

DOI: 10.32636/01308521.2020-(68)-1-7

УДК 581.145.2:633.11:631.872

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. Оброшине Пустомитівського р-ну Львівської обл.,

81115, e-mail: oksanaostrowska@ukr.net

СТАНОВЛЕННЯ ПОТЕНЦІЙНОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ КОЛОСУ В ОНТОГЕНЕЗІ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ В УМОВАХ ЕКОЛОГІЧНО БЕЗПЕЧНИХ СИСТЕМ УДОБРЕННЯ

Вивчено становлення фізіологічних, морфологічних ознак росту пластинок верхніх листків (ПВЛ; вихід в трубку – молочна стиглість), продуктивності колосу (GDM , суха речовина муки зерна колосу) пшениці озимої за умов базової екологізованої системи удобрення, екологічно безпечних систем удобрення (БЕСУ, ЕБСУ відповідно) на основі соломи гороху + $N_{30}P_{45}K_{45}$. Як елементи екологізації у складі технологій ЕБСУ було використано біостимулятор, гумусовмісне добриво, мікробіологічне добриво і добриво на хелатній основі. Встановлено достовірні зміни відносної швидкості росту, швидкості нетто-асиміляції ПВЛ ($RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$) в умовах ЕБСУ відносно БЕСУ, а також достовірні зміни вмісту сухої речовини, тривалості площі і тривалості біомаси ПВЛ ($LDMC_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ відповідно) у технологіях ЕБСУ стосовно контролю і БЕСУ. Мінливість $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ відносно контролю, питомої площі, питомої маси ПВЛ ($SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$ відповідно), контролю і БЕСУ була неоднозначною.

Виявлено достовірні прирости GDM в умовах БЕСУ відносно контролю та за умов ЕБСУ, стосовно контролю і БЕСУ. Винайдено істотні кореляційні взаємозалежності між $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ або $LDMC_{ВЛ}$ і $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$ ($r^* = 0,81 - -0,96$; $p = 0,024-0,989$; $P < 0,010-0,050$), а також GDM ($r^* = -0,91-0,96$; $P < 0,010-0,050$). Також встановлено наявність значущої позитивної та негативної кореляції між GDM та $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$ у ряду технологій БЕСУ–ЕБСУ ($r^* = -0,76-0,85$; $p = 0,931-0,980$; $P < 0,050$). Загалом в умовах технологій контроль – БЕСУ–ЕБСУ взаємозалежності $GDM - RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$ були малозначущими: $r^* = -0,37-0,44$; $p = 0,143-0,720$. Резюмовано, що зменшення $LDMC_{ВЛ}$, одночасне збільшення $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ призводять до приросту GDM в умовах ЕБСУ відносно БЕСУ. При цьому зменшення $SLA_{ВЛ}$, протилежно – $LMA_{ВЛ}$, було більш пріоритетним. Запропоновано гіпотези, що виявлена мінливість ознак росту ПВЛ являє собою різні способи реалізації елементів адаптивних стратегій росту й економіки ПВЛ, відповідних змін

донорно-акцепторних відносин до умов забезпечення ресурсами рослин пшениці озимої, вирощених із застосуванням БЕСУ, ЕБСУ.

Ключові слова: пшениця озима, пластинки верхніх листків, ознаки росту, економічні ознаки, донорно-акцепторні відносини, екологічно безпечні системи удобрення, двовимірна кореляція.

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

Institute of Agriculture of Carpathian region of NAAS

The formation of potential ear productivity in the ontogenesis of winter wheat under conditions of ecologically safe fertilizers systems

The formations of the physiological, morphological growth traits of the upper leaf blades (ULB; booting – milk ripeness), ear productivity (*GDM*, the grain flour dry matter) of winter wheat under the conditions of the basic ecologized fertilizer system, ecologically safe fertilizers systems (BEFS, ESFS, respectively) on the basis pea straw + N₃₀P₄₅K₄₅ were studied. As elements of ecologization as part of the ESFS technologies, the biostimulator, humus fertilizer, microbiological fertilizer and the chelate-based fertilizer were used. The reliable variations of the relative growth rate, net assimilation rate of the ULB (*RGR_{UL}*, *NAR_{UL}*) under conditions of ESFS, relative to BEFS, as well as reliable changes of the dry matter content, of the area duration and biomass duration of ULB (*LDMC_{UL}*, *LAD_{UL}*, *BMD_{UL}*, respectively) under conditions of ESFS-technologies, as compared to the control and BEFS, were established. The variability of *RGR_{UL}*, *NAR_{UL}*, relative to the control, specific area, and specific weight of ULB (*SLA_{UL}*, *LMA_{UL}*, respectively), concerning to control and BEFS, were ambiguous. The reliable gains of *GDM* were revealed under conditions of BEFS, relative to the control, and under conditions of ESFS, as compared to the control and BEFS. Significant correlation interdependencies were found between *LAD_{UL}* or *BMD_{UL}* or *LDMC_{UL}* and *RGR_{UL}*, *NAR_{UL}*, *SLA_{UL}*, *LMA_{UL}* ($r^* = 0,81 - -0,96$; $p = 0,024-0,989$; $P < 0,010-0,050$), as well as *GDM* ($r^* = -0,91-0,96$; $P < 0,010-0,050$). The presence of a significant positive and negative correlations between *GDM* and *RGR_{UL}*, *NAR_{UL}*, *SLA_{UL}*, *LMA_{UL}* in the series BEFS–ESFS technologies was also established ($r^* = -0,76-0,85$; $p = 0,931-0,980$; $P < 0,050$). In general, under the conditions of technologies control – BEFS–ESFS the interdependencies *GDM* – *RGR_{UL}*, *NAR_{UL}*, *SLA_{UL}*, *LMA_{UL}* were insignificant: $r^* = -0,37-0,44$; $p = 0,143-0,720$. It was summarized, that a decrease of *LDMC_{UL}*, a simultaneous increase of *LAD_{UL}*, *BMD_{UL}*, *RGR_{UL}*, *NAR_{UL}* lead to the increase of *GDM* under the conditions of ESFS, relative to the BEFS. At the same time, reduction *SLA_{UL}*, opposite – *LMA_{UL}* was more priority. It was hypothesized, that the revealed variability of the growth traits of ULB represents various ways of implementing of the elements of adaptive growth strategies and economics of ULB, and corresponding changes of source-sink relations to the conditions of resources providing of winter wheat plants, that were grown using BEFS, ESFS.

Key words: winter wheat, upper leaf blades, growth traits, economics traits, source-sink relations, ecologically safe fertilizers systems, two-dimensional correlation.

Вступ. За сучасними уявленнями, листки верхніх ярусів (верхні листки – ВЛ: 1-й – прапорцевий ПЛ, 2-й – передпрапорцевий ППЛ, 3-й – ЗВЛ) є важливими функціональними фотосинтетичними одиницями і постачальниками асимілятів до репродуктивних органів (колос) зернових культур, у тому числі пшениці, під час раннього та наступних етапів репродуктивного розвитку (колосіння – виповнення зерна) зазначених рослин. Накопичено чимало даних, що свідчать про істотну залежність кінцевої продуктивності сільськогосподарських рослин від низки ознак ВЛ, зокрема ПЛ. При цьому значна частина досліджень зосереджені на взаємозалежностях між величинами урожайності (Yield) й площі, тривалості площі листків (leaf area duration LAD) для ВЛ, першочергово для ПЛ [1, 2, 4, 7, 11, 16, 24].

Така увага до площі, LAD для ВЛ зернових культур не в останню чергу зумовлена системою уявлень про класичні положення аналізу росту рослин, згідно з якими $Yield \approx RGR \times BMD \approx NAR \times LAD$; RGR (relative growth rate) – відносна швидкість росту, NAR (net assimilation rate) – швидкість нетто-асиміляції, BMD (biomass duration) – тривалість біомаси для надземної частини цілісної рослини в посіві [22]. Звідси очевидно, що Yield сільськогосподарської культури залежить від накопичення та розподілу біомаси та/або площі листків у надземній частині рослини. Своєю чергою, на рівні індивідуального організму зазначені закономірності розподілу описують рівнянням, що поєднує економічний баланс ресурсів (асимілятів) з еколого-фізіологічними і морфо-анатомічними ознаками росту надземної частини рослини: $RGR = NAR \times LAR = NAR \times SLA \times LMF$. У цьому рівнянні RGR характеризує швидкість та ефективність інвестування ресурсів у зазначену частину рослини [22, 28, 30, 31, 33]. Також NAR детермінує швидкість та ефективність інвестування біомаси рослини в площу листків [35]. Крім того, є сенс розглядати RGR, NAR як потенційну швидкість відтоку асимілятів з органів-донорів з розрахунку на рослину та площу листків відповідно [10]. LAD, BMD являють собою потенційні інтегральні величини накопичення біомаси у листках, рослині відповідно [14, 22, 24]. Позначення інших величин: LAR – leaf area ratio = площа листків / маса надземної частини рослини; SLA = $1/LMA$ – specific leaf area – питома площа листків, LMA (SLW) – leaf mass per area ratio (specific leaf weight) – питома маса листків, LMF (LMR) – leaf mass fraction (rate) – біомаса листків / біомаса надземної частини [22, 28, 30, 31, 33]; LMA – ефективність накопичення біомаси на одиницю площі листків; SLA – рентабельність повернення інвестування біомаси в площу листків [13, 30]. $SLA = 1/(LD \times LT) \approx$

$\approx 1/(LDMC \times LT)$, $LMA = LVA \times LD$; LD , LT – щільність тканин листка, його товщина, $LDMC$, LVA – вміст сухої речовини, об'єм / площа листка [13, 23].

Отже, формування кінцевої продуктивності залежить від поєднання еколого-фізіологічних і морфо-анатомічних ознак росту, які характеризують економічний баланс ресурсів, асимілятив (притік, відтік) в організмі та популяції сільськогосподарських рослин. В той же час невідомо, яким чином продуктивність пшениці озимої залежить від ознак $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, що відображають відповідний економічний баланс ресурсів на рівні пластинок ВЛ (ПВЛ – ПЛ, ППЛ) в умовах екологічно безпечних систем удобрення (ЕБСУ). Вивчення та аналіз взаємозалежностей між переліченими ознаками ПВЛ та продуктивністю колосу (суха речовина муки зерна – the grain flour dry matter, GDM) в умовах ЕБСУ дадуть змогу відповісти на поставлене питання в термінах фізіології, морфології та економіки листків пшениці озимої.

Матеріали і методи. Дослідження проводили у 2016–2018 рр. на пшениці озимій (*Triticum aestivum* L.) сортів Поліська 90 (2016, 2017), Фаворитка (2018), які вирощували на сірому лісовому ґрунті після гороху посівного (*Pisum sativum* L.) в умовах стаціонарного досліду по вивченню наукових основ управління продуктивністю короткоротаційних сівозмін Карпатського регіону (Інститут сільського господарства Карпатського регіону НААН). Зміст дослідних варіантів наведено в табл. 1.

1. Зміст варіантів польового стаціонарного досліду

№ вар.	Зміст варіанта
1	Контроль (без добрив)
2	Солома гороху
3	$N_{30}P_{45}K_{45}$ + солома гороху
4	$N_{30}P_{45}K_{45}$ + солома гороху + біостимулятор
5	$N_{30}P_{45}K_{45}$ + солома гороху + біостимулятор + гумусне добриво
6	$N_{30}P_{45}K_{45}$ + солома гороху + біостимулятор + мікробіологічне добриво
7	$N_{30}P_{45}K_{45}$ + солома гороху + хелатне добриво

Площа дослідної мікроділянки – 1 м²; повторність ділянок 6-разова; розташування ділянок системне. Солому вносили під осінню оранку (2,2 т/га), гумусовмісне добриво (ГД, «Еко-імпульс», 1,5 л/га) –

у фазі весняного кущення, мікробіологічне добриво (МД, «Еко-грунт», 3,0 л/га) – у міжфазний період весняне кущення – трубкування, хелатне добриво (ХД, «Роза-соль» 18-18-18+125+МЕ, одноразова доза 1,0 л/га) та біостимулятор (БС, «Тера-сорб», одноразова доза 0,5 л/га) – двічі за вегетацію у фазі повного кущення та колосіння. Фази онтогенезу пшениці визначали за Майсурияном [5]. Відбір ВЛ – (ПЛ, ППЛ, $n = 12$; продуктивні пагони) проводили у фазах виходу в трубку, колосіння, цвітіння, молочної стиглості (Т, К, Ц, М) загальноприйнятими методами [8] у 3 біологічних повторностях. Визначали площу [6], масу сирі, сухої речовини ПВЛ та муки зерна висушуванням зразків (104–106°C, 10–14 год).

Середні величини RGR , NAR у кожній i -й парі ПВЛ ($n = 12$) пшениці озимої між фазами онтогенезу (міжфазний період) $(j+1) - j = k$ ($RGR_{ВЛ\ k(i)}$, $NAR_{ВЛ\ k(i)}$, Т–К, К–Ц, Ц–М) розраховували згідно з [22]:

$$RGR_{ВЛ\ k(i)} = \ln(W_{j+1(i)}/W_{j(i)})/\Delta t_k, \quad (1)$$

$$NAR_{ВЛ\ k(i)} = [\Delta W_{k(i)}/(0,01\Delta A_{k(i)})] \cdot [\ln(A_{j+1(i)}/A_{j(i)})/\Delta t_k], \quad (2)$$

$$\Delta W_{k(i)} = W_{j+1(i)} - W_{j(i)}, \Delta A_{k(i)} = A_{j+1(i)} - A_{j(i)}, \Delta t_k = t_{j+1} - t_j, \quad (3, 4, 5)$$

де $W_{j(i)}$, $W_{j+1(i)}$, $A_{j(i)}$, $A_{j+1(i)}$, Δt_k – середня суха речовина та площа i -ї ПВЛ у фазі j , $j+1$ (мг, см²), тривалість періоду між фазами $(j+1) - j = k$, доба, відповідно; 0,01 – коефіцієнт перерахунку см² у дм². Показники i -ї пари ПВЛ між фазами онтогенезу Т–М ($X_{ВЛ\ (i)} = RGR_{ВЛ\ (i)}$, $NAR_{ВЛ\ (i)}$) розраховували як середні за періоди Т–К, К–Ц, Ц–М; середні $X_{ВЛ} = RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ для $n = 12$ ПВЛ:

$$X_{ВЛ\ (i)} = \sum_{k=1}^{k=K} X_{ВЛ\ k(i)} / K; X_{ВЛ} = \sum_{i=1}^{i=n} X_{ВЛ\ (i)} / n, \quad (6, 7)$$

де $X_{ВЛ\ k(i)} = RGR_{ВЛ\ k(i)}$, $NAR_{ВЛ\ k(i)}$; $k = (j+1) - j$ – див. рівняння (1–5); $K = N - 1 = 3$ – кількість міжфазних періодів. Такий метод розрахунків формально схожий на підходи «random pairing» [36].

$SLA_{ВЛ\ k(i)}$, $LMA_{ВЛ\ k(i)}$, $LDMC_{ВЛ\ k(i)}$ для i -ї ПВЛ (фази онтогенезу $j = 1-4$: Т, К, Ц, М) [12, 32]:

$$SLA_{ВЛ\ j(i)} = A_{ВЛ\ j(i)} / W_{ВЛ\ j(i)}, \quad LMA_{ВЛ\ j(i)} = W_{ВЛ\ j(i)} / A_{ВЛ\ j(i)},$$

$$LDMC_{ВЛ\ j(i)} = W_{ВЛ\ j(i)} / FW_{ВЛ\ j(i)}, \quad (8, 9, 10)$$

де $FW_{ВЛ\ j(i)}$ (fresh weight) – сира речовина ПВЛ. Обчислення цих показників для Т–М аналогічно рівнянню (6) при $N = 4$ – кількість фаз онтогенезу. Розрахунок середніх для $n = 12$ аналогічно рівнянню (7).

Середні $LAD_{ВЛ(i)}$, $BMD_{ВЛ(i)}$ $дм^2 \cdot доба$, $г \cdot доба$ з розрахунку на 1 рослину відповідно до [21] для i -ї пари ПВЛ (Т–М) визначали за допомогою чисельного інтегрування методом трапецій:

$$LAD_{ВА(i)}; BMD_{ВА(i)} = Z \cdot \sum_{j=1}^{j=N} 0,5(Y_{ВА(j)} + Y_{ВА(j+1)})(t_{j+1} - t_j), \quad (11, 12)$$

де $Y_{ВЛ(j)}$, $Y_{ВЛ(j+1)}$ = $A_{ВЛ(j)}$, $A_{ВЛ(j+1)}$ ($LAD_{ВЛ(i)}$) або $W_{ВЛ(j)}$, $W_{ВЛ(j+1)}$ ($BMD_{ВЛ(i)}$) – середня площа ПВЛ, $см^2$, або суха речовина ПВЛ, $мг$, у фазах онтогенезу $j, j+1$; $(t_{j+1} - t_j)$ – період між фазами $j, j+1$, доба; $N = 4$ – кількість фаз онтогенезу (Т, К, Ц, М); Z – коефіцієнт перерахунку $см^2$ у $дм^2$ або $мг$ у $г$. Обчислення середніх $n = 12$ аналогічно (7).

Середні між 2016–2018 рр. величини кожної ознаки $T_{ВЛ(i),IA}$ для i -ї пари ПВЛ (Т–М):

$$T_{ВА(i)IA} = (1/3) \cdot (T_{ВА(i)1} + T_{ВА(i)2} + T_{ВА(i)3}) \quad (13)$$

і далі $T_{ВЛ, IA}$ аналогічно рівнянню (7).

Вибірki $A_{ВЛj}$, $W_{ВЛj}$ впорядковували в напрямку $\min \rightarrow \max$ у межах 6 ПЛ і 6 ППЛ у кожній фазі онтогенезу. В основі використаного підходу – гіпотеза, що кожному ПЛ, ППЛ з $\min A_{ВЛj(1)}$, $\min W_{ВЛj(1)}$ на рослині (1) відповідає $\min A_{ВЛj(2)}$, $\min W_{ВЛj(2)}$ на рослині (2) і т. д. (аналогічно з \max). Отже, від підходів «random pairing» [36] наш підхід відрізняється використанням впорядкованих вибірок. Статистичний аналіз результатів, коефіцієнт двовимірної кореляції (між середніми величинами ознак) з поправкою для $n < 30$ (r^*) – згідно з [3] та за допомогою «Excel 11.0.6560.0».

Результати та обговорення. Встановлено, що на контролі (вар. 1) $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ}$ (Т–М) становили, відповідно, $0,07 \pm 0,01$ доби⁻¹, $4,74 \pm 1,47$ $мг/(дм^2 \cdot доба)$ (табл. 2). Застосування базової екологізованої системи удобрення (БЕСУ; вар. 2) зумовило зменшення $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ}$ на 177,3–200,8% порівняно з вар. 1 (зміни вивчених показників – з урахуванням їх величин $< 0,01$ розмірності). Також у вар. 4, 7 мало місце зменшення вивчених ознак на 58,3–82,8%, у вар. 6 – збільшення їх на 26,8–54,6% ($p = 0,881$, $P < 0,001$ –0,05), у вар. 3, 5 – стабілізація (–15,7 – –27,0%, $p = 0,553$ –0,715) відносно вар. 1. Очевидно, що у вар. 3–7 (ЕБСУ) відбулось достовірне зростання $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ}$ на 117,1–264,0% ($P < 0,001$) стосовно вар. 2.

2. Середні величини відносної швидкості росту, швидкості нетто-асиміляції, питомої площі, питомої маси, вмісту сухої речовини пшениці озимої ($RGR_{вд} \cdot 10$, $NA_{вд}$, $SL_{вд}$, $LMA_{вд}$, $LDMC_{вд}$) у фазах онтогенезу вихід в трубку – молочна стиглість залежно від ЕБСУ

№ вар.	$RGR_{вд} \cdot 10$, доба ⁻¹	$NA_{вд}$, мг/(дм ² • доба)	$SL_{вд}$, см ² /мг	$LMA_{вд}$, мг/см ²	$LDMC_{вд}$, мг/г
1	0,07 ± 0,01	4,74 ± 1,47	0,191 ± 0,005	5,43 ± 0,16	277,39 ± 3,93
2	-0,07 ± 0,02 ¹	-3,66 ± 1,08 ¹	0,200 ± 0,005 ¹	5,20 ± 0,14 ¹	284,37 ± 2,17 ¹
3	0,06 ± 0,01 ^{1#} , ²	3,46 ± 0,86 ^{1#} , ²	0,203 ± 0,005 ^{1,2}	5,06 ± 0,14 ^{1,2}	264,46 ± 4,14 ^{1,2}
4	0,01 ± 0,01 ^{1,2}	1,53 ± 0,69 ^{1,2}	0,194 ± 0,005 ^{1*,2}	5,30 ± 0,14 ^{1*,2}	266,42 ± 3,60 ^{1,2}
5	0,06 ± 0,00 ^{1#} , ²	3,51 ± 0,45 ^{1#} , ²	0,186 ± 0,003 ^{1#} , ²	5,46 ± 0,11 ^{1*,2}	265,37 ± 4,08 ^{1,2}
6	0,11 ± 0,02 ^{1,2}	6,01 ± 1,23 ^{1*,2}	0,196 ± 0,004 ^{1*,2#}	5,23 ± 0,12 ^{1*,2*}	257,48 ± 2,39 ^{1,2}
7	0,02 ± 0,01 ^{1,2}	1,97 ± 0,86 ^{1,2}	0,191 ± 0,004 ^{1*,2}	5,43 ± 0,12 ^{1*,2}	261,56 ± 4,02 ^{1,2}

Примітка. $M \pm m$, $n = 12$ (усереднення 2016, 2017, 2018). ¹, ², ^{1*}, ^{2*}, ^{1#}, ^{2#}, ^{1+2*}, ^{1+2#} – достовірність різниці відносно вар. 1, 2 – $P < 0,001-0,05$; $p = 0,920-0,951$, $p = 0,553-0,881$, $p = 0,016-0,281$ відповідно. Зміст вар. 1-7 – див. табл. 1.

Слабко виражені протилежні закономірності виявлено для $SLA_{ВЛ}$. Справді, у вар. 1 $SLA_{ВЛ} = 0,191 \pm 0,005 \text{ см}^2/\text{мг}$; у вар. 2 величина цього показника зросла на 4,4%, у вар. 3, 4, 6 – на 1,7–6,0% ($p = 0,920\text{--}0,930$, $P < 0,001$), у вар. 5, 7 – не зазнала змін ($-2,7 + 0,2\%$; $p = 0,088\text{--}0,847$; див. табл. 2) порівняно з вар. 1. Навпаки, ЕБСУ у вар. 4, 5, 7 зумовили зменшення $SLA_{ВЛ}$ на 2,6–6,8%, у вар. 3 – збільшення $SLA_{ВЛ}$ на 1,5% ($P < 0,01\text{--}0,05$), у вар. 6 – стабілізацію цього показника ($-1,9\%$, $p = 0,796$) стосовно вар. 2. Для слабко виражених взаємно обернених змін $SLA_{ВЛ}$ і $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ $r^* = -0,36 - -0,27$, $p = 0,425\text{--}0,610$ (ряди вар. 1...7, 2...7; табл. 3).

3. Коефіцієнти двовимірної кореляції між ознаками росту ПВЛ пшениці озимої (вихід в трубку – молочна стиглість) в умовах ЕБСУ

Зіставлені варіанти	Ознаки, що зіставляються			
	$SLA_{ВЛ}$			
	$RGR_{ВЛ}$	$NAR_{ВЛ}$	$LAD_{ВЛ}$	$BMD_{ВЛ}$
1...7	$-0,32$; $p=0,547$	$-0,36$; $p=0,610$	$-0,58$; $p=0,888$	$-0,67$; $p=0,956$
2...7	$-0,27$; $p=0,425$	$-0,30$; $p=0,478$	$-0,79$; $p=0,989$	$-0,85$; $P<0,050$
	$LMA_{ВЛ}$			
	$RGR_{ВЛ}$	$NAR_{ВЛ}$	$LAD_{ВЛ}$	$BMD_{ВЛ}$
1...7	$0,16$; $p=0,281$	$0,22$; $p=0,390$	$0,43$; $p=0,706$	$0,52$; $p=0,826$
2...7	$0,06$; $p=0,088$	$0,10$; $p=0,159$	$0,72$; $p=0,961$	$0,78$; $p=0,987$
	$LDMC_{ВЛ}$			
	$RGR_{ВЛ}$	$NAR_{ВЛ}$	$LAD_{ВЛ}$	$BMD_{ВЛ}$
1...7	$-0,74$; $p=0,985$	$-0,72$; $p=0,978$	$-0,91$; $P<0,010$	$-0,87$; $P<0,050$
2...7	$-0,94$; $P<0,010$	$-0,96$; $P<0,010$	$-0,90$; $P<0,050$	$-0,86$; $P<0,050$
	$SLA_{ВЛ}$		$LDMC_{ВЛ}$	
	$LMA_{ВЛ}$		$SLA_{ВЛ}$	$LMA_{ВЛ}$
1...7	$-0,97$; $P<0,001$		$0,19$; $p=0,333$	$-0,01$; $p=0,024$
2...7	$-0,97$; $P<0,010$		$0,37$; $p=0,576$	$-0,25$; $p=0,397$
	$LAD_{ВЛ}$		$BMD_{ВЛ}$	
	$RGR_{ВЛ}$	$NAR_{ВЛ}$	$RGR_{ВЛ}$	$NAR_{ВЛ}$
1...7	$0,57$; $p=0,876$	$0,57$; $p=0,876$	$0,58$; $p=0,886$	$0,58$; $p=0,886$
2...7	$0,77$; $p=0,985$	$0,81$; $P<0,050$	$0,75$; $p=0,977$	$0,79$; $p=0,990$

Примітка. $P < 0,010\text{--}0,050$ – достовірність r^* за рівня значимості $0,001\text{--}0,050$; p – достовірність r^* . Зміст вар. 1–7 – див. табл. 1.

Паттерн формування $LMA_{ВЛ}$ був надзвичайно слабкоподібним, тоді як паттерн формування $LDMC_{ВЛ}$ – чітко відмінним від становлення $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ (для $LMA_{ВЛ}$ – $RGR_{ВЛ}$,

$NAR_{ВЛ} - r^* = 0,16-0,22$, $p = 0,281-0,390$, $LDMC_{ВЛ} - RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ} - r^* = -0,74 - -0,72$, $p = 0,978-0,985$; ряд вар. 1...7; табл. 4). У вар. 1 $LMA_{ВЛ} = 5,43 \pm 0,16$ мг/см², $LDMC_{ВЛ} = 277,39 \pm 3,93$ мг/г (див. табл. 2); у вар. 2 величина $LMA_{ВЛ}$ зазнала зменшення на 4,4%, тоді як $LDMC_{ВЛ}$ зросла на 2,5% ($P < 0,001-0,05$) стосовно вар. 1. Застосування ЕБСУ у вар. 3, 4, 6 зумовило одночасне зменшення $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$ на 2,5–7,2% ($p = 0,930-0,951$, $P < 0,001$). В той же час у вар. 5, 7 зниження $LDMC_{ВЛ}$ на 4,3–5,7% ($P < 0,001$) стосовно вар. 1 не супроводжувалось достовірними змінами $LMA_{ВЛ}$ (+0,0–0,6%, $p = 0,016-0,205$).

Паттерн змін $LDMC_{ВЛ}$ у вар. 3–7 відносно вар. 2 однозначно засвідчив протилежну спрямованість змін $LDMC_{ВЛ}$ і $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ (для $LMA_{ВЛ} - RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$: $r^* = 0,06-0,10$, $p = 0,088-0,159$; $LDMC_{ВЛ} - RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$: $r^* = -0,96 - -0,94$, $P < 0,010$; вар. 2...7; див. табл. 3). У вар. 3 виявлено одночасне зменшення $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$ на 2,6–7,0% ($P < 0,001-0,01$; див. табл. 2) стосовно вар. 2; у вар. 4, 5, 7 – зростання $LMA_{ВЛ}$ на 1,9–5,2% і зниження величини $LDMC_{ВЛ}$ на 6,3–8,0% ($P < 0,001-0,05$, vs. вар. 2). У вар. 6 – зменшення $LDMC_{ВЛ}$ на 9,5% ($P < 0,001$) без змін $LMA_{ВЛ}$ (+0,6%, $p = 0,281$) відносно вар. 2.

Становлення $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ характеризувалось такими закономірностями. У вар. 1 $LAD_{ВЛ} = 5,28 \pm 0,26$ дм² • доба, $BMD_{ВЛ} = 2,75 \pm 0,11$ г • доба (табл. 4).

4. Вплив ЕБСУ на середні величини тривалості площі та біомаси у верхніх листках рослин ($LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$; вихід у трубку – молочна стиглість)

№ вар.	$LAD_{ВЛ}$, дм ² • доба	$BMD_{ВЛ}$, г • доба
1	$5,28 \pm 0,26$	$2,75 \pm 0,11$
2	$4,63 \pm 0,26^1$	$2,32 \pm 0,10^1$
3	$5,75 \pm 0,27^{1,2}$	$2,86 \pm 0,10^{1,2}$
4	$6,84 \pm 0,32^{1,2}$	$3,51 \pm 0,13^{1,2}$
5	$7,16 \pm 0,29^{1,2}$	$3,91 \pm 0,14^{1,2}$
6	$7,12 \pm 0,28^{1,2}$	$3,77 \pm 0,13^{1,2}$
7	$7,17 \pm 0,29^{1,2}$	$3,80 \pm 0,14^{1,2}$

Примітка. $M \pm m$, $n = 12$ (усереднення 2016, 2017, 2018). ^{1, 2} – достовірність різниці відносно вар. 1, 2 – $P < 0,001$. Зміст вар. 1–7 – див. табл. 1.

Застосування ЕБСУ у вар. 2 зумовило зменшення $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ на 12,2–15,7% порівняно з вар. 1. Використані ЕБСУ у вар. 3–7 призвели до збільшення зазначених показників на 3,9–42,1% відносно вар. 1. Також ЕБСУ у вар. 3–7 спричинили зростання $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ на 23,3–68,6% стосовно вар. 2 ($P < 0,001$; див. табл. 4). Загалом

закономірності становлення $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ виявились істотно схожими на принципи розвитку $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, значно відмінними від закономірностей формування $LDMC_{ВЛ}$ (чітко виражено), $SLA_{ВЛ}$ (менш чітко виражено); має місце істотна схожість між формуванням $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ і $LMA_{ВЛ}$. Зазначений комплекс взаємозалежностей характеризується величинами двовимірних коефіцієнтів кореляції, наведеними в табл. 3.

З'ясовано, що у вар. 2 відбулось сповільнення $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ (інтенсивність нетто-надходження, інвестування асимілятів на 1 біомаси та 1 площі ПВЛ, відповідні величини відтоку асимілятів з ПВЛ; Т–М) [10, 22, 28, 30, 31, 33, 35], зниження $LMA_{ВЛ}$ (ефективність накопичення біомаси на 1 площі ПВЛ [13]), зменшення $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ (інтегральні величини накопичення біомаси [14, 22, 24]; див. табл. 2, 3) порівняно з вар. 1. Одночасно у вар. 2 – збільшення рентабельності реінвестування біомаси в площу ПВЛ – $SLA_{ВЛ}$ [30], зростання накопичення біомаси на 1 FW ПВЛ [23] – $LDMC_{ВЛ}$. Навпаки, у вар. 3–7 – збільшення $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, зменшення $LDMC_{ВЛ}$ відносно вар. 2 (див. табл. 2, 4). При цьому зростання $LMA_{ВЛ}$ у вар. 4, 5, 7 відносно вар. 2 супроводжувалось зниженням $SLA_{ВЛ}$; у вар. 3 – протилежні закономірності ($SLA_{ВЛ}$ зростала, $LMA_{ВЛ}$ знижувалась), тоді як у вар. 6 обидві ознаки не зазнавали змін стосовно вар. 2.

Результати досліджень засвідчили неоднозначні закономірності змін ознак росту ПВЛ пшениці озимої залежно від системи удобрення, а отже, від умов забезпечення рослин ресурсами. Стратегії рослин щодо набуття – консервування ресурсів розподіляються вздовж континуума ознак – worldwide leaf economic spectrum (LES) [18, 21, 25, 26]. Центральною ознакою у LES часто є LMA (SLA) цілісної рослини. На одному кінці LES – рослини (або стратегії) зі швидким ростом, набуттям ресурсів: швидке набуття ресурсів і швидкий ріст (високі SLA , A_{mass} (light-saturated photosynthesis), R_{mass} (dark respiration), LNC (leaf nitrogen content); низькі LMA , $LDMC$, LL (leaf lifespan)). На іншому кінці LES – стратегії з повільним, тривалим ростом, консервуванням ресурсів (високі LMA , $LDMC$, LL ; низькі SLA , A_{mass} , R_{mass} , LNC) [18, 21, 25, 26].

Проведені розрахунки засвідчили, що $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$ не можуть формувати центральну вісь вивчених ознак росту ПВЛ пшениці озимої в умовах досліджених БЕСУ, ЕБСУ. Справді, не віднайдено тісних взаємозалежностей $SLA_{ВЛ}$ або $LMA_{ВЛ}$ – $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$; $SLA_{ВЛ}$ або $LMA_{ВЛ}$ – $LDMC_{ВЛ}$: $r^* = -0,36-0,37$, $p = 0,024-0,610$ (ряди вар. 1...7, 2...7; див. табл. 4). Очікувано, що для взаємозалежностей $SLA_{ВЛ}$ – $LMA_{ВЛ}$ – $r^* = -0,97$; $P < 0,001$. Несподіваним фактом стала наявність негативної кореляції $SLA_{ВЛ}$ – $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ ($r^* = -0,85$ – $-0,58$,

$p=0,888-0,989$; $P < 0,050$) і, відповідно, позитивної кореляції $LMA_{ВЛ} - LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ ($r^* = 0,43-0,52$, $p = 0,706-0,826$ і $r^* = 0,72-0,78$, $p = 0,961-0,987$; ряди вар. 1...7 і 2...7 відповідно; див. табл. 4). Це суперечить загальновідомим уявленням про однакову спрямованість функцій SLA і LAI (leaf area index – компонент LAD [22]) щодо перехоплення світла [37] і про ймовірну формальну обернену залежність $LAI - LMA$ [19]. З'ясовано, що має місце середня і міцна позитивна кореляція $LAD_{ВЛ}$ або $BMD_{ВЛ} - RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$: $r^* = 0,57-0,81$, $p = 0,876-0,990$, $P < 0,050$; також виявлено тісну негативну кореляцію $LDMC_{ВЛ} - RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$: $r^* = -0,96 - -0,72$, $p = 0,978-0,985$, $P < 0,010-0,050$. Отже, об'єднувальна вісь для вивчених ознак росту ПВЛ пшениці озимої в умовах досліджених БЕСУ, ЕБСУ з високою вірогідністю містить $LDMC_{ВЛ}$, також, ймовірно, $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ і не містить $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$. Це узгоджується з відомим фактом, що $LDMC$ є кращою ознакою, ніж SLA , для оцінки градієнтів родючості ґрунтів за мінімізацією затінення [23]. Крім того, для формування LES важлива LL [21, 25, 26], біологічну сутність якої у сільськогосподарському контексті, ймовірно, можна апроксимувати до LAD , BMD . У такому разі групування вивчених ознак росту ПВЛ довкола $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, очевидно, має економічний сенс.

Відомо, що для росту і формування продуктивності важливим є функціонування донорно-акцепторних відносин (ДАВ) в цілісному організмі сільськогосподарських рослин [9, 20, 24]. Отже, інша об'єднувальна вісь для ознак росту ПВЛ (донор-асимілятів) може охоплювати господарсько важливі ознаки колосу (акцептор-асимілятів). Результати досліджень засвідчили, що продуктивність колосу – суха речовина муки зерна (GDM) у вар. 1 становила $0,803 \pm 0,06$ г/колос. У вар. 2 GDM зросла на 4,1%, у вар. 3–7 – на 24,2–38,1% відносно вар. 1 (табл. 5).

5. Суха речовина в муці зерна колосу пшениці озимої (воскова стиглість) за умов ЕБСУ

№ вар.	Суха речовина зерна колосу, GDM , г/колос
1	$0,803 \pm 0,064$
2	$0,835 \pm 0,063^1$
3	$0,997 \pm 0,065^{1,2}$
4	$1,002 \pm 0,065^{1,2}$
5	$1,108 \pm 0,063^{1,2}$
6	$1,057 \pm 0,064^{1,2}$
7	$1,096 \pm 0,064^{1,2}$

Примітка. $M \pm m$, $n = 12$. ^{1, 2} – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – $P < 0,001$. Зміст вар. 1–7 – див. табл. 1.

Приріст GDM у вар. 3–7 стосовно вар. 2 становив 19,3–32,7% ($P < 0,001$). Встановлено, що GDM може бути елементом осі, яка об'єднує економічні та ознаки росту ПВЛ у напрямі реалізації ДАВ у цілісній рослині пшениці озимої в умовах БЕСУ, ЕБСУ. Справді, $r = -0,91 - -0,90$, $P < 0,010-0,050$ для взаємозалежностей $GDM - LDMC_{ВЛ}$, $r^* = 0,92-0,96$, $P < 0,010$ для $GDM - LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ (табл. 6).

6. Двовимірні кореляційні взаємозалежності між GDM і середніми величинами показників росту ПВЛ пшениці озимої (вихід в трубку – молочна стиглість) в умовах ЕБСУ

Зіставлені варіанти	Ознаки, що зіставляються			
	GDM			
	$RGR_{ВЛ}$	$NAR_{ВЛ}$	$SLA_{ВЛ}$	$LMA_{ВЛ}$
1...7	0,44; $p=0,720$	0,40; $p=0,673$	-0,37; $p=0,627$	0,18; $p=0,143$
2...7	0,82; $P<0,050$	0,85; $P<0,050$	-0,76; $p=0,980$	0,67; $p=0,931$
	GDM			
	$LDMC_{ВЛ}$	$LAD_{ВЛ}$	$BMD_{ВЛ}$	
1...7	-0,90; $P<0,010$	0,93; $P<0,010$	0,92; $P<0,010$	
2...7	-0,91; $P<0,050$	0,96; $P<0,010$	0,96; $P<0,010$	

Примітка. P , p – див. табл. 3. Зміст вар. 1–7 – див. табл. 1.

Крім того, $r^* = 0,67-0,85$, $p = 0,931$, $P < 0,050$ для $GDM - RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $r^* = -0,76$, $p = 0,980$ для $GDM - SLA_{ВЛ}$ (ряд вар. 2...7). У ряді вар. 2...7 останні взаємозалежності є менш виразними: $r^* = -0,37-0,44$, $p = 0,143-0,720$.

Отже, має сенс припущення, що основу змін ознак росту ПВЛ у вар. 2 відносно вар. 1 становлять закономірності, відмінні від відомого дисконтування ресурсів – реінвестування ресурсів у площу ПВЛ після проходження певного періоду (див., напр., [19, 27]). Справді, за такого зіставлення збільшення рентабельності реінвестування біомаси в площу ПВЛ ($SLA_{ВЛ}$) [30] і протилежні зміни накопичення асимілятів на 1 площі ($LMA_{ВЛ}$) [13] супроводжуються посиленням старіння ПВЛ (зменшення $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$) [15, 17, 22, 29, 34], зниженням швидкості росту, інтенсивності нетто-утворення та відтоку асимілятів ($RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ [10, 22]); при цьому вміст сухої речовини, асимілятів у ПВЛ – $LDMC_{ВЛ}$ зростає (див. табл. 2). Доцільно вважати, що зменшення тривалості функціонування ПВЛ ($LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$), збільшення накопичення біомаси ($LDMC_{ВЛ}$) необхідні для швидшого старіння ПВЛ [15, 17, 29, 34], ремобілізації речовин на пізніх етапах онтогенезу та оптимізації продуктивності колосу пшениці озимої (GDM) у вар. 2 стосовно вар. 1. Очевидно, це являє собою адаптивну реакцію пшениці

озимої на погіршення забезпеченості ресурсами (заощадливе оперування ресурсами; вар. 2 vs. вар. 1).

Закономірності змін вивчених показників пшениці озимої у вар. 3–7 відносно вар. 2 чітко відрізняються від змін цих показників у вар. 2 vs. вар. 1 (порівн. вар. 1–2, вар. 3–7, r^* у ряді вар. 2...7; див. табл. 2, 3, 4, 6). Втім є важливі нюанси таких змін. Справді, у вар. 3 має місце зростання $SLA_{ВЛ}$, протилежно – $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$, і, крім того, – збільшення $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ стосовно вар. 2. Це схоже на дисконтування ресурсів [19, 27]. Припускаємо, що в цьому випадку рослини оптимізують оперування ресурсами, реінвестуючи їх у зростання $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ (а отже, ймовірно, LL) і одночасне збільшення $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ відносно вар. 2. Швидше за все, це необхідно для утворення більшої кількості ресурсу в ПВЛ (зростання $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$) у межах більш тривалої LL (більші $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$) [15, 17, 29, 34], який протягом фаз онтогенезу Т–М використовується (зменшення $LDMC_{ВЛ}$) для приросту продуктивності колосу (GDM).

Паттерн змін вивчених ознак у вар. 4, 5, 7, з одного боку, відрізняється від дисконтування ресурсів [19, 27] (зниження $SLA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$, зростання $LMA_{ВЛ}$ порівняно з вар. 2), з іншого – схожий на це явище (зростання $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, а отже, ймовірно, LL і одночасне збільшення $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ відносно вар. 2). Несподівано, що у вар. 6 одночасне зростання $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ не супроводжується достовірними змінами $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, але поєднано зі зменшенням $LDMC_{ВЛ}$ відносно вар. 2. Як і у випадку вар. 3 vs. вар. 2, перелічені зміни зумовлюють утворення більшої кількості ресурсу в ПВЛ, який протягом фаз онтогенезу Т–М використовується для приросту продуктивності колосу (GDM). Припускаємо, що на зазначених технологіях збільшення швидкості росту та обігу ресурсу в ПВЛ ($RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$) у межах більших $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ (зіставлено з вар. 2) значною мірою безпосередньо забезпечується зростанням інтенсивності фотосинтезу (власний ресурс) і притоку ресурсів від інших частин рослини (напр., листків нижніх ярусів). При цьому реінвестування ресурсів не є необхідним.

Загалом зменшення рівня накопичення, збільшення відтоку ресурсів, асимілятів із ПВЛ (зниження $LDMC_{ВЛ}$), одночасне збільшення тривалості функціонування ПВЛ (зростання $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$), підвищення швидкості обмінних і ростових процесів у ПВЛ (зростання $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$) приводять до приросту продуктивності колосу пшениці озимої (GDM) в умовах ЕБСУ (ряд вар. 3...7) відносно БЕСУ (вар. 2). При цьому зменшення $SLA_{ВЛ}$, протилежно – $LMA_{ВЛ}$, є більш пріоритетним для зазначеного приросту GDM .

Зміни вивчених показників пшениці озимої у вар. 3–7 відносно вар. 1 є менш однозначними. Втім зазначені зміни ознак росту ПВЛ беззаперечно супроводжуються достовірним зниженням $LDMC_{ВЛ}$, зростанням $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ у вар. 3–7 стосовно вар. 1 (див. табл. 2, 3). Перелічені закономірності свідчать про зростання тривалості функціонування і поступовий відтік асимілятів за умов як більш низької, так і більш високої інтенсивності процесів обміну і швидкості росту в ПВЛ у вар. 3–7 порівняно з вар. 1.

Очевидно, що зміни ознак росту ПВЛ у вар. 2 відносно вар. 1, у вар. 3–7 відносно вар. 2 і 1 (Т–М) являють собою різні способи реалізації елементів адаптивних стратегій росту та економіки ПВЛ до умов забезпечення ресурсами рослин пшениці озимої, вирощених із застосуванням БЕСУ, ЕБСУ. Зазначені адаптивні стратегії росту ПВЛ реалізуються за участю координувальної ролі основного акцептора (колос) і спрямовані на адаптивну оптимізацію локальних ДАВ (ПВЛ – колос), ДАВ на рівні цілісної рослини в умовах БЕСУ, ЕБСУ. Така координувальна роль колосу не є достатньо охопленою в наведених дослідженнях, втім очевидно, що «економічна інтерпретація» стратегій росту ПВЛ, ДАВ дає змогу загалом релевантно охарактеризувати окремі аспекти зазначених відносин в умовах БЕСУ, ЕБСУ. Проведені дослідження дають підстави стверджувати, що виявлені паттерни координування ознак росту ПВЛ, відповідні стратегії формування ДАВ залежать від способу зіставлення вивчених систем удобрення, а отже, від ступеня й способу екологізації технологій вирощування, рівня забезпечення рослин ресурсами.

Висновки. Мінливість ознак росту ПВЛ (передпрапорцеві, прапорцеві; $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$) спрямована на підвищення продуктивності колосу пшениці озимої (суха речовина муки зерна колосу, GDM) в умовах екологічно безпечних систем удобрення (ЕБСУ, вар. 3–7) порівняно з контролем (вар. 1) та базовою екологізованою системою удобрення (БЕСУ, вар. 2; вихід в трубку – молочна стиглість; 2016–2018). З використанням кореляційного аналізу виявлено беззаперечну важливість $LDMC_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ для формування економічного балансу ПВЛ, GDM у рослинах пшениці озимої в умовах досліджених систем удобрення ($r^* = -0,96-0,96$; $p = 0,024-0,989$; $P < 0,010-0,050$). Також виявлено вагому роль $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$ у становленні GDM у розглянутих рослинах у ряду технологій БЕСУ – ЕБСУ (вар. 2–7): $r^* = -0,76-0,85$; $p = 0,931-0,980$; $P < 0,050$. Загалом в умовах технологій у вар. 1–7 взаємозалежності $GDM - RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$ були малозначущими: $r^* = -0,37-0,44$; $p = 0,143-0,720$. Вивчені

закономірності формування ростового та економічного балансу ПВЛ відображають адаптивну оптимізацію ДАВ рослин, спрямовану на підвищення *GDM* в умовах БЕСУ, ЕБСУ.

Системи удобрення з наявністю гумусного, мікробіологічного або хелатного добрив здатні формувати найвищий рівень продуктивності колосу пшениці озимої. Одержані результати можуть бути використані для логічного і математичного моделювання, прогнозування продукційного процесу залежно від ознак росту ПВЛ пшениці озимої в умовах БЕСУ, ЕБСУ.

Список використаної літератури

1. Боме Н. А., Тюменцева Е. А., Боме А. Я. Формирование листовой поверхности озимых форм *Triticum aestivum* L. в различных погодноклиматических условиях. *Вестник ТюмГУ*. 2011. № 12. С. 132–137.
2. Громова С. Н., Костылев П. И. Роль флагового листа и остей в формировании продуктивности озимой пшеницы (обзор). *Зерновое хозяйство России*. 2018. № 4. С. 32–34.
3. Лакин Г. Ф. Биометрия. Москва, 1990. 352 с.
4. Лепехов С. Б., Коробейников Н. И. Сопряжённость площади двух верхних листьев с массой зерна главного колоса яровой пшеницы. *Вестник АГАУ*. 2012. Т. 97. № 11. С. 57–60.
5. Майсурян Н. А. Практикум по растениеводству. Москва, 1970. 446 с.
6. Особенности формирования площади листьев сортами яровой твердой пшеницы на фоне различных приемов основной обработки почвы в условиях Оренбургского Предураля / И. Н. Бесалиев и др. *Вестник Казанского ГАУ*. 2018. Т. 13. № 2 (49). С. 14–18.
7. Редькин А. А., Костылев П. И. Наследование размеров флаговых листьев риса у гибридов F3 от скрещивания сортов риса Lampo, Командор и Вираз. *Зерновое хозяйство России*. 2011. Т. 13. № 1. С. 34–40.
8. Сирота Ф. Н. Основы аналитической химии та сільськогосподарський аналіз. Київ, 1970. 222 с.
9. Стасик О. О., Киризий Д. А., Прядкина Г. А. Фотосинтез и проблемы

References

1. Bome N. A., Tjumenceva E. A., Bome A. Ja. The formation of the leaf surface of winter forms of *Triticum aestivum* L. under different weather and climatic conditions. *Vestnik TjumGU*. 2011. No. 12. P. 132–137.
2. Gromova S. N., Kostylev P. I. The role of flag leaves and awns in the formation of winter wheat productivity (Review). *Zernovoe hozjajstvo Rossii*. 2018. No. 4. P. 32–34.
3. Lakin G. F. Biometrics. Moscow, 1990. 352 p.
4. Lepehov S. B., Korobejnikov N. I. Associativity of the area of the two upper leaves with the grain mass of the main spike of spring wheat. *Vestnik AGAU*. 2012. V. 97. No. 11. P. 57–60.
5. Majsurjan N. A. The workshop on plant growing. Moscow, 1970. 446 p.
6. Peculiarities of spring durum wheat varieties in forming leaves area depending on different tillage expedients under conditions of the Orenburg Cis-Urals / I. N. Besaliev et al. *Vestnik Kazanskogo GAU*. 2018. V. 13. No. 2 (49). P. 14–18.
7. Red'kin A. A., Kostylev P. I. The inheritance of the sizes of flag leaves of rice in F3 hybrids from crosses of rice varieties Lampo, Commander and Virage. *Zernovoe hozjajstvo Rossii*. 2011. V. 13. No. 1. P. 34–40.
8. Syrota F. N. The fundamentals of analytical chemistry and agricultural analysis. Kyiv, 1970. 222 p.
9. Stasyk O. O., Kyryzyi D. A., Priadkina H. A. Photosynthesis and problems of raising crop yield. *Fiziologija*

повышения продуктивности растений. *Физиология растений и генетика*. 2013. Т. 45. №. 6. С. 501–51.

10. Торнли Дж. Г. М. Математические модели в физиологии растений / пер. с англ. Д. М. Гродзинского. Киев, 1982. 312 с.

11. Флаговый лист как фактор повышения продуктивности яровой твердой пшеницы / В. С. Юсов и др. *Евразийский союз ученых*. 2015. № 2/4. С. 76–79.

12. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide / J. H. C. Cornelissen et al. *Austral. J. Bot.* 2003. V. 51. No. 4. P. 335–380.

13. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis / H. Poorter et al. *New Phytol.* 2009. V. 183. No. 4. P. 565–588.

14. Development of a critical nitrogen dilution curve based on leaf area duration in wheat / X. Wang et al. *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. P. 1–11.

15. Distelfeld A., Avni R., Fischer A. M. Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley. *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65. No. 14. P. 3783–3798.

16. El Wazziki H., El Yousfi B., Serghat S. Contributions of three upper leaves of wheat, either healthy or inoculated by *Bipolaris sorokiniana*, to yield and yield components. *Austral. J. Crop Sci.* 2015. V. 9. No. 7. P. 629–637.

17. Gan S. S. Leaf senescence as an important target for improving crop production. *Advanc. Crop Sci. Technol.* 2014. V. 2. No. 3. P. 116–117.

18. Grassein F., Till-Bottraud I., Lavorel S. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Ann. Bot.* 2010. V. 106. No. 4. P. 637–645.

19. Hikosaka K. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Ann. Bot.* 2005. V. 95. No. 3. P. 521–533.

20. How can we make plants grow faster? A source–sink perspective on growth

rastenij i genetika. 2013. V. 45. No. 6. P. 501–516.

10. Thornley J. H. M. Mathematical models in plant physiology / transl. from English. D. M. Grodzinskiy. Kyiv, 1982. 312 p.

11. The flag leaf as a factor of increasing of the productivity of spring durum wheat / V. S. Jusov et al. *Evrazijskij sojuz uchenyh*. 2015. No. 2/4. P. 76–79.

12. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide / J. H. C. Cornelissen et al. *Austral. J. Bot.* 2003. V. 51. No. 4. P. 335–380.

13. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis / H. Poorter et al. *New Phytol.* 2009. V. 183. No. 4. P. 565–588.

14. Development of a critical nitrogen dilution curve based on leaf area duration in wheat / X. Wang et al. *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. P. 1–11.

15. Distelfeld A., Avni R., Fischer A. M. Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley. *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65. No. 14. P. 3783–3798.

16. El Wazziki H., El Yousfi B., Serghat S. Contributions of three upper leaves of wheat, either healthy or inoculated by *Bipolaris sorokiniana*, to yield and yield components. *Austral. J. Crop Sci.* 2015. V. 9. No. 7. P. 629–637.

17. Gan S. S. Leaf senescence as an important target for improving crop production. *Advanc. Crop Sci. Technol.* 2014. V. 2. No. 3. P. 116–117.

18. Grassein F., Till-Bottraud I., Lavorel S. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Ann. Bot.* 2010. V. 106. No. 4. P. 637–645.

19. Hikosaka K. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Ann. Bot.* 2005. V. 95. No. 3. P. 521–533.

20. How can we make plants grow faster? A source–sink perspective on growth rate / A. C. White et al. *J. Exp. Bot.* 2016. V. 67. No. 1. P. 31–45.

rate / A. C. White et al. *J. Exp. Bot.* 2016. V. 67. No. 1. P. 31–45.

21. How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis / L. Sack et al. *J. Exp. Bot.* 2013. V. 64. No. 13. P. 4053–4080.

22. Hunt R. Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners. London, 1990. 112 p.

23. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? / J. G. Hodgson et al. *Ann. Bot.* 2011. V. 108. No. 7. P. 1337–1345.

24. Lawlor D. W., Paul M. J. Source/sink interactions underpin crop yield: the case for trehalose 6-phosphate / SnRK1 in improvement of wheat. *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5. P. 1–14.

25. Leaf life span and the leaf economic spectrum in the context of whole plant architecture / E. J. Edwards et al. *J. Ecology.* 2014. V. 102. No. 2. P. 328–336.

26. Leaf mass per area is independent of vein length per area: avoiding pitfalls when modelling phenotypic integration (reply to Blonder et al. 2014) / L. Sack et al. *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65. No. 18. P. 5115–5123.

27. Lifetime return on investment increases with leaf lifespan among 10 Australian woodlandspecies / D. S. Falster et al. *New Phytol.* 2012. V. 193. No. 2. P. 409–419.

28. Linking relative growth rates to biomass allocation: the responses of the grass *Leymus chinensis* to nitrogen addition / Y. Y. Li et al. *Phyton Int. J. Exp. Bot.* 2016. V. 83. No. 2. P. 283–289.

29. Maize canopy photosynthetic efficiency, plant growth, and yield responses to tillage depth / J. Sun et al. *Agronomy.* 2019. V. 9. No. 1. P. 3–20.

30. Modrzyński J., Chmura D. J., Tjoelker M. G. Seedling growth and biomass allocation in relation to leaf habit and shade tolerance among 10 temperate tree species. *Tree Physiol.* 2015. V. 35. No. 8. P. 879–893.

31. Net assimilation rate determines the growth rates of 14 species of subtropical forest trees / X. Li et al. *PLoS One.* 2016. V. 11. No. 3. P. 1–13.

21. How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis / L. Sack et al. *J. Exp. Bot.* 2013. V. 64. No. 13. P. 4053–4080.

22. Hunt R. Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners. London, 1990. 112 p.

23. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? / J. G. Hodgson et al. *Ann. Bot.* 2011. V. 108. No. 7. P. 1337–1345.

24. Lawlor D. W., Paul M. J. Source/sink interactions underpin crop yield: the case for trehalose 6-phosphate / SnRK1 in improvement of wheat. *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5. P. 1–14.

25. Leaf life span and the leaf economic spectrum in the context of whole plant architecture / E. J. Edwards et al. *J. Ecology.* 2014. V. 102. No. 2. P. 328–336.

26. Leaf mass per area is independent of vein length per area: avoiding pitfalls when modelling phenotypic integration (reply to Blonder et al. 2014) / L. Sack et al. *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65. No. 18. P. 5115–5123.

27. Lifetime return on investment increases with leaf lifespan among 10 Australian woodlandspecies / D. S. Falster et al. *New Phytol.* 2012. V. 193. No. 2. P. 409–419.

28. Linking relative growth rates to biomass allocation: the responses of the grass *Leymus chinensis* to nitrogen addition / Y. Y. Li et al. *Phyton Int. J. Exp. Bot.* 2016. V. 83. No. 2. P. 283–289.

29. Maize canopy photosynthetic efficiency, plant growth, and yield responses to tillage depth / J. Sun et al. *Agronomy.* 2019. V. 9. No. 1. P. 3–20.

30. Modrzyński J., Chmura D. J., Tjoelker M. G. Seedling growth and biomass allocation in relation to leaf habit and shade tolerance among 10 temperate tree species. *Tree Physiol.* 2015. V. 35. No. 8. P. 879–893.

31. Net assimilation rate determines the growth rates of 14 species of subtropical forest trees / X. Li et al. *PLoS One.* 2016. V. 11. No. 3. P. 1–13.

32. New handbook for standardised measurement of plant functional traits

32. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide / N. Pérez-Harguindeguy et al. *Austral. J. Bot.* 2013. V. 61. No. 3. P. 167–234.
33. Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits / K. W. Tomlinson et al. *Ann Bot.* 2014. V. 114. No. 2. P. 315–324.
34. Staying alive or going to die during terminal senescence – an enigma surrounding yield stability / K. S. Jagadish et al. *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6. P. 1070–1083.
35. The relationship between leaf area growth and biomass accumulation in *Arabidopsis thaliana* / S. M. Weraduwege et al. *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6. P. 1–21.
36. Venus J. C., Causton D. R. Plant growth analysis: a re-examination of the methods of calculation of relative growth and net assimilation rates without using fitted functions. *Ann. Bot.* 1979. V. 43. No. 5. P. 633–638.
37. Yin X., Struik P. C. Modelling the crop: from system dynamics to systems biology. *J. Exp. Bot.* 2010. V. 61. No. 8. P. 2171–2183.
- worldwide / N. Pérez-Harguindeguy et al. *Austral. J. Bot.* 2013. V. 61. No. 3. P. 167–234.
33. Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits / K. W. Tomlinson et al. *Ann Bot.* 2014. V. 114. No. 2. P. 315–324.
34. Staying alive or going to die during terminal senescence – an enigma surrounding yield stability / K. S. Jagadish et al. *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6. P. 1070–1083.
35. The relationship between leaf area growth and biomass accumulation in *Arabidopsis thaliana* / S. M. Weraduwege et al. *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6. P. 1–21.
36. Venus J. C., Causton D. R. Plant growth analysis: a re-examination of the methods of calculation of relative growth and net assimilation rates without using fitted functions. *Ann. Bot.* 1979. V. 43. No. 5. P. 633–638.
37. Yin X., Struik P. C. Modelling the crop: from system dynamics to systems biology. *J. Exp. Bot.* 2010. V. 61. No. 8. P. 2171–2183.

Отримано 31.08.2020