

УДК 581.132.1:582.542.1

ПОТУЖНІСТЬ РОЗВИТКУ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ ТА ВРОЖАЙНІСТЬ РОСЛИН ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ДІЇ БЕНЗИЛАМІНОПУРИНУ ТА ПЕРОКСИДУ ВОДНЮ

Н.Ю. ТАРАН, В.О. СТОРОЖЕНКО, Л.М. БАЦМАНОВА, О.А. ОКАНЕНКО,
О.І. СЕРГА, В.І. МАКАРЕНКО

*Київський національний університет імені Тараса Шевченка
01601 Київ, вул. Володимирська, 64
e-mail: vstoro@ukr.net*

В умовах польового дослідження вивчено вплив обробки рослин екзогенними пероксидом водню (H_2O_2) і бензиламінопурином (БАП) на показники потужності розвитку фотосинтетичного апарату та врожайність рослин озимої пшениці сорту Столична. Виявлено збільшення вмісту хлорофілу в листках через 3 доби після обробки рослин БАП, листковий і хлорофільний індекси посівів зростали за пролонгованої дії БАП та H_2O_2 . Найефективніший вплив на показники фотосинтетичного апарату й урожай чинила обробка рослин БАП. Встановлено тісний кореляційний зв'язок між окремими дослідженими показниками і врожайністю рослин. Збільшення зернової продуктивності було зумовлене оптимізацією листкового і хлорофільного індексів у фазу цвітіння, а також збереженням фізіологічної активності листків протягом періоду наливання зерна.

Ключові слова: озима пшениця, пероксид водню, бензиламінопурин, листковий індекс, хлорофільний індекс, хлорофільний фотосинтетичний потенціал.

Виробництво зерна в Україні — стратегічна і найефективніша галузь народного господарства, оскільки воно є основою продовольчої бази і безпеки держави. На стан зерновиробництва в останні роки істотно вплинули зміни природно-кліматичних умов та недостатнє матеріально-технічне забезпечення, тому виникла потреба розробки нових стратегій виробництва зерна як на основі ресурсоощадних технологій, так і раціональнішого використання біокліматичного потенціалу та зональних природно-кліматичних умов.

Поряд з цим в Україні почастишали осінні посухи, які створюють несприятливі умови для підготовки ґрунту, сівби та початкового росту озимих культур, що призводить до затримки розвитку рослин перед входженням у зиму, зниження зимостійкості, і, як наслідок, їх пошкодження й часткової загибелі під час зимівлі. Незадовільний стан посівів стає причиною низької врожайності зерна, що за якісними показниками не належить до продовольчого. Тому нині на перший план виходять дослідження, присвячені пошуку альтернативних, екологічно безпечних засобів підвищення продуктивності рослин, які базуються на активації їхніх природних метаболічних механізмів. Ці пошуки набули особливої актуальності, оскільки фізичний, хімічний та інфекційний прес на рослини часто перевищує поріг можливостей їх адаптації до несприятливих екологічних умов, що значно знижує реалізацію продукційного потенціалу сорту.

У наших попередніх роботах було показано, що обробка рослин пшениці екзогенним пероксидом водню оптимізує метаболічні процеси рослинного організму, підвищує неспецифічну резистентність рослин унаслідок індукції ендогенних захисних механізмів, а за умов пролонгованої дії — їх біологічну продуктивність [2, 10]. Дослідженнями останніх років також доведено, що обробка рослин штучним цитокініном — бензиламінопурином підвищує солестійкість окремих злакових культур, затримує процеси деградації хлорофілу [4, 14]. Водночас залишаються маловивченими механізми їх впливу на продуктивність рослин у ценозах.

Метою цієї роботи було з'ясування впливу H_2O_2 і БАП на показники потужності розвитку фотосинтетичного апарату та зернову продуктивність рослин озимої пшениці.

Методика

Об'єктами досліджень обрано рослини озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Столична, які вирощували у дрібноділянкових дослідах в умовах Українського Полісся на сірих лісових легкосуглинкових ґрунтах Національного наукового центру «Інститут землеробства НААН України» (Київська обл.). Розміри облікових ділянок — 10 м². Агротехніка вирощування загальноприйнята.

Екзогенну обробку рослин пшениці проводили водними розчинами 6-бензиламінопурину (БАП — $C_{12}H_{11}N_5$) та H_2O_2 концентрацією 10^{-4} М за діючою речовиною повітряно-крапельним способом у фазу виходу в трубку.

Зразки для визначення вмісту фотосинтетичних пігментів і показників потужності розвитку фотосинтетичного апарату рослин озимої пшениці всіх варіантів відбирали у фази виходу в трубку, цвітіння та молочно-воскової стиглості.

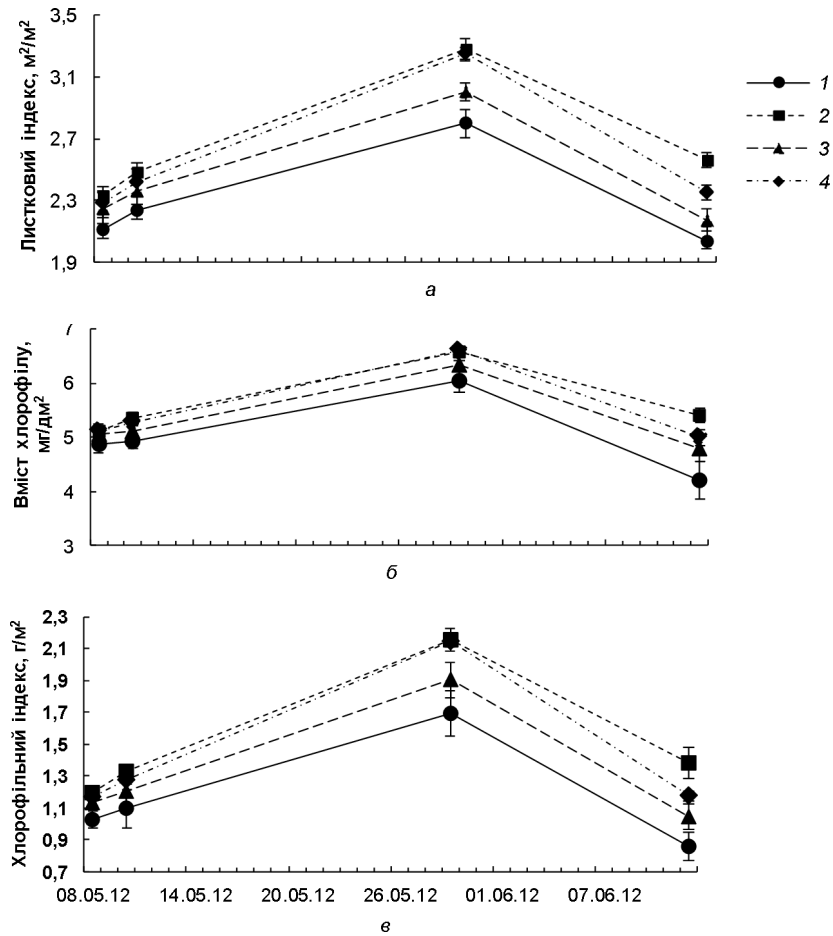
Вміст пігментів визначали після їх екстрагування з рослинних тканин диметилсульфоксидом за температури 63 °С протягом 3 год із подальшим спектрофотометричним вимірюванням оптичної густини екстрактів [15]. Параметри біологічної продуктивності рослин визначали за Доспеховим [3].

Потужність розвитку фотосинтетичного апарату рослин встановлювали за результатами морфометричних вимірювань і вмістом фотосинтетичних пігментів. Листковий індекс (ЛІ) посіву розраховували як добуток площі зелених листків окремого пагона на число продуктивних пагонів на 1 м² ґрунту [1], хлорофільний листковий індекс (ХЛІ) посіву — як добуток площі листків на вміст хлорофілу в них та число пагонів, хлорофільний фотосинтетичний потенціал (ХЛП) — як суму щоденних значень хлорофільного індексу впродовж фаз виходу в трубку—цвітіння та цвітіння—молочно-воскова стиглість [11].

За результатами польових дослідів визначали тісноту кореляційного зв'язку між параметрами потужності розвитку фотосинтетичного апарату та зерною продуктивністю рослин. Усі результати оброблено статистично [6].

Результати та обговорення

Листкові індекси посівів озимої пшениці на дослідних ділянках до обробки рослин препаратами були близькими і коливались від 2,1 до 2,3 м²/м² (рисунок, а). Через 3 доби після їх обробки екзогенними H_2O_2 , БАП та



Динаміка листового індексу (а), вмісту хлорофілу (б) та хлорофільного індексу (в) в листках після екзогенної обробки рослин озимої пшениці БАП і H₂O₂ упродовж вегетації:

1 — контроль; 2 — БАП; 3 — H₂O₂; 4 — БАП + H₂O₂; 08.05.12 — 1 доба після обробки (фаза виходу в трубку); 10.05.12 — 3 доби після обробки (фаза виходу в трубку); 29.05.12 — 22 доби після обробки (фаза цвітіння); 12.06.12 — 36 діб після обробки (фаза молочно-воскової стиглості)

їх комплексом спостерігали тенденцію до збільшення ЛІ, порівняно з контрольним варіантом, за обробки рослин БАП — до 2,5 м²/м². Вірогідне збільшення ЛІ посіву в цьому варіанті дослідження було виявлено у фазі цвітіння та молочно-воскової стиглості — відповідно на 17 і 26 %. Після обробки рослин пшениці H₂O₂ ЛІ у ці фази був на 6 % вищим, ніж у контролі, а за сумісної обробки БАП і H₂O₂ — на 15—16 %. Отримані дані свідчать про наявність фізіологічного ефекту пролонгованого впливу БАП на площу асиміляційної поверхні посівів озимої пшениці, що, ймовірно, пов'язано з цитокініновою природою цієї речовини.

Сумарний вміст хлорофілів у листках рослин після обробки БАП збільшувався порівняно з контролем вже через 3 доби після їх обприскування (див. рисунок, б). У фазу цвітіння це перевищення залишалося на тому самому рівні, що й у фазу виходу в трубку (на 9 %), а в фазу молочно-воскової стиглості зросло до 29 %. Вірогідне зростання вмісту цих фотосинтетичних пігментів за сумісної обробки БАП і H₂O₂ (на 19 %) виявлено тільки у фазу молочно-воскової стиглості. Отже, встановлено позитивний вплив екзогенної обробки листків цитокініном на вміст хло-

рофілів у листках озимої пшениці, що зберігався протягом періоду наливання зерна.

Вплив позакореневої обробки БАП на хлорофільний індекс посіву також був вірогідним, починаючи з 3-ї доби експозиції (див. рисунок, *в*). У фазі виходу в трубку та цвітіння в разі обробки рослин БАП ХЛП перевищував відповідні значення контрольного варіанта на 16—21 %, а в фазу молочно-воскової стиглості — на 62 %. У варіанті з обробкою H_2O_2 ХЛП істотно збільшувався тільки у фазу молочно-воскової стиглості (22 %), а з БАП + H_2O_2 — у фазі цвітіння та молочно-воскової стиглості (відповідно на 27 і 37 %). Це свідчить про активізацію функціонування пігментного апарату рослин після їх обробки 6-бензиламінопурином.

Обробка рослин екзогенними препаратами аналогічно вплинула й на хлорофільний потенціал посіву. ХЛП обприсканих розчином БАП рослин озимої пшениці у фазі виходу в трубку—цвітіння становив $34,8 \pm 0,5$ г хл · доба/м², тоді як у контрольному варіанті — 27,2, а в фазі цвітіння—молочно-воскова стиглість — відповідно 24,5 і 17,8 г хл · доба/м². У варіантах з обприскуванням рослин H_2O_2 та БАП + H_2O_2 ХЛП листків у фазі виходу в трубку—цвітіння дорівнював відповідно 31,1 і 34,2, у фазі цвітіння—молочно-воскова стиглість — 20,6 і 23,3 г хл · доба/м². Тобто найбільший вплив на ХЛП в усі ці фази спостерігали за обробки рослин 6-бензиламінопурином — на 28 і 39 %, найменший — за їх обробки H_2O_2 — на 14 і 16 %.

Збільшення показників, які характеризують потужність фотосинтетичного апарату, після екзогенної обробки рослин БАП може бути пов'язане зі здатністю екзогенних цитокінінів ослаблювати негативну дію дефіциту вологи і надлишкового тепла на клітини мезофілу листків, легко включатися в пул ендогенних цитокінінів і компенсувати їх дефіцит, а також з їхньою участю у сигналінгу [12]. Водночас цитокініни не тільки затримують процеси деградації хлорофілу, а й стимулюють його синтез [4, 14]. З літератури відомо, що активні форми кисню та мережа фітогормонів тісно взаємодіють у рослинній клітині [13].

Отже, в разі обробки рослин БАП збільшувались як розмір асиміляційної поверхні рослин озимої пшениці, так і вміст фотосинтетичних пігментів у її листках. Крім того, виявлено пролонговану дію БАП на обидва ці показники, що було особливо важливо за умов нетипово високих середніх температур повітря у квітні й травні 2012 р. [16], які сприяли скороченню вегетаційного періоду.

За таких умов урожайність озимої пшениці в контрольному варіанті становила $54,7 \pm 0,2$ ц/га, а у варіантах з обробкою БАП та БАП + H_2O_2 була на 7—8 % вищою (табл. 1). Вплив лише пероксиду водню на зернову продуктивність був невірогідним. Дослідженням впливу H_2O_2 та БАП на масу 1000 зернин встановлено, що обробка першим з екзогенних чинників індукувала її збільшення на 4 %, другим — на 19 %, а їх сумісна дія — на 9 %.

Позитивний вплив БАП як на врожайність рослин досліджуваного сорту озимої пшениці, так і на їх фотосинтетичні показники свідчить про існування залежності між ними. Можливість такого зв'язку підтверджена також літературними даними. Так, Андріанова [1] виявила тісний кореляційний зв'язок між врожайністю та хлорофільними індексами рослин в окремі фази вегетації. Прядкіна і Шадчина [9] довели, що тіснота зв'язку між показниками потужності розвитку фотосинтетичного апарату залежить від погодних умов.

МОЩНОСТЬ РАЗВИТИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

ТАБЛИЦЯ 1. Показники зернової продуктивності рослин озимої пшениці сорту Столична за дії бензіламінопурину та пероксиду водню

Варіант	Маса 1000 зернин, г	% контролю	Урожайність, ц/га	% контролю
Контроль	44,7±0,1	—	54,7±0,3	—
БАП	53,1±0,2*	119	59,2±0,3*	108
H ₂ O ₂	46,7±0,1*	104	55,3±0,3	101
БАР + H ₂ O ₂	48,6±0,1*	109	58,8±0,2*	107

*Розбіжності вірогідні порівняно з контролем за $P \geq 0,5$.

Оскільки відомо, що показники, які характеризують стан фотосинтетичного апарату (вміст фотосинтетичних пігментів, інтенсивність фотосинтезу та ін.), не завжди прямо корелюють із зерновою продуктивністю рослин [5, 7, 8], ми дослідили залежність урожайності озимої пшениці сорту Столична від їх значень, виміряних в окремі фази вегетації. Незважаючи на достатньо високі значення коефіцієнтів кореляції з усіма дослідженими показниками фотосинтетичного апарату озимої пшениці, на зернову продуктивність істотно впливали лише три: листковий та хлорофільний індекси у фазу цвітіння ($r = 0,95...0,96$) та хлорофільний потенціал у фазу цвітіння—молочно-воскова стиглість (табл. 2).

Таким чином, на врожайність пшениці найбільшою мірою вплинули площа асиміляційної поверхні в фазу цвітіння, а також валова кількість хлорофілу в листках в цю фазу та у фазу цвітіння—молочно-воскова стиглість. Підвищення зернової продуктивності можна пояснити як зростанням ЛІ та ХЛІ у фазу цвітіння, так і затримкою старіння листків наприкінці фази наливання зерна, що, у свою чергу, підтверджено збільшенням маси 1000 зернин.

Отже, екзогенна обробка рослин БАП приводила до істотного підвищення як показників потужності розвитку фотосинтетичного апарату, так і зернової продуктивності рослин озимої пшениці. Виходячи з низь-

ТАБЛИЦЯ 2. Коефіцієнти кореляції та оцінка істотності зв'язку показників фотосинтетичного апарату з урожайністю озимої пшениці сорту Столична

Дата досліді	Коефіцієнт кореляції врожайності з			
	ЛІ	вмістом хлорофілу	ХЛІ	ХЛП
08.05.12	0,86	0,81	0,86	
10.05.12	0,89	0,94	0,92	0,89
29.05.12	0,96*	0,92	0,95*	0,95
12.06.12	0,94	0,88	0,91	0,95*
Фактичний критерій істотності коефіцієнтів кореляції				
08.05.12	2,39	1,97	2,39	
10.05.12	2,74	4,02	3,24	2,83
29.05.12	5,15	3,37	4,50	4,24
12.06.12	3,83	2,59	3,12	4,50
Теоретичний критерій за $P \geq 95 = 4,30$				

кої вартості цього препарату та високої ефективності, його доцільно використовувати у фізіологічних концентраціях для підвищення врожайності рослин у мінливих умовах довкілля.

1. Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. — М.: Наука, 2000. — 135 с.
2. Бацманова Л.М., Грудіна Н.С., Таран Н.Ю., Мусієнко М.М. Адаптивні реакції рослин озимої пшениці різних екотипів за дії перексиду водню // Физиология и биохимия культ. растений. — 2007. — 42, № 2. — С. 163—168.
3. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. — М.: Агропромиздат, 1985. — 351 с.
4. Кабузенко С.Н., Жижина М.Н., Пономаренко С.П. и др. Влияние синтетических регуляторов роста ивина и БАП на показатели водообмена проростков кукурузы и ячменя на фоне хлоридного засоления // Физиология и биохимия культ. растений. — 2009. — 41, № 2. — С. 146—152.
5. Кірізій Д.А., Шадчина Т.М., Стасик О.О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимої пшениці. — К.: Основа, 2011. — 416 с.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия: Учеб. пособие. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
7. Мокроносов А.Т. Эндогенная регуляция фотосинтеза в целом растении // Физиология растений. — 1978. — 25, № 5. — С. 938—949.
8. Моргунов В.В., Швартау В.В., Кірізій Д.А. Фізіологічні основи отримання високих урожаїв озимої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — 40, № 6. — С. 463—479.
9. Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Связь между показателями мощности развития фотосинтетического аппарата и зерновой продуктивностью озимой пшеницы в разные по погодным условиям годы // Там же. — 2009. — 41, № 2. — С. 59—68.
10. Таран Н.Ю., Оканенко О.А., Бацманова Л.М. та ін. Роль сульфохіновозилдіацилгліцеролу в адаптивних реакціях *Triticum aestivum* L. на оксидний стрес // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку. В 2 т. — Т. 2. — К.: Логос, 2006. — С. 233—238.
11. Тарчевский И.А., Андрианова Ю.Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений. — 1980. — 27, № 2. — С. 341—347.
12. Chernyad'ev I.I. The protective action of cytokinins on the photosynthetic machinery and productivity of plants under stress // Appl. Biochem. Microbiol. — 2009. — 45, N 4. — P. 351—362.
13. Fujita M., Fujita Y., Noutoshi Y. et al. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks // Curr. Opin. Plant Biol. — 2006. — 9. — P. 436—442.
14. Novakova M., Dobrev P., Motyka V. et al. Cytokinin function in drought stress: Response and subsequent recovery // Biotechnology and sustainable Agriculture 2006 and Beyond: Proceedings of the 11th IAPTC&B Congr. — P. 171—177.
15. Wellburn A.R. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // J. Plant Physiol. — 1994. — 144, N 3. — P. 307—313.
16. www.rp5.ua

Отримано 11.03.2014

МОЩНОСТЬ РАЗВИТИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И УРОЖАЙНОСТЬ РАСТЕНИЙ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ДЕЙСТВИИ БЕНЗИЛАМИНОПУРИНА И ПЕРОКСИДА ВОДОРОДА

Н.Ю. Таран, В.А. Стороженко, Л.М. Бацманова, А.А. Оканенко, О.И. Серга, В.И. Макаренко

Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко

В условиях полевого опыта изучено влияние обработки растений пероксидом водорода (H₂O₂) и бензиламинопурином (БАП) на показатели мощности развития фотосинтетического аппарата и урожайность растений озимой пшеницы сорта Столичная. Выявлено увеличение содержания хлорофилла в листьях через 3 сут после обработки растений БАП, ли-

ственной и хлорофилльный индексы посевов возрастали в условиях пролонгированного действия БАП и H_2O_2 . Наиболее эффективное влияние на показатели фотосинтетического аппарата и урожай оказывала обработка растений БАП. Установлена тесная корреляционная связь между отдельными исследованными показателями и урожайностью растений. Увеличение зерновой продуктивности было обусловлено оптимизацией листового и хлорофилльного индексов в фазу цветения, а также сохранением физиологической активности листьев в течение периода налива зерна.

PHOTOSYNTHETIC APPARATUS POWER DEVELOPMENT AND YIELD OF WINTER WHEAT PLANTS UNDER THE EFFECT OF BENZYLAMINOPURINE AND HYDROGEN PEROXIDE

N.Yu. Taran, V.O. Storozhenko, L.M. Batsmanova, O.A. Okanenko, O.I. Serga, V.I. Makarenko

Taras Shevchenko Kyiv National University
64 Volodymyrska St., Kyiv, 01601, Ukraine

Under conditions of field experiment the effect of treatment with exogenous hydrogen peroxide (H_2O_2) and benzylaminopurine (BAP) on the indices of photosynthetic apparatus and formation of crop yield of winter wheat plants cultivar Stolychna was studied. Chlorophyll content in leaves after 3 days of plants treatment with BAP increased. Leaf area index and chlorophyll index of canopy increased in conditions of prolonged action of BAP and H_2O_2 . It was determined, that treatment of plants with BAP most effective influenced on photosynthetic apparatus indices and crop productivity. The strong positive correlation between some of investigated indices and crop productivity was revealed. Crop productivity increased due to optimization of photosynthetic apparatus of crops (leaf area index, chlorophyll index) at the anthesis stage of wheat and maintenance of physiological activity of leaves under period of grain filling.

Key words: winter wheat, hydrogen peroxide, benzylaminopurine, leaf area index, chlorophyll index, chlorophyll photosynthetic potential.