

ПРОДУКТИВНІСТЬ КОЛОСУ ТА ЕФЕКТИВНІСТЬ УТВОРЕННЯ Й ВІДПЛИВУ АСИМІЛЯТІВ З ЛИСТКІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА БІОЛОГІЗОВАНИХ СИСТЕМ УДОБРЕННЯ

О. Дубицький, О. Качмар*, А. Дубицька, М. Щерба

*Інститут сільського господарства Карпатського регіону НААН України
вул. Грушевського, 5, с. Оброшине, Львівська обл. 81115, Україна
e-mail: oksanaostrowska@ukr.net*

За допомогою двовимірного кореляційного аналізу вивчено взаємозалежності між середньою інтенсивністю нетто й істинного фотосинтезу, їхніми співвідношеннями, а також показниками експорту асимілятів з верхніх листків (фази онтогенезу колосіння – молочна стиглість), і продуктивністю колоса озимої пшениці серед біологізованих систем удобрення (БСУ). Встановлено, що застосування БСУ призводить до узгодженого зростання зернової продуктивності, середньої інтенсивності нетто й істинного фотосинтезу у верхніх листках рослин, відносно мінеральної системи удобрення. Збільшення вмісту сухої речовини у колосі озимої пшениці за БСУ супроводжується зростанням ефективності використання й інтенсивності відпливу асимілятів із верхніх донорних листків, порівняно з мінеральною системою удобрення. Результати досліджень засвідчили важливу роль процесів надходження й відпливу асимілятів із верхніх листків озимої пшениці протягом періоду дозрівання зерна у формуванні продуктивності колосу за дії БСУ.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., біологізовані системи удобрення, інтенсивність нетто й істинного фотосинтезу, показники експорту асимілятів, вміст сухої речовини у колосі

Згідно з існуючими уявленнями, проблему оптимізації продукційного процесу сільськогосподарських рослин доцільно розглядати як тісну взаємодію фотосинтетичного апарату і процесів росту в донорно-акцепторній системі [2, 7, 10]. З'ясовано, що центральну роль у регуляції донорно-акцепторних відносин (ДАВ) в організмі рослин (зокрема, пшениці) відіграє акцептор. Такий контроль здійснюється, як правило, за допомогою негативних зворотних зв'язків, спрямованих від акцептора (колос) до донора (листки) й альтернативного акцептора (стебло) [2, 3, 10, 15, 16]. Разом з тим, аналіз джерел літератури свідчить про те, що ДАВ у сільськогосподарських рослинах не обмежуються лише домінуванням акцептора, але формуються і реалізуються за активної участі різних органів, у тому числі донорних листків. При цьому діяльність донорів регулюється як на рівні всієї рослини за участю координуючих функцій акцептора, так і, принаймні частково, на рівні самих донорів [2, 10, 13, 14, 16]. Очевидно, що у дослідженнях закономірностей продукційного процесу в рослинах озимої пшениці за дії біологізованих систем удобрення (БСУ) доцільно враховувати ймовірну ієрархію взаємозалежностей між кінцевою продуктивністю та інтенсивністю й ефективністю утворення і відпливу асимілятів із верхніх донорних листків зазначених рослин. Серед елементів у структурі таких взаємозв'язків доречно розглядати інтенсивність нетто, істинного фотосинтезу, донорну активність верхніх листків пшениці, ефективність використання продуктів фотосинтезу на формування зернової продуктивності й на утворення асиміляційної системи донорів. Системний аналіз взаємозалежностей між переліченими елементами продукційного процесу у зернових культур за БСУ до цього часу не здійснено.

Дослідження проводили на озимій пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Миронівська 65, яку вирощували на сірому лісовому ґрунті після гороху посівного (*Pisum sativum* L.) в умовах стаціонарного дослід з вивчення продуктивності різних типів короткочасних сівозмін Інституту сільського господарства Карпатського регіону НААН. Зміст дослідних варіантів наведений у табл. 1, закладку варіантів здійснювали за Доспеховим [1].

Таблиця 1

Зміст варіантів польового стаціонарного дослід

№ варіанта	Зміст варіанта	№ варіанта	Зміст варіанта
1	Контроль	8	$N_{60}P_{90}K_{90} + П.П. + ГФ$
2	$N_{60}P_{90}K_{90}$	10	$N_{60}P_{90}K_{90} + ЕБ$
4	$N_{60}P_{90}K_{90} + П.П.$	12	$N_{60}P_{90}K_{90} + ЕБ + КМ$
6	$N_{60}P_{90}K_{90} + П.П. + КМ$	14	$N_{60}P_{90}K_{90} + ЕБ + ГФ$

Примітка. П.П. – пташиний послід, ЕБ – органо-мінеральне біодобриво екобіом, КМ – комплексний регулятор росту кропмакс, ГФ – листкове мікродобриво гідроферт

Площа дослідної мікроділянки – 1 м²; повторність ділянок шестиразова; розташування ділянок системне. Пташиний послід і екобіом вносили у рекомендованій дозі (2 т/га) під культивування посівів озимої пшениці. Обробку рослин кропмаксом і гідрофертом проводили двічі за вегетацію (початок фаз трубкування та колосіння; однократна доза – 0,5 л/га, 4 кг/га, відповідно). Фази онтогенезу визначали за Майсурином [5]. Відбір верхніх листків (прапорцевий, передпрапорцевий) проводили у фазах колосіння, молочної стиглості загальноприйнятими методами [9] у трьох біологічних повторностях. Визначали кількість продуктивних пагонів, площу верхніх листків [1], загальний вміст абсолютно сухої речовини у листках і зерні [8], загальний вміст неструктурних вуглеводів (НСВ) у листках пшениці [6].

Для розрахунку інтенсивності нетто й істинного фотосинтезу використано рівняння Дж. Г. М. Торнлі [11]:

$$P_n^A = \mu_G^A \cdot (1 + r^A) \cdot W_G^A; \quad P_g^A = \mu_G^A \cdot ((1/Y_G) + r^A) \cdot W_G^A,$$

де P_n^A , P_g^A – миттєві величини інтенсивності нетто й істинного фотосинтезу, μ_G^A , r^A , W_G^A – миттєві величини відносної швидкості росту (за вмістом структурної речовини), співвідношення запас / структура, вмісту структурної речовини з розрахунку на площу листків, відповідно, у рослині, її органі; $Y_G = 0,5$ – коефіцієнт, що відображає ефективність використання субстрату у фотосинтезі для утворення структурної речовини.

Середня величина відносної швидкості росту (відносна швидкість фізіологічного старіння) верхніх листків озимої пшениці з розрахунку на одиницю площі за період $\Delta t = t_{MC} - t_K$ колосіння – молочна стиглість $\langle \mu_{G(BL-K-MC)}^A \rangle$, у першому наближенні матиме такий вигляд [11, 12]:

$$\langle \mu_{G(BL-K-MC)}^A \rangle = - \left[\frac{(W_{G(BL-MC)}^A - W_{G(BL-K)}^A)}{(S_{BL-MC} - S_{BL-K})} \right] \cdot \left[\frac{(\ln S_{BL-MC} - \ln S_{BL-K})}{\Delta t} \right],$$

де $W_{G(BL-K)}^A$, $W_{G(BL-MC)}^A$, S_{BL-K} , S_{BL-MC} – вміст структурної речовини на одиницю площі верхніх листків і площа зазначених листків, відповідно (г/дм², дм²; колосіння, молочна стиглість).

Після введення $\langle \mu_{G(BL-K-MC)}^A \rangle$, $W_{G(BL)}^A$, $r_{(BL)}^A$ у рівняння для P_n^A , P_g^A , усереднення між колосінням, молочною стиглістю, множення на коефіцієнт перерахунку у CO₂ – Mw(CO₂) / Mw(CH₂O) = 1,47, отримано формули для середніх величин інтенсивності нетто й істинного фотосинтезу у верхніх листках:

$$\langle P_{n(BL-K-MC)}^A \rangle = -1,47 \cdot \langle \mu_{(BL-K-MC)}^A \rangle \cdot \left[0,5 \cdot \left((1 + r_{(BL-K)}^A) \cdot W_{G(BL-K)}^A + (1 + r_{(BL-MC)}^A) \cdot W_{G(BL-MC)}^A \right) \right],$$

$$\langle P_{g(VL-K-MC)}^A \rangle = -1,47 \cdot \langle \mu_{(VL-K-MC)}^A \rangle \cdot \left[0,5 \cdot \left((1/Y_G) + r_{(VL-K)}^A \right) \cdot W_{G(VL-K)}^A + \left((1/Y_G) + r_{(VL-MC)}^A \right) \cdot W_{G(VL-MC)}^A \right].$$

Тут $\langle P_{n(VL-K-MC)}^A \rangle$ – середня інтенсивність нетто й істинного фотосинтезу верхніх листків, г CO₂ / (дм² • добу), колосіння – молочна стиглість; $r_{(VL-K)}^A = M_{НСВ(VL-K)}^A / W_{G(VL-K)}^A$, $r_{(VL-MC)}^A = M_{НСВ(VL-MC)}^A / W_{G(VL-MC)}^A$ – співвідношення запасна / структурна суха речовини у верхніх листках ($M_{НСВ(VL)}^A$, $W_{G(VL)}^A = W_{t(VL)}^A - M_{НСВ(VL)}^A$ – вміст НСВ, г / дм² та структурної речовини, г / дм²; $W_{t(VL)}^A$ – вміст сухої речовини, г / дм²); колосіння, молочна стиглість.

Співвідношення нетто / істинний фотосинтез, яке характеризує ефективність функціонування фотосинтетичного апарату, розраховували за рівнянням [11]:

$$\langle \Theta \rangle_{(VL-K-MC)} = \langle P_{n(VL-K-MC)}^A \rangle / \langle P_{g(VL-K-MC)}^A \rangle.$$

Ефективність використання НСВ, ремобілізованих із верхніх листків озимої пшениці упродовж колосіння – молочної стиглості, у формування зернової продуктивності визначали згідно з [3]:

$$K_{pzНСВ} = (A_{НСВ(K)} - A_{НСВ(MC)}) / m_3,$$

де $K_{pzНСВ}$ – коефіцієнт, що відображає внесок НСВ, накопичених у верхніх листках рослин упродовж колосіння – молочної стиглості у формування зернової продуктивності, мкг НСВ / г сухої речовини колоса; $A_{НСВ(K)}$, $A_{НСВ(MC)}$ – загальний вміст НСВ у верхніх листках пшениці у фазі колосіння, молочної стиглості, відповідно (мкг / г сухої речовини); m_3 – середня маса сухої речовини зерен у колосі (повна стиглість; г / г повітряно сухої речовини).

Середню активність донора – верхніх листків озимої пшениці характеризували середньо відносною швидкістю росту зазначених органів, поділеною на ефективність конверсії асимілятів, узятою з протилежним знаком [11, 12]:

$$\langle AD_{(VL-K-MC)} \rangle = - (1/Y) \cdot (\ln W_{t(VL-MC)} - \ln W_{t(VL-K)}) / \Delta t;$$

$\langle AD_{(VL-K-MC)} \rangle$ – середня донорна активність верхніх листків (доба⁻¹; колосіння – молочна стиглість), виражена через зміну вмісту загальної сухої речовини W_t (г / г сирої речовини) у зазначених органах; Δt – тривалість облікового періоду, днів; Y – ефективність конверсії асимілятів, г сухої речовини / г вуглеводів; $Y = Mw(C) / Mw(CH_2O) = 12 / 30 = 0,4$.

Для розрахунку середньої ефективності використання сухої речовини для утворення асиміляційної поверхні верхніх листків, застосовано таке рівняння [12]:

$$\langle F_{(VL-K-MC)} \rangle = \frac{(S_{(VL-MC)} - S_{(VL-K)}) \cdot (\ln W_{t(VL-MC)} - \ln W_{t(VL-K)})}{(W_{t(VL-MC)} - W_{t(VL-K)}) \cdot (\ln S_{(VL-MC)} - \ln S_{(VL-K)})}$$

де $\langle F_{(VL-K-MC)} \rangle$ – середня ефективність використання сухої речовини для утворення асиміляційної поверхні верхніх листків, дм² / г (інші позначення див. попередні рівняння).

Величини середньої інтенсивності нетто, істинного фотосинтезу та їхнього співвідношення на 1 м² посіву позначені $\langle P_n(vлП) \rangle$, $\langle P_g(vлП) \rangle$ (г CO₂ / (м² посіву • добу)), $\langle \Theta(vлП) \rangle$. Величини середньої донорної активності верхніх листків і середньої ефективності використання сухої речовини для утворення асиміляційної поверхні на 1 м² посіву позначені відповідно $\langle Ad(vлП) \rangle$, доба⁻¹ • м⁻² посіву, $\langle F(vлП) \rangle$ м² верхніх листків / г сухої речовини верхніх листків посіву. Статистичний аналіз результатів досліджень, обчислення коефіцієнтів кореляції проводили згідно з [4] та за допомогою комп'ютерної програми Excel 11.0.6560.0.

За результатами досліджень встановлено, що у контролі, варіант 1 (вар. 1), середня інтенсивність нетто й істинного фотосинтезу у верхніх листках озимої пшениці протягом фаз онтогенезу колосіння – молочна стиглість становила $\langle P_n(vлП) \rangle = 9,17 \pm 1,51$ і $\langle P_g(vлП) \rangle = 17,24 \pm 2,84$ г CO₂ / (м² посіву • добу) (табл. 2). За базової мінеральної системи удобрення

(вар. 2) відмічено зниження зазначених показників у 6,22–6,32 разу, до рівня $1,48 \pm 0,98$ і $2,73 \pm 1,83$ г CO_2 / (м² посіву • добу), відповідно. БСУ у вар. 4, 8–14 спричинили односпрямоване зростання (P_n (влП)) та (P_g (влП)) у 1,63–16,30 разу, порівняно з вар. 2. При цьому найбільші величини середньої інтенсивності нетто й істинного фотосинтезу у верхніх листках рослин відмічено за дії екобіом + кропмакс на мінеральному фоні (вар. 12) – $23,97 \pm 3,33$, $44,43 \pm 6,23$ г CO_2 / (м² посіву • добу), відповідно. Найменший рівень зазначених показників має місце за умов пташиного посліду + кропмакс і екобіому + гідроферт на мінеральному фоні (вар. 6, 14) – $2,50 \pm 1,41$ – $17,09 \pm 8,57$ г CO_2 / (м² посіву • добу). Разом з тим, різниця між (P_n (влП)), (P_g (влП)) у вар. 2 і вар. 6, 14 була недостовірною (табл. 2).

Таблиця 2

Середня інтенсивність нетто, істинного фотосинтезу (г CO_2 / (м² посіву • добу)) та їхнього співвідношення у верхніх листках озимої пшениці упродовж фаз онтогенезу колосіння – молочна стиглість залежно від БСУ ($M \pm m$, $n=6$)

№ вар.	Середня інтенсивність фотосинтезу		Нетто / істинний фотосинтез, $\langle \Theta \rangle$ (влП)
	нетто, $\langle P_n \rangle$ (влП)	істинного, $\langle P_g \rangle$ (влП)	
1	$9,17 \pm 1,51$	$17,24 \pm 2,84$	$0,532 \pm 0,002$
2	$1,48 \pm 0,98^1$	$2,73 \pm 1,83^1$	$0,536 \pm 0,002^1$
4	$12,61 \pm 2,21^{1*}$, ²	$23,77 \pm 4,16^{1,2}$	$0,531 \pm 0,002^2$
6	$9,09 \pm 4,56$	$17,09 \pm 8,57$	$0,532 \pm 0,002^2$
8	$12,88 \pm 2,79^2$	$24,06 \pm 5,23^2$	$0,535 \pm 0,001^{1*}$
10	$17,12 \pm 3,02^{1,2}$	$31,41 \pm 5,51^{1,2}$	$0,544 \pm 0,001^{1,2}$
12	$23,97 \pm 3,33^{1,2}$	$44,43 \pm 6,23^{1,2}$	$0,540 \pm 0,002^{1,2}$
14	$2,50 \pm 1,41^1$	$4,45 \pm 2,50^1$	$0,567 \pm 0,001^{1,2}$

Примітка. Індекси ^{1,2} – достовірність різниці щодо варіантів 1, 2, відповідно – $P < 0,050$; ^{1*} – достовірність різниці щодо варіанта 1 – $p = 0,956 - 0,967$. Зміст варіантів 1–14 див. табл. 1

Ймовірно, що закономірності змін (P_n (влП)), (P_g (влП)) за дії БСУ зумовлені принаймні двома факторами: 1) інтенсивністю нетто й істинного фотосинтезу з розрахунку на середній верхній листок ($\langle p^A_{n(ВЛ-К-МС)} \rangle$, $\langle p^A_{g(ВЛ-К-МС)} \rangle$); 2) середнім листковим індексом, а отже, тривалістю життя цих листків (колосіння – молочна стиглість). Такі припущення узгоджуються з положеннями відомої теорії надходження/ відпливу асимілятів [12, 14].

Співвідношення середньої інтенсивності нетто й істинного фотосинтезу у верхніх листках озимої пшениці протягом колосіння – молочної стиглості незначно змінювалось у всіх досліджених варіантах (табл. 2). На контролі величина $\langle \Theta \rangle$ (влП) = $\langle P_n \rangle$ (влП) / $\langle P_g \rangle$ (влП) становила $0,532 \pm 0,002$, тоді як за базової мінеральної системи удобрення (вар. 2) – $0,536 \pm 0,002$. У вар. 4–8 відмічено зменшення зазначеного показника щодо вар. 2, до рівня $0,531 \pm 0,002$ – $0,535 \pm 0,001$, а у вар. 10–14 – збільшення до $0,544 \pm 0,001$ – $0,567 \pm 0,001$. Серед варіантів найбільшу величину $\langle \Theta \rangle$ (влП) виявлено у варіанті екобіом + гідроферт, найменшу – у варіанті з пташиним послідом (вар. 14, 4, відповідно; див. табл. 2).

Загалом, отримані величини $\langle \Theta \rangle$ (влП) узгоджуються з наявними в науковій літературі уявленнями стосовно співвідношень інтенсивності нетто й істинного фотосинтезу в листках рослин протягом періоду формування акцептора асимілятів [11].

На наступному етапі досліджень вивчали закономірності експорту асимілятів із верхніх листків озимої пшениці протягом колосіння – молочної стиглості за дії БСУ. Встановлено, що у контролі, вар. 1, ефективність використання НСВ, ремобілізованих із верхніх листків озимої пшениці упродовж облікового періоду, у формування зернової продуктивності, становила $K_{pНСВ} = -0,006 \pm 0,001$ мг НСВ/ (г сухої речовини колоса • м² посіву) (табл. 3). У вар. 2 відмічено зростання зазначеного показника до величини $-0,004 \pm 0,001$ мг НСВ / (г сухої речовини колоса • м² посіву). За БСУ у вар. 4, 8–14 $K_{pНСВ}$ збільшилася щодо

вар. 2 до рівня $-0,003 \pm 0,001 - 0,023 \pm 0,003$ мг НСВ / (г сухої речовини колоса • м² посіву). Найменша величина K_{pHCB} має місце у вар. 6, тоді як найбільша – у вар. 14: $K_{pHCB} = -0,016 \pm 0,002 - 0,023 \pm 0,003$ мг НСВ / (г сухої речовини колоса • м² посіву) (табл. 3). Негативні величини K_{pHCB} у фазах колосіння – молочної стиглості принаймні частково можуть бути зумовлені переважанням інтенсивності синтезу НСВ над швидкістю відпливу асимілятів до акцептора.

Таблиця 3

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

№ вар.	K_{pHCB} , мг НСВ/ (г сухої речовини колоса • м ² посіву)	$\langle \text{Ад(влП)} \rangle$, доба ⁻¹ • м ⁻² посіву	$\langle \text{F(влП)} \rangle$, м ² листків / г сухої речовини листків посіву
1	-0,006±0,001	8,36±1,84	8,68±0,44
2	-0,004±0,001 ¹	20,66±2,19 ¹	9,01±0,50
4	-0,003±0,001 ¹	21,67±2,50 ¹	10,00±0,59 ^{1,2}
6	-0,016±0,002 ^{1,2}	4,18±2,24 ^{1,2}	9,30±0,20
8	-0,001±0,001 ^{1,2}	16,06±2,90 ^{1,2}	10,02±0,22 ^{1,2*}
10	0,001±0,000 ^{1,2}	24,68±1,67 ^{1,2}	9,91±0,51 ^{1,2}
12	-0,001±0,000 ^{1,2}	42,41±1,59 ^{1,2}	10,75±0,20 ^{1,2}
14	0,023±0,003 ^{1,2}	29,74±1,53 ^{1,2}	9,30±0,50 ^{1,2}

Примітка. Індекси ^{1, 2} – достовірність різниці щодо варіантів 1, 2, відповідно – $P < 0,050$; ^{2*} – достовірність різниці щодо варіанта 2 – $p = 0,972$. Зміст варіантів 1–14 див. табл. 1

Середня донорна активність верхніх листків озимої пшениці упродовж колосіння – молочної стиглості – $\langle \text{Ад(влП)} \rangle$ у всіх варіантах характеризується переважно такою самою спрямованістю, як і K_{pHCB} (див. табл. 3). У вар. 1, 2 $\langle \text{Ад(влП)} \rangle = 8,36 \pm 1,84 - 20,66 \pm 2,19$ доба⁻¹ • м⁻² посіву; за БСУ у вар. 4, 10–14, зазначений показник збільшився на 4,9–105,3 %, тоді як у вар. 6, 8 – зменшився на 22,3–79,8 % щодо вар. 2.

Серед досліджених варіантів відмічено незначні зміни середньої ефективності використання сухої речовини для утворення асиміляційної поверхні верхніх листків (див. табл. 3). Справді, на контролі та серед дослідних варіантів діапазон $\langle \text{F(влП)} \rangle$ становить $8,68 \pm 0,44 - 10,75 \pm 0,20$ м² листків / г сухої речовини листків посіву.

Таким чином, за мінеральної системи удобрення (вар. 2) має місце одночасне збільшення K_{pHCB} , $\langle \text{Ад(влП)} \rangle$, $\langle \text{F(влП)} \rangle$, порівняно з контролем (вар. 1). БСУ у вар. 4, 8–14 зумовили синхронне зростання, тоді як біологізовані технології у вар. 6 – зниження K_{pHCB} і $\langle \text{Ад(влП)} \rangle$ щодо вар. 2. Поряд із тим, за вивчених БСУ (вар. 4–14) не виявлено значних змін $\langle \text{F(влП)} \rangle$, за зіставлення з вар. 2.

Взаємозалежності між кінцевою продуктивністю озимої пшениці й інтенсивністю та ефективністю утворення і відпливу асимілятів із верхніх листків зазначених рослин охарактеризовані кількісно за допомогою двовимірного кореляційного аналізу. Як результативну ознаку X обрано середній вміст сухої речовини зерен у колосі з розрахунку на 1 м² посіву (фаза повної стиглості, m_{I3} ; табл. 4). Факторіальні ознаки надходження асимілятів: $\langle \text{Pn(влП)} \rangle - Y1$, $\langle \text{Pg(влП)} \rangle - Z1$, $\langle \text{Θ(влП)} \rangle - U1$. Факторіальні ознаки відпливу асимілятів: $K_{pHCB} - Y2$, $\langle \text{Ад(влП)} \rangle - Z2$, $\langle \text{F(влП)} \rangle - U2$. Масиви даних результативної, факторіальних ознак формували з даних пар варіантів: 1) вар. 1 (“0-доза” удобрення) – вар. 2 (“доза 1” мінерального удобрення); 2) вар. 2 (“0-доза” БСУ) – вар. 2n (“доза 1” БСУ).

Встановлено, що за зіставлення вар. 1–2 немає кореляції між m_{I3} та $\langle \text{Pn(влП)} \rangle$, $\langle \text{Pg(влП)} \rangle$ (табл. 5). У парах варіантів 2–4...2–12 відмічено прямо пропорційні співвідношення між переліченими показниками – $r_{x1y1} = r_{x1z1} = 0,81 - 0,91$; $P < 0,02 - 0,10$. За зіставлення вар. 2–14 коефіцієнти кореляції між m_{I3} та $\langle \text{Pn(влП)} \rangle$, $\langle \text{Pg(влП)} \rangle$ характеризуються низьким рівнем значимості ($r_{x1y1} = r_{x1z1} = 0,60 - 0,61$; $p = 0,872 - 0,879$).

Таблиця 4

Вміст сухої речовини в колосі озимої пшениці залежно від БСУ (г/ м² посіву; $M \pm m$, $n=6$)

№ вар.	Вміст сухої речовини	№ вар.	Вміст сухої речовини
1	368,30±24,77	8	667,60±40,57 ^{1,2}
2	577,12±44,75 ¹	10	718,25±30,82 ^{1,2}
4	654,18±40,95 ^{1,2}	12	776,14±21,69 ^{1,2}
6	687,76±46,66 ^{1,2}	14	742,83±27,41 ^{1,2}

Примітка. Індекси ^{1, 2} – достовірність різниці щодо варіантів 1, 2 відповідно – $P < 0,050$. Вміст варіантів 1–14 див. табл. 1

Таблиця 5

Двовимірна кореляційна залежність між вмістом сухої речовини у зерні озимої пшениці (г/ м² посіву) та середньою інтенсивністю нетто, істинного фотосинтезу (г СО₂/ (м² посіву • добу)), їхнім співвідношенням у верхніх листках рослин за дії БСУ

Пари варіантів, які зіставляються	$r_{x_1y_1}$	$r_{x_1z_1}$	$r_{x_1u_1}$
1–2	0,01; $p=0,016$	0,01; $p=0,008$	0,76; $P < 0,10$
2–4	0,82; $P < 0,05$	0,82; $P < 0,05$	0,48; $p=0,729$
2–6	0,85; $P < 0,05$	0,85; $P < 0,05$	0,45; $p=0,692$
2–8	0,81; $P < 0,10$	0,81; $P < 0,10$	0,63; $p=0,897$
2–10	0,89; $P < 0,02$	0,89; $P < 0,02$	0,90; $P < 0,02$
2–12	0,91; $P < 0,02$	0,91; $P < 0,02$	0,75; $P < 0,10$
2–14	0,61; $p=0,879$	0,60; $p=0,872$	0,81; $P < 0,10$

Примітка. $r_{x_1y_1}$, $r_{x_1z_1}$, $r_{x_1u_1}$ – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними $x_1 - m_{I_3}$, $y_1 - \langle \Theta(\text{влП}) \rangle$, $z_1 - \langle P_g(\text{влП}) \rangle$, $u_1 - \langle \Theta(\text{влП}) \rangle = \langle P_n(\text{влП}) \rangle / \langle P_g(\text{влП}) \rangle$; p – достовірність коефіцієнта кореляції; $P < 0,02$ – $P < 0,10$ – достовірність коефіцієнта кореляції за рівнів значимості 0,02–0,10. Вміст варіантів 1–14 див. табл. 1

У парі вар. 1–2 виявлено позитивні взаємозалежності між m_{I_3} і $\langle \Theta(\text{влП}) \rangle$: $r_{x_1u_1} = 0,76$; $P < 0,10$. Подібні закономірності мають місце за зіставлення вар. 2–10, 2–12, 2–14: $r_{x_1u_1} = 0,75 - 0,90$; $P < 0,02 - 0,10$. Поряд із тим, за порівняння вар. 2–4, 2–6, 2–8 немає кореляції між зазначеними показниками: $r_{x_1u_1} = 0,45 - 0,63$; $p = 0,692 - 0,897$ (табл. 5).

За зіставлення вар. 1–2 відмічено позитивну кореляцію між m_{I_3} та K_{pHCB} , $\langle \text{Ад}(\text{влП}) \rangle$: $r_{x_1y_2}$, $r_{x_1z_2} = 0,80 - 0,93$; $P < 0,01 - 0,10$ (табл. 6). У парах вар. 2–4, 2–8...2–14 зазначені показники також поєднані прямо пропорційними співвідношеннями: $r_{x_1y_2}$, $r_{x_1z_2} = 0,55 - 0,91$; $p = 0,810$; $P < 0,02 - 0,10$. За зіставлення вар. 2–6 – $r_{x_1y_2}$, $r_{x_1z_2} = -0,03 - -0,01$; $p = 0,024 - 0,048$. Прямо пропорційні співвідношення між m_{I_3} і $\langle F(\text{влП}) \rangle$ мають місце за порівняння вар. 1–2, а також вар. 2–4...2–14: $r_{x_1u_2} = 0,63 - 0,93$; $p = 0,899 - 0,909$, $P < 0,01 - 0,10$. (табл. 6).

Результати двовимірного кореляційного аналізу засвідчили, що підвищення кінцевої продуктивності озимої пшениці (m_{I_3}) за базової мінеральної системи удобрення щодо контролю (вар. 2 проти вар. 1) принаймні до певної міри зумовлене підвищенням співвідношення $\langle \Theta(\text{влП}) \rangle = \langle P_n(\text{влП}) \rangle / \langle P_g(\text{влП}) \rangle$ і не пов'язане зі змінами $\langle P_n(\text{влП}) \rangle$, $\langle P_g(\text{влП}) \rangle$ (колосіння – молочна стиглість). Збільшення вмісту сухої речовини у колосі озимої пшениці за БСУ у вар. 4–12, порівняно з вар. 2, значною мірою спричинене односпрямованим підвищенням $\langle P_n(\text{влП}) \rangle$, $\langle P_g(\text{влП}) \rangle$. При цьому продуктивність колосу рослин у вар. 10, 12, очевидно, істотно залежить від $\langle \Theta(\text{влП}) \rangle$. У вар. 14 лише останній серед перелічених показників може претендувати на роль фактора, який забезпечує підвищення m_{I_3} , щодо вар. 2.

Збільшення вмісту сухої речовини у колосі озимої пшениці за всіх досліджених систем удобрення, порівняно з контролем, супроводжується відповідними змінами показників ефективності використання й інтенсивності впливу асимілятів із верхніх

листіків рослин – K_{pHCB} , $\langle \text{Ад(влП)} \rangle$, $\langle \text{F(влП)} \rangle$ (колосіння – молочна стиглість). Тим не менше, збільшення $m_{тб}$ у вар. 6, щодо вар. 2, відбувається побіжно зі зростанням лише $\langle \text{F(влП)} \rangle$.

Таблиця 6

Коефіцієнти двовимірної кореляції між зерною продуктивністю озимої пшениці та показниками експорту асимілятів з верхніх листків рослин за БСУ

Пари варіантів, які зіставляються	$r_{x_1y_2}$	$r_{x_1z_2}$	$r_{x_1u_2}$
1 – 2	0,80; P<0,10	0,93; P<0,01	0,63; p=0,899
2 – 4	0,88; P<0,02	0,81; P<0,05	0,91; P<0,02
2 – 6	-0,03; p=0,048	-0,01; p=0,024	0,76; P<0,10
2 – 8	0,86; P<0,05	0,55; p=0,810	0,84; P<0,05
2 – 10	0,83; P<0,05	0,85; P<0,05	0,86; P<0,05
2 – 12	0,78; P<0,10	0,91; P<0,02	0,93; P<0,01
2 – 14	0,81; P<0,05	0,91; P<0,02	0,64; p=0,909

Примітка. $r_{x_1y_2}$, $r_{x_1z_2}$, $r_{x_1u_2}$ – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними $x_1 - m_{тб}$, $y_2 - K_{pHCB}$, $z_2 - \langle \text{Ад(влП)} \rangle$, $u_2 - \langle \text{F(влП)} \rangle$; p – достовірність коефіцієнта кореляції; P<0,01 – P<0,10 – достовірність коефіцієнта кореляції за рівнів значимості 0,01–0,10. Зміст варіантів 1–14 див. табл. 1

Таким чином, вивчення взаємозалежностей між кінцевою продуктивністю колоса озимої пшениці й інтенсивністю, ефективністю надходження / відпливу асимілятів з верхніх листків упродовж фаз онтогенезу колосіння – молочна стиглість, є важливим для розуміння закономірностей продукційного процесу в зазначених рослинах за дії БСУ. На увагу заслуговує встановлений факт тісних прямо пропорційних взаємозалежностей між приростами інтенсивності нетто, істинного фотосинтезу у верхніх листках і вмісту сухої речовини в колосі озимої пшениці у варіантах із застосуванням БСУ, порівняно з базовою мінеральною системою удобрення. У значно меншій кількості дослідних варіантів відмічено позитивні взаємозалежності між кінцевою продуктивністю колоса та співвідношенням нетто / істинний фотосинтез. За переважної більшості застосованих БСУ збільшення вмісту сухої речовини у колосі спричинене зростанням ефективності використання неструктурних вуглеводів, ремобілізованих із верхніх листків озимої пшениці та середньої донорної активності зазначених листків упродовж колосіння – молочної стиглості. За вивчених БСУ мають місце чітко виражені позитивні взаємозалежності між кінцевою продуктивністю колоса та середньою ефективністю утворення асиміляційної поверхні верхніх листків.

Отримані результати у перспективі можуть бути використані для створення часткових математичних моделей продукційного процесу в озимій пшениці за дії БСУ.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
2. Кириций Д. А. Роль акцепторов ассимилятов в регуляции фотосинтеза и распределения углерода в растении // Физиология и биохимия культ. растений. 2003. Т. 35. № 5. С. 382–391.
3. Крупа Н. М., Кірізі́й Д. А. Депонувальна функція стебла як складова продукційного процесу озимої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. 2011. Т. 43. № 4. С. 324–331.
4. Лакін Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
5. Майсура́н Н. А. Практикум по растениеводству. М.: Колос, 1970. 446 с.
6. Методы биохимического исследования растений / [Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И. и др.]; под ред. А. И. Ермакова. [2-е изд., перераб. и доп.].

- Л.: Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1972. 430 с.
7. Моргун В. В., Прядкина Г. А. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы // Физиология растений и генетика. 2014. Т. 46. № 4. С. 279–301.
 8. Петербургский А. В. Практикум по агрономической химии. М.: Колос, 1968. 496 с.
 9. Сирота Ф. Н. Основи аналітичної хімії та сільськогосподарський аналіз. К.: Вища школа, 1970. 222 с.
 10. Стасик О. О., Кірізій Д. А. Регуляторні зв'язки і лімітувальні чинники в системі фотосинтез – продукційний процес та перспективи їх оптимізації // Физиология и биохимия культ. растений. 2011. Т. 43. № 3. С. 226–238.
 11. Торнли Дж. Г. М. Математические модели в физиологии растений / пер. с англ. Д.М. Гродзинского. К.: Наук. думка, 1982. 312 с.
 12. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения / [пер. с англ. Н. Л. Гудскова, Н. В. Обручевой, К. С. Спекторова, С. С. Чайновой]; под ред. А.Т. Мокроносова. М.: Агропромиздат, 1989. 460 с.
 13. Bennett E. Roberts J. A., Wagstaff C. Manipulating resource allocation in plants // J. Exp. Bot. 2012. Vol. 63. N 9. P. 3391–3400.
 14. Hikosaka K. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover // Ann. Bot. 2005. Vol. 95. N 3. P. 521–533.
 15. 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. Vol. 62. N 2. P. 469–486.
 16. Slewinski T. L. Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: a target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production // J. Exp. Bot. 2012. Vol. 63. N 13. P. 4647–4670.

Стаття: надійшла до редакції 29.12.16

доопрацьована 30.05.17

прийнята до друку 02.06.17

EAR PRODUCTIVITY, EFFICIENCY OF ASSIMILATES FORMATION AND EXPORT FROM WINTER WHEAT LEAVES UPON CONDITIONS OF BIOLOGICAL FERTILIZER SYSTEMS

A. Dubitsky, O. Kachmar, A. Dubitska, M. Shcherba

*Institute of Agriculture of Carpathian Region, NAAS of Ukraine
5, Hrushevskiy St., v. Obroshyne, Lviv District 81115, Ukraine
e-mail: oksanaostrowska@ukr.net*

With the help of the two-dimensional correlation analysis, there has been studied the relationships between the average intensity of the net and gross photosynthesis, their ratios, as well as the indicators of the export efficiency of assimilates from the upper leaves (the phases of ontogenesis earing – milk ripeness), and productivity of winter wheat ears (dry matter content in the ear; full maturity) among the biological fertilizer systems (BFS). It has been established, that the application of the BFS leads to the consistent increase in grain productivity, average intensity of the net and gross photosynthesis into the plants upper leaves, compared with mineral fertilizer system. The increase in dry matter content into the

ear of winter wheat under the influence of the BFS has been accompanied with the increase in the efficiency of use and intensity of outflow of assimilates from the upper donor leaves, in comparison with the mineral fertilizer system. The results of research show an important role of processes of inflow and outflow of assimilates from the upper leaves of winter wheat during the period of grain maturation in the formation of ear productivity under the BFS.

Keywords: *Triticum aestivum* L., winter wheat, biological systems of fertilizers, net and gross photosynthesis, dry matter content, correlation analysis