

УДК 581.132

## АНАЛИЗ СВЯЗИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФЛАГОВОГО ЛИСТА С КОМПОНЕНТАМИ ЗЕРНОВОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ КОЛОСА У СОРТОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ РАЗНЫХ ПЕРИОДОВ СЕЛЕКЦИИ

В.В. МОРГУН, О.О. СТАСИК, В.В. ФРАНТИЙЧУК, Д.А. КИРИЗИЙ, С.К. СЫТНИК

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины  
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17  
e-mail: o.stasik@yandex.com*

Проанализированы корреляционные зависимости показателей фотосинтетического аппарата флагового листа и компонентов зерновой продуктивности растений современного высокопродуктивного сорта Фаворитка и сорта более ранней селекции Мироновская 808 при разном уровне минерального питания. Обнаружено, что интенсивность ассимиляции  $\text{CO}_2$  и интенсивность транспирации в фазы цветения и молочно-восковой спелости тесно положительно коррелируют с массой зерна, количеством зерен и массой 1000 зерен колоса главного побега. Корреляция содержания хлорофилла и РБФК/О с зерновой продуктивностью оказалась сильнее в фазу молочно-восковой спелости, что обусловлено слабой связью этих показателей в фазу цветения с массой 1000 зерен и тесной корреляцией с обоими компонентами продуктивности на поздних этапах репродуктивного развития. Полученные данные свидетельствуют, что фотосинтетические показатели в период налива зерна являются более точными физиологическими маркерами продуктивности растений озимой пшеницы.

*Ключевые слова:* *Triticum aestivum* L., фотосинтез, транспирация, хлорофилл, РБФК/О, продуктивность, количество зерен, масса зерен.

Одним из основных направлений дальнейшего увеличения урожайности зерновых культур, и в частности пшеницы, считается повышение активности фотосинтетического аппарата [2, 11]. В числе важных факторов отмечается сохранение высокой фотосинтетической активности листьев на поздних этапах вегетации, что обеспечивает лучшие условия налива зерна и формирование весомого урожая. Поэтому изучение связей показателей фотосинтетической активности и зерновой продуктивности у сортов, контрастных по продуктивности, с целью поиска физиологических маркеров высокой урожайности является актуальным.

Исследованиями, проведенными в ряде аграрных регионов мира, установлено повышение в ходе современной селекции озимой и яровой пшеницы фотосинтетической активности верхнего листа или посева в целом в период после цветения [4, 5]. В Украине новые высокоинтенсивные сорта озимой пшеницы, оригинатором которых является ИФРГ НАН Украины, характеризуются более высокой интенсивностью фотосинтеза и большей мощностью фотосинтетического аппарата посева в репродуктивный период, чем менее продуктивные сорта ранней селекции [1].

Вместе с тем для практических целей генетического улучшения культурных растений необходим поиск конкретных фотосинтетических показателей, наиболее тесно коррелирующих с продуктивностью и определяющих интенсивность фотосинтеза, с одной стороны, и достаточно удобных для массовых определений — с другой. Среди таковых кроме собственно интенсивности ассимиляции  $\text{CO}_2$  наиболее часто выделяют активность РБФК/О, содержание хлорофилла, параметры флуоресценции хлорофилла и интенсивность транспирации [3, 8, 11].

Повышение урожайности озимой пшеницы в последние десятилетия в большей степени было связано с увеличением количества зерен в расчете на единицу площади посева и в единичном колосе, а масса одной зерновки (масса 1000 зерен) повысилась незначительно [8, 9]. Анализ обширного числа исследований (846 экспериментов), проведенный в работе [13], показал, что увеличение количества зерен является основным фактором повышения урожая как в ходе селекции, так и при улучшении условий выращивания, однако отрицательная зависимость между компонентами продуктивности количеством зерен и массой 1000 зерен может оказывать существенное негативное влияние на урожай. По мере повышения озерненности колоса соотношение донор/акцептор существенно меняется, что может приводить к появлению определенного дефицита ассимилятов при наливе зерна [8, 9]. Полученные результаты свидетельствуют, что с увеличением озерненности колоса лимитирование обеспечением ассимилятами усиливается. В связи с этим очевидно, что для более точного выяснения роли фотосинтеза как фактора повышения зерновой продуктивности необходим детальный анализ связей показателей фотосинтетической активности с отдельными компонентами продуктивности с учетом их взаимодействия.

Целью данной работы было исследование взаимосвязей показателей фотосинтетической активности флагового листа в репродуктивный период с компонентами зерновой продуктивности у контрастных по продуктивности сортов озимой пшеницы на разном фоне минерального питания.

### Методика

В экспериментах исследовали растения двух сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum awstivum* L.) различной продуктивности: Фаворитка — современный высокопродуктивный сорт и Мироновская 808 — менее продуктивный сорт более ранней селекции.

После перезимовки в полевых условиях растения в фазу кущения пересаживали в вегетационные сосуды Вагнера емкостью 10 кг почвы. Количество растений в сосуде составляло 15 шт. Растения выращивали на вегетационной площадке при естественном освещении и разных уровнях основных элементов питания (NPK): высоком —  $\text{N}_{160}\text{P}_{160}\text{K}_{160}$  (мг действующего вещества на 1 кг почвы) и низком —  $\text{N}_{32}\text{P}_{32}\text{K}_{32}$ . В варианте  $\text{N}_{160}\text{P}_{160}\text{K}_{160}$  вносили по 5 г нитроаммофоски при набивке сосудов почвой и в начале фазы выхода растений в трубку, а в варианте  $\text{N}_{32}\text{P}_{32}\text{K}_{32}$  — 2 г нитроаммофоски при набивке сосудов. Влажность почвы поддерживали на уровне 60–70 % полной влагоемкости гравиметрически.

Интенсивность  $\text{CO}_2$ - и  $\text{H}_2\text{O}$ -газообмена, содержание хлорофилла и РБФК/О во флаговом листе определяли в фазы цветения растений и молочно-восковой спелости зерна. Показатели газообмена измеряли в контролируемых условиях при 25 °С на установке, смонтированной на базе оптико-акустического инфракрасного газоанализатора ГИАМ-5М,

включенного по дифференциальной схеме. Неотделенные от растений флаговые листья помещали в термостатированную листовую камеру размером  $3 \times 7$  см и освещали лампой накаливания КГ-2000 через водяной теплофильтр для устранения инфракрасной радиации в спектре излучения. Плотность лучистого потока на уровне листьев составляла  $400 \text{ Вт/м}^2$  ФАР. Через камеру продували воздух со скоростью 1 л/мин. Интенсивность фотосинтеза регистрировали через 40–50 мин после освещения листьев в камере, когда показатели газообмена выходили на стационарный уровень. Интенсивность транспирации измеряли термоэлектрическим микропсихрометром и определяли по разнице влажности воздуха на входе и выходе из камеры. Расчеты показателей газообмена проводили согласно стандартной методике [5].

Содержание РБФК/О определяли методом количественного электрофореза [7]. Исследуемые образцы растирали на льду и экстрагировали белок в 5 мл буферного раствора, содержащего 50 мМ *tris*-HCl (pH 7,8), 2 мМ  $\text{MgCl}_2$ , 1 мМ ЭДТА. Гомогенат центрифугировали при 1200 *g* и температуре  $+4^\circ\text{C}$  в течение 10 мин. Надосадочную жидкость отбирали и хранили в морозильной камере при  $-18^\circ\text{C}$  до проведения электрофореза.

Электрофорез белков выполняли по методу Лэммли [10]. Смесь белкового препарата с денатурирующим буфером содержала: *tris*-HCl (pH 6,8) — 0,125 М, 2-меркаптоэтанол — 10 %, глицерин — 10 %, SDS — 2 %, бромфеноловый синий — 0,2 %. Образцы нагревали на водяной бане в течение 40 мин при  $+80^\circ\text{C}$  и помещали их в лунки полиакриламидной пластинки, состоящей из концентрирующего 4 %-го и разделяющего 12,5 %-го геля. На каждую пластинку наносили три калибровочных образца бычьего сывороточного альбумина (БСА) известной различной концентрации. Электрофорез проводили при силе тока 10 мА до полного проникновения бромфенолового синего в гель, затем при 15 мА. После электрофореза гель окрашивали в 0,2 %-м растворе Fast Green FCF с последующим его отмыванием в 7 %-м растворе уксусной кислоты. Гели сканировали, определяли интенсивность окраски полос большой субъединицы РБФК/О с помощью программы Gel-Pro-Analyzer и рассчитывали содержание фермента по калибровочной зависимости для БСА.

Содержание хлорофилла определяли спектрофотометрически после экстракции пигментов из высечек флагового листа диметилсульфоксидом (ДМСО) согласно методике, приведенной в работе [15].

По завершении вегетации в фазу полной спелости зерна определяли элементы зерновой продуктивности главного побега. Повторность опыта шестикратная, аналитическая повторность определений — трехкратная. Данные обработаны статистически с помощью электронных таблиц Microsoft Excel. В таблицах и на рисунках представлены среднеарифметические значения и их стандартные погрешности.

## Результаты и обсуждение

Исследуемые сорта озимой пшеницы существенно отличались по показателям активности фотосинтетического аппарата флагового листа. Современный высокопродуктивный сорт Фаворитка имел более высокую интенсивность фотосинтетической фиксации  $\text{CO}_2$  при обоих уровнях питания и в обе фазы онтогенеза (рис. 1, а). В фазу цветения интенсивность фотосинтеза высокопродуктивного сорта была на 40 и 54 % выше, чем у менее продуктивного сорта Мироновская 808 соответственно на высоком и низком фонах удобрений. Преимущество современного сор-

АНАЛИЗ СВЯЗИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

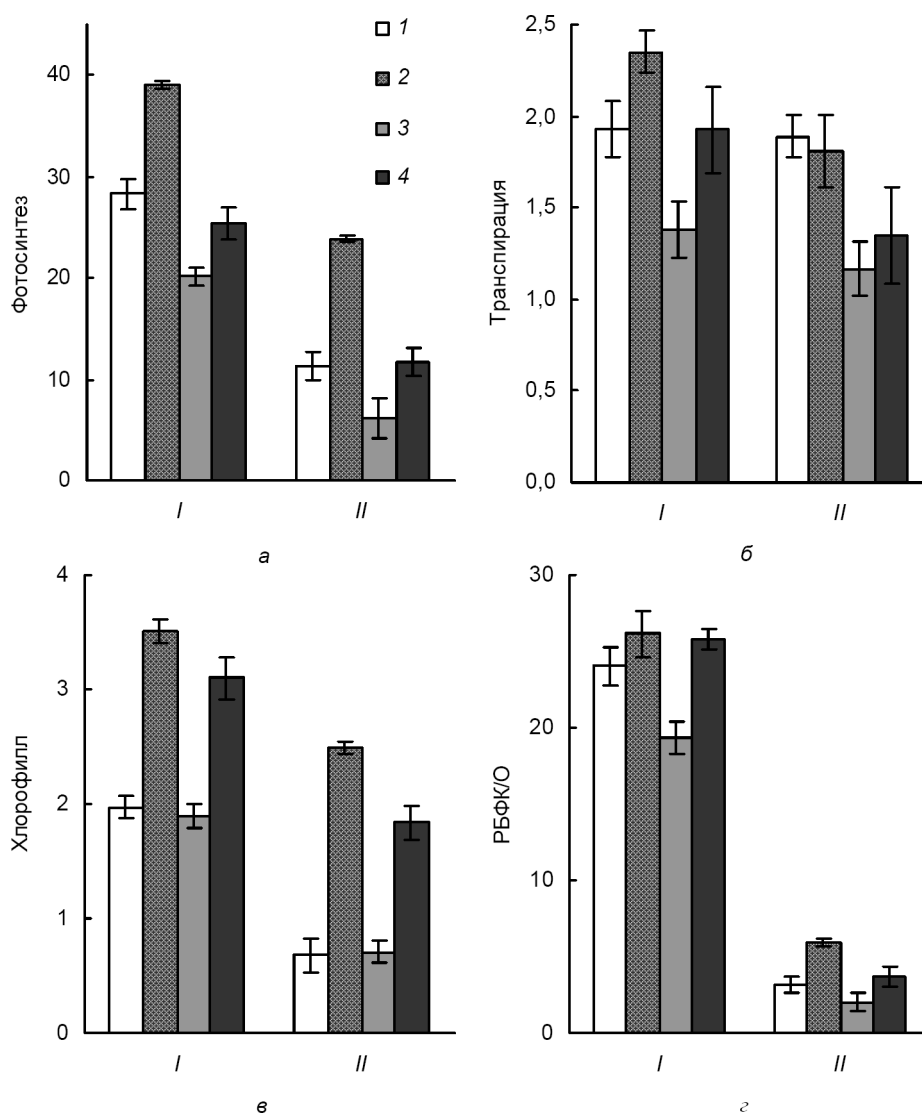


Рис. 1. Интенсивности фотосинтеза (а), транспирации (б), содержание хлорофилла (в) и РБФК/О (г) во флаговом листе озимой пшеницы в фазы цветения (I) и молочно-восковой спелости (II). Здесь и на рис. 2: фотосинтез в мг  $\text{CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$ , хлорофилл — мг/г сырого вещества, транспирация — г  $\text{H}_2\text{O}/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$ , РБФК/О — мг/дм<sup>2</sup>:

I — Фаворитка ( $\text{N}_{32}\text{P}_{32}\text{K}_{32}$ ); 2 — Фаворитка ( $\text{N}_{160}\text{P}_{160}\text{K}_{160}$ ); 3 — Мироновская 808 ( $\text{N}_{32}\text{P}_{32}\text{K}_{32}$ ); 4 — Мироновская 808 ( $\text{N}_{160}\text{P}_{160}\text{K}_{160}$ )

та возрастало в более поздние фазы онтогенеза в период налива зерна. В фазу молочно-восковой спелости интенсивность фотосинтеза у сорта Фаворитка была в 2 раза выше, чем у сорта Мироновская 808 при обоих уровнях минерального питания.

При повышении уровня минерального питания скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  растениями пшеницы сортов Мироновская 808 и Фаворитка в фазу цветения увеличивалась соответственно на 30 и 40 %. Эти различия также возрастали в ходе онтогенеза, достигая примерно 100 % в фазу молочно-восковой спелости для растений обоих сортов.

Важно отметить, что у современного сорта Фаворитка на высоком фоне минерального питания активность фотосинтетического аппарата

старееющего флагового листа в фазу молочно-восковой спелости хотя и снижалась на 40 %, но по абсолютной величине была примерно такой же, как у сорта Мироновская 808 в фазу цветения. Длительное сохранение фотосинтетической активности у сорта Фаворитка при достаточно высокой обеспеченности элементами питания является характерной чертой этого сорта, отмеченной в наших исследованиях [1].

Различия между сортами и вариантами минерального питания по интенсивности транспирации в целом были выражены несколько слабее (см. рис. 1, б). У сорта Фаворитка интенсивность транспирации была выше, чем у сорта Мироновская 808 на 39 и 22 % в фазу цветения и на 62 и 34 % в фазу молочно-восковой спелости соответственно при низком и высоком уровнях питания. Улучшение минерального питания достоверно увеличивало транспирацию только в фазу цветения — на 22 % у сорта Фаворитка и на 39 % у сорта Мироновская 808. Существенное снижение транспирации в исследуемый период онтогенеза отмечено только на высоком фоне удобрений — на 23 и 30 % соответственно для сортов Фаворитка и Мироновская 808.

В отличие от интенсивности фотосинтеза содержание хлорофилла во флаговом листе изученных сортов пшеницы в большей степени определялось уровнем внесенных удобрений, а сортовые различия четко проявлялись только на высоком фоне минерального питания в фазу молочно-восковой спелости растений (см. рис. 1, в). В фазу цветения содержание хлорофилла было близким у обоих сортов, однако в условиях дефицита элементов питания — примерно в 1,5 раза ниже, чем на высоком фоне удобрений. В ходе онтогенеза концентрация хлорофилла в листьях резко снижалась и различия между вариантами питания существенно увеличивались. При этом в фазу молочно-восковой спелости на высоком фоне минерального питания у сорта Фаворитка содержание зеленых пигментов было на 36 % выше, чем у сорта Мироновская 808.

Содержание ключевого фермента фотосинтеза РБФК/О во флаговых листьях растений пшеницы исследуемых сортов в фазу цветения на высоком фоне минерального питания было одинаковым (см. рис. 1, г). Достоверных различий между вариантами уровня удобрений у сорта Фаворитка также не зафиксировано. У сорта Мироновская 808 при дефиците питания уровень РБФК/О в этот период был на 25 % ниже, чем в варианте с достаточным обеспечением минеральными элементами. В фазу молочно-восковой спелости содержание РБФК/О во всех вариантах снижалось до уровня 10–20 % зафиксированного в фазу цветения. При этом содержание фермента в вариантах высокого фона питания было в 2 раза выше по сравнению с низким, и у сорта Фаворитка показатель был на 40 % выше, чем у соответствующих вариантов сорта Мироновская 808.

Современный сорт Фаворитка превышал сорт Мироновская 808 по зерновой продуктивности главного побега примерно на 38 % независимо от дозы внесенных удобрений (табл. 1). При этом масса зерна с колоса у сорта Фаворитка даже на низком фоне удобрений была больше, чем у сорта Мироновская 808 на высоком. Как видно из представленных данных, продуктивность колоса главного побега у современного сорта Фаворитка превышала этот показатель у сорта Мироновская 808 на низком фоне минерального питания за счет большего количества зерен, на высоком — вследствие большей массы 1000 зерен.

При повышении дозы удобрений в данном опыте продуктивность главного побега растений сортов Мироновская 808 и Фаворитка увели-

АНАЛИЗ СВЯЗИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

ТАБЛИЦА 1. Показатели зерновой продуктивности главного побега у сортов озимой пшеницы Фаворитка и Мироновская 808 при разном уровне минерального питания

Вариант	Масса зерна, г	Количество зерен, шт.	Масса 1000 зерен, г
Фаворитка			
N <sub>32</sub> P <sub>32</sub> K <sub>32</sub>	1,44±0,05	35,6±1,1	40,5±1,0
N <sub>160</sub> P <sub>160</sub> K <sub>160</sub>	1,83±0,07	41,1±1,3	45,1±1,6
Мироновская 808			
N <sub>32</sub> P <sub>32</sub> K <sub>32</sub>	1,05±0,06	27,8±0,1	37,1±0,8
N <sub>160</sub> P <sub>160</sub> K <sub>160</sub>	1,31±0,05	38,1±0,7	34,5±1,0

чивалась соответственно на 25 и 27 %. Однако у сорта Фаворитка при этом на 15 % увеличивалось количество зерен и на 11 % возрастала масса 1000 зерен. В то же время у сорта Мироновская 808 увеличивалось только количество зерен, а масса зерновки даже несколько снижалась.

Результаты корреляционного анализа взаимосвязей вариабельности показателей структуры зерновой продуктивности, проведенного по данным для индивидуальных растений каждого варианта опыта отдельно и в общей выборке данных для всех вариантов и сортов представлены в табл. 2. В общей выборке количество зерен и масса 1000 зерен одинаково влияли на зерновую продуктивность колоса. Высокие значения коэффициентов корреляции обусловлены значительным преимуществом растений сорта Фаворитка, особенно на высоком фоне минерального питания, относительно показателей сорта Мироновская 808. В то же время коэффициенты корреляции вариабельности показателей у отдельных растений в пределах варианта и сорта были неодинаковыми. У сорта Фаворитка достаточно четко проявлялась тенденция к отрицательной зависимости между количеством зерен и массой 1000 зерен, т.е. чем больше в колосе было зерен, тем хуже была выполненность, что указывает на вероятный дефицит ассимилятов во время налива зерна.

У сорта Мироновская 808 при меньших значениях показателей продуктивности колоса слабая положительная корреляция между количеством зерен и их выполненностью свидетельствует об отсутствии дефицита ассимилятов во время налива зерна. Это обусловило также высокие коэффициенты корреляционной связи количества зерен и массы 1000 зерен с массой зерна с колоса.

Ключевые характеристики фотосинтетического аппарата флаговых листьев растений тесно положительно коррелировали с зерновой про-

ТАБЛИЦА 2. Коэффициенты корреляции показателей структуры зерновой продуктивности колоса главного побега для отдельных вариантов и обобщенной выборки

Вариант	Количество зерен—масса зерна	Масса 1000 зерен—масса зерна	Количество зерен—масса 1000 зерен
Фаворитка, N <sub>32</sub> P <sub>32</sub> K <sub>32</sub>	0,754	0,538	-0,145
Фаворитка, N <sub>160</sub> P <sub>160</sub> K <sub>160</sub>	0,604	0,379	-0,504
Мироновская 808, N <sub>32</sub> P <sub>32</sub> K <sub>32</sub>	0,847	0,913	0,568
Мироновская 808, N <sub>160</sub> P <sub>160</sub> K <sub>160</sub>	0,544	0,846	0,017
Обобщенная выборка для всех вариантов	0,787	0,731	0,176

дуктивностью главного побега (рис. 2). Наиболее тесная корреляция для массы зерна с колоса отмечена с показателями активности фотосинтетического аппарата — интенсивностями фотосинтеза и транспирации как в фазу цветения, так и в период налива зерна. Коэффициенты корреляции для содержания хлорофилла и РБФК/О были несколько ниже. Однако корреляция этих показателей, зафиксированных в фазу молочно-восковой спелости, была более тесной, чем в фазу цветения.

Интенсивность фотосинтеза тесно коррелировала с показателями структуры зерновой продуктивности растений независимо от фазы, в которую проводились измерения (табл. 3). Интенсивность транспирации в фазу цветения сильнее коррелировала с количеством зерен, чем с массой 1000 зерен, а в фазу молочно-восковой спелости коэффициенты корреляции с обоими компонентами продуктивности оказались близкими.

В то же время содержание хлорофилла и РБФК/О тесно коррелировало с количеством зерен и массой 1000 зерен в фазу молочно-восковой спелости, а в фазу цветения тесная корреляция отмечена только для количества зерен, но не для массы 1000 зерен. Очевидно, это было причиной слабой связи зерновой продуктивности колоса с содержанием хлорофилла и РБФК/О в фазу цветения и обуславливалось более сильной зависимостью указанных фотосинтетических показателей от дозы внесенных удобрений, чем от сорта (см. рис. 1). Как видно из данных, представленных на рисунке, на высоком фоне удобрений содержание хлорофилла и РБФК/О в фазу цветения у растений пшеницы обоих сортов было близким, хотя по интенсивности фотосинтеза они существенно различались. По-видимому, накопление РБФК/О и хлорофилла в этот период не лимитировало интенсивность фотосинтеза, однако в фазу молочно-восковой спелости, когда в результате ремобилизации азота из флагового листа в колос уровни хлорофилла и особенно РБФК/О снижались, эти показатели становились лимитирующими факторами фотосинтеза и, следовательно, обеспечения наливающегося колоса ассимилянтами. Поэтому зависимость продуктивности от содержания хлорофилла и РБФК/О намного сильнее проявлялась в фазу молочно-восковой спелости, чем в начале репродуктивного периода развития.

Интегральный функциональный фотосинтетический показатель — интенсивность ассимиляции  $\text{CO}_2$  в целом наиболее тесно коррелировал с зерновой продуктивностью как на начальных, так и поздних этапах репродуктивного развития вследствие тесной связи с обоими компонентами структуры продуктивности — количеством зерен и массой 1000 зерен. В нашем опыте сохранение тесной корреляции в течение онтогенеза могло быть обусловлено как регуляторными влияниями в донорно-акцепторной системе, так и независимой от акцептора генетически детерминированной большей активностью фотосинтетического аппарата у высокопродуктивного сорта Фаворитка в сочетании с общим положительным влиянием уровня удобрений и на фотосинтез, и на продуктивность. Кроме того, способность сохранять фотосинтетическую активность листьев на поздних этапах онтогенеза (ремонтантность фотосинтетического аппарата) является независимым от акцептора генетически детерминированным признаком [14].

Полученные результаты подтвердили, что отрицательная зависимость между количеством зерен в колосе и массой зерновки может влиять на тесноту корреляции фотосинтетических показателей с зерновой продуктивностью, если они по-разному коррелируют с компонентами продуктивности.

АНАЛИЗ СВЯЗИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

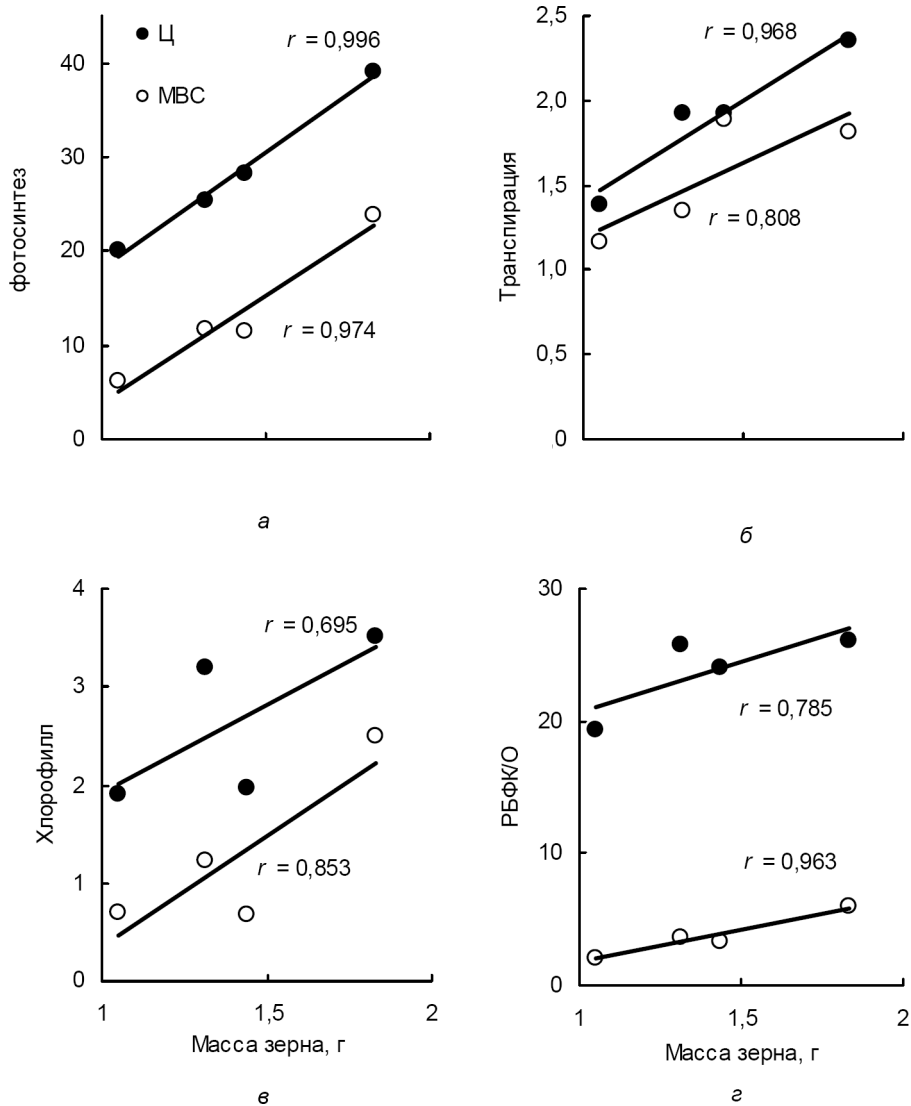


Рис. 2. Взаимосвязь зерновой продуктивности колоса главного побега и интенсивностей фотосинтеза (а), транспирации (б), содержания хлорофилла (в) и РБФК/О (г) во флаговом листе сортов озимой пшеницы в фазы цветения (Ц) и молочно-восковой спелости (МВС). Каждая точка соответствует средним значениям для отдельного варианта

В нашем опыте для общей выборки данных, в которой вариативность признаков определялась значительными межсортными различиями и действием дозы удобрений, получена положительная корреляция между показателями структуры зерновой продуктивности. Однако для изменчивости, обусловленной индивидуальной биологической вариативностью растений и внесением удобрений, у высокопродуктивного сорта обнаружена отрицательная зависимость. Очевидно, высокая генетически детерминированная озерненность колоса у сорта Фаворитка требует повышенного обеспечения ассимилятами и обуславливает донорзависимое лимитирование продуктивности растений. Поэтому активное функционирование фотосинтетического аппарата в репродуктивный период является необходимым условием реализации потенциала продуктивности этого высокоинтенсивного сорта.



ТАБЛИЦА 3. Коэффициенты корреляционной связи показателей фотосинтетического аппарата флагового листа в фазы цветения и молочно-восковой спелости, а также структуры зерновой продуктивности главного побега растений озимой пшеницы сортов Фаворитка и Мироновская 808

Показатель	Интенсивность фотосинтеза	Интенсивность транспирации	Содержание хлорофилла	Содержание РБФК/О
Фаза цветения				
Количество зерен	0,848	0,971	0,845	0,983
Масса 1000 зерен	0,861	0,672	0,282	0,321
Фаза молочно-восковой спелости				
Количество зерен	0,857	0,653	0,758	0,908
Масса 1000 зерен	0,800	0,773	0,674	0,721

Влияние селекции на изменение зависимости формирования урожая от обеспеченности ассимилятами продемонстрировано на примере испанских сортов, созданных в период 1940—2005 гг. [6]. Удаление половины колоса в фазу цветения не влияло на массу зерновок у старых сортов, но значительно повышало ее у новой высокоурожайной линии, тогда как у сортов, созданных в середине изученного периода, отмечен промежуточный эффект. Усиление значимости обеспеченности ассимилятами в период налива зерна при повышении озерненности колоса вследствие генетических модификаций или улучшения условий выращивания обнаружено в опытах СИММУТ с яровой пшеницей [12].

Таким образом, анализ корреляционных зависимостей показателей фотосинтетического аппарата флагового листа и компонентов зерновой продуктивности показал, что наиболее тесно с продуктивностью коррелируют интегральный показатель — интенсивность ассимиляции CO<sub>2</sub> и интенсивность транспирации. Связь содержания хлорофилла и РБФК/О сильнее проявляется на поздних этапах репродуктивного развития, когда их уровень становится лимитирующим для фотосинтеза. Значимость фотосинтетической активности и обеспеченности растений ассимилятами в период налива зерна для формирования высокой зерновой продуктивности существенно повышается у современных высокоинтенсивных сортов пшеницы вследствие увеличения озерненности колоса. Поэтому показатели в период налива зерна могут быть более точными физиологическими маркерами продуктивности, чем определяемые в фазу цветения. Данный вывод имеет важное значение для селекции, однако требует дополнительных исследований с привлечением большего числа генотипов.

1. Кірізій Д.А., Шадчина Т.М., Стасик О.О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимі пшениці. — К.: Основа, 2011. — 416 с.
2. Моргун В.В., Кірізій Д.А. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення продуктивності // Физиология и биохимия культ. растений. — 2012. — 44, № 6. — С. 463—483.
3. Применение физиологии в селекции пшеницы / Пер. с англ. под ред. В.В. Моргуна. — Киев: Логос, 2007. — 492 с.
4. Прядкина Г.А., Шадчина Т.М., Стасик О.О., Киризий Д.А. Фотосинтез. Т. 3. — Киев: Логос, 2015. — 480 с.
5. Фотосинтез и биопроductивность: методы определения / Под ред. А.Т. Мокроносова, А.Г. Ковалева. — М.: Агропромиздат, 1989. — 460 с.
6. Acreche M.M., Slafer G.A. Grain weight, radiation interception and use efficiency as affected by sink-strength in Mediterranean wheats released from 1940 to 2005 // Field Crops Res. — 2009. — 110, N 2. — P. 98—105.
7. Eichelman H., Talts E., Oja V. et al. Rubisco in planta is regulated in balance with photosynthetic electron transport // J. Exp. Bot. — 2009. — 60, N 14. — P. 4077—4088.
8. Fischer R.A. Understanding the physiological basis of yield potential in wheat // J. Agr. Sci. — 2007. — 145, N 2. — P. 99—113.

9. *Foulkes M.J., Slafer G.A., Davies W.J. et al.* Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance // *J. Exp. Bot.* — 2011. — **62**, N 2. — P. 469—486.
10. *Laemmli U.K.* Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // *Nature.* — 1970. — **227**, N 5259. — P. 680—685.
11. *Parry M.A.J., Reynolds M., Salvucci M.E.* Raising yield potential in wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency // *J. Exp. Bot.* — 2011. — **62**, N 4. — P. 453—467.
12. *Reynolds M.P., Pellegrineschi A., Skovmand B.* Sink-limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat // *Ann. Appl. Biol.* — 2005. — **146**, N 1. — P. 39—49.
13. *Slafer G.A., Savin R., Sadras V.O.* Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment // *Field Crops Res.* — 2014. — **157**. — P. 71—83.
14. *Thomas H., Ougham H.* The stay-green trait // *J. Exp. Bot.* — 2014. — **65**, N 14. — P. 3889—3900.
15. *Wellburn A.R.* The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *J. Plant Physiol.* — 1994. — **144**, N 3. — P. 307—313.

Получено 23.02.2016

АНАЛІЗ ЗВ'ЯЗКУ ФОТОСИНТЕТИЧНИХ ПОКАЗНИКІВ ПРАПОРЦЕВОГО ЛИСТКА З КОМПОНЕНТАМИ ЗЕРНОВОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ КОЛОСА У СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ РІЗНИХ ПЕРІОДІВ СЕЛЕКЦІЇ

*V.V. Morgun, O.O. Stasik, V.V. Frantiychuk, D.A. Kiriziy, S.K. Sytnyk*

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

Проаналізовано кореляційні залежності показників фотосинтетичного апарату прапорцевого листка і компонентів зернової продуктивності рослин сучасного високопродуктивного сорту Фаворитка і сорту більш ранньої селекції Миронівська 808 за різного рівня мінерального живлення. Виявлено, що інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub> та інтенсивність транспірації у фазі цвітіння й молочно-воскової стиглості тісно позитивно корелюють з масою зерна, кількістю зернин і масою 1000 зернин колоса головного пагона. Кореляція вмісту хлорофілу і РБФК/О із зерновою продуктивністю виявилась сильнішою в фазу молочно-воскової стиглості, що зумовлено слабким зв'язком цих показників у фазу цвітіння з масою 1000 зернин та тісною кореляцією з обома компонентами продуктивності на пізніх етапах репродуктивного розвитку. Отримані дані засвідчили, що фотосинтетичні показники в період наливання зерна є точнішими фізіологічними маркерами продуктивності рослин озимої пшениці.

ANALYSIS OF RELATIONSHIPS BETWEEN THE PHOTOSYNTHETIC TRAITS OF FLAG LEAF AND THE COMPONENTS OF SPIKE PRODUCTIVITY IN WINTER WHEAT VARIETIES OF DIFFERENT SELECTION PERIODS

*V.V. Morgun, O.O. Stasik, V.V. Frantiychuk, D.A. Kiriziy, S.K. Sytnyk*

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine  
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The analysis of correlations between the photosynthetic traits of the flag leaf and components of the grain productivity of plants of high-yielding modern variety Favorytka and variety of earlier selection Myronivska 808 at different level of mineral nutrition was conducted. It was found that the CO<sub>2</sub> assimilation rate and transpiration rate at anthesis and the phase of milky-wax ripeness closely positively correlated with the mass of grain, grain number and weight of 1000 grains of main shoot spike. The correlation of chlorophyll and Rubisco contents with the grain productivity was stronger at the phase of milky-wax ripeness that resulted from weak coupling these indices with the mass of 1000 grains at anthesis but their close correlations with the both components of spike productivity at the later stages of reproductive period. The effects of negative relationship between the number of grains per spike and weight of 1000 grains on the expression of links between photosynthetic traits and productivity in winter wheat plants are discussed.

*Key words:* *Triticum aestivum* L., photosynthesis, transpiration, chlorophyll, Rubisco, productivity, grain number, grain weight.