

<https://doi.org/10.15407/frg2024.04.343>

УДК 633.111+581.148

ВПЛИВ ЗМЕНШЕННЯ АСИМІЛЯЦІЙНОЇ ПОВЕРХНІ ЛИСТКІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ РІЗНИХ СОРТІВ ВПРОДОВЖ ПЕРІОДУ ЦВІТІННЯ—МОЛОЧНО-ВОСКОВА СТИГЛІСТЬ НА НАЛИВАННЯ ЗЕРНА

Г.О. ПРЯДКІНА, Н.М. МАХАРИНСЬКА, М.В. ТАРАСЮК

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України,
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: galpryadk@gmail.com*

У значній частині сільськогосподарських ґрунтів світу кількість азоту, необхідного для росту й розвитку рослин, є недостатньою. Однією з альтернатив збільшенню внесення азотних добрив, особливо з огляду на їхню вартість і затрати під час внесення, може бути використання сортів пшениці з високою здатністю до ремобілізації азоту з вегетативних частин рослин в якості джерела цього елемента для наливання зерна. Накопичення запасів азоту в зерні здебільшого визначається ремобілізацією його з листків, оскільки поглинання азоту коренями після цвітіння в незрошуваних польових культур зазвичай невисоке. Зважаючи на те, що генотипи пшениці з покращеною ефективністю ремобілізації поживних речовин можуть бути краще пристосовані до різних умов вирощування, було оцінено вплив зменшення асиміляційної поверхні листків головного пагона впродовж періоду цвітіння—молочно-воскова стиглість на масу зернівок у різних сортів озимої пшениці з метою виявлення ознак для використання в селекції на високу врожайність. Опосередковане оцінювання реутилізації поживних речовин з листків у процесі старіння проводили за зменшенням маси сухої речовини зелених листків, розташованих нижче від прапорцевого, головного пагона рослин озимої пшениці й валової кількості хлорофілу в них упродовж періоду цвітіння—молочно-воскова стиглість у 2019/20—2022/23 рр. Встановлено, що обидва показники, залежали від умов року і в 2021 р. були найменшими порівняно з двома іншими роками. Також спостерігали й сортові відмінності. Так, у сортів сучасної селекції Київська 17 та Городниця втрати маси сухої речовини листків і валової кількості хлорофілу в них за цей період у середньому були вищими, ніж у сорту більш ранньої селекції Смуглянка в 2020 та 2022 рр. та в сорту Почайна в 2022 р. Маса 1000 зерен з колоса головного пагона сучасних сортів озимої пшениці в середньому за три роки досліджень мала тенденцію до вищих, ніж у сорту Смуглянка, значень — в перших вона варіювала від 44,8 до 48,3 г, а в останнього становила 41,1 г. Аналіз тісноти кореляційного зв'язку маси 1000 зерен зі зменшенням маси сухої речовини зелених листків, розташованих нижче від прапорцевого, й валової кількості хлорофілу в них упродовж періоду цвітіння—молочно-воскова стиглість показав, що для кожного із сортів існує позитивна залежність з обома показниками (коефіцієнти детермі-

Цитування: Прядкіна Г.О., Махаринська Н.М., Тарасюк М.В. Вплив зменшення асиміляційної поверхні листків озимої пшениці різних сортів впродовж періоду цвітіння—молочно-воскова стиглість на наливання зерна. *Фізіологія рослин і генетика*. 2024. 56, № 4. С. 343—352. <https://doi.org/10.15407/frg2024.04.343>

нації варіювали від 0,54 до 0,89). Отже, всі досліджені сорти, незалежно від терміну селекції, характеризувалися ефективною ремобілізацією поживних речовин з листків. Отримані дані засвідчують, що створення нових сортів, які мають вищу здатність до ремобілізації поживних речовин з вегетативних органів, зокрема азоту, є важливим чинником збільшення виробництва пшениці за менших витрат на її вирощування. Сорти пшениці з вищим коефіцієнтом реутилізації азоту з листків можуть бути цінним вихідним матеріалом для селекції.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., старіння листків, наливання зерна, хло-рофіл, реутилізація.

Джерелами для наливання зерна в пшениці є поживні речовини різного походження [1]. Здебільшого це неструктурні розчинні вуглеводи [2–3]. За оптимальних умов завдяки неструктурним вуглеводам, які утворюються внаслідок поточного фотосинтезу листків, формується до 90–95 % вуглеводів у зерні пшениці [4]. За дії абіотичних стресів, зокрема посухи або підвищених температур, накопичені в різних органах рослин у період до цвітіння неструктурні вуглеводи також пізніше можуть бути використані для наливу зернівок [5, 6]. Згідно з літературними даними, за умов тривалої посухи ремобілізація водорозчинних вуглеводів під час наливання зерна може забезпечити від 20 до 50 % і навіть більше від кінцевої маси зерна [7–10].

Азотовмісні сполуки, які роблять хоч і менший (10–30 %), ніж вуглеводи, внесок у масу зерна, проте також є важливим джерелом для наливу зерна пшениці, оскільки саме вони є основою формування клейковинно-білкового комплексу [11, 12]. Усі вегетативні частини рослин пшениці, включно з листками, стеблом і коренем, до початку цвітіння накопичують азот, який у подальшому може слугувати його джерелом під час наливання зерна. Цей елемент є важливою поживною речовиною, що необхідна в значній кількості для росту й розвитку рослин, однак у більшості ґрунтів його кількість недостатня. Вважається, що накопичення запасів азоту в зерні переважно залежить від ремобілізації з листків, оскільки поглинання азоту коренями після цвітіння в незрошуваних польових культурах зазвичай низьке [11, 13]. Джерелом азоту для наливання зерна в листках пшениці є переважно продукти руйнування фотосинтетичного апарату хлоропластів, зокрема ферментні та структурні білки. Встановлено, що відсоток ремобілізації азотовмісних сполук, які накопичуються у вегетативних тканинах до цвітіння, в пшениці може сягати 90 % [14].

Ремобілізація азоту з вегетативних тканин пшениці до зерна, що розвивається, значною мірою залежить від генетичних факторів і чинників навколишнього середовища [11, 15]. Так, дослідження фізіологічних і генетичних зв'язків між часом цвітіння, старінням листків, наливанням зерна та масою окремого зерна в інбредних ліній пшениці й спельти показало, що швидке старіння листків скорочувало тривалість періоду наливання зерна, проте сприяло не лише його пришвидшенню, а й поглинанню води зерном [16].

Вихідним припущенням даної роботи було те, що генотипи з ефективнішою ремобілізацією поживних речовин краще пристосо-

вані до різних умов вирощування і можуть бути рекомендовані для майбутніх селекційних програм щодо отримання сортів з поліпшеною адаптивністю до умов середовища.

Метою нашої роботи було дослідити у різних сортів озимої пшениці вплив зменшення асиміляційної поверхні листків головного пагона упродовж періоду цвітіння—молочно-воскова стиглість на масу зернівок для виявлення ознак, які можна використати в процесі селекції на високу врожайність.

Методика

Дослідження проведено впродовж трьох вегетаційних сезонів (2019/20—2022/23 рр.) на ділянках сортовипробування пшениці озимої у Дослідному сільськогосподарському виробництві Інституту фізіології рослин і генетики НАН України (с-ще Глеваха, Київська обл.). Матеріалом для досліджень слугували чотири середньостиглі й середньоранні (вегетаційний період 278—285 днів) сорти пшениці озимої м'якої: Київська 17, Городниця, Почайна та Смуглянка. Перші три з них — це сучасні високопродуктивні сорти, зареєстровані в Державному реєстрі в 2017—2020 рр., четвертий — сорт селекції 2008 р., який широко використовується до цього часу. Крім того, дані сорти відрізняються за вмістом білка в зерні: у сорту Київська 17 його вміст становить 12,6—13,3 %, у сортів Городниця й Почайна — 13,6—13,9 %, у сорту Смуглянка — 13,0—14,4 %.

Ґрунти під посівами світло-сірі, опідзолені, легкосуглинкові. Норми висіву насіння, агротехніка й догляд за посівами — загальноприйняті для цієї культури в лісостеповій агрокліматичній зоні [17]. Облікова площа кожного з трьох повторень становила 10 м².

Морфометричні показники визначали на 10 головних пагонах, спектрофотометричні — у середніх пробах листків, сформованих з цих пагонів. Для визначення маси сухої речовини окремих органів рослин зразки фіксували в сушильній шафі за температури 105 °С впродовж трьох годин, далі досушували до постійної маси за температури 85 °С. Площу повністю сформованих листків обчислювали добутком ширини листової пластинки й довжини з коефіцієнтом 0,75. Показники зернової продуктивності колоса головного пагона обчислювали на 20 пагонах.

Сумарний вміст хлорофілів ($a + b$) визначали у середній пробі зелених листків безмацераційним методом екстракцією пігментів із висічок диметилсульфоксидом за методом Wellburn [18]. Вміст пігментів перераховували на суху речовину зважаючи на розведення та масу листків. Повторність визначення — триразова. Валову кількість хлорофілу в листках пагона обчислювали як добуток вмісту хлорофілу й маси листків.

Оскільки процес старіння листків, який супроводжується деградацією макромолекул, починається через 8—16 днів після цвітіння [14], досліджувані показники реєстрували у фазі цвітіння й молочно-воскової стиглості зерна, різниця між якими в роки досліджень становила 13—14 днів. Як опосередкований показник ремобілізації поживних речовин використовували різницю маси сухої речовини

розташованих під прапорцевим зелених листків головного пагона й різницю вмісту хлорофілу в них за період цвітіння—молочно-воскової стиглості. Фенологічні спостереження за фазами розвитку рослин здійснювали за зовнішніми морфологічними змінами сформованих органів.

Погодні умови років, в які проводили дослідження, істотно відрізнялись. У квітні 2020 р. середньомісячна температура повітря перевищувала на 1,2 °С багаторічну норму, а в наступні два роки, навпаки, була нижчою (приблизно на 2 °С) за норму. Температура в травні 2020 р. (період закладання репродуктивних органів) була значно нижчою за норму — на 2,8 °С, а в 2021 і 2022 рр. дещо меншою — на 1,2—1,4 °С. У червні 2020 р. (період наливання зерна) температура значно перевищувала норму (3,5 °С), порівняно з двома наступними роками (на 1,8—2,2 °С). Дію підвищених температур у цей період посилювала менша за кліматичну норму кількість опадів. В середньому за три роки досліджень найнесприятливіші умови спостерігали в 2020 р., а найсприятливіші — в 2021 р.

Статистичну обробку результатів здійснювали з використанням програми «Microsoft Excel» згідно із загальноприйнятими методами варіаційної статистики. На рисунках і в таблицях наведені значення середніх арифметичних і стандартних похибок ($x \pm SE$). Різницю між середніми вважали вірогідною за $p \leq 0,05$.

Результати та обговорення

За оптимальних умов навколишнього середовища наливання зернівок у рослин пшениці відбувається переважно завдяки поточному фотосинтезу прапорцевого листка пшениці [19]. Листки, розташовані нижче прапорцевого, мають високий фотосинтетичний потенціал у період до цвітіння, а пізніше — починається їх відмирання. Ознакою старіння листків є зменшення площі листкової пластинки, пов'язане з деградацією хлорофілу.

Площа зелених листків, розташованих нижче прапорцевого, на головному пагоні рослин озимої пшениці залежала від генотипу, фази розвитку й умов року. Найвищі значення в усі роки досліджень спостерігали в сорту Київська 17 порівняно з іншими сортами у відповідну фазу розвитку (таблиця).

У фазу молочно-воскової стиглості у всіх сортів спостерігали істотне скорочення площі зелених листків, розташованих нижче прапорцевого, порівняно з фазою цвітіння. Це зниження менше залежало від сортових особливостей, проте значно змінювалось за роками. Найменшим воно було за сприятливих умов 2021 р. — на 15—22 %, тоді як у два інших роки це зменшення було істотно вищим — у середньому в 2 рази (див. таблицю).

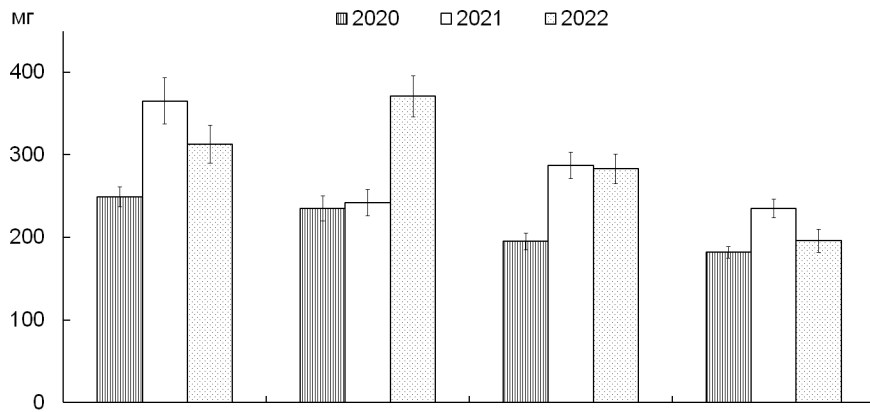
Маса сухої речовини зелених листків, розташованих нижче прапорцевого, у рослин всіх чотирьох сортів у фазу цвітіння коливалась від 182 до 365 мг, залежно від умов року (рис. 1, а). У сучасних сортів у роки зі сприятливішими умовами вегетації (2021 і 2022 рр.) маса сухої речовини листків на 13—175 мг перевищувала відповідні значення сорту Смуглянка.

ВПЛИВ ЗМЕНШЕННЯ АСИМІЛЯЦІЙНОЇ ПОВЕРХНІ ЛИСТКІВ

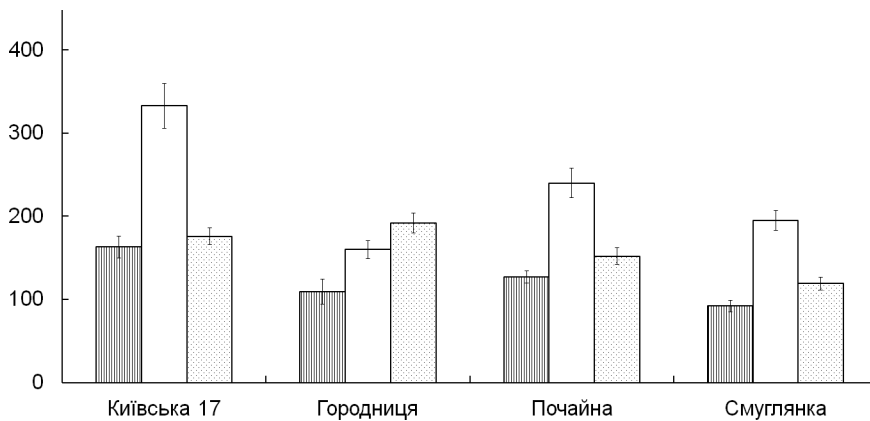
Площа (см²) зелених листків, розташованих нижче прапорцевого, головного пагона рослин озимої пшениці у фазі цвітіння й молочно-воскової стиглості (МВС) зерна

Рік	Фаза	Сорт			
		Київська 17	Городниця	Почайна	Смуглянка
2020	Цвітіння	58,2±3,8 ^a	50,7±2,1 ^a	44,6±2,5 ^b	39,8±3,8 ^b
	МВС	26,4±2,3 ^a	22,7±2,8 ^a	18,9±3,1 ^a	17,2±2,9 ^a
	% у МВС порівняно з цвітінням	45,4	44,8	42,4	43,2
2021	Цвітіння	92,4±5,3 ^a	69,9±3,5 ^b	73,6±5,4 ^b	61,7±4,3 ^c
	МВС	75,9±4,3 ^a	55,7±5,4 ^b	57,4±3,6 ^b	52,3±5,1 ^b
	% у МВС порівняно з цвітінням	82,1	79,7	78,0	84,8
2022	Цвітіння	72,9±2,6 ^a	70,5±4,3 ^a	56,9±3,5 ^a	44,0±5,1 ^a
	МВС	40,0±4,7 ^a	32,3±3,3 ^a	32,5±3,0 ^a	24,7±3,2 ^b
	% у МВС порівняно з цвітінням	54,9	45,8	57,1	56,1

Примітка. Значення, позначені однаковими латинськими літерами, в кожен окрему фазу в певні роки, між сортами різнились неістотно за $p \leq 0,05$.



a



b

Рис. 1. Маса (мг) сухої речовини зелених листків, за винятком прапорцевого, головного пагона рослин озимої пшениці у фазі цвітіння (a) й молочно-воскової стиглості зерна (b)

У фазу молочно-воскової стиглості маса сухої речовини листків, як і їх площа, була меншою порівняно з фазою цвітіння і більше залежала від погодних умов року, ніж від сортових особливостей (див. рис. 1, а). Умови 2021 р. сприяли найменшому зниженню маси сухої речовини листків у фазу молочно-воскової стиглості, за винятком сорту Городниця, в якого це зменшення було на рівні значень 2022 р. (див. рис. 1, б).

Втрати маси сухої речовини зелених листків, розташованих нижче прапорцевого, за період цвітіння—молочно-воскова стиглість зерна в 2021 р. були найменшими, порівняно з двома іншими роками (рис. 2). У сортів сучасної селекції Київська 17 і Городниця втрати маси сухої речовини листків за цей період у середньому були вищими, ніж у сорту Смуглянка в 2020 та 2022 рр., у сорту Почайна — лише у 2022 р.

Масу 1000 зерен з колоса головного пагона характеризує виповненість і розміри зернівки. У сучасних сортів озимої пшениці в середньому за три роки досліджень цей показник мав тенденцію до ви-

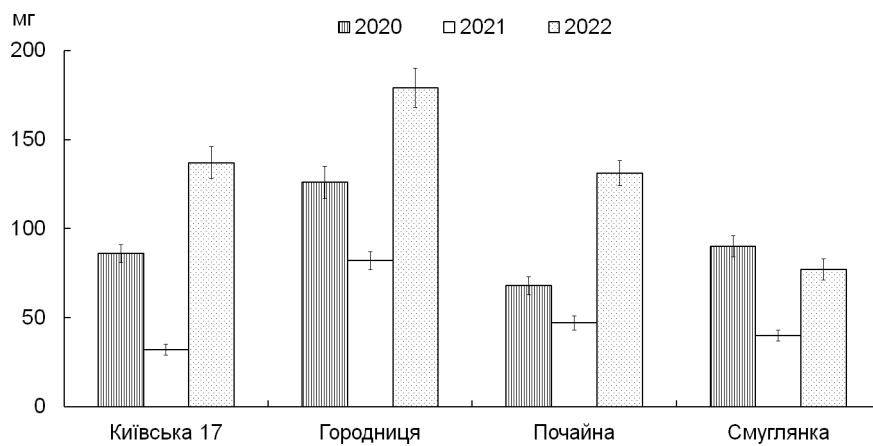


Рис. 2. Маса (мг) втраченої сухої речовини зелених листків, розташованих нижче за прапорцевий, головного пагона рослин озимої пшениці в період цвітіння—молочно-воскова стиглість зерна

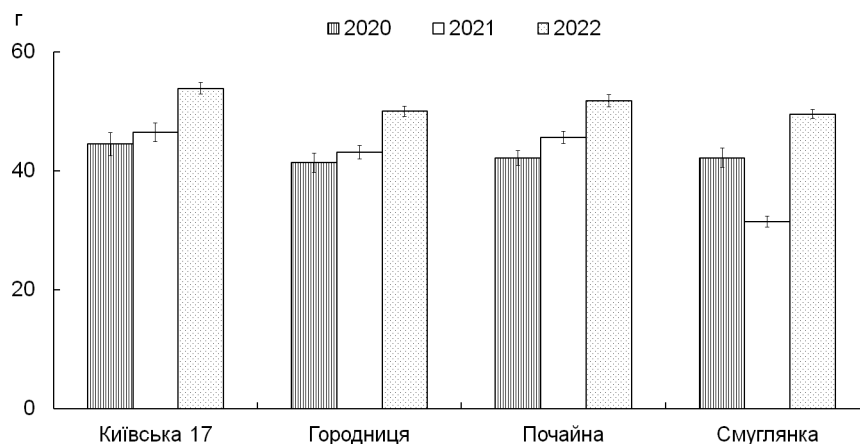


Рис. 3. Маса 1000 зерен (г) з колоса головного пагона рослин озимої пшениці

ших, ніж у сорту Смуглянка, значень — в перших вона варіювала від 44,8 до 48,3 г, а в останнього становила 41,1 г (рис. 3).

Оскільки ремобілізація азотовмісних сполук з вегетативних тканин пшениці до зерна, що розвивається, значною мірою залежить від генетичних факторів і чинників навколишнього середовища [15, 12], ми проаналізували зв'язок між масою 1000 зерен з колоса головного пагона рослин озимої пшениці та кількістю втраченої маси сухої речовини зелених листків, розташованих нижче прапорцевого, за період цвітіння—молочно-воскова стиглість зерна. Крім цього, з огляду на те, що в хлоропластах міститься близько 80 % азоту листка [20, 21], було оцінено тісноту кореляційного зв'язку з опосередкованим показником руйнування хлоропластів — зменшенням валової кількості хлорофілу в листках упродовж періоду цвітіння—молочно-воскова стиглість. Аналіз тісноти такого зв'язку показав, що для кожного із сортів існує позитивна залежність з обома показниками (рис. 4). Хоча тіснота кореляції з кількістю втраченої сухої речовини зелених

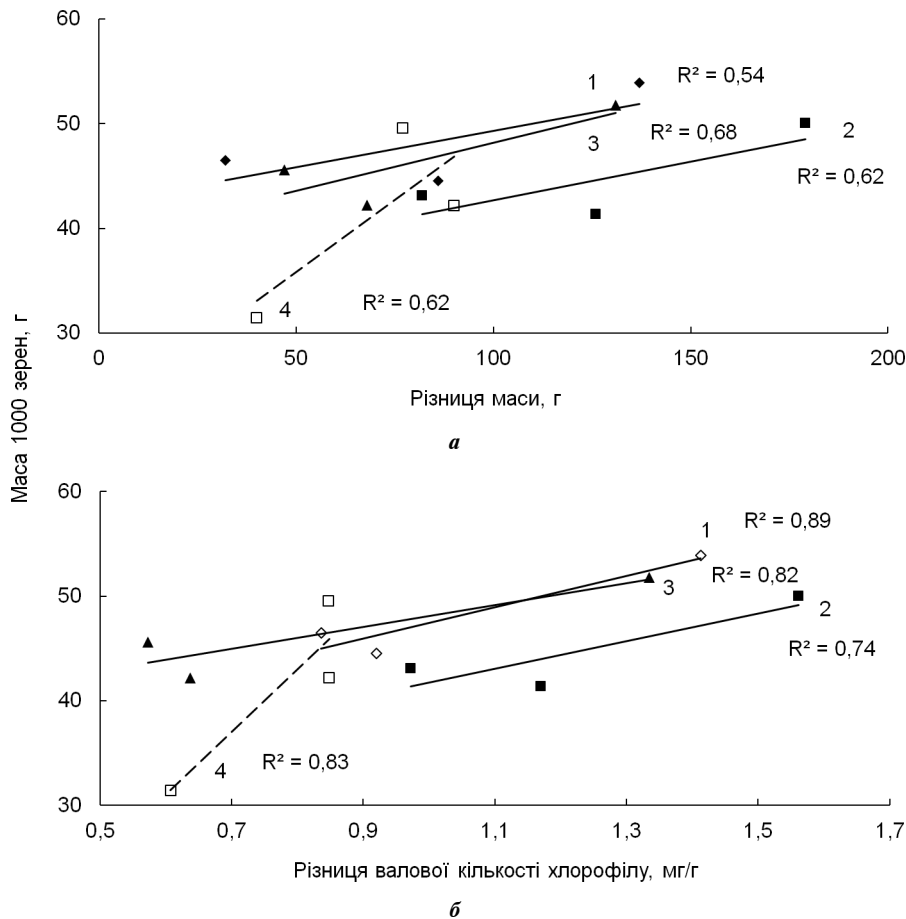


Рис. 4. Залежність маси 1000 зерен з колоса головного пагона різних сортів озимої пшениці від маси втраченої сухої речовини зелених листків, розташованих нижче прапорцевий, (а) і від зменшення валової кількості хлорофілу в них (б) в період цвітіння—молочно-воскова стиглість зерна:

1 — Київська 17; 2 — Городниця; 3 — Почайна; 4 — Смуглянка

листіків упродовж періоду цвітіння—молочно-воскова стиглість була меншою (рис. 4, а), ніж з різницею валової кількості хлорофілу (рис. 4, б), це зменшення було статистично недостовірним через малий об'єм вибірки даних (три роки).

Встановлено, що всі досліджені сорти, незважаючи на термін селекції, характеризуються ефективною ремобілізацією поживних речовин з листків. Не гірша, ніж у сучасних генотипів, адаптивність сорту Смуглянка є наслідком його широкого використання дотепер.

Оскільки азот у ґрунті часто є обмежувальним чинником росту рослин, а для включення неорганічного азоту в азотовмісні органічні сполуки необхідна значна кількість енергії [22], то ремобілізація поживних речовин із старіючих листків є важливою складовою високої продуктивності пшениці та/або якості її зерна. Розвиненіший фотосинтетичний (асиміляційний) апарат до фази цвітіння й пізніша деградація компонентів фотосинтетичного білка [23] є джерелом азоту для наливання зерна.

Отже, реутилізація пластичних речовин з листків у процесі старіння є важливим фізіологічним процесом, пов'язаним з потенціалом урожайності та харчовою цінністю зерна. Становлять інтерес роботи щодо дослідження генів, які одночасно впливають на старіння листків і масу зерна. Так, аналіз мутантів м'якої пшениці TILLING показав, що ген *TaNAM-A1* відіграє вирішальну роль у регулюванні старіння листків, а також впливає на довжину колоса й розмір зернівок [24]. Зокрема показано, що три гаплоїдних генотипи (дикий тип пшениці, який містить ген *TaNAM-A1a*, та 2 її сорти з геном *TaNAM-A1d*, що мають дві мутації в кодувальній послідовності ДНК *TaNAM-A1*), характеризувались активацією експресії генів, залучених до деградації макромолекул і ремобілізації мінеральних поживних речовин.

Таким чином, створення нових сортів, які різняться вищою здатністю до ремобілізації поживних речовин з вегетативних органів, зокрема азоту, може бути важливим чинником збільшення виробництва пшениці за менших витрат на її вирощування. Сорти пшениці, які мають вищий коефіцієнт реутилізації азоту, в тому числі з листків, можуть бути цінним вихідним матеріалом для селекції.

REFERENCES

1. Spiertz, J.H.J. (1978). Grain production and assimilate utilization in relation to cultivar characteristics, climatic factors and nitrogen supply. Doctoral thesis. Wageningen. 35 p.
2. Schnyder, H. (1993). The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling—a review. *The New Phytol.*, 123 (2), pp. 233-245. <http://www.jstor.org/stable/2557991>
3. Wakabayashi, Y., Morita, R., Yamagishi, J. & Aoki, N. (2022). Varietal difference in dynamics of non-structural carbohydrates in nodal segments of stem in two varieties of rice (*Oryza sativa* L.) at pre- and post-heading stages. *Plant Prod. Sci.*, 25 (1), pp. 30-42. <https://doi.org/10.1080/1343943X.2021.1914513>
4. Evans, L.T., Wardlaw, I.F. & Fisher, R.A. (1975). Wheat / crop physiology: some case histories. Evans, L.T. (Ed.) (pp. 101-149). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
5. Bancal, M.-O., Robert, C. & Ney, B. (2007). Modelling wheat growth and yield losses from late epidemics of foliar diseases using loss of green leaf area per layer and pre-anthesis reserves. *Ann. Bot.*, 100 (4), pp. 777-789. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm163>

6. Morgun, V.V., Tarasiuk, M.V., Priadkina, G.A. & Stasik, O.O. (2022). Depositing capacity of winter wheat stem segments under natural drought during grain filling in Ukrainian Forest Steppe conditions. *Biosys. Divers.*, 30 (2), pp. 163-172. <https://doi.org/10.15421/012217>
7. van Herwaarden, A.F., Angus, J.F., Richards, R.A. & Farquhar, G.D. (1998). 'Haying-off', the negative grain yield response of dryland wheat to nitrogen fertiliser II. Carbohydrate and protein dynamics. *Crop Pas. Sci.*, 49, pp. 1083-1094. <https://doi.org/10.1071/A97040>
8. Rebetzke, G., Van Herwaarden, A., Jenkins, C., Weiss, M., Lewis, D. & Ruuska, S. (2008). Quantitative trait loci for water-soluble carbohydrates and associations with agronomic traits in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 59, pp. 891-905. <https://doi.org/10.1071/AR08067>
9. Rattey, A., Shorter, R., Chapman, S., Dreccer, F. & Van Herwaarden, A. (2009). Variation for and relationships among biomass and grain yield component traits conferring improved yield and grain weight in an elite wheat population grown in variable yield environments. *Crop Pas. Sci.*, 60, pp. 717-729. <https://doi.org/10.1071/CP08460>
10. Weiyu, L., Zhang, B., Li, R., Chang, X. & Jing, R. (2015). Favorable alleles for stem water-soluble carbohydrates identified by association analysis contribute to grain weight under drought stress conditions in wheat. *PLoS One*, 10, e0119438. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119438>
11. Triboi, E. & Triboi-Blondel, A.M. (2002). Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem—invited paper. *Europ. J. Agr.*, 16 (3), pp. 163-186. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(01\)00146-0](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(01)00146-0)
12. Sandhu, N., Sethi, M., Kumar, A., Dang, D., Singh, J. & Chhuneja, P. (2021). Biochemical and genetic approaches improving nitrogen use efficiency in cereal crops: a review. *Front. Plant Sci.*, 12, 657629. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.657629>
13. Gaju, O., Allard, V., Martre, P., Le Gouis, J., Moreau, D., Bogard, M., Hubbart, S. & Foulkes, M.J. (2014). Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars. *Field Crops Res.*, 155, pp. 213-223. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.003>
14. Kong, L., Xie, Y., Hu, L., Feng, B. & Li, S. (2016). Remobilization of vegetative nitrogen to developing grain in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.*, 196, pp. 134-144. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.06.015>
15. Sharma, S., Kumar, T., Foulkes, M.J., Orford, S., Singh, A.M., Wingen, L.U., Venkatesh, K., Lekshmy, S.N., Mandal, P.K., Griffiths, S., Hawkesford, M.J., Shewry, P.R., Bentley, A. R. & Pandey, R. (2023). Nitrogen uptake and remobilization from pre- and post-anthesis stages contribute towards grain yield and grain protein concentration in wheat grown in limited nitrogen conditions. *CABI Agr. Biosci.*, 4, 12. <https://doi.org/10.1186/s43170-023-00153-7>
16. Xie, Q., Mayes, S. & Sparkes, D.L. (2016). Early anthesis and delayed but fast leaf senescence contribute to individual grain dry matter and water accumulation in wheat. *Field Crops Res.*, 187, pp. 24-34. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.12.009>
17. Morgun, V.V., Shvartau, V.V., Konovalov, D.V., Mikhalska, L.M. & Skripiev, V.O. (2022). Club of 100 centners. Modern varieties and systems of nutrition and protection of winter wheat. Kyiv: Vistka [in Ukrainian].
18. Wellburn, A.P. (1994). The spectral determination of chlorophyll a and b, as well as carotenoids using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant Physiol.*, 144 (3), pp. 307-313.
19. Sylvester-Bradley, R., Scott, R.C. & Wright, S.E. (1990). Physiology in cereal production and improvement. Home-grown cereals authority research review 18. HGCA, London.
20. Makino, A. (2010). Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat. *Plant Physiol.*, 155, pp. 125-129. <https://doi.org/10.1104/pp.110.165076>
21. Xiong, D.L., Chen, J., Yu, T.T., Gao, W.L., Ling, X.X. & Li, Y. (2015). SPAD-based leaf nitrogen estimation is impacted by environmental factors and crop leaf characteristics. *Sci. Rep.*, 5, pp. 1-12. <https://doi.org/10.1038/srep13389>
22. Hörteneiner, S. & Kräutler, B. (2011). Chlorophyll breakdown in higher plants. *Biochim. Biophys. Acta.*, 1807 (8), pp. 977-988. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2010.12.007>
23. Fischer, A.M. (2007). Nutrient remobilization during leaf senescence. Gan, S. (Ed.) (pp. 87-107). *Senescence Processes in Plants*, Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK.

24. Zhou, L., Chang, G., Shen, C., Teng, W., He, X., Zhao, X., Jing, Y., Huang, Z. & Tong, Y. (2024). Functional divergences of natural variations of TaNAM-A1 in controlling leaf senescence during wheat grain filling. *J. Int. Plant Bio.* <https://doi.org/10.1111/jipb.13658> (on-line version).

Received 09.05.2024

THE INFLUENCE OF LEAVES ASSIMILATION SURFACE LOSS IN DIFFERENT WINTER WHEAT VARIETIES DURING THE FLOWERING—MILK-WAX RIPENESS PERIOD ON GRAIN FILLING

G.O. Priadkina, N.M. Makharynska, M.V. Tarasiuk

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
e-mail: galpryadk@gmail.com

On a significant part of the world agricultural lands, the amount of nitrogen necessary for the growth and development of plants, is insufficient. One of the options for reducing the application of nitrogen fertilizers, especially taking into account their cost, can be the use of varieties with a high ability to remobilize nitrogen from vegetative parts of wheat plants, in particular leaves, stems and roots, which can later serve as its source during grain filling. The accumulation of nitrogen reserves in the grain is mainly determined by the remobilization of this element from the leaves, especially since the absorption of nitrogen by the roots after anthesis in non-irrigated field crops is usually small. Based on the fact that genotypes with improved nutrient remobilization efficiency can be more adapted to different growing conditions, it was evaluated the effect of the main shoot leaves assimilation surface reduction during the period from anthesis to milky-wax ripeness on the grain weight in different winter wheat varieties to identify traits that can be used in the breeding for high yield. Indirect evaluation of the nutrients reutilization from leaves during the plants aging was carried out by the decrease in the dry weight of green leaves located below the main shoot flag leaf, and the total amount of chlorophyll in them during the period of anthesis—milky-wax ripeness at 2019/20—2022/23. It was established that both of these indices depended on the conditions of the year, and were the smallest in 2021, compared to the other two years. Varietal differences were also observed: in the modern varieties Kyivska 17 and Horodnytsia, the loss of leaves dry weight, and the total amount of chlorophyll in them during this period were on average higher than in the variety of earlier breeding Smuglyanka in 2020 and 2022, and in the Pochayna variety in 2022. The 1000 grains weight from the ear of the main shoot of modern winter wheat varieties on average over the 3 years of research had a tendency to higher values than that of the Smuhlianka variety: accordingly, in the former, it ranged from 44.8 to 48.3 g, and in the last one it was 41.1 g. The analysis of the correlations of the 1000 grains weight with the decrease in the dry weight of green leaves, located below the flag leaf, and the total amount of chlorophyll in them during the period anthesis—milky-wax ripeness showed that for each variety, there were a positive relationship with both traits (determination coefficients varied from 0.54 to 0.89). Therefore, all studied varieties, regardless of the breeding period, were characterized by effective nutrients remobilization from the leaves. Thus, the obtained data prove that breeding of new varieties with a higher ability to nutrients reutilization, in particular nitrogen, can be an important factor in increasing wheat productivity at lower costs for its cultivation. Wheat varieties, which are distinguished by a higher coefficient of nitrogen reutilization from leaves, can be a valuable starting material for breeding.

Key words: *Triticum aestivum* L., leaf senescence, grain filling, chlorophyll, remobilization.

ORCID

Г.О. ПРЯДКІНА — G.O. Priadkina <https://orcid.org/0000-0002-4548-1747>

Н.М. МАХАРИНСЬКА — N.M. Makharynska <https://orcid.org/0000-0002-9987-6437>

М.В. ТАРАСЮК — M.V. Tarasiuk <https://orcid.org/0000-0001-5914-7208>