

УДК 581.132:631.89:633.11

О. Л. ДУБИЦЬКИЙ, кандидат біологічних наук

О. Й. КАЧМАР, А. О. ДУБИЦЬКА, О. В. ВАВРИНОВИЧ, кандидати с.-г. наук

М. М. ЩЕРБА, науковий співробітник

Інститут сільського господарства Карпатського регіону НААН

вул. Грушевського, 5, с. Оброшино Пустомитівського р-ну Львівської обл.,

81115, e-mail: inagrokarpat@gmail.com

РОЛЬ КЛІМАТ-ЧУТЛИВИХ ОЗНАК ЕФЕКТИВНОСТІ ФУНКЦІОНУВАННЯ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ ЛИСТКІВ У ФОРМУВАННІ ЗЕРНОВОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА БІОЛОГІЗОВАНИХ СИСТЕМ УДОБРЕННЯ

Вивчено закономірності адаптивних змін клімат-чутливих агроекологічних показників енергетичного метаболізму у донорних верхніх листках озимої пшениці (середні співвідношення нетто/істинний фотосинтез – Н/І, дихання/істинний фотосинтез – Д/І) впродовж фаз онтогенезу трубкування – цвітіння за біологізованих систем удобрення (БСУ). За допомогою методів тривимірного кореляційного аналізу встановлено, якими саме перебудовами енергетичного метаболізму у верхніх листках зумовлені зміни продуктивності колосу рослин в умовах застосованих БСУ. Запропоновано гіпотези щодо залежності виявлених змін співвідношень Н/І, Д/І в листках та зернової продуктивності від фізіологічно активної радіації за БСУ.

Ключові слова: *озима пшениця, біологізовані системи удобрення, нетто фотосинтез, істинний фотосинтез, дихання, продуктивність колосу, часткові та коефіцієнти тривимірної кореляції.*

Вступ. За сучасних умов нетипової мінливості клімату набувають актуальності дослідження взаємозалежностей між агроекологічними (синонім – агрофізіологічними) показниками ефективності, потужності розвитку асиміляційної системи та урожайністю сільськогосподарських рослин, у першу чергу пшениці. Запит на такі дослідження суттєво зростає у зв'язку з нагальною потребою застосування у сільськогосподарській практиці біологізованих систем удобрення, які покликані сприяти збереженню

© Дубицький О. Л., Качмар О. Й., Дубицька А. О.,
Вавринович О. В., Щерба М. М., 2016

Передгірне та гірське землеробство і тваринництво. 2016. Вип. 60.

потенційної родючості ґрунтів.

Важливими ознаками адаптації рослин до умов довкілля, зокрема систем удобрення, клімату, є перебудови енергетичного метаболізму у листках-донорах [1–3, 6]. Серед агрофізіологічних показників, що характеризують забезпечення листків озимої пшениці метаболічною енергією, на нашу думку, доцільно виділити два такі співвідношення: 1) нетто/істинний фотосинтез; 2) дихання/істинний фотосинтез. Перше з цих співвідношень відображає, яка частина поглинутого з повітря вуглецю залишається в листках, і разом з тим тісно пов'язане з донорними, акцепторними функціями. Другий показник пропорційний частці метаболічної енергії, яка використовується на ріст, підтримання, фотодихання, реакції Мелера, від загальної метаболічної енергії, утвореної фотосинтетичним апаратом [7, 10, 12, 14, 15]. Очевидно, що дія стресорів, несприятливих і/або нетипових умов довкілля на рослинний організм, його органи супроводжуватиметься перебудовами енергетичного метаболізму і зростанням частки метаболічної енергії, спрямованої на ростові процеси, підтримання вже наявних структур, транспорт асимілятів тощо. Це своєю чергою приводитиме до зниження співвідношення нетто/істинний фотосинтез і зростання дихання/істинний фотосинтез. Доцільно припустити, що адаптації енергетичного метаболізму у донорних верхніх листках рослин пшениці істотно впливатимуть на наповненість акцептора (колос) асимілятами. Важливо, що напрям таких адаптаційних перебудов суттєво залежить від забезпечення рослин поживними речовинами, і отже, від застосованої системи удобрення [2, 10, 14]. Вивчення взаємозалежностей між продуктивністю акцептора та зазначеними співвідношеннями дозволить з'ясувати, якими саме перебудовами енергетичного метаболізму у верхніх листках можуть бути зумовлені зміни продуктивності колосу рослин за БСУ. Для надання агроecологічного змісту показники нетто, істинного фотосинтезу, дихання розраховували за функціональними залежностями між швидкістю росту й ефективністю конверсії асимілятів, площею асиміляційної поверхні донорних листків [7, 12, 13].

Матеріали і методи. 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 досліду з вивчення продуктивності різних типів короткоротаційних сівозмін Інституту сільського господарства Карпатського регіону НААН. Зміст дослідних варіантів наведено у табл. 1.

1. Зміст варіантів польового стаціонарного досліджу

Варіанти блоку I		Варіанти блоку II	
№ вар.	Зміст варіанта	№ вар.	Зміст варіанта
1	Контроль (без добрив)	1	Контроль (без добрив)
2	N ₆₀ P ₉₀ K ₉₀	3	N ₃₀ P ₄₅ K ₄₅ + солома
4	N ₆₀ P ₉₀ K ₉₀ + П.П.	11	N ₃₀ P ₄₅ K ₄₅ + солома + ЕБ
6	N ₆₀ P ₉₀ K ₉₀ + П.П. + КМ	13	N ₃₀ P ₄₅ K ₄₅ + солома + ЕБ + КМ
8	N ₆₀ P ₉₀ K ₉₀ + П.П. + ГФ	15	N ₃₀ P ₄₅ K ₄₅ + солома + 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. Солому вносили під осінню оранку в дозі 10 ц/га, пташиний послід (П.П.) та екобіом (ЕБ) – у рекомендованій дозі (2 т/га) під культивуацію посівів озимої пшениці. Обробку рослин кропмаксом (КМ) та гідрофертом (ГФ) проводили двічі за вегетацію (початок фаз трубкування та колосіння); однократна доза зазначених препаратів – відповідно 0,5 л/га та 4 кг/га. Фази онтогенезу озимої пшениці визначали за Майсурияном [5]. Відбір верхніх листків (прапорцевий, передпрапорцевий) рослин проводили у фазах трубкування, цвітіння загальноприйнятими методами [11] у трьох біологічних повторностях. Визначали кількість продуктивних пагонів, площу верхніх листків, загальний вміст сухої речовини у листках і зерні пшениці згідно з [8, 9].

Розрахунок інтенсивності нетто, істинного фотосинтезу, дихання у верхніх листках озимої пшениці (трубкування – цвітіння) здійснено за рівняннями Девідсона і Філіпа та Мак-Крі [7, 12]. Рівняння Девідсона і Філіпа [7] має такий вигляд:

$$dW/dt = K_F \cdot (\Phi_I - R), \quad dW/dt = K_F \cdot \Phi_H,$$

де dW/dt – приріст сухої біомаси за одиницю часу; $\Phi_I = \Phi_I(L, t)$ – істинний фотосинтез листків у одиничній товщині посіву на глибині L у момент t ; $R = R(L, t)$ – сумарне дихання того самого шару посіву у момент t ; $K_F = 0,68$ [7, 12] – коефіцієнт ефективності перетворення вуглеводів у $\text{CO}_2 = \text{Mw}(\text{CH}_2\text{O})/\text{Mw}(\text{CO}_2) = 30/44 = 0,68$; $\Phi_H = \Phi_I - R$ – нетто фотосинтез листків у одиничній товщині посіву у момент t . Розв'язуючи рівняння щодо Φ_H , Φ_I і переходячи до середньодобового приросту сухої біомаси у верхніх листках $\Delta W_{\text{ВЛ}}/\Delta t$ (середнє між прапорцевими і передпрапорцевими), отримаємо:

$$\langle \Phi_{\text{H(ВЛ)}} \rangle = 1,47 \cdot (\Delta W_{\text{ВЛ}}/\Delta t); \quad \langle \Phi_{\text{I(ВЛ)}} \rangle = 1,47 \cdot (\Delta W_{\text{ВЛ}}/\Delta t) + \langle R_{\text{ВЛ}} \rangle.$$

Тут $\langle \Phi_{\text{H(ВЛ)}} \rangle$, $\langle \Phi_{\text{I(ВЛ)}} \rangle$ – середня інтенсивність нетто, істинного фотосинтезу верхніх листків за період $\Delta t = t_2 - t_1$ (трубкування –

цвітіння); $\langle R_{(ВЛ)} \rangle$ – середня швидкість дихання верхніх листків за обліковий період; 1,47 – частка $1/0,68 = Mw(CO_2)/Mw(CH_2O)$, що становить собою коефіцієнт перерахунку сухої речовини у CO_2 .

Рівняння Мак-Крі для розрахунку середньої швидкості дихання верхніх листків озимієї пшениці протягом трубкування – цвітіння $\langle R_{(ВЛ)} \rangle$ має такий вигляд [12]:

$$\langle R_{ВЛ} \rangle = \left(\frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) \cdot \frac{\Delta W_{ВЛ}}{\Delta t} \cdot 1,47 + m_D \cdot \frac{(W_{ВЛ-1} + W_{ВЛ-2})}{2} \cdot 1,47,$$

де $Y_G = 0,75$ – коефіцієнт, що відображає ефективність використання субстрату у диханні для створення біомаси; $W_{ВЛ-1}$, $W_{ВЛ-2}$ – вміст сухої речовини (г/г сирої речовини) у верхніх листках на момент відповідно t_1 , t_2 (трубкування, цвітіння); $m_D = 0,020$ г CO_2 /(добу • г сухої речовини) – константа, що дорівнює відносній швидкості підтримання дихання; інші позначення – див. попередні рівняння.

Розрахунок середньої інтенсивності нетто, істинного фотосинтезу, дихання на 1 м^2 посіву (позначені Φ_n (влП), Φ_i (влП), R (влП), г CO_2 /(м^2 посіву • добу)) здійснювали відповідно до правил і закономірностей, наведених у [7, 12, 13]. Середні величини співвідношень H/I = нетто/істинний фотосинтез та D/I = дихання/істинний фотосинтез розраховували таким чином:

$$H/I = \Phi_n \text{ (влП)} / \Phi_i \text{ (влП)}; D/I = R \text{ (влП)} / \Phi_i \text{ (влП)}.$$

Статистичний аналіз результатів досліджень та обчислення часткових і коефіцієнтів тривимірної кореляції між результативною змінною x та факторіальними змінними y , z проводили згідно з [4] та за допомогою комп'ютерної програми Excel 11.0.6560.0.

Результати та обговорення. Проведеними дослідженнями встановлено, що у контролі (вар. 1) середні величини співвідношень нетто/істинний та дихання/істинний фотосинтез становлять відповідно $0,565 \pm 0,003$; $0,435 \pm 0,003$ (табл. 2). У варіантах блоків I і II (на основі традиційної ($N_{60}P_{90}K_{90}$), і альтернативної (солотома + $N_{30}P_{45}K_{45}$) базових систем удобрення, відповідно вар. 2–8, вар. 3–15) відзначено зростання співвідношення H/I до рівня $0,570 \pm 0,003$ – $0,619 \pm 0,002$, $0,596 \pm 0,003$ – $0,638 \pm 0,003$ й одночасне зниження показника D/I щодо контролю до величин $0,381 \pm 0,002$ – $0,430 \pm 0,003$; $0,362 \pm 0,003$ – $0,404 \pm 0,003$. За базових систем удобрення у блоках I, II – $N_{60}P_{90}K_{90}$, солотома + $N_{30}P_{45}K_{45}$ (вар. 2, 3) $H/I = 0,619 \pm 0,002$; $0,596 \pm 0,003$. Співвідношення D/I у вар. 2, 3 становило $0,381 \pm 0,002$ – $0,404 \pm 0,003$ (табл. 2). БСУ у вар. 4–8 блоку I спричинили зниження H/I до рівня $0,570 \pm 0,003$ – $0,602 \pm 0,004$ і побіжне зростання D/I порівняно з вар. 2 до $0,398 \pm 0,004$ – $0,430 \pm 0,003$. Протилежні закономірності мають місце за БСУ у вар. 11–15

блоку II. Справді, за цих технологій показник Н/І підвищився до $0,609 \pm 0,002 - 0,638 \pm 0,003$, тоді як співвідношення Д/І знизилося щодо вар. 3 до $0,362 \pm 0,003 - 0,391 \pm 0,002$ (табл. 2).

2. Показники ефективності функціонування фотосинтетичного апарату верхніх листків озимої пшениці впродовж фаз онтогенезу трубкування – цвітіння за БСУ ($M \pm m, n = 6$)

№ вар.	Нетто/істинний фотосинтез, Н/І	Дихання/істинний фотосинтез, Д/І
1	$0,565 \pm 0,003$	$0,435 \pm 0,003$
2	$0,619 \pm 0,002^1$	$0,381 \pm 0,002^1$
4	$0,570 \pm 0,003^{1,2}$	$0,430 \pm 0,003^{1,2}$
6	$0,598 \pm 0,005^{1,2}$	$0,402 \pm 0,005^{1,2}$
8	$0,602 \pm 0,004^{1,2}$	$0,398 \pm 0,004^{1,2}$
3	$0,596 \pm 0,003^1$	$0,404 \pm 0,003^1$
11	$0,609 \pm 0,002^{1,3}$	$0,391 \pm 0,002^{1,3}$
13	$0,638 \pm 0,003^{1,3}$	$0,362 \pm 0,003^{1,3}$
15	$0,626 \pm 0,001^{1,3}$	$0,374 \pm 0,001^{1,3}$

Примітка. Індеси ^{1, 2, 3} – достовірність різниці щодо варіантів 1, 2, 3, відповідно $P < 0,01$. Зміст варіантів – див. табл. 1.

З отриманих результатів випливає, що за всіх дослідних систем удобрення має місце зростання співвідношення нетто/істинний фотосинтез та зниження дихання/істинний фотосинтез у верхніх листках озимої пшениці впродовж фаз трубкування – колосіння щодо абсолютного контролю. Очевидно, що це свідчить про адаптованість рослин до систем удобрення, посилення росту, накопичення біомаси, зменшення непродуктивних втрат метаболічної енергії у листках упродовж облікового періоду порівняно з контролем. Своєю чергою це може бути зумовлене зростанням ефективності поглинання та/або використання фізіологічно активної радіації (ФАР) верхніми листками рослин за систем удобрення порівняно з контролем.

Вважаємо, що подібні інтерпретації справедливі у випадку зіставлення вар. 11–15 блоку II з вар. 3. Справді, за перелічених технологій Н/І зростає, тоді як Д/І знижується порівняно з вар. 3. Разом з тим у вар. 4–8 блоку I відзначено обернені співвідношення між переліченими показниками: зниження Н/І та побіжне зростання Д/І щодо вар. 2. Очевидно, що це свідчить про меншу адаптованість рослин до систем удобрення у вар. 4–8, зменшення швидкості росту, зниження рівня накопичення асимілятів, імовірно, посилення їх

відпливу, зростання непродуктивних втрат метаболічної енергії у листках упродовж облікового періоду порівняно з вар 2. Правдоподібно, що це може бути зумовлене зниженням ефективності поглинання та/або використання ФАР верхніми листками рослин за технологій у вар. 4–8 порівняно з вар 2.

Продуктивність колосу озимої пшениці оцінювали за вмістом сухої речовини у зазначеному акцепторі з розрахунку на 1 м² посіву (*т_{пз}*, табл. 3). У вар. 1 зазначений показник становив 368,30 ± 24,77 г/м² посіву; у вар. 2, 3 *т_{пз}* зріс на 25,9–56,7 % і досягнув рівня 463,63 ± 15,85 – 577,12 ± 44,75, г/м² посіву. Системи удобрення у вар. 4–8, вар. 11–15 блоків I, II зумовили підвищення вмісту сухої речовини в колосі рослин на 77,6–86,7 та 58,3–69,0 % щодо контролю і на 13,4–19,2 % та 25,7–34,2 % щодо вар. 2, 3 (табл. 3).

3. Вміст сухої речовини в колосі озимої пшениці (повна стиглість) з розрахунку на 1 м² посіву залежно від БСУ (M ± m, n = 6)

№ вар.	Вміст сухої речовини, <i>т_{пз}</i> , г/м ² посіву
1	368,30 ± 24,77
2	577,12 ± 44,75 ¹
4	654,18 ± 40,95 ^{1,2}
6	687,76 ± 46,66 ^{1,2}
8	667,60 ± 40,57 ^{1,2}
3	463,63 ± 15,85 ¹
11	582,95 ± 26,74 ^{1,3}
13	614,03 ± 30,72 ^{1,3}
15	622,42 ± 36,29 ^{1,3}

Примітка. Індeksi ^{1, 2, 3} – достовірність різниці щодо варіантів 1, 2, 3, відповідно P < 0,050. Зміст варіантів – див. табл. 1.

Таким чином, базові системи удобрення у блоках I, II зумовили істотне зростання продуктивності колоса озимої пшениці щодо контролю (вар. 2, 3 проти вар. 1). За систем удобрення блоку I має місце більший приріст зернової продуктивності порівняно з його величиною за систем удобрення блоку II у разі зіставлення з вар. 1. Навпаки, БСУ блоку I спричинили менший інкремент зернової продуктивності порівняно з БСУ блоку II за зіставлення з відповідними базовими системами удобрення (вар. 4–8, вар. 11–15 щодо вар. 2, 3).

Взаємозалежності між кінцевою продуктивністю озимої пшениці та співвідношеннями Н/І, Д/І у листках вивчено за допомогою тривимірного кореляційного аналізу. Результативною ознакою X

обрано середній вміст сухої речовини зерен у колосі з розрахунку на 1 м² посіву (повна стиглість, $m_{ПЗ}$; табл. 3). Факторіальні ознаки: Y – Н/І, Z – Д/І. Масиви даних результативної, факторіальних ознак формували з даних пар варіантів: 1) вар. 1 (“0-доза” удобрення) – вар. 2 (“доза 1” мінерального удобрення); 2) вар. 1 (“0-доза” удобрення) – вар. 3 (“доза 1” альтернативного удобрення); 3) вар. 2 (“0-доза” БСУ) – вар. 2п (“доза 1” БСУ); 4) вар. 3 (“0-доза” БСУ на альтернативному фоні) – вар. п (“доза 1” БСУ на альтернативному фоні).

Встановлено, що за зіставлення вар. 1–2, 1–3 мають місце позитивні взаємозалежності між $m_{ПЗ}$ та Н/І – $r_{xy(z)} = 0,86 - 0,93$, $P < 0,010 - 0,050$ й одночасно менш тісні прямо пропорційні співвідношення між $m_{ПЗ}$ та Д/І – $r_{xz(y)} = 0,67 - 0,72$, $p = 0,933 - 0,963$ (табл. 4). Відповідні коефіцієнти тривимірної кореляції і детермінації: $R_{x(yz)} = 0,93 - 0,94$, $R^2_{x(yz)} = 0,865 - 0,884$, $P < 0,020 - 0,050$. У парах вар. 2–4 ... 2–8 блоку I, навпаки, відзначено тісні позитивні кореляційні взаємозалежності між $m_{ПЗ}$ й Д/І та слабші співвідношення між $m_{ПЗ}$ та Н/І: $r_{xz(y)} = 0,86 - 0,90$, $P < 0,020 - 0,050$; $r_{xy(z)} = 0,65 - 0,81$, $p = 0,915 - P < 0,100$; $R_{x(yz)} = 0,87 - 0,90$, $R^2_{x(yz)} = 0,757 - 0,810$, $P < 0,050 - 0,100$ (табл. 4). За зіставлення вар. 3–11 ... 3–15 виявлено протилежні закономірності – позитивна кореляція між $m_{ПЗ}$ та Н/І і слабка або відсутня кореляція між $m_{ПЗ}$ та Д/І: $r_{xy(z)} = 0,84 - 0,92$, $P < 0,010 - 0,050$; $r_{xz(y)} = -0,13 - 0,68$, $p = 0,197 - 0,940$; $R_{x(yz)} = 0,90 - 0,95$, $R^2_{x(yz)} = 0,810 - 0,903$, $P < 0,020 - 0,050$. Взаємозалежності між Н/І та Д/І – переважно негативні, і лише у парі вар. 3–11 – відсутні (табл. 4).

4. Тривимірна кореляційна залежність між вмістом сухої речовини у зерні та співвідношеннями Н/І, Д/І у верхніх листках озимої пшениці (тубкування – цвітіння) за дії БСУ

Варіанти, які зіставляються	$r_{xy(z)}$	$r_{xz(y)}$	$r_{yz(x)}$	$R_{x(yz)}$
1	2	3	4	5
1 – 2	0,86; $P < 0,050$	0,67; $p = 0,933$	-0,93; $P < 0,010$	0,93; $P < 0,050$
1 – 3	0,93; $P < 0,010$	0,72; $p = 0,963$	-0,86; $P < 0,050$	0,94; $P < 0,020$
2 – 4	0,81; $P < 0,100$	0,86; $P < 0,050$	-0,97; $P < 0,010$	0,87; $P < 0,100$
2 – 6	0,70; $p = 0,951$	0,90; $P < 0,020$	-0,77; $P < 0,100$	0,90; $P < 0,050$

1	2	3	4	5
2 – 8	0,65; p=0,915	0,89; P<0,020	-0,69; p=0,941	0,89; P<0,050
3 – 11	0,92; P<0,010	-0,13; p=0,197	0,04; p=0,072	0,92; P<0,050
3 – 13	0,92; P<0,010	0,68; p=0,940	-0,87; P<0,050	0,95; P<0,020
3 – 15	0,84; P<0,050	0,42; p=0,648	-0,75; P<0,100	0,90; P<0,050

Примітка. $r_{xy(z)}$, $r_{xz(y)}$, $r_{yz(x)}$, $R_{x(yz)}$ – часткові та коефіцієнти тривимірної кореляції між змінними $x - m_{ПЗ}$, $y - Н/І$, $z - Д/І$; p – достовірність коефіцієнта кореляції; $P < 0,010 - P < 0,100$ – достовірність коефіцієнта кореляції за рівня значимості 0,010–0,100. Зміст варіантів – див. табл. 1.

Таким чином, зростання продуктивності колосу за базових систем удобрення (у вар. 2, 3) зумовлене збільшенням співвідношення Н/І і меншою мірою протилежно спрямованими змінами Д/І у верхніх листках озимої пшениці упродовж трубкування – цвітіння щодо контролю (вар. 1). Зазначений приріст зернової продуктивності супроводжується зменшенням неефективних втрат метаболічної енергії, спрямуванням її переважно на ріст донорних листків, накопиченням у них асимілятів, які протягом наступних фаз онтогенезу експортуються до акцептора.

Збільшення продуктивності колосу озимої пшениці за БСУ у вар. 4–8 блоку I спричинене підвищенням співвідношення Д/І і меншою мірою протилежно спрямованими змінами Н/І у верхніх листках рослин протягом облікового періоду щодо базової традиційної системи удобрення (вар. 2). Очевидно, що відзначене поліпшення кінцевої продуктивності пшениці відбувається узгоджено з адаптивною активацією обміну, зниженням рівня накопичення/пришвидшення відпливу асимілятів з листків-донорів до акцептора. Ймовірно, що окрему роль у цьому відіграють процеси неефективного використання метаболічної енергії в листках.

Зростання продуктивності колосу озимої пшениці за БСУ у вар. 11–15 блоку II зумовлене підвищенням співвідношення Н/І і не залежить від побіжного зниження Д/І впродовж трубкування – цвітіння щодо базової альтернативної системи удобрення (вар. 3). Очевидно, що такий приріст зернової продуктивності супроводжується адаптивним спрямуванням метаболічної енергії переважно на ріст верхніх донорних листків рослин, накопиченням асимілятів, які у наступних фазах онтогенезу переміщуються до акцептора. При цьому неефективне використання енергетичних ресурсів у зазначених

органах знижується, але це зменшення не відіграє істотної ролі у поліпшенні кінцевої продуктивності пшениці.

Передбачаємо, що збільшення продуктивності колосу у вар. 2, 3 щодо вар. 1, у вар. 11–15 порівняно з вар. 3 принаймні до певної міри узгоджені зі зростанням ефективності поглинання та/або використання ФАР. Поліпшення зернової продуктивності у вар. 4–8 щодо вар. 2 швидше за все відбувається скоординовано з впливом кліматичних факторів на інтенсивність/ефективність експорту асимілятів з верхніх листків рослин.

Як і слід було очікувати, зростання продуктивності колосу у вар. 2, 3 щодо вар. 1, а також у вар. 4–8, вар. 13, 15 порівняно з вар. 2, 3 відповідно узгоджене з негативними кореляційними взаємозалежностями між співвідношеннями Н/І, Д/І у верхніх листках озимої пшениці (див. величини $r_{yz(x)}$ у табл. 4). Разом з тим приріст зернової продуктивності у вар. 11 порівняно з вар. 3 відбувається за відсутності взаємозалежностей між Н/І та Д/І. Припускаємо, що це зумовлено впливом додаткових і/або альтернативних ланок регуляції енергетичного обміну у донорних листках рослин за БСУ у вар. 11.

Висновки. Результати досліджень свідчать, що базові традиційна та альтернативна системи удобрення зумовили зростання продуктивності колоса озимої пшениці відповідно на 56,7; 25,9 % порівняно з абсолютним контролем (вар. 2, 3 проти вар. 1). Приріст зернової продуктивності за БСУ блоку I щодо відповідної базової системи удобрення становив 13,4–19,2 % (вар. 4–8 проти вар. 2). Інкремент продуктивності колоса за біологізованих технологій блоку II щодо відповідної базової системи удобрення був більшим – 25,7–34,2 % (вар. 11–15 проти вар. 3).

Поліпшення продуктивності колоса у вар. 2, 3 порівняно з вар. 1 супроводжується збільшенням співвідношень нетто/істинний фотосинтез (Н/І), зменшенням – дихання/істинний фотосинтез (Д/І) у верхніх листках озимої пшениці впродовж фаз трубкування – цвітіння. Зростання зернової продуктивності у вар. 11–15 блоку II щодо вар. 3 зумовлене лише збільшенням Н/І і не залежить від побіжного зменшення Д/І у донорних листках рослин протягом облікового періоду. Перелічені адаптивні перебудови енергетичного метаболізму спрямовані переважно на мінімізацію неефективних втрат, посилення росту, накопичення асимілятів, які протягом наступних фаз онтогенезу експортуються із зазначених органів до акцептора.

Зростання зернової продуктивності у вар. 4–8 блоку I порівняно з вар. 2 супроводжується збільшенням Д/І й не залежить істотно від побіжного зменшення Н/І. Такі адаптивні перебудови енергетичного

метаболізму спрямовані на загальну активацію обміну, зниження рівня накопичення/пришвидшення відпливу асимілятів від листків-донорів до акцептора.

Отримані результати є важливими для розуміння закономірностей формування кінцевої продуктивності озимої пшениці залежно від кліматично-чутливих адаптаційних перебудов енергетичного метаболізму в листках-донорах асимілятів за дії БСУ.

Список використаної літератури

1. Жук О. І. Формування адаптивної відповіді рослин на дефіцит води / О. І. Жук // Физиология и биохимия культурных растений. – 2011. – Т. 43, № 1. – С. 26–37.
2. Жученко А. А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы): теория и практика : в 3 т. / А. А. Жученко. – М. : Изд-во Агрорус, 2008. – Т. 1. – 814 с.
3. Крупа Н. М. Вплив ґрунтової посухи на вуглекислотний газообмін та продуктивність озимої пшениці / Н. М. Крупа, Д. А. Кірізій, П. Л. Рижкова // Физиология и биохимия культурных растений. – 2011. – Т. 43, № 1. – С. 72–80.
4. Лакин Г. Ф. Биометрия / Лакин Г. Ф. – М. : Высшая шк., 1990. – 352 с.
5. Майсурян Н. А. Практикум по растениеводству / Н. А. Майсурян. – М. : Колос, 1970. – 446 с.
6. Моргун В. В. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата / В. В. Моргун, Д. А. Киризий, Т. М. Шадчина // Физиология и биохимия культурных растений. – 2010. – Т. 42, № 1. – С. 3–22.
7. Польовий А. М. Моделювання гідрометеорологічного режиму та продуктивності агроєкосистем : навч. посіб. / А. М. Польовий ; МОН України, Одес. держ. еколог. ун-т. – Одеса : Екологія, 2013. – 432 с.
8. Практикум по агрохимии / [В. В. Кидин и др.] ; под ред. В. В. Кидина. – М. : КолосС, 2008. – 599 с. – (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
9. Прядкіна О. Г. Потужність фотосинтетичного апарату, зернова продуктивність та якість зерна інтенсивних сортів м'якої озимої пшениці за різного рівня мінерального живлення / О. Г. Прядкіна, В. В. Швартау, Л. М. Михальська // Физиология и биохимия культ. растений. – 2011. – Т. 43, № 2. – С. 158–163.

10. Рахманкулова З. Ф. Уровни регуляции энергетического обмена в растениях / З. Ф. Рахманкулова // Вестник Башкирского университета. – 2009. – Т. 14, № 3 (I). – С. 1141–1154.

11. Сирота Ф. Н. Основи аналітичної хімії та сільсько-господарський аналіз / Сирота Ф. Н. – К. : Вища шк., 1970. – 222 с.

12. Торнли Дж. Г. М. Математические модели в физиологии растений / Дж. Г. М. Торнли ; пер. с англ. Д. М. Гродзинского. – К. : Наук. думка, 1982. – 312 с.

13. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения / [пер. с англ. Гудскова Н. Л., Обручевой Н. В., Спекторова К. С., Чаяновой С. С.] ; под ред. А. Т. Мокроносова. – М. : Агропромиздат, 1989. – 460 с.

14. Leaf respiration/photosynthesis relationship and variation: an investigation of 39 woody and herbaceous species in east subtropical China / Z. Chu [et al.] // *Trees*. – 2011. – V. 25, N 2. – P. 301–310.

15. Lin Y. S. Temperature responses of leaf net photosynthesis: the role of component processes / Y. S. Lin, B. E. Medlyn, D. S. Ellsworth // *Tree Physiol.* – 2012. – V. 32, N 2. – P. 219–231.

Отримано 30.08.2016

Рецензент – завідувач кафедри екології та географії Дрогобицького державного педагогічного університету імені Івана Франка, доктор сільськогосподарських наук, професор А. Г. Дзюбайло.