

DOI: [https://www.doi.org/10.32636/01308521.2019-\(65\)-5](https://www.doi.org/10.32636/01308521.2019-(65)-5)

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

КІНЦЕВА ПРОДУКТИВНІСТЬ КОЛОСУ ЗАЛЕЖНО ВІД ОЗНАК РОСТУ, НАБУТТЯ ТА ЗБЕРІГАННЯ РЕСУРСІВ У ВЕРХНІХ ЛИСТКАХ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ЗА ЕКОЛОГІЧНО БЕЗПЕЧНИХ СИСТЕМ УДОБРЕННЯ

Встановлено наявність кореляційних співвідношень між кінцевою продуктивністю колосу (абсолютно суха речовина зерна/колос, M_3) та ознаками росту, набуття й зберігання ресурсів у верхніх листках пшениці озимої (абсолютна, відносна швидкість росту, швидкість нетто асиміляції, питома площа, питома маса, тривалість площі, або фотосинтетичний потенціал, і тривалість біомаси) впродовж трубкування – колосіння – молочної стиглості за екологічно безпечних систем удобрення (ЕБСУ). Зроблено висновки про взаємопов'язаність ресурс-аквізичійних й ресурс-консервативних стратегій розвитку зазначених органів у ході онтогенезу рослин в середовищі ЕБСУ. Запропоновано гіпотези щодо взаємозалежностей між M_3 і ознаками, що характеризують розглянуті ресурс-залежні стратегії верхніх листків.

Ключові слова: пшениця озима, верхні листки, абсолютна і відносна швидкість росту листків, швидкість нетто асиміляції листків, питома площа, питома маса листків, тривалість площі і біомаси листків, продуктивність колосу, екологічно безпечні системи удобрення.

Вступ. Відповідно до сучасних уявлень листки верхніх ярусів (1-й – прапорцевий, 2-й – передпрапорцевий, 3-й зверху) є важливими функціональними фотосинтетичними одиницями і постачальниками асимілятів до генеративних органів (колос) зернових культур, і зокрема пшениці, у ході раннього та наступних етапів репродуктивного розвитку (колосіння – виповнення зерна) зазначених

© Дубицький О. Л., Качмар О. Й., Дубицька А. О.,
Вавринович О. В., Щерба М. М., 2019

рослин [1, 6, 7, 10, 12, 16]. При цьому стан і розвиток морфо-фізіологічних ознак, фізіолого-біохімічні процеси, зокрема фотосинтез, у верхніх листках, особливо прапорцевому, є більш потужними, інтенсивними порівняно з листками нижніх ярусів. Кінцева продуктивність зернових культур у багатьох випадках істотно залежить від перелічених ознак верхніх, зокрема прапорцевих листків [1, 2, 4, 6, 16, 21].

Серед морфо-фізіологічних ознак, які характеризують функціональний стан, здатність рослин до накопичення та зберігання ресурсів, важливими є ознаки економічного спектра листків (LES – leaf economic spectrum) [17, 22, 26, 27, 30, 31]. Низка LES тісно пов'язані з відносною швидкістю росту (relative growth rate – *RGR*) цілісної надземної частини рослини. При цьому *RGR* характеризує швидкість та ефективність інвестування ресурсів у зазначену частину рослини [19, 25, 28, 29, 31, 32]:

$$RGR = NAR \times LAR = NAR \times SLA \times LMF = NAR \times (1/LMA) \times LMF$$

Тут *NAR* (*ULR*) – net assimilation rate – швидкість нетто асиміляції, г/(дм²•доба); *LAR* – leaf area ratio = площа всіх листків/маса надземної частини рослини, дм²/г; *LMF* (*LMR*) – leaf mass fraction (rate) – біомаса всіх листків/біомаса надземної частини рослини; *SLA* – specific leaf area = площа/біомаса листків (питома площа, дм²/г); *LMA* (*SLW*) – leaf mass per area ratio (specific leaf weight) = біомаса/площа листків (питома маса, г/дм²); основою величин *RGR*, *NAR* є абсолютна швидкість росту рослини – *AGR*: $AGR = dW_p/dt$; $RGR = AGR/W_p$; $NAR = AGR/A_L$ (W_p , A_L – відповідно маса рослини, площа листків) [13, 18, 19, 29, 30, 32]; *RGR* і *NAR* детермінують швидкість та ефективність інвестування біомаси рослини відповідно у товщину і площу листків [34].

Відомо, що кінцева продуктивність сільськогосподарських рослин істотно залежить від *NAR*, *RGR* [18, 19, 21]:

$$CGR = NAR \times LAI; \quad Yield \cong NAR \times LAD \cong RGR \times BMD.$$

CGR, *RGR*, *NAR*, *LAI* – абсолютна, відносна швидкість росту культури, швидкість нетто асиміляції на одиницю площі посіву (г/м², доба⁻¹, г/(м²•доба)), листовий індекс (leaf area index, м²/м²); *LAD*, *BMD* – leaf area duration, biomass duration – інтегральні величини тривалості площі листків, тобто фотосинтетичний потенціал, тривалості їхньої біомаси ((м²•доба)/м², (г•доба)/м²); *Yield* – урожайність, кінцева продуктивність (г/м²). Знак апроксимації використано тому, що середні *NAR*, *RGR*, *LAD*, *BMD* є наближеною оцінкою їхніх дійсних величин.

З наведених вище рівнянь випливає, що морфо-фізіологічні, морфо-функціональні ознаки AGR , RGR , NAR , SLA , LMA , LAD , BMD є важливими детермінантами продуктивності сільськогосподарських рослин. Справді, у багатьох джерелах наукової літератури засвідчено, що функціональні ознаки рослин, зокрема LES , тісно пов'язані з продуктивністю індивідуальних та рослин в екосистемі [14, 19, 20, 22, 25–27, 30, 31].

На рівні верхніх листків пшениці озимої AGR_{BL} , RGR_{BL} , NAR_{BL} , SLA_{BL} , LMA_{BL} , LAD_{BL} , BMD_{BL} доцільно розглядати як компоненти продуктивності рослин, що дозволяють оцінити швидкість росту, швидкість та ефективність набуття/запасання ресурсу (суха речовина) цими листками з розрахунку на масу, площу саме зазначених органів:

$$AGR_{BL} = dW_{BL}/dt ; RGR_{BL} = NAR_{BL} \times SLA_{BL} = NAR_{BL} / LMA_{BL} ;$$

$$LAD_{BL} = \int_{t_1}^{t_2} LAI_{BL}(t) dt = \int_{t_1}^{t_2} [A_{BL}(t)/N(t)] dt ; BMD_{BL} = \int_{t_1}^{t_2} [W_{BL}(t)/N(t)] dt .$$

(N – кількість пагонів, m^{-2}). Очевидно, що сила та спрямованість взаємозв'язків між ознаками верхніх листків і кінцевою продуктивністю залежать від агротехнічних факторів, що впливають на рослини впродовж онтогенезу. У зв'язку з цим у наведеній статті вивчено формування перелічених середніх та інтегральних морфо-функціональних показників верхніх листків пшениці озимої (прапорцевий, передпрапорцевий) протягом раннього репродуктивного (фази онтогенезу трубкування – колосіння) й репродуктивного (колосіння – молочна стиглість) періодів розвитку рослин за екологічно безпечних систем удобрення (ЕБСУ) на основі соломи. Проведено кореляційний аналіз взаємозалежностей між зазначеними ознаками та продуктивністю колосу пшениці озимої.

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 дослід з вивчення наукових основ управління продуктивністю короткоротаційних сівозмін (Інститут сільського господарства Карпатського регіону НААН). Зміст дослідних варіантів наведено у табл. 1.

Площа дослідної мікроділянки – 1 m^2 , повторність – шестиразова, розташування – системне. Солому вносили під осінню оранку (2,2 т/га), гумусовмісне добриво (ГД, еко-імпульс, 1,5 л/га) – у фазі весняного кущення, мікробіологічне добриво (МД, еко-ґрунт, 3,0 л/га) – у міжфазний період весняне кущення – 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 [8]. Відбір верхніх листків (передпрапорцевий, прапорцевий, $n = 12$) проводили у фазах трубкування, колосіння, цвітіння, молочної стиглості зерна загальноприйнятими методами [11] у 3 біологічних повторностях. Визначали кількість продуктивних пагонів рослин на 1 м² посіву, площу [9], вміст сухої речовини у верхніх листках та муці зерна шляхом висушування зразків за 105 °С (10–14 год).

1. Зміст варіантів польового стаціонарного досліджу

№ 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.

Середні величини абсолютної, відносної швидкості росту, швидкості нетто асиміляції у кожній парі верхніх листків ($n = 12$) пшениці озимої (відповідно $AGR_{BL\ 1,2}$, $RGR_{BL\ 1,2}$, $NAR_{BL\ 1,2}$; індекс 1 – трубкування – колосіння, індекс 2 – колосіння – молочна стиглість) розраховували згідно з [19]:

$$AGR_{BLj} = (W_{i+1} - W_i) / (t_{i+1} - t_i), \quad AGR_{BL\ 1,2} = \frac{\sum_{j=1}^{j=K_{1,2}-1} AGR_{BLj}}{(K-1)};$$

$$RGR_{BLj} = (\ln W_{i+1} - \ln W_i) / (t_{i+1} - t_i), \quad RGR_{BL\ 1,2} = \frac{\sum_{j=1}^{j=K_{1,2}-1} RGR_{BLj}}{(K-1)};$$

$$NAR_{BLj} = [(W_{i+1} - W_i) / (A_{i+1} - A_i)] \cdot [(\ln A_{i+1} - \ln A_i) / (t_{i+1} - t_i)],$$

$$NAR_{BL\ 1,2} = \frac{\sum_{j=1}^{j=K_{1,2}-1} NAR_{BLj}}{(K-1)}.$$

У наведених рівняннях: AGR_{BLj} , RGR_{BLj} , NAR_{BLj} – середні величини AGR_{BL} , RGR_{BL} , NAR_{BL} у верхніх листках пшениці озимої впродовж міжфазного періоду j , тобто між фазами $i+1 - i$; W_i , W_{i+1} , A_i , A_{i+1} , $(t_{i+1} - t_i)$ – середня суха речовина верхніх листків, мг/листок, середня площа зазначених листків, дм²/листок (W , A – усереднені за прапорцевими і передпрапорцевими листками), тривалість періоду між фазами i , $i+1$, доба. $AGR_{BL\ 1,2}$, $RGR_{BL\ 1,2}$, $NAR_{BL\ 1,2}$ – див. попередній

абзац; відповідні розмірності: мг/доба, доба⁻¹, мг/(дм²•доба). $K_1 - 1 = 1$, $K_2 - 1 = 2$ – кількість міжфазних періодів відповідно протягом трубкування – колосіння і колосіння – цвітіння – молочної стиглості.

Середні $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$ (трубкування – колосіння; колосіння – молочна стиглість) обчислювали так [13, 30]:

$$SLA_{ВЛ1,2} = \sum_{i=1}^{i=K_{1,2}} (A_{ВЛ}/W_{ВЛ})_i \Big/ K_{1,2}, \quad LMA_{ВЛ1,2} = \sum_{i=1}^{i=K_{1,2}} (W_{ВЛ}/A_{ВЛ})_i \Big/ K_{1,2},$$

де $SLA_{ВЛ1}$, $SLA_{ВЛ2}$, $LMA_{ВЛ1}$, $LMA_{ВЛ2}$ – середні $SLA_{ВЛ}$ (см²/мг) та $LMA_{ВЛ}$ (мг/см²) верхніх листків відповідно впродовж трубкування – колосіння й колосіння – молочної стиглості; $(A_{ВЛ}/W_{ВЛ})_i$, $(W_{ВЛ}/A_{ВЛ})_i$ – усереднені за ярусами передпрапорцевих і прапорцевих листків співвідношення площа/суха речовина та суха речовина/площа у фазі онтогенезу i ; $K_1 = 2$ у випадку $SLA_{ВЛ1}$, $LMA_{ВЛ1}$, $K_2 = 3$ для $SLA_{ВЛ2}$, $LMA_{ВЛ2}$ – кількість облікованих фаз онтогенезу.

Середні $LAD_{ВЛ1,2}$, $BMD_{ВЛ1,2}$ (відповідно (м² • доба)/м², (г • доба)/м² посіву; індекс 1 – трубкування – колосіння, 2 – колосіння – молочна стиглість) [19] у верхніх листках пшениці озимої визначали за допомогою чисельного інтегрування методом трапецій:

$$LAD_{ВЛ 1,2}; BMD_{ВЛ 1,2} = \sum_{i=1}^{i=K_{1,2}-1} 0,5(X_{ВЛi} + X_{ВЛi+1})(t_{i+1} - t_i).$$

$X_{ВЛi}$, $X_{ВЛi+1}$ = $LAI_{ВЛi}$, $LAI_{ВЛi+1}$ (у випадку $LAD_{ВЛ1,2}$) або $W^P_{ВЛi}$, $W^P_{ВЛi+1}$ (для $BMD_{ВЛ1,2}$) – середній індекс верхніх листків, м²/м² посіву або суха речовина верхніх листків, г/м² посіву у фазах онтогенезу i , $i+1$; $(t_{i+1} - t_i)$ – період між фазами i , $i+1$, доба; K_1 , K_2 – див. вище.

Величини $LAI_{ВЛi}$, $W^P_{ВЛi}$ у фазах онтогенезу $i = 1, 2, 3, 4$ (відповідно трубкування, колосіння, цвітіння, молочна стиглість):

$$LAI_{ВЛi}; W^P_{ВЛi} = Q \times N_P \times \left(\frac{\sum_{m=1}^{m=0,5n_i} (Y_{(II)im} + Y_{(III)im})}{n_i} \right)$$

$Y_{(II)i}$, $Y_{(III)i}$ = $A_{(II)i}$, $A_{(III)i}$ (для $LAI_{ВЛi}$) або $W_{(II)i}$, $W_{(III)i}$ (для $W^P_{ВЛi}$) – площа і суха речовина прапорцевого (II) і передпрапорцевого листків (III) (см², мг); $n_i = 12$ сумарна кількість облікованих листків у фазі i ; N_P – середня кількість продуктивних пагонів (м⁻²); $Q = 10^{-4}$, 10^{-3} – коефіцієнти перерахунку см² у м² та мг у г.

Статистичний аналіз результатів досліджень проводили згідно з [5] та за допомогою комп'ютерної програми Excel 11.0.6560.0. Коефіцієнт 2-вимірної кореляції з поправкою для $n < 30 - r^*$ [5].

Результати та обговорення. Встановлено, що на контролі (вар. 1) $AGR_{ВЛ1}$, $RGR_{ВЛ1} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ1}$ упродовж трубкування – колосіння становлять відповідно $3,16 \pm 0,18$ мг/доба, $0,49 \pm 0,00$ доба⁻¹•10, 28,80

$\pm 2,94$ мг/(дм² • доба) (табл. 2). За умов базової ЕБСУ (БЕБСУ) у вар. 2 має місце збільшення зазначених показників на 34,7–44,7 % ($P < 0,001 - 0,01$). За ЕБСУ у вар. 6, 7 відзначено збільшення $AGR_{ВЛІ}$ на 6,5–7,2 % ($P < 0,001$, $p = 0,886$) щодо вар. 2. Тим не менше ЕБСУ у вар. 3–5 зумовили достовірне зниження $AGR_{ВЛІ}$ на 42,1–91,7 % порівняно з вар. 2; також ЕБСУ у вар. 3–7 спричинили безперечне зниження $RGR_{ВЛІ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛІ}$ на 15,2–92,4 % ($P < 0,001-0,05$) щодо вар. 2.

2. Середні величини абсолютної, відносної швидкості росту та швидкості нетто асиміляції у верхніх листках пшениці озимої ($AGR_{ВЛІ}$, $RGR_{ВЛІ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛІ}$) впродовж фаз онтогенезу трубкування – колосіння залежно від ЕБСУ

№ вар.	$AGR_{ВЛІ}$, мг/доба	$RGR_{ВЛІ} \cdot 10$, доба ⁻¹ •10	$NAR_{ВЛІ}$, мг/(дм ² • доба)
1	3,16 ± 0,18	0,49 ± 0,00	28,80 ± 2,94
2	4,44 ± 0,31 ¹	0,66 ± 0,03 ¹	41,68 ± 4,92 ¹
3	2,57 ± 0,26 ^{1,2}	0,31 ± 0,03 ^{1,2}	18,78 ± 2,69 ^{1,2}
4	0,37 ± 0,20 ^{1,2}	0,05 ± 0,03 ^{1,2}	2,85 ± 1,43 ^{1,2}
5	0,67 ± 0,24 ^{1,2}	0,07 ± 0,03 ^{1,2}	4,47 ± 1,50 ^{1,2}
6	4,73 ± 0,31 ^{1,2}	0,56 ± 0,03 ^{1,2}	31,95 ± 3,51 ^{1*,2}
7	4,76 ± 0,24 ^{1,2#}	0,44 ± 0,00 ^{1,2}	26,78 ± 3,02 ^{1,2}

Примітка. $M \pm m$, $n = 12$. ¹, ², ^{1*}, ^{2#} – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – відповідно $P < 0,001-0,05$, $p = 0,901$, $p = 0,886$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Одночасно на вар. 1 $SLA_{ВЛІ}$, $LMA_{ВЛІ}$, $LAD_{ВЛІ}$, $BMD_{ВЛІ}$ становлять відповідно $0,181 \pm 0,003$ см²/мг, $5,63 \pm 0,11$ мг/см², $2,17 \pm 0,12$ (м² • доба)/м², $1,23 \pm 0,06$ (г • доба)/м² (табл. 3). За БЕБСУ у вар. 2 відбулося зменшення $SLA_{ВЛІ}$ на 3,9 %, збільшення $LMA_{ВЛІ}$, $LAD_{ВЛІ}$, $BMD_{ВЛІ}$ на 4,4–30,9 % ($P < 0,001-0,05$) щодо вар. 2. ЕБСУ у вар. 3–7 спричинили збільшення $SLA_{ВЛІ}$ на 2,3–10,3 % ($P < 0,001-0,01$; $p = 0,876-0,897$), $LAD_{ВЛІ}$, $BMD_{ВЛІ}$ – на 37,3–122,9 % ($P < 0,001$), побіжне зменшення $LMA_{ВЛІ}$ на 2,2–10,4 % ($P < 0,001-0,05$; $p = 0,881$) щодо вар. 2.

Отже, у верхніх листках пшениці озимої впродовж трубкування – колосіння за умов БЕБСУ (вар. 2) зростає швидкість набуття ресурсу з розрахунку на масу та площу (швидкість росту листків у товщину і за площею – $RGR_{ВЛІ}$, $NAR_{ВЛІ}$), ефективність використання ресурсу на побудову, а отже, щільність і/або товщина листків ($LMA_{ВЛІ}$), інтегральні величини накопичення площі, біомаси – перехоплення ФАР, тривалість функціонування фотосинтетичної поверхні, перебування біомаси ($LAD_{ВЛІ}$, $BMD_{ВЛІ}$), втім зменшується

рентабельність повернення площі асиміляційної поверхні у інвестиції вуглецю, а отже, швидкість обігу тканин ($SLA_{ВЛІ}$) щодо контролю (вар. 1) [13–15, 19–21, 23, 26, 28, 30, 33, 34]. Протилежний паттерн розвитку верхніх листків пшениці озимої (трубкування – колосіння) має місце за зіставлення вар. 3–7 з вар. 2: зменшення $RGR_{ВЛІ}$, $NAR_{ВЛІ}$, $LMA_{ВЛІ}$, збільшення $SLA_{ВЛІ}$, $LAD_{ВЛІ}$, $BMD_{ВЛІ}$.

3. Вплив ЕБСУ на середні величини питомої площі, питомої маси, тривалості площі та біомаси верхніх листків пшениці озимої ($SLA_{ВЛІ}$, $LMA_{ВЛІ}$, $LAD_{ВЛІ}$, $BMD_{ВЛІ}$; трубкування – колосіння)

№ вар.	$SLA_{ВЛІ}$, см ² /мг	$LMA_{ВЛІ}$, мг/см ²	$LAD_{ВЛІ}$, (м ² • доба)/м ²	$BMD_{ВЛІ}$, (г • доба)/м ²
1	0,181 ± 0,003	5,63 ± 0,11	2,17 ± 0,12	1,23 ± 0,06
2	0,174 ± 0,005 ¹	5,88 ± 0,15 ¹	2,75 ± 0,22 ¹	1,61 ± 0,09 ¹
3	0,180 ± 0,002 ^{1+,2#}	5,58 ± 0,08 ^{1#,2}	3,94 ± 0,16 ^{1,2}	2,22 ± 0,12 ^{1,2}
4	0,192 ± 0,006 ^{1,2}	5,27 ± 0,15 ^{1,2}	4,17 ± 0,12 ^{1,2}	2,21 ± 0,12 ^{1,2}
5	0,189 ± 0,003 ^{1,2}	5,34 ± 0,07 ^{1,2}	5,44 ± 0,24 ^{1,2}	2,90 ± 0,16 ^{1,2}
6	0,188 ± 0,001 ^{1,2}	5,42 ± 0,05 ^{1,2}	4,59 ± 0,25 ^{1,2}	2,51 ± 0,13 ^{1,2}
7	0,178 ± 0,004 ^{1*,2#}	5,75 ± 0,13 ^{1*,2#}	6,13 ± 0,35 ^{1,2}	3,52 ± 0,19 ^{1,2}

Примітка. $M \pm m$, $n = 12$. ¹, ², ^{1*}, ^{1#}, ^{2#}, ¹⁺ – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – відповідно $P < 0,001$ – $0,05$, $p = 0,901$, $p = 0,565$ – $0,897$, $p = 0,333$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Величини $AGR_{ВЛІ}$, $RGR_{ВЛІ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛІ}$ упродовж колосіння – молочної стиглості у вар. 1 становлять відповідно $0,71 \pm 0,20$ мг/доба, $0,06 \pm 0,00$ доба⁻¹•10, $5,29 \pm 2,48$ мг/(дм² • доба) (табл. 4). У вар. 2 відбулося зменшення перелічених показників на 319,7–450,0 % ($P < 0,001$). ЕБСУ у вар. 3–7 зумовили зростання величин швидкості росту верхніх листків пшениці озимої (колосіння – молочно стиглість) на 95,2–337,8 % ($P < 0,001$).

4. Зміни середніх величин швидкості росту верхніх листків пшениці озимої протягом фаз онтогенезу колосіння – молочно стиглість залежно від ЕБСУ

№ вар.	$AGR_{ВЛІ}$, мг/доба	$RGR_{ВЛІ} \cdot 10$, доба ⁻¹ •10	$NAR_{ВЛІ}$, мг/(дм ² • доба)
	2	3	4
1	0,71 ± 0,20	0,06 ± 0,00	5,29 ± 2,48
2	-1,56 ± 0,09 ¹	-0,21 ± 0,00 ¹	-13,13 ± 0,31 ¹
3	0,06 ± 0,15 ^{1,2}	-0,01 ± 0,00 ^{1,2}	0,62 ± 0,92 ^{1*,2}
4	3,71 ± 0,18 ^{1,2}	0,39 ± 0,00 ^{1,2}	23,05 ± 2,13 ^{1,2}

1	2	3	4
5	$2,84 \pm 0,23^{1,2}$	$0,26 \pm 0,00^{1,2}$	$15,80 \pm 1,54^{1,2}$
6	$0,67 \pm 0,13^{1+,2}$	$0,06 \pm 0,00^{1+,2}$	$4,42 \pm 1,03^{1+,2}$
7	$0,33 \pm 0,10^{1,2}$	$0,02 \pm 0,01^{1,2}$	$1,93 \pm 0,63^{1\#,2}$

Примітка. $M \pm m$, $n = 12$. ¹, ², ^{1*}, ^{1#}, ¹⁺ – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – відповідно $P < 0,001-0,05$, $p = 0,958$, $p = 0,839$, $p = 0,221-0,304$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

У вар. 1 у ході розглядуваних етапів онтогенезу $SLA_{ВЛ2}$, $LMA_{ВЛ2}$, $LAD_{ВЛ2}$, $BMD_{ВЛ2}$ становлять відповідно $0,153 \pm 0,007$ см²/мг, $6,77 \pm 0,29$ мг/см², $5,44 \pm 0,52$ (м² • доба)/м², $3,64 \pm 0,20$ (г • доба)/м² (табл. 5). У вар. 2 (БЕБСУ) має місце збільшення $SLA_{ВЛ2}$, $LAD_{ВЛ2}$, $BMD_{ВЛ2}$ на 9,8–20,2 % ($P < 0,01-0,05$), зменшення $LMA_{ВЛ2}$ на 9,9 % ($P < 0,05$). ЕБСУ у вар. 3, 5, 6 зумовили збільшення $SLA_{ВЛ2}$ на 2,4–10,7 %, побіжне зменшення $LMA_{ВЛ2}$ на 4,3–10,3 % ($P < 0,001-0,01$) щодо вар. 2. У вар. 4 ці показники не зазнали змін, тоді як у вар. 7 $SLA_{ВЛ2}$ зменшилася, $LMA_{ВЛ2}$ відповідно збільшилася на 10,1; 9,3 % ($P < 0,001$) щодо вар. 2. Втім, ЕБСУ у вар. 3–7 беззаперечно спричинили зростання $LAD_{ВЛ2}$, $BMD_{ВЛ2}$ на 47,1–152,6 % ($P < 0,001$) порівняно з вар. 2.

5. Середня питома площа, питома маса, тривалість площі й біомаси верхніх листків рослин (відповідно $SLA_{ВЛ2}$, $LMA_{ВЛ2}$, $LAD_{ВЛ2}$, $BMD_{ВЛ2}$) за умов ЕБСУ (колосіння – молочна стиглість)

№ вар.	$SLA_{ВЛ2}$, см ² /мг	$LMA_{ВЛ2}$, мг/см ²	$LAD_{ВЛ2}$, (м ² • доба)/м ²	$BMD_{ВЛ2}$, (г • доба)/м ²
1	$0,153 \pm 0,007$	$6,77 \pm 0,29$	$5,44 \pm 0,52$	$3,64 \pm 0,20$
2	$0,168 \pm 0,003^1$	$6,10 \pm 0,11^1$	$6,54 \pm 0,42^1$	$3,97 \pm 0,22^1$
3	$0,186 \pm 0,004^{1,2}$	$5,47 \pm 0,12^{1,2}$	$10,80 \pm 0,53^{1,2}$	$5,84 \pm 0,33^{1,2}$
4	$0,168 \pm 0,003^{1,2\#}$	$6,09 \pm 0,11^{1,2+}$	$12,42 \pm 0,66^{1,2}$	$7,62 \pm 0,42^{1,2}$
5	$0,172 \pm 0,003^{1,2}$	$5,84 \pm 0,10^{1,2}$	$14,99 \pm 0,76^{1,2}$	$8,85 \pm 0,48^{1,2}$
6	$0,178 \pm 0,002^{1,2}$	$5,69 \pm 0,08^{1,2}$	$13,59 \pm 0,68^{1,2}$	$7,62 \pm 0,42^{1,2}$
7	$0,151 \pm 0,003^{1+,2}$	$6,67 \pm 0,13^{1+,2}$	$15,02 \pm 0,74^{1,2}$	$10,03 \pm 0,55^{1,2}$

Примітка. $M \pm m$, $n = 12$. ¹, ², ^{2#}, ¹⁺, ²⁺ – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – відповідно $P < 0,001-0,05$, $p = 0,668$, $p = 0,228-0,452$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Очевидно, що стратегія оперування ресурсами у верхніх листках пшениці озимої впродовж колосіння – молочної стиглості, принаймні частково, відрізняється від такої стратегії протягом трубкування – колосіння. Справді, протягом 2-го облікового періоду у вар. 2 (БЕБСУ) відбувається зменшення швидкості набуття ресурсу з розрахунку на масу, площу ($RGR_{ВЛ2}$, $NAR_{ВЛ2}$), ефективності

використання ресурсу на побудову, а отже, щільності і/або товщини листків ($LMA_{ВЛ2}$), одночасне збільшення рентабельності повернення площі асиміляційної поверхні у інвестиції вуглецю ($SLA_{ВЛ2}$), інтегральних величин накопичення площі, біомаси ($LAD_{ВЛ2}$, $BMD_{ВЛ2}$) порівняно з вар. 1 [13–15, 19–21, 23, 26, 28, 30, 33, 34]. У вар. 3–7 щодо вар. 2 – частково навпаки: збільшення $RGR_{ВЛ2}$, $NAR_{ВЛ2}$, $LAD_{ВЛ2}$, $BMD_{ВЛ2}$, переважне зростання величин $SLA_{ВЛ2}$, побіжне зниження $LMA_{ВЛ2}$; разом з тим $SLA_{ВЛ2}$, $LMA_{ВЛ2}$ змінюються протилежно у вар. 7 або не змінюються у вар. 4 (табл. 4, 5).

У цілому більш виражена ресурс-аквізична стратегія (набуття ресурсу) верхніх листків (прапорцевий, передпрапорцевий) пшениці озимої впродовж 1-го облікового періоду трубкування – колосіння змінюється на більш виражену ресурс-консервативну (запасання ресурсу) [17, 23, 26, 27, 31] протягом 2-го облікового періоду колосіння – молочна стиглість. Це супроводжується зменшенням величин $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$, одночасним збільшенням $LMA_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ (порівн. табл. 2 і 4, 3 і 5). Отримані результати узгоджуються з даними наукової літератури про зміни величин морфометричних показників, LES, а отже, ресурс-залежних стратегій рослин у ході онтогенезу [15, 18, 19, 27–29, 30]. Зумовленість змін зазначених стратегій способом зіставлення дослідних варіантів вказує, очевидно, на їхню залежність від умов живлення рослин та біоценотичних факторів.

Беручи до уваги тісні взаємозалежності між LES, морфометричними, функціональними ознаками рослин та їхньою продуктивністю [2–4, 6, 14, 18–22, 25–27, 30, 31], доцільним є аналіз статистичних співвідношень між наведеними вище ознаками верхніх листків пшениці озимої та продуктивністю колосу. Останню оцінювали за вмістом абсолютно сухої речовини у муці зерна (M_3).

Встановлено, що на контролі (вар. 1) $M_3 = 0,478 \pm 0,065$ г/колос (табл. 6). У вар. 2 відбулося зростання зазначеного показника на 15,1 %. ЕБСУ у вар. 3–7 зумовили збільшення M_3 на 41,8–65,8 %.

Зіставлення M_3 з вивченими показниками верхніх листків пшениці озимої проводили методами кореляційного аналізу за такою схемою: 1) вар. 1 (контроль) – вар. 2 (СГ; див. табл. 1); 2) вар. 2 (СГ, ЕБСУ) – вар. n (ЕБСУ). (Кількість даних у статистичній сукупності $n_i = 12 \times 2 = 24$).

6. Вміст сухої речовини у муці зерна колосу пшениці озимої (воскова стиглість) залежно від ЕБСУ

№ вар.	Вміст сухої речовини, M_3 , г/колос
1	$0,478 \pm 0,065$
2	$0,550 \pm 0,064^1$
3	$0,780 \pm 0,067^{1,2}$
4	$0,846 \pm 0,062^{1,2}$
5	$0,880 \pm 0,063^{1,2}$
6	$0,847 \pm 0,064^{1,2}$
7	$0,912 \pm 0,063^{1,2}$

Примітка. $M \pm m$, $n = 12$. ^{1, 2} – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – відповідно $P < 0,001$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Встановлено наявність середньої та сильної кореляції між M_3 та $AGR_{ВЛЛ}$, $RGR_{ВЛЛ}$, $NAR_{ВЛЛ}$ за зіставлення вар. 1–2: r^*_{xy1} , r^*_{xy2} , $r^*_{xy3} = 0,57–0,88$; $P < 0,001$ (табл. 7). Прямо пропорційні взаємозалежності такої самої міцності мають місце між M_3 й $AGR_{ВЛЛ}$ у парах вар. 2–6, 2–7, між M_3 і $NAR_{ВЛЛ}$ у вар. 2–6: r^*_{xy1} , $r^*_{xy3} = 0,51–0,85$; $P < 0,001–0,050$. За інших зіставлень кореляція між вивченими показниками слабка або малозначима: r^*_{xy1} , r^*_{xy2} , $r^*_{xy3} = -0,40–0,43$; $p = 0,205–0,961$, $P < 0,050$.

7. Двовимірні кореляційні залежності між M_3 та $AGR_{ВЛЛ}$, $RGR_{ВЛЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛЛ}$ у верхніх листках рослин (трубкування – колосіння) за дії ЕБСУ

Пари зіставлених варіантів	r^*_{xy1}	r^*_{xy2}	r^*_{xy3}
1–2	0,81; $P < 0,001$	0,57; $P < 0,010$	0,88; $P < 0,001$
2–3	0,28; $p = 0,826$	-0,06; $p = 0,205$	0,30; $p = 0,858$
2–4	-0,26; $p = 0,792$	-0,38; $p = 0,944$	-0,15; $p = 0,510$
2–5	-0,24; $p = 0,754$	-0,40; $p = 0,961$	-0,17; $p = 0,571$
2–6	0,85; $P < 0,001$	0,43; $P < 0,050$	0,51; $P < 0,050$
2–7	0,81; $P < 0,001$	-0,33; $p = 0,905$	0,29; $p = 0,842$

Примітка. r^*_{xy1} , r^*_{xy2} , r^*_{xy3} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними $x - M_3$, $y_1 - AGR_{ВЛЛ}$, $y_2 - RGR_{ВЛЛ}$, $y_3 - NAR_{ВЛЛ}$; 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.

Одночасно віднайдено тісні прямо пропорційні взаємозалежності між M_3 та $SLA_{ВЛЛ}$, $LMA_{ВЛЛ}$, $LAD_{ВЛЛ}$, $BMD_{ВЛЛ}$ у випадку зіставлення вар. 1–2: r^*_{xz1} , r^*_{xz2} , r^*_{xz3} , $r^*_{xz4} = 0,78–0,92$; $P < 0,001$ (табл. 8). Також у парах вар. 2–3...2–7 має місце міцна кореляція між M_3 та

$SLA_{B/Л1}$, $LAD_{B/Л1}$, $BMD_{B/Л1}$: r^*_{xz1} , r^*_{xz3} , $r^*_{xz4} = 0,76-0,96$; $P < 0,001$. Слабкі, середні і міцні кореляційні взаємозв'язки M_3 – $LMA_{B/Л1}$ відзначено за зіставлення вар. 2–3, 2–4, 2–7: $r^*_{xz2} = 0,35-0,64$; $p = 0,920$, $P < 0,010-0,050$. У разі інших зіставлень кореляція між цими показниками відсутня.

8. Вплив ЕБСУ на двовимірні лінійні взаємозалежності між M_3 та $SLA_{B/Л1}$, $LMA_{B/Л1}$, $LAD_{B/Л1}$, $BMD_{B/Л1}$ (трубкування – колосіння)

Пари зіставлених варіантів	r^*_{xz1}	r^*_{xz2}	r^*_{xz3}	r^*_{xz4}
1–2	0,78; $P < 0,001$	0,92; $P < 0,001$	0,84; $P < 0,001$	0,84; $P < 0,001$
2–3	0,81; $P < 0,001$	0,56; $P < 0,050$	0,92; $P < 0,001$	0,93; $P < 0,001$
2–4	0,92; $P < 0,001$	0,35; $p = 0,920$	0,91; $P < 0,001$	0,96; $P < 0,001$
2–5	0,85; $P < 0,001$	0,25; $p = 0,766$	0,90; $P < 0,001$	0,91; $P < 0,001$
2–6	0,84; $P < 0,001$	0,29; $p = 0,847$	0,93; $P < 0,001$	0,93; $P < 0,001$
2–7	0,76; $P < 0,001$	0,64; $P < 0,010$	0,92; $P < 0,001$	0,89; $P < 0,001$

Примітка. r^*_{xz1} , r^*_{xz2} , r^*_{xz3} , r^*_{xz4} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними x – M_3 , $z1$ – $SLA_{B/Л1}$, $z2$ – $LMA_{B/Л1}$, $z3$ – $LAD_{B/Л1}$, $z4$ – $BMD_{B/Л1}$; p , P – див. табл. 7. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Також відсутні кореляційні взаємозв'язки між M_3 і $AGR_{B/Л2}$, $RGR_{B/Л2}$, $NAR_{B/Л2}$ у парі вар. 1–2: r^*_{xu1} , r^*_{xu2} , $r^*_{xu3} = -0,14-0,25$; $p = 0,491-0,778$ (табл. 9). Навпаки, у разі зіставлення вар. 2–3...2–7 віднайдено середні та міцні прямо пропорційні взаємозалежності M_3 – $AGR_{B/Л2}$, $RGR_{B/Л2}$, $NAR_{B/Л2}$: r^*_{xu1} , r^*_{xu2} , $r^*_{xu3} = 0,55-0,86$; $P < 0,001-0,050$.

9. Коефіцієнти двовимірної кореляції між M_3 та показниками швидкості росту верхніх листків рослин (колосіння – молочна стиглість) за дії ЕБСУ

Пари зіставлених варіантів	r^*_{xu1}	r^*_{xu2}	r^*_{xu3}
1–2	0,21; $p = 0,688$	-0,14; $p = 0,491$	0,25; $p = 0,778$
2–3	0,80; $P < 0,001$	0,55; $P < 0,050$	0,70; $P < 0,001$
2–4	0,72; $P < 0,001$	0,62; $P < 0,010$	0,75; $P < 0,001$
2–5	0,79; $P < 0,001$	0,66; $P < 0,010$	0,77; $P < 0,001$
2–6	0,80; $P < 0,001$	0,64; $P < 0,010$	0,74; $P < 0,001$
2–7	0,86; $P < 0,001$	0,75; $P < 0,001$	0,79; $P < 0,001$

Примітка. r^*_{xu1} , r^*_{xu2} , r^*_{xu3} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними x – M_3 , $u1$ – $AGR_{B/Л2}$, $u2$ – $RGR_{B/Л2}$, $u3$ – $NAR_{B/Л2}$; p , P – див. табл. 7. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Міцна кореляція має місце між M_3 та $SLA_{BЛ2}$, $LMA_{BЛ2}$, $LAD_{BЛ2}$, $BMD_{BЛ2}$ у парі вар. 1–2: r^*_{xv1} , r^*_{xv2} , r^*_{xv3} , $r^*_{xv4} = 0,72-0,92$; $P < 0,001$ (табл. 10). Тісні прямо пропорційні співвідношення M_3 – $SLA_{BЛ2}$ віднайдено за зіставлення вар. 2–3...2–6: $r^*_{xv1} = 0,75-0,95$; $P < 0,001$; разом з тим у парі вар. 2–7 – $r^*_{xv1} = 0,12$; $p=0,431$. Слабкі і міцні кореляційні взаємозалежності M_3 – $LMA_{BЛ2}$ відзначено у разі зіставлення вар. 2–3...2–7: $r^*_{xv2} = 0,35-0,36$; $p=0,923-0,927$; $r^*_{xv2} = 0,52-0,96$; $P < 0,001-0,050$. Беззаперечно тісна кореляція має місце між M_3 та $LAD_{BЛ2}$, $BMD_{BЛ2}$ у парах вар. 2–3...2–7: r^*_{xv3} , $r^*_{xv4} = 0,86-0,91$; $P < 0,001$ (табл. 10).

10. Коефіцієнти двовимірної кореляції між M_3 та $SLA_{BЛ2}$, $LMA_{BЛ2}$, $LAD_{BЛ2}$, $BMD_{BЛ2}$ (колосіння – молочна стиглість) за умов ЕБСУ

Пари зіставлених варіантів	r^*_{xv1}	r^*_{xv2}	r^*_{xv3}	r^*_{xv4}
1–2	0,86; $P < 0,001$	0,72; $P < 0,001$	0,89; $P < 0,001$	0,92; $P < 0,001$
2–3	0,95; $P < 0,001$	0,36; $p=0,927$	0,88; $P < 0,001$	0,91; $P < 0,001$
2–4	0,75; $P < 0,001$	0,79; $P < 0,001$	0,89; $P < 0,001$	0,88; $P < 0,001$
2–5	0,81; $P < 0,001$	0,52; $P < 0,050$	0,86; $P < 0,001$	0,87; $P < 0,001$
2–6	0,94; $P < 0,001$	0,35; $p=0,923$	0,87; $P < 0,001$	0,88; $P < 0,001$
2–7	0,12; $p=0,431$	0,96; $P < 0,001$	0,89; $P < 0,001$	0,87; $P < 0,001$

Примітка. r^*_{xv1} , r^*_{xv2} , r^*_{xv3} , r^*_{xv4} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними x – M_3 , $v1$ – $SLA_{BЛ2}$, $v2$ – $LMA_{BЛ2}$, $v3$ – $LAD_{BЛ2}$, $v4$ – $BMD_{BЛ2}$; p , P – див. табл. 7. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Таким чином, зростання M_3 за умов БЕБСУ (вар. 2) щодо контролю (вар. 1) тісно корелює як з ознаками ресурс-аквізиційної, так і з ознаками ресурс-консервативної стратегії (відповідно набуття і зберігання ресурсів) верхніх листків пшениці озимої упродовж трубкування – колосіння (збільшення швидкості набуття ресурсу – $AGR_{BЛ1}$, $RGR_{BЛ1}$, $NAR_{BЛ1}$; посилення запасаючого ресурсу – $LMA_{BЛ1}$; зменшення рентабельності повернення площі у біомасу листків – $SLA_{BЛ1}$; $r = 0,57-0,88$; $P < 0,001-0,010$; $r = 0,78-0,92$; $P < 0,001$) [13, 15, 17, 23, 26–28, 30, 31]. Подібним чином M_3 залежить від збільшення $SLA_{BЛ2}$, зменшення $LMA_{BЛ2}$ (колосіння – молочна стиглість; вар. 2 проти вар. 1; $r = 0,72-0,86$; $P < 0,001$). При цьому зростання M_3 у вар. 2 порівняно з вар. 1 зумовлене підвищенням рівня ресурс-аквізиційної ознаки $LAD_{BЛ1,2}$ – тривалості активного функціонування асиміляційної поверхні верхніх листків упродовж облікових періодів 1 і 2 [19]

(детермінує перехоплення ресурсу – ФАР; $r = 0,84-0,89$; $P < 0,001$). Одночасно зазначений приріст M_3 у вар. 2 значною мірою підпорядковується ресурс-консервативній ознаці $BMD_{ВЛ1,2}$ – сумарному запасу й тривалості збереження сухої речовини (ресурс) верхніх листків протягом цих же періодів ($r = 0,84-0,92$; $P < 0,001$).

Не виявлено чітких закономірностей між ресурс-консервативною стратегією зниження швидкості накопичення ресурсу у верхніх листках пшениці за ЕБСУ (вар. 3–7) порівняно з БЕБСУ (вар. 2) упродовж трубкування – колосіння $AGR_{ВЛ1}$, $RGR_{ВЛ1}$, $NAR_{ВЛ1}$ та ΔM_3 за вказаних умов ($r = -0,40-0,85$; $p = 0,205-0,961$; $P < 0,001-0,050$). Тим не менше зростання M_3 тісно корелює зі збільшенням швидкості набуття ресурсу зазначеними органами рослин у колосінні – молочній стиглості – $AGR_{ВЛ2}$, $RGR_{ВЛ2}$, $NAR_{ВЛ2}$ (ресурс-аквізиційна стратегія; вар. 3–7 проти вар. 2; $r = 0,55-0,86$; $P < 0,001-0,050$).

Разом з тим ΔM_3 у вар. 3–7 щодо вар. 2 істотно залежить від збільшення “ресурс-аквізиційності” – $SLA_{ВЛ1}$ (трубкування – колосіння; $r = 0,76-0,92$; $P < 0,001$), меншою мірою від наступного зменшення “ресурс-консервативності” верхніх листків – зменшення $LMA_{ВЛ2}$, протилежно – $SLA_{ВЛ2}$ (колосіння – молочна стиглість; вар. 3–6 проти вар. 2; $r (M_3 - LMA_{ВЛ2}, SLA_{ВЛ2}) = 0,35-0,95$; $p = 0,923-0,927$; $P < 0,001-0,050$). Лише у вар. 3, 4, 7 підвищення M_3 щодо вар. 2, зумовлене зменшенням $LMA_{ВЛ1}$ ($r = 0,35-0,64$; $p = 0,920$; $P < 0,010-0,050$); у вар. 7 зростання M_3 спричинене збільшенням $LMA_{ВЛ2}$ щодо вар. 2 (трубкування – колосіння; $r = 0,96$; $P < 0,001$).

Розглянуті прирости M_3 істотно зумовлені збільшенням ресурс-аквізиційної $LAD_{ВЛ1,2}$, ресурс-консервативної $BMD_{ВЛ1,2}$ (1, 2 – трубкування – колосіння – молочна стиглість; вар. 3–7 проти вар. 2; $r = 0,86-0,96$; $P < 0,001$).

Беручи до уваги неоднозначність охарактеризованих вище взаємозалежностей між продуктивністю колосу пшениці озимої (вміст сухої речовини/колос, M_3) й ознаками набуття, запасаання ресурсу у верхніх листках (прапорцевий, передпрапорцевий) пшениці озимої за умов ЕБСУ, доцільними є такі гіпотези. Зростання M_3 за умов БЕБСУ (вар. 2) щодо контролю (вар. 1) та за ЕБСУ (вар. 3–7) порівняно з БЕБСУ, принаймні частково, зумовлене поєднанням ресурс-аквізиційних і ресурс-консервативних стратегій розвитку верхніх листків пшениці озимої упродовж трубкування – колосіння – молочної стиглості. Це можливо за одночасного і/або послідовного набуття та використання ресурсів на ріст зазначених донорних листків й побіжного і/або на наступних етапах онтогенезу відтоку ресурсів до

акцепторів асимілятів (корінь, стебло, колос). Своєю чергою це вказує на онтогенез-залежну координацію донорів і акцепторів асимілятів задля формування кінцевої продуктивності. При цьому чіткі додатні взаємозалежності $M_3 - AGR_{ВЛ1}, RGR_{ВЛ1}, NAR_{ВЛ1}, LAD_{ВЛ1,2}, SLA_{ВЛ2}$ (зростання), $LMA_{ВЛ2}$ (зниження) свідчать про вагому роль донорів – верхніх листків у набутті ресурсів та лімітування M_3 акцептором – колосом [18, 24]; прямо пропорційні співвідношення $M_3 - SLA_{ВЛ1}$ (зменшення), $LMA_{ВЛ1}, BMD_{ВЛ1,2}$ (збільшення) вказують на важливість ресурс-депонуючих функцій листків – донорів і також на лімітування M_3 акцептором (індекси 1, 2 – трубкування – колосіння – молочна стиглість). Подібним чином віднайдену додатну кореляцію $M_3 - SLA_{ВЛ1}, LAD_{ВЛ1}, BMD_{ВЛ1}$ (зростання), відсутні або неоднозначні взаємозалежності $M_3 - AGR_{ВЛ1}, RGR_{ВЛ1}, NAR_{ВЛ1}$, прямо пропорційні співвідношення $M_3 - AGR_{ВЛ2}, RGR_{ВЛ2}, NAR_{ВЛ2}, LAD_{ВЛ2}, BMD_{ВЛ2}$ (збільшення), $LMA_{ВЛ2}$ (зменшення), менш однозначні взаємозв'язки $M_3 - LMA_{ВЛ1}, SLA_{ВЛ2}$ доцільно інтерпретувати як результат функціонування верхніх листків у напрямі одночасного і послідовного набуття й запасання ресурсів за умов лімітування M_3 акцептором (трубкування – колосіння – молочна стиглість). Очевидно, що за умов вивчених БЕБСУ, ЕБСУ має місце онтогенез-залежна оптимізація росту, розподілу ресурсів (накопичення, зберігання, відтік асимілятів) у верхніх донорних листках пшениці озимої для підвищення рівня самолімітованої продуктивності акцептора (колос).

Висновки. Базова екологічно безпечна система удобрення (БЕБСУ, вар. 2) зумовила приріст вмісту сухої речовини у колосі пшениці озимої (M_3) 15,1 % щодо контролю (вар. 1). Екологічно безпечні системи удобрення (ЕБСУ, вар. 3–7) спричинили зростання M_3 на 41,8–65,8 % щодо вар. 2.

Становлення M_3 у вар. 2 проти вар. 1, вар. 3–7 щодо вар. 2 істотно залежить від абсолютної, відносної швидкості росту, інтенсивності нетто асиміляції, співвідношень площа/суха речовина, суха речовина/площа у верхніх листках (прапорцевий, передпрапорцевий) пшениці озимої впродовж трубкування – колосіння, колосіння – молочної стиглості (відповідно $AGR_{ВЛ1,2}, RGR_{ВЛ1,2}, NAR_{ВЛ1,2}, SLA_{ВЛ1,2}, LMA_{ВЛ1,2}$; індекси 1, 2 – зазначені облікові періоди): $R^2 = 0,33-0,85, P < 0,001-0,010$ (вар. 2 проти вар. 1; $M_3 - AGR_{ВЛ1}, RGR_{ВЛ1}, NAR_{ВЛ1}, SLA_{ВЛ1,2}, LMA_{ВЛ1,2}$); $R^2 = 0,12-0,92; p = 0,923-0,927; P < 0,001-0,050$ (вар. 3–7 проти вар. 2; $M_3 - AGR_{ВЛ2}, RGR_{ВЛ2}, NAR_{ВЛ2}, LMA_{ВЛ2}$); $R^2 = 0,56-0,90; P < 0,001$ (вар. 3–6 проти вар. 2; $M_3 - SLA_{ВЛ2}$). Найбільш вагомими детермінантами M_3 за всіх проведених

зіставлень варіантів є тривалість площі й біомаси верхніх листків – відповідно $LAD_{ВЛ1,2}$ (фотосинтетичний потенціал), $BMD_{ВЛ1,2}$; $R^2 = 0,71-0,92$; $P < 0,001$.

Отримані результати важливі для розуміння, моделювання і прогнозування закономірностей формування кінцевої продуктивності залежно від зумовленого ресурсами розвитку верхніх листків пшениці озимої за умов екологізованих систем удобрення.

Список використаної літератури

1. Боме Н. А., Тюменцева Е. А., Боме А. Я. Формирование листовой поверхности озимых форм *Triticum aestivum* L. в различных погодных-климатических условиях. *Вестник ТюмГУ*. 2011. 12. С. 132–137.
2. Громова С. Н., Костылев П. И. Роль флагового листа и остей в формировании продуктивности озимой пшеницы (обзор). *Зерновое хозяйство России*. 2018. № 4. С. 32–34.
3. Гудакова Г. Н. Связь морфотипов листа с урожайностью у сортов озимой мягкой пшеницы. *Вестник Адыгейского гос. университета. Серия 4*. 2008. № 4. С. 105–107.
4. Козлова Г. Я., Антипова Г. П., Белан И. А. Изменение листовой поверхности яровой мягкой пшеницы в процессе длительной селекции в условиях Южной Лесостепи Западной Сибири. *Вестник АГАУ*. 2012. № 90 (4). С. 11–16.
5. Лакин Г. Ф. Биометрия. Москва, 1990. 352 с.
6. Лепехов С. Б., Коробейников Н. И. Сопряжённость площади двух верхних листьев с массой зерна главного колоса яровой пшеницы. *Вестник АГАУ*. 2012. № 97 (11). С. 57–60.
7. Лисицын Е. М., Кедрова Л. И., Злобина Н. А. Изменение фотосинтетических показателей флаговых листьев озимой ржи в условиях действия эдафического стресса. *Аграрная наука*. 2011. № 3. С. 18–20.
8. Майсурян Н. А. Практикум по растениеводству. Москва, 1970. 446 с.
9. Прядкіна Г. О., Швартау В. В., Михальська Л. М. Потужність фотосинтетичного апарату, зернова продуктивність та якість зерна інтенсивних сортів м'якої озимої пшениці за різного рівня мінерального живлення. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*. 2011. Т. 43, № 2. С. 158–163.
10. Редькин А. А., Костылев П. И. Наследование размеров флаговых листьев риса у гибридов F3 от скрещивания сортов риса

Ламро, Командор и Виразж. *Зерновое хозяйство России*. 2011. Т. 13, № 1. С. 34–40.

11. Сирота Ф. Н. Основы аналитической химии та сільськогосподарський аналіз. Київ, 1970. 222 с.

12. Щенникова И. Н., Лисицын Е. М., Кокина Л. П. Изменение пигментного комплекса флаговых листьев ячменя под действием эдафического стресса. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2010. Т. 16, № 1. С. 24–28.

13. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide / J. H. C. Cornelissen et al. *Austral. J. Bot.* 2003. V. 51, N 4. P. 335–380.

14. Badger M. R. Role of plant leaf development in optimizing photosynthetic efficiency, capacity, growth and yield. Proceedings of a workshop held at the Australian National University “*Applying photosynthesis research to improvement of food crops*” (Canberra, Australian Capital Territory, 2–4 September 2009). Australia, Canberra, 2013. P. 20–26.

15. 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.

16. El Wazziki H., El Yousfi B., Serghat S. Contributions of three upper leaves of wheat, either healthy or inoculated by *Bipolaris sorokiniana*, to yield and yield components. *Austral. J. Crop Sci.* 2015. V. 9, N 7. P. 629–637.

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

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

19. Hunt R. Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners. London, 1990. 112 p.

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

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

22. Leaf economics spectrum-productivity relationships in intensively grazed pastures depend on dominant species identity / N. W. Mason et al. *Methods. Ecol. Evol.* 2016. V. 6, N 10. P. 3079–3091.

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

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

25. Linking relative growth rates to biomass allocation: the responses of the grass *Leymus chinensis* to nitrogen addition. / Y. Y. Li et al. *Phyton Int. J. Exp. Bot.* 2016. V. 83, N 2. P. 283–289.

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

27. Mason C. M., McGaughey S. E., Donovan L.A. Ontogeny strongly and differentially alters leaf economic and other key traits in three diverse *Helianthus* species. *J. Exp Bot.* 2013. V. 64, N 13. P. 4089–4099.

28. Modrzyński J., Chmura D. J., Tjoelker M. G. Seedling growth and biomass allocation in relation to leaf habit and shade tolerance among 10 temperate tree species. *Tree Physiol.* 2015. V. 35, N 8. P. 879–893.

29. 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.

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

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. Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits / K. W. Tomlinson et al. *Ann. Bot.* 2014. V. 114, N 2. P. 315–324.

33. The effect of supplementary irrigation on leaf area, specific leaf weight, grain yield and water use efficiency in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars / A. Guendouz et al. *Ekin J.* 2016. V. 2, N 1. P. 82–89.

34. The relationship between leaf area growth and biomass accumulation in *Arabidopsis thaliana* / S. M. Weraduwege et al. *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6. P. 167–187.

Отримано 12.02.2019