

## АНОТАЦІЯ

*Тарасюк М. В.* Особливості депонування вуглеводів у стеблах та його роль в продукційному процесі сучасних сортів озимої пшениці за оптимального та недостатнього зволоження – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – Біологія. – Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, Київ, 2023.

Дисертаційна робота присвячена з'ясуванню особливостей накопичення і ремобілізації водорозчинних вуглеводів (ВРВ) у стеблах та їх ролі в продукційному процесі сучасних сортів озимої пшениці за оптимального і недостатнього зволоження. Використання депонованих в стеблі ВРВ відіграє важливу роль у забезпеченні наливу зростаючих зернівок, істотно доповнюючи головне джерело асимілятів – поточний фотосинтез. Збільшення депонувальної здатності стебла вважається перспективним напрямом селекційного поліпшення продуктивності пшениці, особливо для умов недостатнього зволоження в репродуктивний період, коли фотосинтетична асиміляція пригнічується. Водночас, наразі залишається актуальною розробка ефективного способу оцінки депонувальної ємкості стебла і визначення параметру, який би стабільно корелював з продуктивністю за змінних умов довкілля та дозволяв тестувати велику кількість селекційних зразків. Наявні в літературі відомості щодо розподілу депонованих ВРВ в різних частинах стебла, а також періоду (фази розвитку) максимального накопичення ВРВ у стеблі за різних умов вирощування є недостатніми і суперечливими. Тому метою даної роботи було з'ясування онтогенетичної динаміки накопичення і ремобілізації резервних розчинних вуглеводів у окремих сегментах стебла сучасних сортів озимої пшениці, та їх значимості для формування врожайності за оптимального та недостатнього зволоження.

Матеріалом для досліджень слугували рослини сучасних сортів озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) селекції Інституту фізіології рослин та генетики НАН України. Основними завданнями роботи було: дослідити депонувальну здатність та роль різних міжвузлів стебла в запасанні резервних водорозчинних вуглеводів у сортів пшениці різного періоду селекції; вивчити онтогенетичну динаміку накопичення та ремобілізації ВРВ у різних сегментах стебла сучасних сортів озимої пшениці за оптимального та недостатнього зволоження; дослідити зв'язок між депонувальною здатністю стебла і активністю фотосинтетичного апарату сортів озимої пшениці; з'ясувати значимість окремих сегментів для депонувальної ємності стебла і формування врожайності сучасних сортів озимої пшениці за оптимального та недостатнього зволоження.

Питомий вміст водорозчинних вуглеводів у сухій речовині та валову кількість (добуток питомого вмісту на масу) в частинах стебла головного пагона визначали впродовж періоду репродуктивного розвитку і у фазу повної стиглості разом з обліком зернової продуктивності. Кількість ремобілізованих ВРВ (депонувальну ємність) оцінювали за різницею їхньої максимальної валової кількості і залишкової у фазу повної стиглості. Стебло розділяли на частини, рахуючи згори: перше (верхнє, підколосове) міжвузля, друге, третє, об'єднані четверте і п'яте (нижні) міжвузля та об'єднані листкові піхви.

Встановлено, що новітній високопродуктивний сорт Подільська нива має істотно вищу депонувальну здатність стебла, ніж сорти раніших періодів селекції Єдність і Збруч. Новіші сорти Подільська нива і Єдність характеризуються вищими максимальними рівнями питомого вмісту ВРВ у окремих частинах стебла порівняно з ранішим сортом Збруч, депонувальна здатність стебла якого значною мірою визначалася більшими висотою і масою сухої речовини. Виявлено, що в депонувальній функції новітнього сорту порівняно з сортами раніших періодів селекції зростає значимість середніх і нижніх міжвузлів і зменшується частка верхніх.

Дослідження динаміки накопичення й ремобілізації водорозчинних вуглеводів в окремих сегментах стебла в різних за продуктивністю та посухостійкістю сучасних сортів озимої пшениці у зв'язку з активністю фотосинтетичного апарату за оптимальних умов зволоження та впливу короткочасної посухи проводили в умовах вегетаційного дослідю. Матеріалом досліджень слугували високопродуктивні сорти Астарта і Подільська нива, високопродуктивна селекційна лінія УК 065, посухостійкий екологічно пластичний сорт Подолянка і менш посухостійкий сорт Наталка. У досліді 2019 р. посуху тривалістю 7 діб створювали обмеженням поливу в фазу цвітіння (ВВСН61—69), а в досліді 2021 р. – на початку наливу зерна в фазу формування зернівки – молочної стиглості (ВВСН71—75). Упродовж зазначеного періоду вологість ґрунту в дослідному варіанті підтримували на рівні 30 % повної вологості (ПВ), а в контрольному варіанті та дослідному до і після періоду посухи – в межах 60–70 % ПВ.

Встановлено, що за оптимального вологозабезпечення сорти Астарта, Подільська нива та селекційна лінія УК065 мали вищу зернову продуктивність головного пагона і рослини в цілому, ніж сорти Подолянка і Наталка. Сорт Подолянка за дії посухи найменше знижував зернову продуктивність і мав вищу стійкість фотосинтетичного апарату. Зниження вмісту хлорофілу, інтенсивності асиміляції CO<sub>2</sub> і реальної квантової ефективності ФС II у нього було істотно меншим, ніж в інших сортів. Посухостійкість фотосинтетичного апарату досліджених генотипів зменшувалася в ряду: Подолянка > Подільська нива > Астарта > Наталка > УК065.

З'ясовано, що за оптимальних умов значна частина резервних ВРВ накопичується в стеблі після початку фази цвітіння колоса. Накопичення ВРВ в стеблі досягало максимуму на 14-17 добу від початку цвітіння перед періодом інтенсивного наливання зернівок. Максимальні значення валової кількості ВРВ в досліді 2019 р. становили 293 – 367 мг/стебло, а в 2021 р. – 472 – 606 мг/стебло. Короткочасна посуха у фазу цвітіння значно зменшувала загальну кількість депонованих ВРВ у стеблі (139 – 246 мг/стебло), хоча на

початку стресу підвищувала їх питомий вміст, а також істотно скорочувала період накопичення ВРВ і пришвидшувала ремобілізацію. Посуха у фазу формування зернівки слабше впливала на максимальну валову кількість депонованих в стеблі ВРВ (335 – 505 мг/стебло), але істотно пришвидшувала їх ремобілізацію.

У кінці вегетації в фазу повної стиглості в контрольних і дослідних рослин усіх сортів питомий вміст ВРВ знижувався. Залишкова валова кількість ВРВ в стеблі в цілому становила 4,4 – 16,1 % відносно максимальних значень. За дії посухи вона здебільшого знижувалася порівняно з контролем, особливо в більш продуктивних сортах Подільська нива і Астарта та лінії УК 065, що, очевидно, зумовлено сильнішим запитом на асиміляти зі сторони більш продуктивного колоса.

Посухостійкий екологічно пластичний сорт Подолянка і високоврожайний сорт Подільська нива характеризувалися вищими рівнями накопичення резервних ВРВ в стеблі і більшою кількістю ремобілізованих ВРВ порівняно з іншими сортами як за оптимальних, так і за стресових умов. Важливо відзначити, що за дії посухи період накопичення ВРВ у сортів Астарта та Наталка скорочувався до 8-ми діб від початку цвітіння, проте часові характеристики динаміки накопичення ВРВ в стеблах не змінювалися в сорту Подолянка.

Виявлено, що найбільша кількість резервних ВРВ у всіх досліджених генотипів депонується в другому міжвузлі, частка якого в загальній кількості ремобілізованих ВРВ становила в середньому близько 28 % від загальної в контрольних рослин і 30 % у дослідних. Частка третього міжвузля становила в середньому 24 % за обох режимів поливу. Кількість депонованих і ремобілізованих ВРВ сумарно з четвертого і п'ятого міжвузлів була меншою порівняно з окремо взятими другим чи третім та істотно зменшувалася за дії посухи. У середньому частка нижніх міжвузлів у загальній кількості ремобілізованих ВРВ становила близько 20 % за оптимального поливу і трохи менше 14 % за дії посухи. Найменша кількість ВРВ депонувалася і

ремобілізувалася з підколосового міжвузля та листкових піхов – в середньому приблизно 13 і 16 та 12 і 15 % в контрольних і дослідних рослин, відповідно.

Встановлено, що ефективність ремобілізації депонованих в стеблі ВРВ була високою і близькою (84-96 %) у всіх сортів. Звідси випливає, що відмінності між сортами озимої пшениці за депонувальною ємністю визначаються, головним чином, рівнем накопичення ВРВ і її неможливо істотно поліпшити підвищенням ефективності ремобілізації.

Внесок ремобілізованих ВРВ стебла в зернову продуктивність колоса головного пагона у вегетаційному досліді варіював залежно від генотипу і умов вирощування від 10 до 32 % і був меншим у більш продуктивних сортів з більшою тривалістю функціонування фотосинтетичного апарату в репродуктивний період.

Домінуючу роль другого і третього міжвузлів (рахуючи згори), а також істотне накопичення резервних ВРВ в стеблі рослин озимої пшениці від фази цвітіння до початку молочної стиглості було показано також і в дослідях, проведених в польових умовах. Експерименти проводили у 2020 і 2021 рр. з шістьма сучасними сортами озимої пшениці. Найбільш урожайні сорти Київська 17 та Городниця мали найвищу депонувальну ємність стебла і дещо нижчу ефективність ремобілізації ВРВ, очевидно, завдяки збереженню потужнішого фотосинтетичного апарату в період наливу зерна. Внесок ремобілізованих ВРВ стебла в зернову продуктивність колоса в польових дослідях був вищим, ніж у вегетаційних, – 32 % в середньому для досліджених сортів, варіюючи від 24 до майже 40 %.

Встановлено, що показники депонувальної ємності стебла позитивно корелюють з зерною продуктивністю генотипів озимої пшениці. При цьому, максимальна кількість накопичених і кількість ремобілізованих ВРВ тісніше і стабільніше корелювала з продуктивністю, ніж питомий вміст вуглеводів. Кореляція з величиною врожаю на одиницю площі посіву також була стабільнішою, ніж з масою зерна колоса. Найтісніше показники депонувальної ємності стебла корелювали з масою 1000 зерен, що підкреслює важливість

використання депонованих ВРВ для наливання зернівок. Варто відзначити, що значення коефіцієнтів кореляції між врожаєм і кількістю резервних ВРВ у другому або третьому міжвузлях за тіснотою і стабільністю були практично такими ж як і для цілого стебла, що дає підстави рекомендувати показник кількості ВРВ в цих міжвузлях як характеристику депонувальної здатності стебла в цілому.

Виявлено, що в сортів озимої пшениці валова кількість депонованих у стеблі ВРВ тісно позитивно корелювала з потужністю розвитку і активністю фотосинтетичного апарату. Водночас, деякі сорти, зокрема Подолянка, Подільська нива, Київська 17 і Городниця вирізняються високою депонувальною здатністю стебла незалежно від характеристик фотосинтетичного апарату.

Отримані дані свідчать, що здатність депонувати водорозчинні вуглеводи у стеблі до початку наливу зернівок є важливим фактором, що забезпечує формування врожаю, і може слугувати фізіологічним маркером високої продуктивності. Найбільшу депонувальну ємність мають міжвузля середньої частини стебла – друге і третє зверху, тому з метою спрощення і полегшення методичних процедур для оцінки великої кількості зразків, наприклад в селекційній практиці, можна рекомендувати показник кількості ВРВ в цих міжвузлях як характеристику депонувальної здатності стебла в цілому. При відборі зразків для визначення депонувальної здатності стебла пшениці, слід враховувати особливості часової динаміки накопичення ВРВ за дії стресових чинників на початку репродуктивного періоду, оскільки внаслідок пригнічення фотосинтезу істотно пришвидшується ремобілізація ВРВ і скорочується період їх накопичення.

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

## ***SUMMARY***

*Tarasyuk M. V.* Peculiarities of carbohydrate deposition in stems and its role in the production process of modern winter wheat varieties under well-watered and drought conditions – Qualification scientific work on the rights of the manuscript.

Thesis for the degree of Doctor of Philosophy in the field of knowledge 09 Biology in the specialty 091 Biology - Institute of Plant Physiology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2023.

The dissertation work is dedicated to clarifying the features of the accumulation and remobilization of water-soluble carbohydrates (WSC) in stems and their role in the production process of modern varieties of winter wheat under well-watered and drought conditions. The use of WSC deposited in the stem plays an important role in the ensuring of grain filling, significantly supplementing the main source of assimilates – current photosynthesis. Increasing the storage capacity of the stem is considered a promising direction for the genetic improvement of wheat productivity, especially for drought conditions during the reproductive period, when photosynthetic assimilation is suppressed. At the same time, the development of an effective method of estimation of the storage capacity of the stem and determination of parameters, which would steadily correlate with productivity under variable environmental conditions and allow testing a large number of samples, remains relevant. Information available in the literature on the distribution of deposited WSC in different parts of the stem, as well as the period (stage of development) of the maximum accumulation of WSC in the stem under different growing conditions is scarce and contradictory. Therefore, the purpose of this work was to find out the ontogenetic dynamics of the accumulation and remobilization of reserve soluble carbohydrates in different segments of the stem of modern winter wheat varieties and their significance for yield formation under well-watered and drought conditions.

Plants of modern varieties of winter soft wheat (*Triticum aestivum* L.) originated from the Institute of Plant Physiology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine served as material for research. The main tasks of

the work were: to investigate the storage capacity and the role of different internodes of the stem in storing reserve WSC in wheat varieties of different breeding periods; to study the ontogenetic dynamics of accumulation and remobilization of WSC in different stem segments of modern winter wheat varieties under well-watered and transient drought-stress conditions; to investigate the relationship between the storage capacity of the stem and the activity of the photosynthetic apparatus of winter wheat varieties; to find out the importance of different segments for the storage capacity of the stem and the yield formation in modern varieties of winter wheat under well-watered and drought conditions.

The specific content of WSC in the dry matter and the total amount (product of specific content by dry weight) in parts of the stem of the main shoot were determined during the period of reproductive development and at the stage of full ripeness along with accounting for grain productivity. The amount of remobilized WSC (storage capacity) was estimated by the difference between their maximum total amount and the residual total amount at the full maturity. The stem was divided into parts, counting from the top: the first (upper, peduncle) internode, the second (penultimate), third, united fourth and fifth (lower) internodes and united leaf sheaths.

It was found out that newest high-yielding variety Podilska Niva has a significantly higher storage capacity of the stem than the varieties of the earlier breeding periods Yednist and Zbruch. The newer varieties Podilska Niva and Yednist have higher maximum levels of specific content of WSC in all parts of the stem compared to the older variety Zbruch, whose storage capacity of the stem was largely determined by greater height and weight. It was revealed that in the storage function of the newest variety, compared to the varieties of earlier breeding periods, the significance of the middle and lower internodes increases and the part of the upper ones decreases.

The study of the dynamics of the accumulation and remobilization of water-soluble carbohydrates in different segments of the stem in modern varieties of winter wheat contrasting in productivity and drought-resistance in connection with the



activity of the photosynthetic apparatus was carried out in pot experiments under optimal watering and influence of short-term drought. The high-yielding varieties Astarta and Podilska Niva, and breeding line UK 065, the drought-resistant ecologically plastic variety Podolyanka, and the less drought-resistant variety Nataalka were used in experiments. In the 2019 experiment, a 7-day drought was induced by limiting watering in the flowering stage (BBCH61—69), and in the 2021 experiment, at the start of grain filling (BBCH71-75). The soil moisture in pots of treated plants was maintained during the specified period at the level of 30% of total field capacity (FC), and in the pots of control plants as well as the stressed ones before and after the drought period – within 60–70% of FC.

It was shown that under optimal moisture supply, the varieties Astarta, Podilska Niva and line UK065 had higher grain productivity of the main shoot and the whole plant than the varieties Podolyanka and Nataalka. Under the influence of drought, the Podolyanka variety shown the least decrease in grain productivity and photosynthetic apparatus activity. The decrease in the content of chlorophyll, the intensity of CO<sub>2</sub> assimilation and the operating quantum efficiency of photosystem II in its flag leaf was significantly less than in other varieties. In general, the drought resistance of the photosynthetic apparatus of the studied genotypes declined in the following order: Podolyanka > Podilska niva > Astarta > Nataalka > UK065.

It was found that under optimal conditions, a significant part of the reserve WSC accumulates in the stem after the onset of flowering. Accumulation of WSC in the stem reached a maximum on 14-17 days after the beginning of flowering just before the period of intensive grain filling. The maximum values of the total amount of WSC in the 2019 experiment were 293–367 mg per stem, and in 2021 – 472–606 mg per stem. A short-term drought during the flowering stage significantly reduced the total amount of deposited WSC in the stem (139 – 246 mg per stem), although their specific content transiently increased at the stress onset. Furthermore drought significantly shortened the period of WSC accumulation and accelerated remobilization. Drought during early stage of grain filling had a weaker effect on

the maximum total amount of WSC deposited in the stem (335 – 505 mg per stem), but significantly accelerated their remobilization.

At the end of the growing season, the specific content of WSC in control and stressed plants of all varieties decreased. The remaining total amount of WSC in the whole stem was 4.4 - 16, 1% of the maximum values. Under the effects of drought, its value generally decreased compared to the control, especially in the more productive genotypes Podilska Niva, Astarta, and UK 065. Obviously, this was related to a greater demand for assimilates from the more productive ear in these genotypes.

The drought-resistant ecologically plastic variety Podolyanka and the high-yielding variety Podilska Niva were characterized by higher levels of accumulation of reserve WSC in the stem and a greater quantity of remobilized WSC compared to other varieties both under optimal and stressful conditions. It is important to note that period of WSC accumulation in the Astarta and Nataalka varieties due to the effects of drought was reduced to 8 days from the beginning of flowering, however the temporal characteristics of the dynamics of WSC accumulation in the stems did not change in the Podolyanka variety.

It was found that the largest amount of reserve WSC in all studied genotypes is deposited in the second internode, the part of which in the total quantity of remobilized WSC was on average about 28% in control plants and 30% in stressed plants. The part of the third internode was 24% on average for both irrigation modes. The total amount of deposited and remobilized WSC from the fourth and fifth internodes was smaller compared to the second or third ones taken separately and significantly decreased under the effects of drought. On average, the part of the lower internodes in the total number of remobilized WSC was about 20% under optimal watering and slightly less than 14% under drought. The smallest amount of WSC was deposited and remobilized from the upper internode (peduncle) and leaf sheaths – on average approximately 13 and 16 and 12 and 15% in control and stressed plants, respectively.

It has been established that the efficiency of remobilization of the WSC deposited in the stem was high and close (84-96%) in all varieties. That means that differences between winter wheat varieties in depositing capacity are determined mainly by the level of WSC accumulation and it cannot be significantly improved by increasing the efficiency of remobilization.

The contribution of remobilized WSC to the grain yield of the ear of the main shoot in the pot experiments varied depending on the genotype and growing conditions from 10 to 32% and was smaller in more productive varieties with a longer duration of the photosynthetic apparatus functioning during the reproductive period.

The main role of the second and third internodes (counting from the top) in stem depositing capacity, as well as the significant accumulation of reserve WSC in the stem of winter wheat plants from the onset of flowering to the early milk ripeness, was also shown in field experiments. Experiments were conducted in 2020 and 2021 with six modern varieties of winter wheat. The most productive varieties Kyivska 17 and Horodnytsia had the highest storage capacity of the stem and a slightly lower efficiency of remobilization of WSC, apparently due to maintaining more powerful photosynthetic apparatus during the grain filling. The contribution of remobilized stem WSC to the grain yield of the ear in field experiments was higher than in pot experiments: 32% on average for the studied varieties, varying from 24 to almost 40%.

It was established that the indices of storage capacity of the stem are positively correlated with the grain yield of winter wheat genotypes. At the same time, the maximum amount of deposited and the amount of remobilized WSC were more closely and steadily correlated with productivity than the specific content of carbohydrates. Correlation with grain yield per field are unit was also more stable than with grain weight per ear. The indices of the storage capacity were most closely correlated with the weight of 1000 grains. It is important to note that the values of the correlation coefficients between the yield and the amount of deposited WSC in the second or third internodes were practically the same as for the whole stem, which

gives basis to recommend the quantity of WSC in these internodes as an estimate of the storage capacity of the stem as a whole.

It was found that in winter wheat varieties, the total amount of WSC deposited in the stem was closely positively correlated with the capacity and the activity of the photosynthetic apparatus. However, some varieties, in particular Podolyanka, Podilska Niva, Kyivska 17 and Horodnytsia, have a high stem storage capacity regardless photosynthetic apparatus performance.

The obtained data indicate that the ability to deposit water-soluble carbohydrates in the stem before the beginning of grain filling is an important factor that ensures the formation of the yield and can serve as a physiological marker of high productivity. The internodes of the middle part of the stem - the second and third from the top - have the largest storage capacity, therefore, in order to simplify and facilitate methodological procedures for evaluating a large number of samples, for example, in breeding practice, we recommend the amount of WSC in these internodes as a proxy of the storage capacity of the whole stem. When harvesting samples in order to assess the storage capacity of the wheat stem, it should be taken into account the peculiarities of the temporal dynamics of WSC accumulation under the influence of stress factors at the beginning of the reproductive period, since remobilization of WSC is significantly accelerated and the period of their accumulation is shortened as a result of photosynthesis inhibition.

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