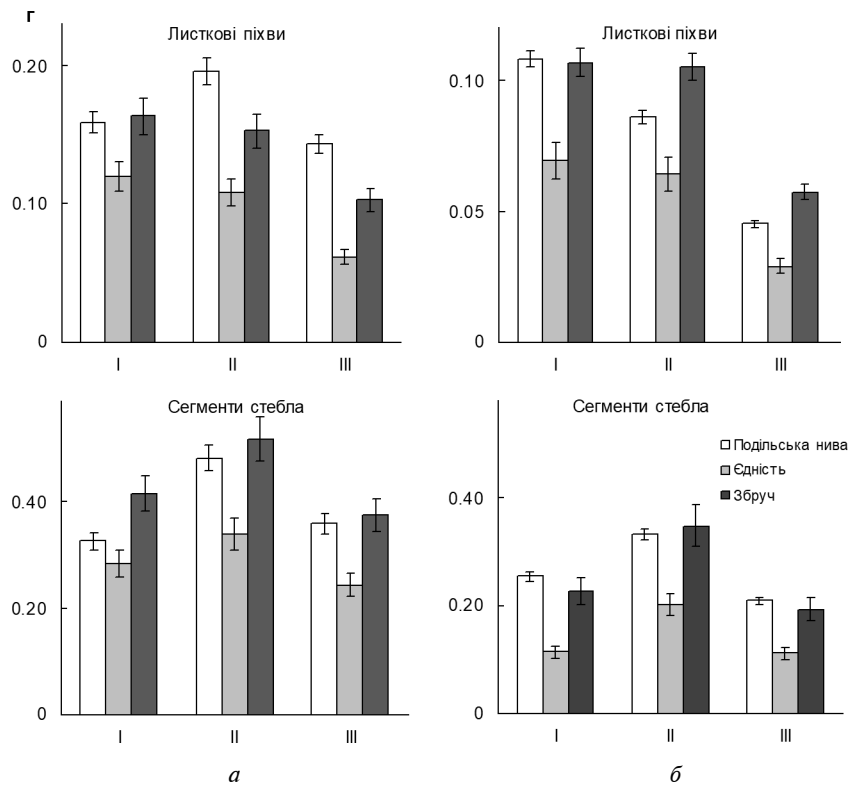


Рис. 2. Маса сухої речовини листкових піхв і сегментів стебла верхніх (а) та нижніх (б) міжвузлів головного пагона рослин озимої пшениці різних сортів

Як і вміст вуглеводів, маса сухої речовини досягала найменших значень у фазу повної стиглості зерна.

Валова кількість водорозчинних вуглеводів в окремих частинах пагона визначалась їх масою і питомим вмістом вуглеводів. Через більшу масу сегменти стебла накопичували значно більші валові кількості водорозчинних вуглеводів, ніж листові піхви (рис. 3). Водночас від питомого вмісту вуглеводів більшою мірою залежали відмінності онтогенетичної динаміки валової кількості водорозчинних вуглеводів в окремих частинах пагона. Максимальні валові кількості вуглеводів у частинах стебла зафіксовано у фазу цвітіння, в той час як для листових піхв найвищі рівні їх накопичення були характерними для фази молочної стиглості.

Досліджені сорти відрізнялися за накопиченням вуглеводів у різних міжвузлях пагона. Рослини новітнього сорту Подільська нива накопичували на 20 % більше водорозчинних вуглеводів у нижніх міжвузлях, ніж у верхніх, а в сортів Єдність і Збруч частка накопичення валової кількості вуглеводів у верхніх міжвузлях була на 20–30 % більшою, ніж у нижніх. Валова кількість водорозчинних вуглеводів у нижніх міжвузлях у фазу цвітіння в сорту Подільська нива була приблизно в 2 рази більшою, ніж в обох інших досліджених сортів. Слід зазначити, що сорт Єдність майже в усі фази розвитку мав нижчий рівень валового вмісту водорозчинних вуглеводів, ніж інші досліджувані сорти, саме внаслідок меншої маси пагона, в той час як пито-

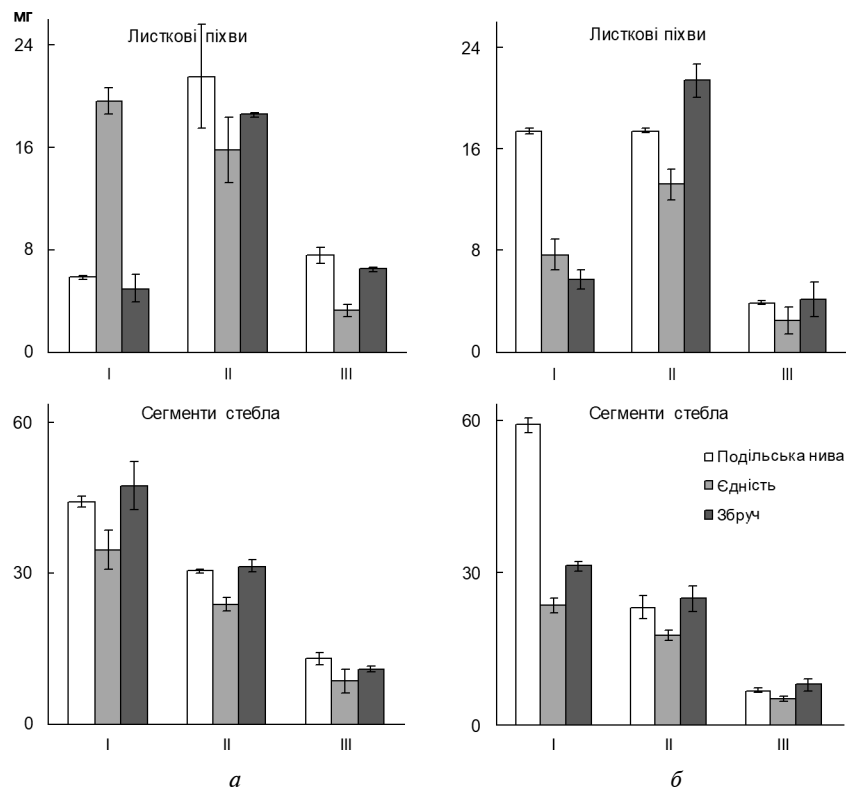


Рис. 3. Валові кількості водорозчинних вуглеводів у листових піхвах і сегментах стебла верхніх (а) та нижніх (б) міжвузлів досліджуваних сортів озимої пшениці

мий вміст вуглеводів у всіх частинах пагона рослин цього сорту був вищим (або виявляв таку тенденцію) порівняно із сортом Збруч.

Сумарний максимальний вміст водорозчинних вуглеводів у стеблі і листових піхвах у сорту Подільська нива становив 142 мг і був на 56 і 20 % більшим, ніж відповідно у сортів Єдність (91 мг) і Збруч (118 мг). При цьому максимальний їх вміст у стеблах у сортів Єдність і Збруч був приблизно в 2 рази, а в сорту Подільська нива майже в 3 рази більшим, ніж у листових піхвах.

Різниця між величинами максимального накопичення валової кількості вуглеводів і залишковою їх кількістю у фазу повної стиглості зерна у вегетативних органах головного пагона рослин пшениці є оцінкою кількості ремобілізованих із них вуглеводів і найточніше характеризує їхню депонувальну здатність [10, 33]. Найвищу депонувальну здатність стебла виявлено у новітнього сорту Подільська нива (табл. 2). Сумарна кількість ремобілізованих водорозчинних вуглеводів у цього сорту була на 56 % більшою, ніж у сорту Єдність, і на 25 %, ніж у сорту Збруч.

У сорту Подільська нива майже половина сумарної кількості ремобілізованих водорозчинних вуглеводів депонувалася в сегментах стебла нижніх міжвузлів, а внесок частин стебла верхніх міжвузлів і листових піхв був значно меншим. Водночас у сортів Єдність і Збруч найбільша частка депонованих водорозчинних вуглеводів локалізувалася в частинах стебла верхніх міжвузлів, внесок нижніх сегментів стебла становив лише трохи більше чверті сумарної кількості, а частка листових піхв була дещо більшою, ніж у сорту Подільська нива.

Депонувальна здатність частин пагона, розрахована за масою сухої речовини, була значно більшою, ніж розрахована за валовою кількістю вуглеводів. Це означає що для ремобілізації із пагона рос-

ТАБЛИЦЯ 2. Депонувальна здатність частин головного пагона сортів озимої пшениці

Сорт	Листкові піхви, верхні міжвузля	Листкові піхви, нижні міжвузля	Стебло, верхні міжвузля	Стебло, нижні міжвузля	Сума
За загальною кількістю водорозчинних вуглеводів, мг					
Подільська нива	13,9 (12,5 %)	13,5 (12,1 %)	31,2 (28,1 %)	52,5 (47,3 %)	111,1
Єдність	16,3 (22,8 %)	10,7 (15,0 %)	26,0 (36,4 %)	18,4 (25,8 %)	71,4
Збруч	12,0 (13,5 %)	17,2 (19,3 %)	36,4 (40,9 %)	23,3 (26,2 %)	89,0
За масою сухої речовини, мг					
Подільська нива	53,0 (14,6 %)	63,0 (17,3 %)	124,2 (34,1 %)	123,9 (34,1 %)	364,1
Єдність	58,6 (20,6 %)	40,4 (14,0 %)	95,8 (33,6 %)	90,7 (31,8 %)	285,6
Збруч	60,6 (14,9 %)	49,7 (12,2 %)	143,1 (34,9 %)	155,8 (38,1 %)	409,2

Примітка. У дужках вказано відсоток окремого сегмента головного пагона від сумарного значення.

лин використовуються не лише водорозчинні вуглеводи, а й частково структурні складні вуглеводи, а також азотовмісні сполуки [9]. Найбільшу різницю між максимальною масою сухої речовини стебла й остаточною у фазу повної стиглості зерна в цілому зафіксовано у високорослого сорту більш раннього періоду селекції Збрuch, який переважав за цим показником сорти Єдність і Подільська нива відповідно на 30 і 11 %. Внесок сегментів стебла в загальне зниження біомаси вегетативної частини пагона був приблизно в 2 рази більшим, ніж внесок листових піхв. На відміну від водорозчинних вуглеводів внески різних сегментів пагона в сумарну депонувальну здатність за різницею маси сухої речовини практично не відрізнялися.

Водночас слід зазначити, що дослідження, проведені з використанням «мічених» ізотопів вуглецю, показали, що кількість депонованого вуглецю, використаного для наливання зерна, ліпше корелює з кількістю вуглецю, реутилізованого саме з розчинних вуглеводів стебла, ніж із загальної сухої речовини [10].

У нашому експерименті показники депонувальної активності стебла головного пагона тісно позитивно корелювали із зерною продуктивністю. Коефіцієнти кореляції маси зерна з колоса дорівнювали 0,98, 0,95 і 0,80 для максимальної загальної кількості водорозчинних вуглеводів у стеблі (включно з листовими піхвами), кількості ремобілізованих вуглеводів і кількості ремобілізованої біомаси відповідно.

Отримані дані свідчать, що депонувальна здатність стебла рослин новітнього сорту пшениці Подільська нива вища, ніж у сортів попередніх періодів селекції Єдність і Збрuch. Рівень максимального вмісту водорозчинних вуглеводів в окремих сегментах стебла зростав у ході селекції. Найбільші його значення були характерними для сорту Подільська нива, найменші — для найранішого сорту Збрuch. Зростання рівнів накопичення запасних вуглеводів у стеблі в ході селекції озимої пшениці зазначили вчені Великої Британії [19], дослідники в різних регіонах культивування озимої пшениці в Китаї як за посушливих умов вирощування [34], так і за умов поливу [35].

Водночас унаслідок меншої маси і висоти стебла його загальна депонувальна здатність у новішого сорту Єдність була нижчою, ніж у старішого сорту Збрuch. Меншу загальну кількість депонованих вуглеводів у сортів із коротшим стеблом спостерігали також в інших дослідженнях [14]. Крім того, відносно невелике накопичення загальної кількості вуглеводів (як і невелика біомаса окремого пагона) може бути пов'язане з високою кущистістю сорту Єдність. Виявлено негативну кореляцію між загальною кількістю депонованих водорозчинних вуглеводів і кущистістю різних генотипів озимої м'якої пшениці [36].

Важливо зазначити, що в сорту Подільська нива найбільший внесок у депонувальну функцію стебла робили нижні міжвузля. Домінуючу роль третього і четвертого (рахуючи згори) міжвузлів порівняно з першим і другим у депонуванні запасних асимілятів у рослин пшениці показало багато дослідників [14, 37]. При цьому для нижніх міжвузлів були характерні зазвичай менша маса і довжина, ніж для верхніх. Частина листових піхв у загальній депонувальній здатності пагона є значно меншою, ніж власне стебла. У сортів Єдність і Збрuch вона становила

приблизно третину загальної кількості реутилізованих водорозчинних вуглеводів, а в сорту Подільська нива майже чверть.

Отже, ремобілізація водорозчинних вуглеводів є важливим чинником, що сприяє наливанню зерна озимої пшениці. Новітній високопродуктивний сорт Подільська нива мав істотно вищу депонувальну здатність стебла, ніж сорти ранішої селекції Єдність і Збруч. У сорту Подільська нива депоновані вуглеводи накопичувалися, головню, у нижніх міжвузлях стебла, а в сортів Єдність і Збруч — у верхніх. Новіші сорти Подільська нива і Єдність характеризувалися вищими максимальними рівнями питомого вмісту водорозчинних вуглеводів в окремих частинах стебла порівняно з сортом ранішого періоду селекції Збруч, депонувальна здатність стебла якого значною мірою визначалася його більшими висотою і масою сухої речовини.

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. FAO. 2020. Food Outlook — Biannual Report on Global Food Markets: June 2020. Food Outlook, Rome. <https://doi.org/10.4060/ca9509en>
3. Morgun, V.V. (2019). New varieties of winter wheat as a significant component of the country's grain wealth. *Fiziol. rast. genet.*, 51, No. 4, pp. 347-354 [in Ukrainian].
4. Stewart, B.A. & Lal, R. (2018). Increasing world average yields of cereal crops: it's all about water. In *Advances in Agronomy* (Vol. 151) (Sparks, D.L., ed.), pp. 1-44, Elsevier. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2018.05.001>
5. Reynolds, M.P., Lewis, J.M., Ammar, K., Basnet, B.R., Crespo-Herrera, L., Crossa, J., Dhugga, K.S., Dreisigacker, S., Juliana, P., Karwat, H., Kishii, M., Krause, M.R., Langridge, P., Lashkari, A., Mondal, S., Payne, T., Pequenno, D., Pinto, F., Sansaloni, C., Schultness, U., Singh, R.P., Sonder, K., Sukumaran, S., Xiong, W. & Braun, H.J. (2021). Harnessing translational research in wheat for climate resilience. *J. Exp. Bot.*, 72, No. 14, pp. 5134-5157. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab256>
6. 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.*, No. 10, pp. 14-28. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01428>
7. Crespo-Herrera, L.A., Crossa, J., Huerta-Espino, J., Vargas, M., Mondal, S., Velu, G., Payne, T.S., Braun, H. & Singh, R.P. (2018). Genetic gains for grain yield in CIMMYT's semi-arid wheat yield trials grown in suboptimal environments. *Crop Sci.*, 58, No. 5, pp. 1890-1889. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.01.0017>
8. Blum, A. (1998). Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica*, 100, pp. 77-83. <https://doi.org/10.1023/A:1018303922482>
9. 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>
10. 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. 223-245. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03731.x>
11. Gupta, A.K., Kaur, K. & Kaur, N. (2011). Stem reserve mobilization and sink activity in wheat under drought conditions. *American Journal of Plant Science*, 2, No. 1, pp. 70-77. <https://doi.org/10.4236/ajps.2011.21010>
12. 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>
13. 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(5), e0177667. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177667>
 14. 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>
 15. 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>
 16. 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>
 17. Araki, H., Hamada, A., Hossain, A. & Takahashi, T. (2012). Waterlogging at jointing and/or after anthesis in wheat induces early leaf senescence and impairs grain filling. *Field Crop Res.*, 137, pp. 27-36. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.09.006>
 18. Ruuska, A.C., Rebetzke, G. J. & van Herwaarden, A. F. (2006). Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Func. Plant Biol.*, 33, No. 9, pp. 799-809. <https://doi.org/10.1071/FP06062>
 19. Foulkes, M.J., Snape, J.W., Shearman, V.J., Reynolds, M.P., Gaju, O. & Sylvester-Bradley, R. (2007). Genetic progress in yield potential in wheat: recent advances and future prospects. *J. Agric. Sci.*, 145, No. 1, pp. 17-29. <https://doi.org/10.1017/S0021859607006740>
 20. Krupa, N.M. & Kiriziy, D.A. (2011). The deposit function of the stem as constituent of the production process of winter wheat. *Fiziologiya i biokhimiya kult. rastenii*, 43, No. 4, pp. 324-331 [in Ukrainian].
 21. Priadkina, H.O., Zborivska, O.V. & Ryzhykova, P.L. (2016). Stem deposition ability in modern winter wheat varieties under different environmental conditions as a physiological marker of their productivity. *Bull. Vavilov Soc. Genet. Breed. Ukraine*, 14, No. 2, pp. 44-50 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.7124/visnyk.utgis.14.2.689>
 22. Islam, M.A., Fakir, M.S.A., Hossain, M.A. & Sathi, M.A. (2021). Genotypic variation of wheat (*Triticum aestivum* L.) in grain filling and contribution of culm reserves to yield. *Bangladesh J. Bot.*, 50, No. 1, pp. 51-59. <https://doi.org/10.3329/bjb.v50i1.52671>
 23. del Pozo, A., Yanez, A., Matus, I. A., Tapia, G., Castillo, D., Sanchez-Jardon, 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>
 24. 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 \times environment interactions in an elite wheat breeding population. *Theor. Appl. Genet.*, 130, pp. 2445-2461. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-2969-2>
 25. Sadras, V.O., Fereres, E., Borrás, L., Garzo, E., Moreno, A., Araus, J.L. & Fereres, A. (2020). Aphid resistance: an overlooked ecological dimension of nonstructural carbohydrates in cereals. *Front. Plant Sci.*, 11, p. 937. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00937>
 26. <https://sops.gov.ua/reestr-sortiv-roslin>
 27. 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].
 28. Dosphehov, B.A. (1985). *Method of field experiment*. Moskva: Agropromizdat.
 29. <https://agrarii-razom.com.ua/list-culture-varieties?culture=1404&plant=376>
 30. Saddhe, A.A., Manuka, R. & Penna, S. (2021). Plant sugars: Homeostasis and transport under abiotic stress in plants. *Physiol. Plant.*, 171, No. 4, pp 739-755. <https://doi.org/10.1111/ppl.13283>
 31. Thakur, V., Pandey, G.C. & Rane, J. (2019). Stem carbohydrate dynamics during post anthesis period in diverse wheat genotypes under different environments. *Plant Sci. Today*, 6, pp. 556-559. <https://doi.org/10.14719/pst.2019.6.sp1.688>

32. 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>
33. Kiriziy, D.A., Shadchyna, T.M., Stasik, O.O., Priadkina, G.O., Sokolovska-Serhiienko, O.H., Guliaiev, B.I. & Sytnyk, S.K. (2011). Features of photosynthesis and production process in high-intensity genotypes of winter wheat. *Osnova: Kiev* [in Ukrainian].
34. Sun, Y., Zhang, S. & Yan, J. (2021). Contribution of green organs to grain weight in dryland wheat from the 1940s to the 2010s in Shaanxi Province, China. *Sci.Rep.*, 11, pp. 33-77. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82718-y>
35. 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>
36. Dreccer, M.F., Chapman, S.C., Rattey, A.R., Neal, J., Song, Y., Christopher, J.T. & Reynolds, M. (2013). Developmental and growth controls of tillering and water-soluble carbohydrate accumulation in contrasting wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes: Can we dissect them? *J. Exp. Bot.*, 64, No. 1, pp. 143-160. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers317>
37. Thapa, S., Rudd, J. C., Jessup, K. E., Liu, S., Baker, J. A., Devkota, R. N. & Xue, Q. (18 May 2021). Middle portion of the wheat culm remobilizes more carbon reserve to grains under drought. *J. Agro. Crop Sci.* <https://doi.org/10.1111/jac.12508>

Received 04.11.2021

STORAGE CAPACITY OF STEM SEGMENTS IN WINTER WHEAT VARIETIES OF DIFFERENT PERIOD OF RELEASE

O.V. Zborivska, M.V. Tarasiuk, O.O. Stasik

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

The accumulation and remobilization of water-soluble carbohydrates in different parts of the stem of main shoot of winter wheat varieties Podilska Nyva, Yednist and Zbruch, which were included in the State Register of Plant Varieties Suitable for Distribution in Ukraine in 2018, 2008 and 1994, respectively, were studied. The stem was divided into parts: the leaf sheaths of the two upper internodes, the two upper internodes without leaf sheaths, the leaf sheaths of the other lower internodes and the lower internodes without leaf sheaths. The content of water-soluble carbohydrates was determined in the stage of flowering (GS 65), milk ripeness (GS 77) and full ripeness of the grain. The storage capacity was defined as the amount of remobilized water-soluble carbohydrates, calculated by the difference between their maximum and final total amount in the stage of full ripeness. It was found that the newer varieties Podilska Nyva and Yednist had higher maximal levels of specific water-soluble carbohydrates content in most parts of the stem compared to the older variety Zbruch. The newest high-yielding variety Podilska Nyva surpassed significantly the varieties of the earlier selection Yednist and Zbruch by stem storage capacity, and variety Zbruch outstripped Yednist due to the greater mass of dry matter. In the variety Podilska Nyva, stored carbohydrates accumulated mainly in the lower internodes of the stem, while in Yednist and Zbruch varieties — in the upper ones. The contribution of sheaths to the total stem storage capacity was twice less than that of the culm parts in Zbruch and Yednist and three times in Podilska Nyva. Grain weight of spike correlated positively with the maximum total amount of water-soluble carbohydrates in the stem ($r = 0.98$) and the amount of remobilized carbohydrates ($r = 0.95$). The obtained data indicate the importance of improving the stem storage capacity for further selection to increase the yield of winter wheat.

Key words: *Triticum aestivum* L., stem storage capacity, parts of shoot, water-soluble carbohydrates, grain productivity.