

УДК 577.17.58.02

ВОДНИЙ СТАТУС І ПРОДУКТИВНІСТЬ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА ДІЇ ПОСУХИ ТА САЛІЦИЛОВОЇ КИСЛОТИ

Т.П. МАМЕНКО,¹ О.А. ЯРОШЕНКО,¹ Р.А. ЯКИМЧУК²

¹Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17

²Уманський державний педагогічний університет імені Павла Тичини
20300 Умань Черкаської обл., вул. Садова, 2

Досліджено зміни водного дефіциту, обводненості, водного потенціалу і продуктивність сортів озимої пшениці за дії ґрунтової посухи й саліцилової кислоти. Встановлено, що за тривалого дефіциту вологи порушення водного статусу і втрати врожаю зерна слабкостійкого сорту озимої пшениці значно більші, ніж посухостійкого. Обробка рослин озимої пшениці саліциловою кислотою перед створенням посухи у фазі колосіння—цвітіння сприяла наближенню параметрів водного статусу до контрольного рівня і стабілізації вмісту води у листках, що виявлялось у зменшенні втрат зернової продуктивності озимої пшениці.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., водний дефіцит, обводненість, водний потенціал, посуха, саліцилова кислота.

Нетривалість стаціонарного стану водного балансу рослин обумовлена нестійкістю чинників середовища, динамічністю метаболічних процесів в окремих клітинах і тканинах [3]. Зміни у водному балансі відбиваються на рівні і спрямованості фізіологічних процесів, які визначають формування врожаю та його якість [2]. Зокрема, за порушення водного статусу в рослинному організмі пригнічуються ростові процеси, змінюються інтенсивність і спрямованість процесів фотосинтезу й дихання, оптимальний перебіг вуглеводного, азотного та нуклеїнового обмінів, порушується активність ферментів тощо [2, 3]. Втрата води рослинним організмом ініціює регуляторні процеси, які зумовлюють зміни експресії генів й метаболізму рослин, що призводить до формування адаптивних реакцій рослин за несприятливих умов зростання [14]. Ідентифіковані гени, названі *lea*-генами, що експресуються у відповідь на зменшення вмісту води, індуковане водним, осмотичним і низькотемпературним стресами [11]. Із цими генами пов'язані протекторні функції у клітині, однак їх експресія контролюється відповідно до тканин, органів, фази росту і розвитку рослин, тривалості дії стресу [13, 14].

Є свідчення, що в останні роки волога поступово стає лімітуючим чинником в усіх агрокліматичних зонах України [7, 8]. Крім того, вкрай нерівномірний розподіл вологи збігається з найвідповідальнішими етапами органогенезу пшениці, що різко посилює ризик зниження врожаю зерна та його якості [8]. Відомо, що найчутливішим (критичним) періодом до нестачі вологи в озимої пшениці є фази колосіння—цвітіння, оскільки розвиток репродуктивних органів і наступні процеси запліднен-

ня й формування насіння є завершальним етапом у розвитку рослин, від якого залежить величина майбутнього врожаю [9].

Адаптація рослин до несприятливих чинників навколишнього середовища, втім числі до дії посухи, пов'язана зі змінами обміну речовин і структурними перебудовами рослинних клітин. Провідна роль в адаптаційних процесах рослин належить фітогормонам [1], а також іншим фізіологічно активним речовинам. Серед них важливу роль у регуляції захисних реакцій рослинного організму відіграє саліцилова кислота. Згідно з літературними даними, вона бере участь у підвищенні стійкості рослин за дії стрес-чинників абіотичної природи, зокрема засолення [16], посухи [17], гіпо- і гіпертермії [15]. Вважають, що захисна роль саліцилової кислоти пов'язана з її впливом на генерування активних форм кисню і підвищення активності антиоксидантних ферментів (супероксиддисмутази, пероксидази, каталази) шляхом внутрішньоклітинних змін антиоксидантної системи в рослинному організмі, які мають важливе значення для адаптації рослин до подальших стресових навантажень [15–17]. Раніше ми встановили, що обробка озимої пшениці саліциловою кислотою у фазу трьох листків сприяла зниженню водного дефіциту, гальмуванню процесів ліпопероксидації, а також підвищенню активності пероксидази й виділенню етилену в листках рослин за дефіциту вологи [4, 5].

Тому метою нашої роботи було вивчення впливу обробки рослин саліциловою кислотою на зміни водного статусу та продуктивність сортів озимої пшениці за дії ґрунтової посухи у критичні до нестачі вологи фази онтогенезу — колосіння—цвітіння.

Методика

Об'єктами дослідження обрано контрастні за посухостійкістю сорти озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) — Альбатрос одеський (стійкий до посухи) і Поліська 90 (слабкостійкий до посухи). Рослини вирощували у вегетаційних посудинах Вагнера на темно-сірому опідзоленому ґрунті, вологість якого підтримували гравіметричним методом на рівні 60 % повної вологоємності (ПВ) — оптимальне водозабезпечення та за природного освітлення. Модельну посуху створювали одночасним припиненням поливу рослин (до 30 % ПВ) упродовж 12 діб у критичні до нестачі вологи фази колосіння — цвітіння. Після припинення посухи вологість ґрунту в посудинах доводили до 60 % ПВ (поновлення поливу). Рослини обробляли водним розчином саліцилової кислоти (СК) концентрацією 0,25 мМ (встановлено нами експериментально) перед припиненням поливу рослин (фази колосіння — цвітіння) за температури 27—29 °С і відносної вологості повітря (ВВП) 56—60 %. Контролем слугували необроблені СК рослини, які вирощували за оптимального водозабезпечення (60 % ПВ).

Для проведення дослідів відбирали прапорцеві листки озимої пшениці на 5-, 9-, 12-ту доби дії посухи і на 4-ту добу після поновлення поливу рослин. Водний статус рослин оцінювали за динамікою водного дефіциту (ВД) у листках протягом досліду [12], водного потенціалу (ВП) — рефрактометричним методом із використанням розчинів сахарози різної молярності [18]. Водний дефіцит розраховували як частку від загальної кількості води в листку за його повного насичення і відповідно до цього вираховували відносну обводненість. Повторність визначень

параметрів водного режиму — 10-разова, обліку врожаю — по 5 посудин на 1 варіант із розрахунку по 16 рослин у кожній посудині. Отримані дані оброблено статистично [6].

Результати та обговорення

Встановлено, що ґрунтова посуха у фази колосіння—цвітіння індукувала істотніше підвищення ВД у листках слабкостійкого сорту озимої пшениці, ніж стійкого (табл. 1). При цьому слабкостійкий сорт інтенсивніше втрачав воду, внаслідок чого обводненість його листків різко знижувалась порівняно з контролем (табл. 2). Реакцію сортів озимої пшениці на дію посухи за зміною параметрів водного статусу зафіксовано за тривалого впливу дефіциту вологи. Зокрема, у фази колосіння—цвітіння, на 9-ту добу дії стресу ВД у листках слабкостійкого сорту озимої пшениці зростав на 12, у посухостійкого сорту — на 8 %, на 12-ту добу — відповідно на 35 і 25 %, тобто втрати води слабкостійким сортом озимої пшениці майже в 1,5 раза більші порівняно з посухостійким.

ВД визначається вмістом води та термодинамічним статусом, вираженим як загальний ВП, що в тканинах становить $-0,2 \dots -1,3$ МПа [12]. Зафіксовано, що за оптимальних умов вирощування рослин значення ВП у листках озимої пшениці обох сортів не відрізнялись протягом дослідів і становили $-0,38$ МПа (5-та доба) і $-0,32$ МПа (12-та доба) (табл. 3). Водночас за дії ґрунтової посухи значення ВП у листках слабкостійкого сорту озимої пшениці на 5- й 12-ту доби досягали $-0,86$ і $-1,23$ МПа, а в посухостійкого сорту — відповідно $-0,74$ і $-0,98$ МПа. Ми виявили, що слабкостійкий сорт озимої пшениці Поліська 90 різнився ширшою амплітудою реакції на посуху за таким параметром водообміну, як ВП (майже в 1,2 раза), порівняно з посухостійким сортом Альбатрос одеський. Це засвідчує істотніші порушення процесів водообміну за дії ґрунтової посухи у слабкостійкого сорту озимої пшениці.

ТАБЛИЦЯ 1. Водний дефіцит листків озимої пшениці за дії посухи і саліцилової кислоти, %

Варіант	Тривалість посухи, доба			4-та доба поновлення поливу
	5	9	12	
Альбатрос одеський				
Контроль	9,8 ± 0,7	11,3 ± 0,6	10,6 ± 0,7	10,4 ± 0,7
Посуха	14,5 ± 0,7	19,6 ± 1,3	35,9 ± 2,5	18,0 ± 1,2
Саліцилова кислота (0,25 мМ)	7,9 ± 0,5	10,0 ± 0,7	9,2 ± 0,6	9,5 ± 0,6
Посуха + саліцилова кислота (0,25 мМ)	12,5 ± 0,6	14,9 ± 1,0	26,8 ± 1,8	15,7 ± 1,1
Поліська 90				
Контроль	10,9 ± 0,6	11,1 ± 0,7	12,4 ± 0,6	12,8 ± 0,6
Посуха	16,0 ± 0,8	23,0 ± 1,6	47,2 ± 3,3	30,6 ± 2,1
Саліцилова кислота (0,25 мМ)	9,2 ± 0,6	10,5 ± 0,7	10,8 ± 0,5	11,2 ± 0,5
Посуха + саліцилова кислота (0,25 мМ)	13,5 ± 0,7	19,1 ± 1,3	30,1 ± 2,1	19,8 ± 1,4

Примітка. Тут і в табл. 2—4 посуха у фази колосіння—цвітіння.

ТАБЛИЦЯ 2. Обводненість листків озимої пшениці за дії посухи і саліцилової кислоти, %

Варіант	Тривалість посухи, доба			4-та доба поновлення поливу
	5	9	12	
Альбатрос одеський				
Контроль	90,2 ± 0,6	88,7 ± 0,5	89,4 ± 0,5	89,6 ± 0,6
Посуха	85,5 ± 0,5	80,4 ± 0,5	64,1 ± 0,4	82,0 ± 0,5
Саліцилова кислота (0,25 мМ)	92,1 ± 0,6	90,0 ± 0,6	90,8 ± 0,6	90,5 ± 0,6
Посуха + саліцилова кислота (0,25 мМ)	87,5 ± 0,5	85,1 ± 0,5	73,1 ± 0,5	84,3 ± 0,6
Поліська 90				
Контроль	89,1 ± 0,6	88,9 ± 0,6	87,6 ± 0,6	87,2 ± 0,6
Посуха	84,0 ± 0,5	77,0 ± 0,5	52,7 ± 0,3	69,4 ± 0,4
Саліцилова кислота (0,25 мМ)	90,8 ± 0,6	89,5 ± 0,6	89,2 ± 0,6	88,8 ± 0,6
Посуха + саліцилова кислота (0,25 мМ)	86,5 ± 0,6	80,9 ± 0,6	69,9 ± 0,5	80,2 ± 0,5

Обробка озимої пшениці СК у фази колосіння — цвітіння сприяла зменшенню втрат води у листках обох сортів за умов недостатнього водозабезпечення. Встановлено, що дія СК на регуляцію водного статусу за показниками ВД і ОВ була вдвічі ефективнішою у листках слабкостійкого сорту озимої пшениці порівняно з посухостійким за екстремальних умов нестачі вологи. Зокрема, на 12-ту добу ґрунтової посухи в оброблених СК рослинах втрати води у листках стійкого сорту зменшувались на 9, у слабкостійкого — на 17 %. Згідно з результатами аналізу, дія СК на регуляцію водного статусу за показником ВП була ефективною вже на початку дії водного стресу і сприяла зменшенню втрат води у листках порівняно з необробленими рослинами, підданими впливу

ТАБЛИЦЯ 3. Водний потенціал листків озимої пшениці за дії посухи і саліцилової кислоти, МПа*

Варіант	Тривалість посухи, доба			4-та доба поновлення поливу
	5	9	12	
Альбатрос одеський				
Контроль	0,38 ± 0,03	0,39 ± 0,04	0,32 ± 0,02	0,38 ± 0,03
Посуха	0,74 ± 0,05	0,85 ± 0,06	0,98 ± 0,07	0,66 ± 0,04
Саліцилова кислота (0,25 мМ)	0,38 ± 0,02	0,39 ± 0,03	0,32 ± 0,02	0,38 ± 0,03
Посуха + саліцилова кислота (0,25 мМ)	0,43 ± 0,03	0,61 ± 0,04	0,66 ± 0,04	0,49 ± 0,03
Поліська 90				
Контроль	0,38 ± 0,02	0,39 ± 0,03	0,32 ± 0,03	0,38 ± 0,02
Посуха	0,86 ± 0,06	0,97 ± 0,07	1,23 ± 0,08	0,84 ± 0,06
Саліцилова кислота (0,25 мМ)	0,38 ± 0,02	0,39 ± 0,04	0,32 ± 0,02	0,38 ± 0,03
Посуха + саліцилова кислота (0,25 мМ)	0,48 ± 0,03	0,73 ± 0,05	0,84 ± 0,06	0,66 ± 0,05

*Водний потенціал у тканинах рослин має від'ємні значення.

стресу. Із напруженням посухи втрати води в листках оброблених СК рослин озимої пшениці обох сортів зменшувались відповідно у 2 та 1,7 раза.

Після поновлення поливу в рослин озимої пшениці посухостійкого сорту виявлено інтенсивніше відновлення водного статусу до контрольного рівня, ніж у слабкостійкого сорту. В обробленій СК озимої пшениці посухостійкого сорту показники ВД і ОВ листків в 1,4 раза, а ВП — у 2,6 раза швидше досягали контрольного рівня, у слабкостійкого сорту — відповідно в 2,5 та 1,6 раза порівняно з необробленими рослинами.

Реакція рослини на нестачу вологи є комплексною відповіддю, яка включає сприйняття рослинним організмом дії стресора, ініціацію сигнальних трансдукційних шляхів і фізіолого-біохімічні зміни у клітині [14]. Втрата води рослинним організмом ініціює регуляторні процеси, які пристосовують клітинний метаболізм до нових умов. Водночас зміна метаболізму призводить до зміни експресії генів, що є основоположними у відповіді на ВД і контролюють багато коротко- й довготривалих відповідей. Експресія таких генів необхідна для забезпечення стійкості рослин до дії стресу і слугує адаптивною відповіддю [14]. Ідентифіковано невеликий клас lea-генів, які експресуються у відповідь на втрату води рослинним організмом внаслідок дії водного, осмотичного і низькотемпературного стресів [11, 14]. Переважна більшість продуктів експресії цих генів гідрофільні й локалізовані у цитоплазмі [11]. Припускають, що експресія lea-генів відбувається для підтримання функціонування клітини протягом періоду втрати води шляхом протекції клітинних структур та осмотичної регуляції [13, 14].

Порушення водного обміну рослин заважає повній реалізації генетичного потенціалу, який характерний для того чи іншого сорту, що призводить до зниження загальної продуктивності рослин, виходу зерна та його якості [2]. Навіть за незначного напруження водного балансу рослин, спричиненого посухою, порушується нормальний перебіг метаболічних процесів, у результаті чого знижується продуктивність рослин [2, 3]. Вважають, що у критичний до нестачі води період рослинний організм перебудовується, для озимої пшениці — це фази колосіння—цвітіння, оскільки процеси утворення генеративних органів особливо чутливі до дії посухи [9].

Виявлено, що ґрунтова посуха у фази колосіння—цвітіння індукувала зниження маси зерна у колосі озимої пшениці посухостійкого сорту на 28, слабкостійкого сорту — на 41 % (табл. 4). При цьому маса 1000 зернин у цих сортів зменшувалась відповідно на 26 і 40 %, що зумовлювало збільшення втрат зернової продуктивності слабкостійким сортом озимої пшениці в 1,4 раза (маса зерен у колосі) та в 1,5 раза (маса 1000 зернин) порівняно із посухостійким сортом.

Обробка рослин озимої пшениці СК у фази колосіння—цвітіння за їх вирощування в умовах 12-добової посухи сприяла зменшенню втрати маси зерна у колосі посухостійкого сорту на 13 %, слабкостійкого сорту — на 18 % (див. табл. 4). Водночас зменшення маси 1000 зернин становило відповідно 12 і 15 %.

Отже, тривала ґрунтова посуха у фази колосіння—цвітіння індукує істотне порушення водного статусу у листках рослин озимої пшениці слабкостійкого сорту, що призводить до більших втрат урожаю зерна

ТАБЛИЦЯ 4. Зернова продуктивність озимої пшениці за дії посухи і саліцилової кислоти

Варіант	Маса зерен з колоса, г	Маса 1000 зернин, г
Альбатрос одеський		
Контроль	1,0 ± 0,03	53,67 ± 0,3
Посуха	0,72 ± 0,02	39,23 ± 0,2
Саліцилова кислота (0,25 мМ)	1,12 ± 0,03	59,56 ± 0,3
Посуха + саліцилова кислота (0,25 мМ)	0,85 ± 0,03	45,92 ± 0,3
Поліська 90		
Контроль	0,68 ± 0,02	50,94 ± 0,3
Посуха	0,40 ± 0,01	30,77 ± 0,2
Саліцилова кислота (0,25 мМ)	0,74 ± 0,02	55,70 ± 0,3
Посуха + саліцилова кислота (0,25 мМ)	0,52 ± 0,02	38,04 ± 0,2

порівняно з посухостійким сортом. Обробка озимої пшениці СК у фазі колосіння—цвітіння сприяє підвищенню вмісту води і ВП у листках рослин, а також зниженню їх ВД за дії посухи, що зумовлює зменшення втрати зернової продуктивності озимої пшениці обох сортів.

1. Кулаєва О.Н., Прокопцева О.С. Новейшие достижения в изучении механизма действия фитогормонов // Биохимия. — 2004. — **69**, № 3. — С. 293—310.
2. Кушниренко М.Д. Водный обмен растений при различной водообеспеченности в связи с засухоустойчивостью и продуктивностью: Водный обмен сельскохозяйственных растений. — Кишинев: Штиинца, 1989. — 229 с.
3. Лебедев Г.В. Дефицит воды и сельскохозяйственное производство. — Л.: Химия, 1990. — 320 с.
4. Маменко Т.П., Роїк Л.В. Вплив саліцилової кислоти на активність антиоксидантних процесів в озимій пшениці за умов різного водозабезпечення // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — **40**, № 1. — С. 69—78.
5. Маменко Т.П., Ярошенко О.А. Інтенсивність виділення етилену листками озимої пшениці за умов різного водозабезпечення та обробки саліциловою кислотою // Там же. — № 3. — С. 253—260.
6. Молостов А.С. Элементы вариационной статистики. — Киев: Урожай, 1965. — 181 с.
7. Моргун В.В., Григорюк І.П. Наукові напрямки досліджень в галузі фізіології водного режиму та посухостійкості рослин в Україні // Актуальні проблеми фізіології водного режиму та посухостійкості рослин: Зб. наук. праць, присвяч. пам'яті д-ра біол. наук, проф. Шматька Івана Григоровича / Інститут фізіології рослин і генетики НАН України. — К.: ТОВ «Міжнар. фін. агенція», 1997. — С. 21—25.
8. Петриченко В.Ф., Земляний О.І. Вологозабезпечення озимої пшениці: проблеми дефіциту і можливості технологій // Агроном. — 2007, № 4. — С. 102—104.
9. Проценко Д.Ф., Кириченко Ф.Г., Мусиенко Н.Н., Славний П.С. Засухоустойчивость озимой пшеницы. — М.: Колос, 1975. — 239 с.
10. Agarwal S., Sairam R., Srivastava G., Meena R. Changes in antioxidant enzymes activity and oxidative stress by abscisic acid and salicylic acid in wheat genotypes // Biol. Plant. — 2005. — **49**, N 4. — P. 541—550.
11. Baker J., Steele C., Dure L. Sequence and characterization of 6 Lea proteins and their genes from cotton // Plant Mol. Biol. — 1988. — **11**. — P. 277—291.
12. Barr H.D. Determination of water deficit in plant tissues // Water deficit and plant growth / Ed. T.T. Kozlowsky. — New York, London: Acad. Press. — 1968. — **1**. — P. 236—268.
13. Bostock R.M., Quatrano R.S. Regulation of Em gene expression in rice. Interaction between osmotic stress and abscisic acid // Plant Physiol. — 1992. — **98**, N 6. — P. 1356—1363.
14. Bray A.E. Molecular responses to water deficit // Ibid. — 1993. — **103**, N 5. — P. 1035—1040.
15. Kawano T., Furuichi T., Muto S. Controlled salicylic acid levels and corresponding signaling mechanisms in plants // Plant Biotechnol. — 2004. — **21**, N 5. — P. 319—335.

ВОДНЫЙ СТАТУС И ПРОДУКТИВНОСТЬ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

16. *Molino A., Bueno P., Caremen C.M. et al.* Involvement of endogenous salicylic acid content, lipoxygenase and antioxidant enzyme activities in the response of tomato cell suspension cultures to NaCl // *New Phytol.* — 2002. — **156**, N 3. — P. 409—415.
17. *Singh B., Usha K.* Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedling under water stress // *Plant Growth Regul.* — 2003. — **39**, N 2. — P. 137—141.
18. *Xue Q., Zhu Z., Music J.T. et al.* Physiological mechanisms contributing to the increased water-use efficiency in winter wheat under deficit irrigation // *Plant Physiol.* — 2006. — **162**, N 2. — P. 154—164.

Отримано 25.03.2009

ВОДНЫЙ СТАТУС И ПРОДУКТИВНОСТЬ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ДЕЙСТВИИ ЗАСУХИ И САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЫ

Т.П. Маменко,¹ Е.А. Ярошенко,¹ Р.А. Якимчук²

¹Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев
²Уманский государственный педагогический университет имени Павла Тычины

Исследованы изменения водного дефицита, оводненности, водного потенциала и продуктивность сортов озимой пшеницы при действии грунтовой засухи и салициловой кислоты. Установлено, что при продолжительном дефиците влаги нарушения водного статуса и потери урожая зерна у слабоустойчивого сорта озимой пшеницы более существенны, чем у засухоустойчивого. Обработка растений озимой пшеницы салициловой кислотой перед созданием засухи в фазы колошения—цветения способствовала приближению параметров водного статуса к контрольному уровню и стабилизации содержания воды в листьях, что проявлялось в уменьшении потерь зерновой продуктивности озимой пшеницы.

WATER STATUS AND YIELD OF WINTER WHEAT UNDER THE DROUGHT AND SALICYLIC ACID ACTIONS

T.P. Mamenko,¹ O.A. Yaroshenko,¹ R.A. Yakimchuk²

¹Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
²Pavlo Tychina Uman State Pedagogical University
2 Sadova St., Uman, 20300, Ukraine

The changes of water deficit, water content, water potential and yield of winter wheat cultivars under the drought and salicylic acid actions have been investigated. More considerable the violation of water status and the loss of yield were in the low resistant to drought winter wheat cultivar in comparison with drought resistant cultivar under prolonged water deficit action. Treatment of plants by salicylic acid at earing — flowering stage before the drought action has stimulated the approaching of water status parameters to the control values and stabilization of water content, that promoted to decrease loss of grain yield in winter wheat cultivars.

Key words: *Triticum aestivum* L., water deficit, water content, water potential, drought, salicylic acid.