

УДК 581.145.2:633.11:631.872

О. Л. ДУБИЦЬКИЙ, кандидат біологічних наук

О. Й. КАЧМАР, А. О. ДУБИЦЬКА, О. В. ВАВРИНОВИЧ, кандидати с.-г. наук

М. М. ЩЕРБА, науковий співробітник

Інститут сільського господарства Карпатського регіону НААН

вул. Грушевського, 5, с. Оброшине Пустомитівського р-ну Львівської обл.,

81115, e-mail: oksanaostrowska@ukr.net

ПРОДУКТИВНІСТЬ КОЛОСУ ЗАЛЕЖНО ВІД ЕФЕКТИВНОСТІ УТВОРЕННЯ Й ВІДТОКУ АСИМІЛЯТИВ З ЛИСТКІВ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ЗА ЕКОЛОГІЧНО БЕЗПЕЧНИХ СИСТЕМ УДОБРЕННЯ

Проведено аналіз взаємозалежностей між показниками надходження й відтоку асимілятів з верхніх листків (передпрапорцевий, прапорцевий) упродовж фаз онтогенезу трубкування – молочна стиглість та зерновою продуктивністю колосу пшениці озимої ($M_{зп}$) за умов екологічно безпечних систем удобрення (ЕБСУ). Застосування ЕБСУ сприяє узгодженому зростанню $M_{зп}$, середніх величин питомої площі, тривалості функціонування асиміляційної поверхні верхніх листків пшениці озимої ($SLA_{вл1,2}$, $LAD_{вл1,2}$; трубкування – колосіння – молочна стиглість), сумарного дихання й у більшості варіантів – нетто й грощ фотосинтезу у зазначених органах ($R_{(вл)}$, $\Phi_{n(вл)}$, $\Phi_{g(вл)}$; трубкування – колосіння). Результати досліджень засвідчили важливу роль становлення і розвитку асиміляційної поверхні верхніх листків

© Дубицький О. Л., Качмар О. Й., Дубицька А. О.,
Вавринович О.В., Щерба М. М., 2018

(показники $SLA_{ВЛ1,2}$, $LAD_{ВЛ1,2}$; трубкування – колосіння – молочна стиглість) у формуванні $M_{зп}$ за умов ЕБСУ.

Ключові слова: утворення й відтік асимілятів, донорно-акцепторні взаємодії, функціональні ознаки рослин, листки верхніх ярусів, продуктивність колосу, пшениця озима, екологічно безпечні системи удобрення.

Вступ. Згідно з сучасними уявленнями ріст, розвиток та продуктивність сільськогосподарських рослин значною мірою залежать від функціонування донорно-акцепторних взаємодій (ДАВ) у їхньому організмі [19, 25, 32, 33, 38]. Відомо, що у багатьох сільськогосподарських культур, і зокрема пшениці, центральну, координуючу роль у регуляції ДАВ відіграє основний акцептор асимілятів (колос). При цьому зростання метаболічної активності у акцепторі, швидкості його росту та, ймовірно, потужності приводить до підвищення запиту на асиміляти, і отже, розширення каналу, що забезпечує утворення цих сполук – інтенсивності нетто фотосинтезу у листках – донорах асимілятів [2, 3, 6, 9, 15, 18, 19, 23, 25, 32, 33, 35, 38].

Слід зазначити, що ДАВ формуються і реалізуються за активної участі різних органів рослини. Разом з тим в утворенні й розгортанні ДАВ на рівні цілісної рослини істотну роль відіграє фітогормональний та метаболічний сигналінг. Останній активно функціонує, зокрема у листках, і потрібний для координування донора і акцептора за принципом негативного зворотного зв'язку (пригнічення інтенсивності фотосинтезу у листках надлишком асимілятів за умов зменшення запиту на них з боку акцептора) [3, 6, 9, 12, 18, 19, 23, 32, 33, 38]. Доцільно відзначити функціональний дуалізм листків – їхню здатність виступати як донорами, так і акцепторами сполук, утворених завдяки фотосинтезу; також важливим є формування і розвиток альтернативних акцепторів (стебло у пшениці) [2, 3, 6, 9, 15, 18, 19, 23, 25, 32, 33, 35, 38].

У цілому ДАВ, синтез та експорт фотосинтату з листків рослин є складно регульованими процесами, які залежать, зокрема, від факторів довкілля (вміст CO_2 в атмосфері, забезпечення поживними речовинами тощо), умов проведення експерименту, генетичних чинників [3, 6, 9, 12, 18, 19, 23, 25, 32, 33, 38]. При цьому показники фотосинтезу (на рівні індивідуальних листків та листового покриву), накопичення та використання ресурсу в листках, кінцева продуктивність тісно пов'язані з функціональними ознаками рослин (plant functional traits – PFT) [13, 14, 29, 30].

Беручи до уваги викладене вище, доцільно припустити, що існують деякі сукупності агрофізіологічних ознак, PFT, які дозволяють охарактеризувати і пояснити надходження та відтік асимілятів з листків сільськогосподарських рослин за різних агротехнологій. У цьому контексті доцільно згадати PFT, які характеризують здатність рослини до набуття ресурсів, і відповідні екологічні стратегії рослин (набуття ресурсів, швидкий ріст; депонування ресурсів, повільний ріст) [17, 20, 24, 26, 29]. Зазначені екологічні стратегії прийнято характеризувати взаємопов'язаними наборами ознак листків економічного спектра (leaf economic spectrum – LES). Серед центральних ознак LES виділяють такі: 1) суха речовина/площа листків (LMA – leaf mass per area ratio); 2) питома площа листків (SLA – specific leaf area); 3) максимальна швидкість нетто фотосинтезу за насичення світлом з розрахунку на масу листка (A_{max} , A_{mass}); 4) швидкість дихання з розрахунку на масу листка (R_{mass}); 5) тривалість життя листків (LL – leaf longevity); 6) вміст азоту в листках (LNC – leaf nitrogen content); 7) вміст сухої речовини в листках (LDMC – leaf dry matter content) [20, 24, 26, 27, 34].

Характеризування різних видів рослин за співвідношенням перелічених та споріднених ознак (наприклад, абсолютна, відносна швидкість росту, швидкість нетто асиміляції – відповідно AGR, RGR, NAR [21, 28]) дозволяє сформувати спектри ознак та видів рослин з різними стратегіями набуття ресурсів. На одному кінці цього спектра – аквізитивні види рослин, у яких відбувається швидке набуття ресурсів і швидкий ріст (високі величини SLA, A_{mass} , R_{mass} , LNC; низькі величини LMA, LDMC, LL); на другому кінці спектра – консервативні види, які накопичують ресурси, ростуть повільно й більш тривало (високі LMA, LDMC, LL; низькі SLA, A_{mass} , R_{mass} , LNC) [17, 20, 24, 26, 27]. За внутрішньовидового порівняння співвідношення перелічених ознак можуть частково або повністю змінюватися [31]. Разом з тим, очевидно, що ознаки LDMC, LMA, SLA, LL, споріднені до них ознаки, можуть бути використані для аналізу ефективності й інтенсивності набуття (надходження) та відтоку асимілятів (ресурсів) з листків сільськогосподарських рослин впродовж онтогенезу за різних агротехнічних факторів, зокрема систем удобрення [22, 27]. Серед зазначених ознак доцільно, на нашу думку, застосувати розраховані за приростом вмісту сухої речовини величини нетто, грощ фотосинтезу, дихання (Φ_n , Φ_g , R), LMA, SLA, середню тривалість життя листків за площею (leaf area duration – LAD), ефективність відтоку з них асимілятів [2, 10, 11, 14, 17, 21, 23].

У наведеній статті вивчено закономірності накопичення та відтоку асимілатів з верхніх листків (передпрапорцевий, прапорцевий) пшениці озимої упродовж раннього репродуктивного (трубкування – колосіння) й репродуктивного (колосіння – молочна стиглість) періодів розвитку рослин за екологічно безпечних систем удобрення (ЕБСУ). З цією метою використано агрофізіологічні й функціональні ознаки (PFT), сформовані на основі площі та вмісту сухої речовини у зазначених органах. Проведено кореляційний аналіз взаємозалежностей між показниками надходження й відтоку асимілатів з верхніх листків та зерною продуктивністю колосу пшениці озимої. Опрацювання отриманих результатів дозволить з'ясувати окремі особливості та специфіку продукційного процесу у зазначених рослинах за умов розглянутих ЕБСУ.

Матеріали і методи. Дослідження проводили на пшениці озимій (*Triticum aestivum* L.) сорту Поліська 90, яку вирощували на сірому лісовому ґрунті після гороху посівного (*Pisum sativum* L.) в умовах стаціонарного досліду з вивчення наукових основ управління продуктивністю короткоротаційних сівозмін (Інститут сільського господарства Карпатського регіону НААН) у 2016–2017 рр. Зміст дослідних варіантів наведено у табл. 1.

Площа дослідної мікроділянки – 1 м², повторність шестиразова, розташування системне. Солону вносили під осінню оранку (2,2 т/га), гумусовмісне добриво (ГД, еко-імпульс, 1,5 л/га) у фазі весняного кушення, мікробіологічне добриво (МД, еко-ґрунт, 3,0 л/га) у міжфазний період весняне кушення – трубкування, добриво на хелатній основі (ХД, роза-соль 18-18-18+125+МЕ, одноразова доза 1,0 л/га) та біостимулятор (БС, тера-сорб, одноразова доза 0,5 л/га) двічі за вегетацію у фазі повного кушення та колосіння. Фази онтогенезу пшениці озимої визначали за Майсуряном [5]. Відбір верхніх листків (передпрапорцевий, прапорцевий) проводили у фазах трубкування, колосіння, цвітіння, молочної стиглості зерна загальноприйнятими методами [8] у трьох біологічних повторностях. Визначали площу [7], вміст сухої речовини у верхніх листках та муці зерна шляхом висушування зразків за 105 °С.

1. Зміст варіантів польового стаціонарного досліді

№ вар.	Зміст варіанта	№ вар.	Зміст варіанта
1	Контроль (без добрив)	4	$N_{30}P_{45}K_{45} + СГ + БС$
		5	$N_{30}P_{45}K_{45} + СГ + БС + ГД$
2	СГ	6	$N_{30}P_{45}K_{45} + СГ + БС + МД$
3	$N_{30}P_{45}K_{45} + СГ$	7	$N_{30}P_{45}K_{45} + СГ + ХД$

Примітка. СГ – солома гороху, БС – біостимулятор, ГД – гумусовмісне добриво, МД – мікробіологічне добриво, ХД – добриво на хелатній основі.

Інтенсивність нетто фотосинтезу, дихання у верхніх листках пшениці озимої розраховували на одиницю площі посіву для раннього репродуктивного періоду розвитку рослин (трубкування – колосіння), впродовж якого відбувалося зростання вмісту сухої речовини у зазначених органах у всіх дослідних варіантах [10, 11]:

$$\Phi_{n(BЛ)} = 1,47 \cdot N_{Пр} \left(\Delta W_{(BЛ)T-K} / \Delta t \right);$$

$$R_{BЛ} = 1,47 \cdot N_{Пр} \left(\left((1 - Y_G) / Y_G \right) \left(\Delta W_{(BЛ)T-K} / \Delta t \right) + m_d \cdot 0,5 \left(W_{(BЛ)T} + W_{(BЛ)K} \right) \right).$$

$\Phi_{n(BЛ)}$, $R_{(BЛ)}$ – середня швидкість нетто фотосинтезу й сумарного дихання (темнове + фотодихання; г CO_2 /(добу•м² посіву)) у верхніх листках рослин протягом перелічених фаз онтогенезу; $\Delta W_{(BЛ)T-K}$, $0,5 \cdot (W_{(BЛ)K} + W_{(BЛ)T})$ – приріст абсолютно сухої речовини та її середній вміст (г/г сирової речовини) у розглядуваних органах (трубкування – колосіння), $\Delta t = 12$ діб ($W_{(BЛ)}$ у кожній фазі онтогенезу – середнє вмісту сухої речовини у передпрапорцевому і прапорцевому листках); $Y_G = 0,75$ – коефіцієнт, що відображає ефективність використання субстрату у диханні для утворення біомаси; $m_d = 0,020$ г CO_2 /(добу • г сухої речовини) = відносна швидкість дихання підтримання; $1,47 = Mw(CO_2)/Mw(CH_2O)$ – коефіцієнт перерахунку сухої речовини у CO_2 ; $N_{Пр}$ – кількість продуктивних пагонів, м⁻² посіву.

Інтенсивність гросс фотосинтезу розраховували відповідно до закономірностей і рівнянь, наведених у [1, 10, 36]:

$$\Phi_n = \Phi_g - R_l - R_d = \Phi_g - R, \text{ і отже } \Phi_{g(BЛ)} = \Phi_{n(BЛ)} + R_{(BЛ)}.$$

Φ_n , Φ_g , R_l , R_d , R – нетто, гросс фотосинтез, фотодихання, темнове, сумарне дихання; $\Phi_{g(BЛ)}$ – середня швидкість гросс фотосинтезу у верхніх листках (трубкування – колосіння; г CO_2 /(добу•м² посіву)).

Середні величини $LMA_{BЛ}$, $SLA_{BЛ}$ (трубкування – колосіння; колосіння – молочна стиглість) розраховували за такими рівняннями:

$$LMA_{BЛ,1,2} = \sum_{i=1}^{i=K_{1,2}} (W_{BЛ} / S_{BЛ})_i / K_{1,2}, \quad SLA_{BЛ,1,2} = \sum_{i=1}^{i=K_{1,2}} (S_{BЛ} / W_{BЛ})_i / K_{1,2},$$

де $LMA_{ВЛ1}$, $LMA_{ВЛ2}$, $SLA_{ВЛ1}$, $SLA_{ВЛ2}$ – середні $LMA_{ВЛ}$ (г/дм²) та $SLA_{ВЛ}$ (дм²/г) верхніх листків упродовж трубкування – колосіння й колосіння – молочної стиглості; $(W_{ВЛ}/S_{ВЛ})_i$, $(S_{ВЛ}/W_{ВЛ})_i$ – усереднені за ярусами передпрапорцевих і прапорцевих листків співвідношення абсолютно сухої речовина/площа та площа/абсолютно сухої речовина у фазі онтогенезу i з розрахунку на одну рослину; $K_1 = 2$ у випадку $LMA_{ВЛ1}$, $SLA_{ВЛ1}$, $K_2 = 3$ для $LMA_{ВЛ2}$, $SLA_{ВЛ2}$ – кількість облікованих фаз онтогенезу.

Для визначення середньої тривалості життя верхніх листків пшениці озимої $LAD_{ВЛ}$ застосовано підхід, запропонований у [21]:

$$LAD_{ВЛ1,2} = 0,01 \cdot \left(\sum_{i=1}^{i=K_{1,2}} LAI_i / K_{1,2} \right) \Delta t_{1,2}.$$

$LAD_{ВЛ1}$, $LAD_{ВЛ2}$ – середня тривалість життя верхніх листків рослин за площею впродовж трубкування – колосіння, колосіння – молочної стиглості, діб; $LAI_{ВЛi}$ – індекс верхніх листків (leaf area index) у фазі онтогенезу i , дм²/м², Δt_1 , Δt_2 – тривалість облікового періоду 12 діб для $LAD_{ВЛ1}$, 23 доби у випадку $LAD_{ВЛ2}$; 0,01 – коефіцієнт для перерахунку дм²/м² у м²/м²; $K_1 = 2$, $K_2 = 3$ – див. вище.

Усереднений індекс верхніх листків (передпрапорцеві, прапорцеві) у фазі онтогенезу i – $LAI_{ВЛi}$ (дм²/м² посіву):

$$LAI_{ВЛi} = \langle S_{ВЛ} \rangle_i \cdot N_{Пр} = ((S_{(П-Σ)_i} + S_{(ПП-Σ)_i}) / n_{ВЛi}) \cdot N_{Пр}.$$

$\langle S_{ВЛ} \rangle_i$, $S_{(П-Σ)_i}$, $S_{(ПП-Σ)_i}$, $n_{ВЛi}$ – середня, сумарна площа передпрапорцевих і прапорцевих листків (дм²), сумарна їх кількість відповідно у фазі онтогенезу i ; $N_{Пр}$ – див. вище.

Ефективність використання асимілятів, ремобілізованих з верхніх листків (колосіння – молочна стиглість) у формування зернової продуктивності – $K_{pз}$, розраховували згідно з [2]:

$$K_{pз} = (W_{(ВЛ)К} - W_{(ВЛ)МС}) / M_з;$$

$W_{(ВЛ)К}$, $W_{(ВЛ)МС}$ – вміст абсолютно сухої речовини у листках (мг/г сирової речовини; колосіння, молочна стиглість); $M_з$ – вміст сухої речовини зерен в колосі (повна стиглість; г/г повітряно-сухої речовини).

Середню активність донора визначали як середню відносну швидкість росту верхніх листків, взяту з протилежним знаком ($AD_{ВЛ} \times 100$, $100 \times \text{доба}^{-1}$; колосіння – молочна стиглість) [11, 21]:

$$AD_{ВЛ} \times 100 = -100 \cdot (\ln W_{(ВЛ)МС} - \ln W_{(ВЛ)К}) / \Delta t;$$

$W_{(ВЛ)МС}$, $W_{(ВЛ)К}$ – див. вище; Δt (колосіння – молочна стиглість) = 35 діб.

Статистичний аналіз результатів досліджень проводили згідно з [4] та за допомогою комп'ютерної програми Excel 11.0.6560.0.

Результати та обговорення. Дослідженнями встановлено, що на контролі (вар. 1) середні величини нетто, гросс фотосинтезу у верхніх листках (передпрапорцевий, прапорцевий) пшениці озимої впродовж фаз онтогенезу трубкування – колосіння відповідно становлять $\Phi_{n(BЛ)}$ = 0,42 ± 0,06, $\Phi_{g(BЛ)}$ = 1,62 ± 0,15 г СО₂/(добу•м² посіву) (табл. 2). За базової альтернативної системи удобрення (солома гороху; вар. 2) виявлено зменшення $\Phi_{n(BЛ)}$ на 9,5 % та збільшення $\Phi_{g(BЛ)}$ на 1,2 % з низькою достовірністю $p < 0,510$ щодо вар. 1. Застосування екологічно безпечних систем удобрення (ЕБСУ) у вар. 3, 4 зумовило слабку тенденцію до зниження $\Phi_{n(BЛ)}$ протягом облікового періоду на 7,9–13,2 % щодо вар. 2 ($p < 0,510$). Разом з тим ЕБСУ у вар. 5, 6 спричинили статистично достовірне зменшення $\Phi_{n(BЛ)}$ на 57,9–65,8 % порівняно з вар. 2 ($p = 0,905–0,915$). На противагу за умов ЕБСУ у вар. 7 помітними є зміни у напрямі збільшення $\Phi_{n(BЛ)}$ на 26,3 % щодо вар. 2 ($p = 0,778$; табл. 2). Застосування ЕБСУ у вар. 3–5 знову ж таки зумовило тенденцію до збільшення $\Phi_{g(BЛ)}$ порівняно з вар. 2 (найбільш чітко – у вар. 4; 5,5–12,2 %; $p < 0,510$, $p = 0,826$). Разом з тим у вар. 7 зазначений показник зазнав зростання на 26,2 % щодо вар. 2 ($P < 0,01$). За ЕБСУ у вар. 6 відзначено статистично недостовірне зниження $\Phi_{g(BЛ)}$ на 3,7 % порівняно з вар. 2 ($p < 0,510$; табл. 2).

2. Середня інтенсивність нетто, гросс фотосинтезу, дихання та співвідношення нетто/гросс фотосинтез у верхніх листках пшениці озимої ($\Phi_{n(BЛ)}$, $\Phi_{g(BЛ)}$, $R_{(BЛ)}$, $\Phi_{n(BЛ)}/\Phi_{g(BЛ)}$) впродовж фаз онтогенезу трубкування – колосіння залежно від ЕБСУ ($M \pm m$, $n = 6$)

№ вар.	$\Phi_{n(BЛ)}$	$\Phi_{g(BЛ)}$	$R_{(BЛ)}$	$\Phi_{n(BЛ)}/\Phi_{g(BЛ)}$
	г СО ₂ /(добу•м ² посіву)			
1	0,42 ± 0,06	1,62 ± 0,15	1,20 ± 0,08	0,25 ± 0,02
2	0,38 ± 0,10	1,64 ± 0,20	1,26 ± 0,10 ^{1#}	0,21 ± 0,04 ^{1#}
3	0,35 ± 0,15	1,73 ± 0,27	1,38 ± 0,12 ^{1*,2*}	0,16 ± 0,06 ^{1#,2#}
4	0,33 ± 0,04 ^{1*}	1,84 ± 0,13 ^{1,2#}	1,51 ± 0,09 ^{1,2}	0,18 ± 0,01 ^{1,2#}
5	0,16 ± 0,03 ^{1,2*}	1,74 ± 0,12 ^{1#}	1,58 ± 0,09 ^{1,2}	0,09 ± 0,01 ^{1,2}
6	0,13 ± 0,18 ^{1*,2*}	1,58 ± 0,32	1,45 ± 0,14 ^{1,2*}	0,08 ± 0,12 ^{1#,2#}
7	0,48 ± 0,05 ^{1*,2#}	2,07 ± 0,15 ^{1,2}	1,58 ± 0,10 ^{1,2}	0,23 ± 0,01 ^{1#}

Примітка. ^{1, 2, 1*, 2*, 1#, 2#} – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – відповідно $P < 0,001–0,05$, $p = 0,901–0,977$, $p = 0,510–0,880$. У інших випадках $p < 0,510$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Відомо, що Φ_n , й особливо Φ_n/Φ_g , свідчать про ефективність функціонування фотосинтетичного апарату у листках та частку

асимільованого CO_2 , що у них залишається. Φ_n/Φ_g характеризує ефективність використання фіксованого CO_2 на побудову асиміляційної системи, і таким чином, тісно пов'язане зі співвідношенням донорних і акцепторних функцій листків (функціональний дуалізм листків) [10, 11, 19, 25, 33, 38]. У зв'язку з цим проведено розрахунок середніх величин $\Phi_n(\text{ВЛ})/\Phi_g(\text{ВЛ})$ у верхніх листках пшениці озимої у дослідних варіантах (трубкування – колосіння). У вар. 1 $\Phi_n(\text{ВЛ})/\Phi_g(\text{ВЛ}) = 0,25 \pm 0,02$ (табл. 2). У вар. 2 має місце зменшення зазначеного показника на 16,0 % порівняно з вар. 1 ($p = 0,746$). ЕБСУ у вар. 3, 4, 6 зумовили тенденцію до зниження $\Phi_n(\text{ВЛ})/\Phi_g(\text{ВЛ})$ на 14,3–61,9 % ($p = 0,510\text{--}0,758$), тоді як у вар. 5 – зменшення величини вивченого співвідношення на 57,1 % ($P < 0,05$) щодо вар. 2. У вар. 7 помітні слабкі зміни у напрямі збільшення $\Phi_n(\text{ВЛ})/\Phi_g(\text{ВЛ})$ на 9,5 % щодо вар. 2 ($p < 0,510$; табл. 2).

Закономірності змін $\Phi_n(\text{ВЛ})$, $\Phi_n(\text{ВЛ})/\Phi_g(\text{ВЛ})$ подібні серед дослідних варіантів і протилежні до одночасних змін $\Phi_g(\text{ВЛ})$. Це певною мірою відображає загальні риси функціонального стану фотосинтетичного апарату у верхніх листках пшениці озимої упродовж раннього репродуктивного періоду. Зокрема, за всіх застосованих технологій малі величини $\Phi_n(\text{ВЛ})$ та низька ефективність функціонування фотосинтетичного апарату ($\Phi_n(\text{ВЛ})/\Phi_g(\text{ВЛ})$) у зазначених органах рослин (трубкування – колосіння); одночасно $\Phi_g(\text{ВЛ})$ є достатньо високими. Це дозволяє припустити, що у метаболізмі вуглецевих сполук у верхніх листках у цей період вагому роль відіграє дихання.

Показано, що у вар. 1 середня величина дихання у верхніх листках пшениці озимої $R_{(\text{ВЛ})} = 1,20 \pm 0,08$ г $\text{CO}_2/(\text{добу} \cdot \text{м}^2 \text{ посіву})$, тобто 74,1 % від $\Phi_{g(\text{ВЛ})}$ (табл. 2). У вар. 2 відзначено тенденцію до збільшення $R_{(\text{ВЛ})}$ на 5,0 % щодо вар. 1 ($p = 0,778$); у вар. 3–7 – достовірне зростання зазначеного показника на 9,5–25,4 % порівняно з вар. 2 ($p = 0,923\text{--}0,950$; $P < 0,001$). У вар. 2–7 $R_{(\text{ВЛ})}$ становило 76,3–91,8% від $\Phi_{g(\text{ВЛ})}$.

Отже, наведені вище результати засвідчили тенденцію до зменшення Φ_n , Φ_n/Φ_g у вар. 2 щодо вар. 1 та у вар. 3–7 порівняно з вар. 2 (трубкування – колосіння). Одночасно з цим виявлено зміни $\Phi_{g(\text{ВЛ})}$ у напрямі зростання та достовірне збільшення $R_{(\text{ВЛ})}$.

Проведено визначення середніх величин функціональних ознак $LMA_{\text{ВЛ}}$, $SLA_{\text{ВЛ}}$ (співвідношення суха речовина/площа, питома площа), тривалості функціонування верхніх листків пшениці озимої за площею $LAD_{\text{ВЛ}}$ протягом трубкування – колосіння. Встановлено, що у вар. 1 $LMA_{\text{ВЛ}} = 0,91 \pm 0,03$ г/дм², $SLA_{\text{ВЛ}} = 1,10 \pm 0,03$ дм²/г, $LAD_{\text{ВЛ}} = 4,81 \pm 0,27$ діб (табл. 3). У вар. 2 $LMA_{\text{ВЛ}}$ зазнала зменшення на 20,9 %, тоді як $SLA_{\text{ВЛ}}$, $LAD_{\text{ВЛ}}$ збільшилися на 26,4–34,3 %. ЕБСУ у вар. 3–7 зумовили

зменшення $LMA_{ВЛІ}$ на 1,4–31,9 % і побіжне збільшення $SLA_{ВЛІ}$, $LAD_{ВЛІ}$ на 2,2–99,1 % щодо вар. 2.

3. Вплив ЕБСУ на середні величини питомої поверхневої щільності, питомої площі й тривалості життя верхніх листків пшениці озимої (відповідно $LMA_{ВЛІ}$, $SLA_{ВЛІ}$, $LAD_{ВЛІ}$, трубкування – колосіння; $M \pm m$)

№ вар.	$LMA_{ВЛІ}$, г/дм ²	$SLA_{ВЛІ}$, дм ² /г	$LAD_{ВЛІ}$, діб
	n = 6		n = 12
1	0,91 ± 0,03	1,10 ± 0,03	4,81 ± 0,27
2	0,72 ± 0,02 ¹	1,39 ± 0,04 ¹	6,46 ± 0,35 ¹
3	0,71 ± 0,03 ^{1,2#}	1,42 ± 0,05 ^{1,2#}	7,39 ± 0,40 ^{1,2}
4	0,58 ± 0,02 ^{1,2}	1,75 ± 0,07 ^{1,2}	10,10 ± 0,62 ^{1,2}
5	0,49 ± 0,02 ^{1,2}	2,04 ± 0,07 ^{1,2}	12,86 ± 0,70 ^{1,2}
6	0,51 ± 0,01 ^{1,2}	1,97 ± 0,02 ^{1,2}	11,30 ± 0,38 ^{1,2}
7	0,53 ± 0,01 ^{1,2}	1,90 ± 0,04 ^{1,2}	11,05 ± 0,52 ^{1,2}

Примітка ^{1,2} – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – $P < 0,001$; ^{2#} – достовірність різниці щодо вар. 2 – $p = 0,683–0,702$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Закономірності змін функціональних ознак $LMA_{ВЛІ}$, $SLA_{ВЛІ}$, $LAD_{ВЛІ}$ у цілому узгоджуються з наведеними вище змінами Φ_n , $\Phi_{g(ВЛІ)}$, Φ_n/Φ_g , $R_{(ВЛІ)}$ у верхніх листках пшениці озимої упродовж трубкування – колосіння. Справді, зміни Φ_n , Φ_n/Φ_g у напрямі зниження супроводжуються зменшенням $LMA_{ВЛІ}$ у вар. 2 щодо вар. 1, у вар. 3–7 щодо вар. 2, що означає зменшення ефективності використання ресурсів на побудову асиміляційної системи зазначених органів [10, 11, 14, 17, 20, 24, 26, 27]. Одночасне зростання $R_{(ВЛІ)}$ у верхніх листках рослин зумовлене, зокрема, збільшенням витрат на підтримання та ріст листків, супроводжується підвищенням $SLA_{ВЛІ}$, що означає збільшення “обороту” ресурсів, інтенсифікацію метаболізму. Побіжно з цим відбувається потоншення мезофілу листків та, ймовірно, оптимізація інтенсивності фотохімічних процесів у них [10, 11, 13, 14, 17, 22, 26, 29, 31, 37]. Це супроводжується зростанням тривалості функціонування асиміляційної поверхні $LAD_{ВЛІ}$, яка обернено пропорційна NAR , $LMA_{ВЛІ}$ і прямо пропорційна $SLA_{ВЛІ}$ [21].

На наступному етапі досліджень вивчали показники експорту фотосинтату з верхніх листків пшениці озимої протягом фаз онтогенезу колосіння – молочна стиглість. З'ясовано, що у вар. 1, 2 ефективність використання асимілятів, ремобілізованих з верхніх листків пшениці озимої упродовж зазначеного періоду на формування зернової продуктивності, становить $K_{pz} = 6,91 \pm 3,85 - 6,95 \pm 7,07$ мг

сухої речовини листків/г сухої речовини колоса (табл. 4). У вар. 3–7 K_{pz} зазнав зменшення на 36,1–178,4 % ($P < 0,510$, $p = 0,627–0,940$) щодо вар. 2. Інші закономірності мають місце для донорної активності листків. Справді, у вар. 1 $AD_{BЛ} \times 100 = 0,33 \pm 0,17$ ($100 \times \text{доба}^{-1}$); у вар. 2 зазначений показник зменшився на 63,6 % ($p=0,668$; табл. 4). За ЕБСУ у вар. 3, 7 не виявлено змін $AD_{BЛ} \times 100$, тоді як у вар. 5 – зменшення цього показника на 425,0 % щодо вар. 2. У вар. 4, 6 $AD_{BЛ} \times 100$ збільшилася на 75,0–283,3 % порівняно з вар. 2 ($p = 0,565$; $P < 0,05$). Від’ємні K_{pz} , $AD_{BЛ} \times 100$ можуть бути зумовлені переважанням інтенсивності синтезу асимілятів над їх відтоком до акцепторів (вар. 3, 5); у таких випадках доцільно вважати: $K_{pz} = 0$, $AD_{BЛ} = 0$.

4. Показники експорту асимілятів з верхніх листків пшениці озимої за дії ЕБСУ (колосіння – молочна стиглість; $M \pm m$, $n = 6$)

№ вар.	K_{pz} , мг сухої речовини листків/г сухої речовини колоса	$AD_{BЛ} \times 100$, $100 \times \text{доба}^{-1}$	$LMA_{BЛ2}$, г/дм ²
1	$6,91 \pm 3,85$	$0,33 \pm 0,17$	$0,91 \pm 0,03$
2	$6,95 \pm 7,07$	$0,12 \pm 0,28^{1\#}$	$0,72 \pm 0,02^1$
3	$-1,49 \pm 2,35^{1,2\#}$	$0,11 \pm 0,16^1$	$0,71 \pm 0,03^{1,2\#}$
4	$4,44 \pm 3,31^{1\#}$	$0,46 \pm 0,23^{1\#,2}$	$0,58 \pm 0,02^{1,2}$
5	$-5,45 \pm 2,57^{1,2*}$	$-0,39 \pm 0,17^{1,2}$	$0,49 \pm 0,02^{1,2}$
6	$4,35 \pm 3,29^{1\#}$	$0,21 \pm 0,25^{2\#}$	$0,51 \pm 0,01^{1,2}$
7	$0,84 \pm 1,64^{1*,2\#}$	$0,11 \pm 0,11^{1*}$	$0,53 \pm 0,01^{1,2}$

Примітка. K_{pz} , $AD_{BЛ} \times 100$, $LMA_{BЛ2}$ – ефективність використання сухої речовини листків на формування зернової продуктивності, донорна активність, маса/площа листків. ¹, ², ^{1*}, ^{2*}, ^{1#}, ^{2#} – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – $P < 0,001–0,05$, $p = 0,05–0,940$, $p = 0,545–0,800$. У інших випадках $p < 0,510$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Ефективність використання ресурсів на побудову асиміляційної системи верхніх листків (суха речовина/площа; колосіння – молочна стиглість) у вар. 1 $LMA_{BЛ2} = 0,91 \pm 0,03$ г/дм²; у вар. 2 цей показник зменшився на 20,9 % ($p = 0,778$; табл. 4). ЕБСУ у вар. 3–7 зумовили зниження $LMA_{BЛ2}$ на 1,4–31,9 % щодо вар. 2 ($p = 0,911$, $P < 0,001–0,01$).

Середні величини питомої площі та тривалості функціонування асиміляційної поверхні верхніх листків пшениці озимої (колосіння – молочна стиглість) у вар. 1: $SLA_{BЛ2} = 1,24 \pm 0,01$ дм²/г, $LAD_{BЛ2} = 10,46 \pm 0,46$ діб (табл. 5). У вар. 2 ці показники збільшилися на 6,5–23,4 %, у вар. 3–7 – на 18,2–84,1 % щодо вар. 2.

5. Вплив ЕБСУ на середні величини питомої площі та тривалості життя верхніх листків пшениці озимої протягом колосіння – молочної стиглості ($SLA_{ВЛ2}$, $LAD_{ВЛ2}$; $M \pm m$)

№ вар.	$SLA_{ВЛ2}$, dm^2/g	$LAD_{ВЛ2}$, діб
	n = 6	n = 12
1	1,24 ± 0,01	10,46 ± 0,46
2	1,32 ± 0,06 ^{1#}	12,91 ± 0,85 ¹
3	1,56 ± 0,03 ^{1,2}	15,33 ± 0,76 ^{1,2}
4	1,89 ± 0,08 ^{1,2}	19,39 ± 1,06 ^{1,2}
5	1,87 ± 0,06 ^{1,2}	23,77 ± 1,28 ^{1,2}
6	1,80 ± 0,06 ^{1,2}	20,29 ± 1,05 ^{1,2}
7	1,74 ± 0,02 ^{1,2}	20,01 ± 0,82 ^{1,2}

Примітка. ¹, ² – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – $P < 0,001-0,01$; [#] – достовірність різниці щодо вар. 1 – $p = 0,844$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Отже, за ЕБСУ відбулося зниження ефективності використання асимілятів верхніх листків на їх побудову та формування зернової продуктивності пшениці ($LMA_{ВЛ2}$, $K_{рз}$; вар. 3–7 проти вар. 2; колосіння – молочно стиглість). Лише у вар. 5 це супроводжується зменшенням $AD_{ВЛ}$. Відсутність одночасних змін або збільшення $AD_{ВЛ}$ у вар. 3, 4, 6, 7 свідчить, вірогідно, про посилення відтоку асимілятів до інших акцепторів (стебло) за цих технологій. Збільшення $LAD_{ВЛ2}$, $SLA_{ВЛ2}$ зумовлене зростанням тривалості функціонування асиміляційної поверхні, обігу ресурсів, інтенсивності метаболізму, потоншенням мезофілу, ймовірно, оптимізацією фотохімічних процесів у верхніх листках пшениці озимої [10, 11, 13, 14, 17, 21, 22, 26, 29, 37].

6. Вміст сухої речовини в зерні колосу пшениці озимої (повна стиглість) залежно від ЕБСУ ($M \pm m$, n = 6)

№ вар.	Вміст сухої речовини, $M_{зп}$, g/m^2 посіву
1	195,84 ± 18,48
2	244,45 ± 21,99 ¹
3	269,20 ± 23,43 ^{1,2}
4	323,06 ± 26,55 ^{1,2}
5	440,20 ± 29,65 ^{1,2}
6	387,33 ± 26,58 ^{1,2}
7	392,22 ± 28,03 ^{1,2}

Примітка ¹, ² – достовірність різниці щодо вар. 1, 2, відповідно $P < 0,001-0,05$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Разом зі збільшенням $SLA_{ВЛ1,2}$, $LAD_{ВЛ1,2}$ упродовж трубкування – молочної стиглості має місце зростання зернової продуктивності пшениці озимої. Справді, у вар. 1 вміст сухої речовини у зерні $M_{зП} = 195,84 \pm 18,48$ г/м² посіву. У вар. 2 відбулося зростання $M_{зП}$ на 24,8 %, у вар. 3–7 – на 10,1–80,1 % щодо вар. 2 (табл. 6).

Взаємозалежності між кінцевою продуктивністю пшениці озимої ($M_{зП}$) й вивченими агрофізіологічними, функціональними ознаками верхніх листків (трубкування – молочна стиглість) охарактеризовані кількісно за допомогою двовимірного кореляційного аналізу. Зіставлення $M_{зП}$ з ознаками листків проводили за такими парами варіантів: 1) вар. 1 (контроль) – вар. 2 (СГ; табл. 1); 2) вар. 2 (СГ) – вар. n (ЕБСУ).

Встановлено, що за зіставлення вар. 1–2, 2–3, 2–4, 2–7 має місце позитивна кореляція між $M_{зП}$ та $\Phi_{n(ВЛ)}$, $\Phi_{g(ВЛ)}$: r_{xy1} , $r_{xy2} = 0,64-0,96$; $p = 0,909-0,983$; $P < 0,010-0,050$ (табл. 7). У парах вар. 1–2, 2–3 відзначено прямо пропорційні співвідношення між $M_{зП}$ і $\Phi_{n(ВЛ)}/\Phi_{g(ВЛ)}$: $r_{xy4} = 0,67-0,84$; $p = 0,925$; $P < 0,050$. У інших випадках кореляція між переліченими показниками відсутня: $r = -0,34-0,61$; $p = 0,072-0,881$. За зіставлення вар. 1–2, 2–3 ... 2–7 виявлено позитивну кореляцію між $M_{зП}$ та $R_{(ВЛ)}$: $r_{xy3} = 0,85-0,98$; $P < 0,001-0,050$ (табл. 7).

7. Двовимірні кореляційні залежності між вмістом сухої речовини у зерні пшениці озимої $M_{зП}$ та $\Phi_{n(ВЛ)}$, $\Phi_{g(ВЛ)}$, $R_{(ВЛ)}$, $\Phi_{n(ВЛ)}/\Phi_{g(ВЛ)}$ у верхніх листках рослин (трубкування – колосіння) за дії ЕБСУ

Пари зіставлених варіантів	r_{xy1}	r_{xy2}	r_{xy3}	r_{xy4}
1–2	0,83; $P < 0,050$	0,90; $P < 0,050$	0,94; $P < 0,010$	0,67; $p = 0,925$
2–3	0,94; $P < 0,010$	0,96; $P < 0,010$	0,97; $P < 0,010$	0,84; $P < 0,050$
2–4	0,64; $p = 0,909$	0,91; $P < 0,050$	0,98; $P < 0,001$	0,46; $p = 0,706$
2–5	-0,20; $p = 0,326$	0,61; $p = 0,881$	0,91; $P < 0,050$	-0,34; $p = 0,535$
2–6	0,27; $p = 0,425$	0,59; $p = 0,856$	0,85; $P < 0,050$	0,04; $p = 0,072$
2–7	0,77; $p = 0,983$	0,89; $P < 0,050$	0,93; $P < 0,010$	0,59; $p = 0,853$

Примітка. r_{xy1} , r_{xy2} , r_{xy3} , r_{xy4} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними x – $M_{зП}$, $y1$ – $\Phi_{n(ВЛ)}$, $y2$ – $\Phi_{g(ВЛ)}$; $y3$ – $R_{(ВЛ)}$, $y4$ – $\Phi_{n(ВЛ)}/\Phi_{g(ВЛ)}$; p – достовірність коефіцієнта кореляції; $P < 0,001$ – $P < 0,050$ – достовірність коефіцієнта кореляції за рівня значимості 0,001–0,050. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Прямо пропорційні співвідношення між $M_{зП}$ і $LMA_{ВЛ1}$ визначено лише у разі зіставлення вар. 2–3: $r_{xz1} = 0,90$; $P < 0,050$ (табл. 8). У інших

випадках $r_{xz1} = -0,72 - -0,05$; $p = 0,008-0,963$. У вивчених парах варіантів має місце додатна кореляція між $M_{зп}$ та $SLA_{ВЛІ}$, $LAD_{ВЛІ}$: r_{xz2} , $r_{xz3} = 0,88-0,99$; $P < 0,001-0,050$.

8. Вплив ЕБСУ на двовимірні лінійні взаємозалежності між $M_{зп}$ та $LMA_{ВЛІ}$, $SLA_{ВЛІ}$, $LAD_{ВЛІ}$ (трубкування – колосіння)

Пари зіставлених варіантів	r_{xz1}	r_{xz2}	r_{xz3}
1–2	-0,01; $p=0,008$	0,88; $P<0,050$	0,97; $P<0,010$
2–3	0,90; $P<0,050$	0,95; $P<0,010$	0,96; $P<0,010$
2–4	-0,05; $p=0,080$	0,92; $P<0,050$	0,97; $P<0,010$
2–5	-0,72; $p=0,963$	0,98; $P<0,001$	0,99; $P<0,001$
2–6	-0,69; $p=0,943$	0,93; $P<0,010$	0,98; $P<0,001$
2–7	-0,64; $p=0,901$	0,95; $P<0,010$	0,98; $P<0,001$

Примітка. r_{xz1} , r_{xz2} , r_{xz3} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними $x - M_{зп}$, $z1 - LMA_{ВЛІ}$, $z2 - SLA_{ВЛІ}$, $z3 - LAD_{ВЛІ}$; p , P – див. табл. 7. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Підвищення $M_{зп}$ у вар. 2 щодо вар. 1, у вар. 3, 4 щодо вар. 2 статистично достовірно корелює зі змінами $K_{рз}$, $АД_{ВЛІ} \times 100$: r_{xu1} , $r_{xu2} = 0,69-0,93$; $p = 0,943-0,988$; $P < 0,050$ (табл. 9). У разі інших зіставлень таких взаємозв'язків не виявлено: r_{xu1} , $r_{xu2} = -0,05-0,62$; $p = 0,040-0,890$. У вивчених парах варіантів відсутня кореляція між $M_{зп}$ і $LMA_{ВЛІ}$: $r_{xu3} = -0,63-0,54$; $p = 0,281-0,796$.

9. Коефіцієнти двовимірної кореляції між $M_{зп}$ та показниками експорту асимілятів з верхніх листків рослин (колосіння – молочна стиглість) за дії ЕБСУ

Пари зіставлених варіантів	r_{xu1}	r_{xu2}	r_{xu3}
1–2	0,87; $P<0,050$	0,78; $p=0,988$	0,54; $p=0,796$
2–3	0,74; $p=0,972$	0,91; $P<0,050$	0,42; $p=0,637$
2–4	0,69; $p=0,943$	0,93; $P<0,050$	-0,18; $p=0,281$
2–5	-0,05; $p=0,072$	0,02; $p=0,040$	-0,63; $p=0,895$
2–6	0,48; $p=0,733$	0,62; $p=0,890$	-0,47; $p=0,711$
2–7	0,26; $p=0,404$	0,55; $p=0,810$	-0,53; $p=0,792$

Примітка. r_{xu1} , r_{xu2} , r_{xu3} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними $x - M_{зп}$, $u1 - K_{рз}$, $u2 - АД_{ВЛІ} \times 100$, $u3 - LMA_{ВЛІ}$; p , P – див. табл. 7. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

У разі зіставлення вар. 1–2, 2–3 ... 2–7 має місце позитивна кореляція між $M_{3П}$ та $SLA_{ВЛ2}$, $LAD_{ВЛ2}$: r_{xv1} , $r_{xv2} = 0,82–0,99$; $P < 0,001–0,050$ (табл. 10).

10. Коефіцієнти двовимірної кореляції між $M_{3П}$ та $SLA_{ВЛ2}$, $LAD_{ВЛ2}$ (колосіння – молочна стиглість) за умов ЕБСУ

Пари зіставлених варіантів	r_{xv1}	r_{xv2}
1–2	0,90; $P < 0,050$	0,97; $P < 0,010$
2–3	0,82; $P < 0,050$	0,96; $P < 0,010$
2–4	0,91; $P < 0,050$	0,97; $P < 0,010$
2–5	0,99; $P < 0,001$	0,99; $P < 0,001$
2–6	0,98; $P < 0,001$	0,99; $P < 0,001$
2–7	0,95; $P < 0,010$	0,98; $P < 0,001$

Примітка. r_{xv1} , r_{xv2} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними $x - M_{3П}$, $v1 - SLA_{ВЛ2}$, $v2 - LAD_{ВЛ2}$; r , P – див. табл. 7. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Таким чином, приріст зернової продуктивності колосу пшениці озимої у вар. 2 щодо вар. 1, у вар. 3, 4, 7 щодо вар. 2 значною мірою залежить від $\Phi_{n(ВЛ)}$, $\Phi_{g(ВЛ)}$ (трубкування – колосіння). Зростання $M_{3П}$ у дослідних варіантах, беззаперечно, зумовлене $R_{(ВЛ)}$ і переважно не залежить від $\Phi_{n(ВЛ)}/\Phi_{g(ВЛ)}$ упродовж зазначеного періоду.

Збільшення вмісту абсолютно сухої речовини у зерні у вар. 2 щодо вар. 1, у вар. 3, 4 щодо вар. 2 тісно пов'язане зі змінами K_{p3} , $AD_{ВЛ} \times 100$ (колосіння – молочна стиглість); у інших варіантах таких взаємозалежностей не виявлено. Приріст $M_{3П}$ обернено пропорційний до $LMA_{ВЛ1}$ (трубкування – колосіння) і не залежить від $LMA_{ВЛ2}$ (колосіння – молочна стиглість).

Збільшення зернової продуктивності колосу пшениці озимої у дослідних варіантах, беззаперечно, зумовлене зростанням $SLA_{ВЛ1}$, $LAD_{ВЛ1}$ (трубкування – колосіння), $SLA_{ВЛ2}$, $LAD_{ВЛ2}$ (колосіння – молочна стиглість). Останні серед перелічених закономірностей свідчать, ймовірно, про потоншення мезофілу, пришвидшення обміну, оптимізацію фотохімічних процесів у верхніх листках рослин та сповільнення їх фізіологічного старіння упродовж трубкування – молочної стиглості. Очевидно, що довший період функціональної активності верхніх листків (більші $LAD_{ВЛ1,2}$) зумовлює більш тривале накопичення й експорт асимілятів з них [13, 14, 16, 17, 21–23, 26, 29, 32, 33, 37, 38]. При цьому пізні етапи ремобілізації асимілятів й реутилізація відбуваються вже після молочної стиглості зерна. Доцільно припустити, що саме перелічені чинники зумовлюють краще

наповнення зерна й більший вміст у ньому сухої речовини (вар. 2 порівняно з вар. 1; вар. 3–7 проти вар. 2).

Висновки. Результати досліджень засвідчили, що базова альтернативна система удобрення (БАСУ, вар. 2) зумовила приріст зернової продуктивності колосу пшениці озимої щодо контролю (вар. 1). За умов ЕБСУ (вар. 3–7) відбулося зростання зернової продуктивності колосу щодо БАСУ.

Отримані результати дозволили виділити окремі ознаки, які характеризують особливості та специфіку продукційного процесу у пшениці озимої за розглянутих ЕБСУ. Приріст зернової продуктивності колосу пшениці озимої за вивчених систем удобрення супроводжується збільшенням середніх величин питомої площі, тривалості функціонування асиміляційної поверхні верхніх листків рослин ($SLA_{ВЛ1,2}$, $LAD_{ВЛ1,2}$; трубкування – колосіння – молочна стиглість), сумарного дихання й у більшості варіантів істотно залежить від нетто й грасс фотосинтезу у зазначених органах ($R_{(ВЛ)}$, $\Phi_{n(ВЛ)}$, $\Phi_{g(ВЛ)}$; трубкування – колосіння). Взаємозалежності між кінцевою продуктивністю пшениці озимої та показниками ефективності використання фотосинтату на утворення акцептора, власної асиміляційної системи, швидкістю його ремобілізації з верхніх листків (колосіння – молочна стиглість) є менш однозначними.

Результати є важливими для розкриття ролі верхніх листків у формуванні продуктивності колосу пшениці озимої за ЕБСУ, а включення ГД або МД, або ХД рекомендовано до практичного використання.

Список використаної літератури

1. Журавлева В. В. Математическая модель дыхания СЗ-растений во время фотосинтеза / В. В. Журавлева // Известия АГУ. – 2007. – № 1 (53). – С. 45–49.
2. Крупа Н. М. Депонувальна функція стебла як складова продукційного процесу озимої пшениці / Н. М. Крупа, Д. А. Кірізій // Физиология и биохимия культ. растений. – 2011. – Т. 43, № 4. – С. 324–331.
3. Крупа Н. М. Фотосинтез, донорно-акцепторні відносини і продуктивність рослин пшениці / Н. М. Крупа // Вісник ХНАУ. Сер. Біологія. – 2013. – № 2 (29). – С. 20–31.
4. Лакин Г. Ф. Биометрия / Лакин Г. Ф. – М. : Высшая шк., 1990. – 352 с.

5. Майсурян Н. А. Практикум по растениеводству / Майсурян Н. А. – М. : Колос, 1970. – 446 с.
6. Моргун В. В. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы / В. В. Моргун, Г. А. Прядкина // Физиология растений и генетика. – 2014. – Т. 46, № 4. – С. 279–301.
7. Прядкіна Г. О. Потужність фотосинтетичного апарату, зернова продуктивність та якість зерна інтенсивних сортів м'якої озимої пшениці за різного рівня мінерального живлення / Г. О. Прядкіна, В. В. Швартау, Л. М. Михальська // Физиология и биохимия культурных растений. – 2011. – Т. 43, № 2. – С. 158–163.
8. Сирота Ф. Н. Основи аналітичної хімії та сільськогосподарський аналіз / Сирота Ф. Н. – К. : Вища шк., 1970. – 222 с.
9. Стасик О. О. Фотосинтез и проблемы повышения продуктивности растений / О. О. Стасик, Д. А. Киризий, Г. А. Прядкина // Физиология растений и генетика. – 2013. – Т. 45, № 6. – С. 501–516.
10. Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая / Х. Г. Тооминг. – Л. : Гидрометеиздат, 1977. – 200 с.
11. Торнли Дж. Г. М. Математические модели в физиологии растений / Дж. Г. М. Торнли ; пер. с англ. Д. М. Гродзинского. – К. : Наук. думка, 1982. – 312 с.
12. Ainsworth E. A. Carbohydrate export from the leaf: a highly regulated process and target to enhance photosynthesis and productivity / E. A. Ainsworth, R. B. Daniel // Plant Physiol. – 2011. – V. 155, N 1. – P. 64–69.
13. Badger M. R. Role of plant leaf development in optimising photosynthetic efficiency, capacity, growth and yield / M. R. Badger // Applying photosynthesis research to improvement of food crops : proceedings of a workshop held at the Australian National University, Canberra, Australian Capital Territory, Australia, 2–4 September 2009. – Canberra, 2013. – P. 20–26.
14. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis / H. Poorter [et al.] // New Phytol. – 2009. – V. 183, N 4. – P. 565–588.
15. Furbank R. T. Photosynthesis research and its application to yield potential / R. T. Furbank // Applying photosynthesis research to improvement of food crops : proceedings of a workshop held at the

Australian National University, Canberra, Australian Capital Territory, Australia, 2–4 September 2009. – Canberra, 2013. – P. 14–19.

16. Gan S. S. Leaf senescence as an important target for improving crop production / S. S. Gan // *Adv. Crop Sci. Tech.* – 2014. – V. 2, N 3. – P. 116–118.

17. Grassein F. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species / F. Grassein, I. Till-Bottraud, S. Lavorel // *Ann. Bot.* – 2010. – V. 106, N 4. – P. 637–645.

18. Hormonal and metabolic regulation of tomato fruit sink activity and yield under salinity / A. Albacete [et al.] // *J. Exp. Bot.* – 2014. – V. 65, N 20. – P. 6081–6095.

19. How can we make plants grow faster? A source–sink perspective on growth rate / A. C. White [et al.] // *J. Exp. Bot.* – 2016. – V. 67, N 1. – P. 31–45.

20. How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis / L. Sack [et al.] // *J. Exp. Bot.* – 2013. – V. 64, N 13. – P. 4053–4080.

21. Hunt R. Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners / Hunt R. – London : Unwin Hyman, 1990. – 112 p.

22. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? / Hodgson J. G. [et al.] // *Ann. Bot.* – 2011. – V. 108, N 7. – P. 1337–1345.

23. Lawlor D. W. Source/sink interactions underpin crop yield: the case for trehalose 6-phosphate/SnRK1 in improvement of wheat / D. W. Lawlor, M. J. Paul // *Front. Plant Sci.* – 2014. – V. 5. – P. 418–431.

24. Leaf mass per area is independent of vein length per area: avoiding pitfalls when modelling phenotypic integration (reply to Blonder et al. 2014) / L. Sack [et al.] // *J. Exp. Bot.* – 2014. – V. 65, N 18. – P. 5115–5123.

25. Li T. Quantifying the source-sink balance and carbohydrate content in three tomato cultivars / T. Li, E. Heuvelink, L. F. Marcelis // *Front. Plant Sci.* – 2015. – V. 6. – P. 416–425.

26. Mason C. M. Evolution of the leaf economics spectrum in herbs: evidence from environmental divergences in leaf physiology across *Helianthus* (*Asteraceae*) / C. M. Mason, L. A. Donovan // *Evolution.* – 2015. – V. 69, N 10. – P. 2705–2720.

27. Mason C. M. Ontogeny strongly and differentially alters leaf economic and other key traits in three diverse *Helianthus* species

/ C. M. Mason, S. E. McGaughey, L. A. Donovan // J. Exp. Bot. – 2013. – V. 64, N 13. – P. 4089–4099.

28. Net assimilation rate determines the growth rates of 14 species of subtropical forest trees / X. Li [et al.] // PLoS One. – 2016. – V. 11, N 3. – P. 150644–156656.

29. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide / N. Pérez-Harguindeguy [et al.] // Austral. J. Bot. – 2013. – V. 61, N 3. – P. 167–234.

30. Niinemets Ü. A worldwide analysis of within-canopy variations in leaf structural, chemical and physiological traits across plant functional types / Ü. Niinemets, T. F. Keenan, L. Hallik // New Phytol. – 2015. – V. 205, N 3. – P. 973–993.

31. Population-level differentiation in growth rates and leaf traits in seedlings of the neotropical live oak *Quercus oleoides* grown under natural and manipulated precipitation regimes / J. A. Ramírez-Valiente [et al.] // Front. Plant Sci. – 2017. – V. 8. – P. 585–598.

32. Staying alive or going to die during terminal senescence – an enigma surrounding yield stability / K. S. Jagadish [et al.] // Front. Plant Sci. – 2015. – V. 6. – P. 1070–1083.

33. Thomas H. Senescence, ageing and death of the whole plant / H. Thomas // New Phytol. – 2013. – V. 197, N 3. – P. 696–711.

34. Trait-abundance relation in response to nutrient addition in a Tibetan alpine meadow: The importance of species trade-off in resource conservation and acquisition / H. Liu [et al.] // Ecol. Evol. – 2017. – V. 7, N 24. – P. 10575–10581.

35. Wheat grain filling is limited by grain filling capacity rather than the duration of flag leaf photosynthesis: a case study using NAM RNAi plants / P. Borrill [et al.] // PLoS One. – 2015. – V. 10, N 8. – P. 134947–134960.

36. Wohlfahrt G. The many meanings of gross photosynthesis and their implication for photosynthesis research from leaf to globe / G. Wohlfahrt, L. Gu // Plant, Cell Environ. – 2015. – V. 38, N 12. – P. 2500–2507.

37. Yin X. Modelling the crop: from system dynamics to systems biology / X. Yin, P. C. Struik // J. Exp. Bot. – 2010. – V. 61, N 8. – P. 2171–2183.

38. Yu S. M. Source-sink communication: regulated by hormone, nutrient, and stress cross-signaling / S. M. Yu, S. F. Lo, T. H. Ho // Trends Plant Sci. – 2015. – V. 20, N 12. – P. 844–857.

Отримано 23.03.2018